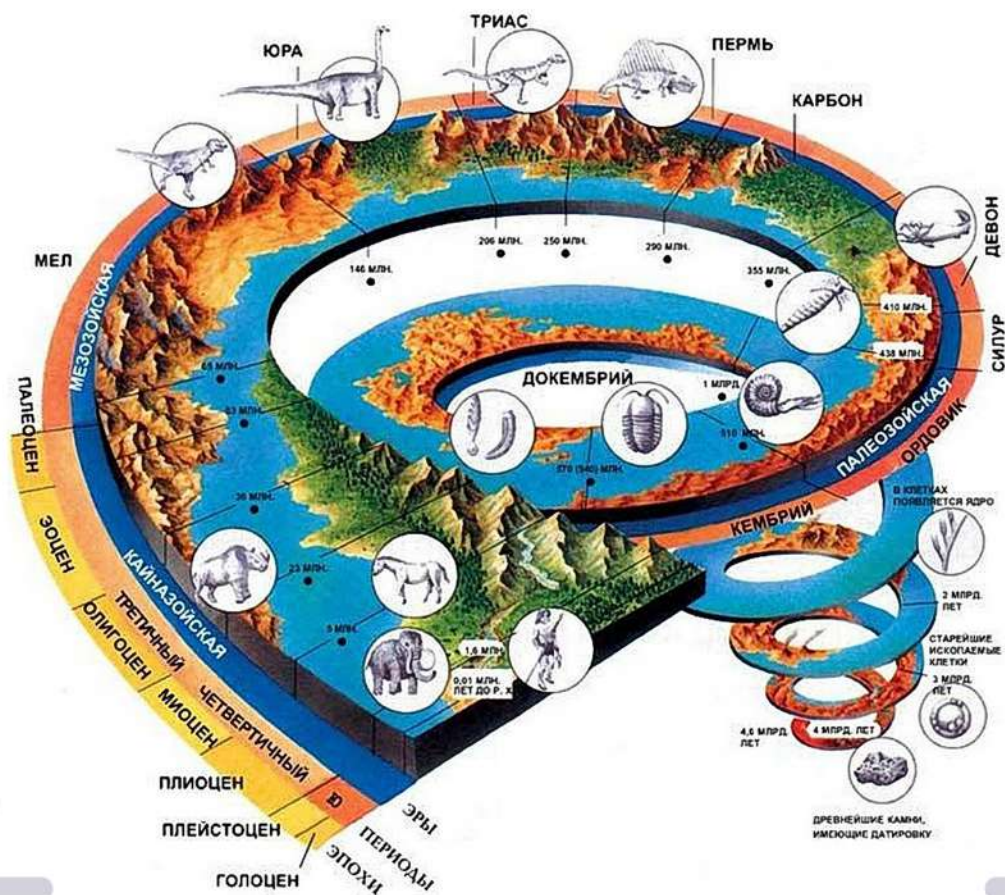




С.О. ОНДАР

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ

(ВВЕДЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИОННУЮ БИОЛОГИЮ)

ТУВИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ТУВИНСКИЙ ИНСТИТУТ КОМПЛЕКСНОГО ОСВОЕНИЯ ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

С.О. ОНДАР

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ

(введение в эволюционную биологию)

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР ДОКТОР ГЕОГРАФИЧЕСКИХ НАУК, ПРОФЕССОР С.С. КУРБАТСКАЯ

*Рекомендовано Федеральным Учебно-методическим объединением «Биологические науки» в качестве учебного пособия
для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению
06.04.01 «Биология» и смежным направлениям, а также для аспирантов и специалистов*

Кызыл
2020

УДК 56, 575
ББК Е 28.0, 28.1, 28.01, 28.02, 28.03 О58
О-58

Ондар С.О.

Биологические системы в геологическом времени (введение в эволюционную биологию) / отв. ред. докт. геогр. наук, проф. С.С. Курбатская. – Кызыл: Изд-во ТувГУ, 2020. – 263 с.

В учебнике анализируются принципы организации биосистем разного структурного и функционального ранга в геологическом времени, рассмотрены факторы, определяющие их устойчивость и пластичность. Приведены традиционные представления и новые концепции о факторах эволюции биологических систем разных уровней в пространстве и времени.

Книга предназначена для студентов старших курсов, магистрантов, аспирантов и исследователей, работающих в соответствующих областях знаний.

Рис. 108. Табл. 3. Библ. 551 назв.

Рецензенты:

докт. биол. наук, проф. В.И. Забелин (ТувИКОПР СО РАН, Кызыл)
докт. биол. наук, проф. В.Н. Жуланова (Тувинский государственный университет, Кызыл)
докт. геол.-мин. наук В.И. Лебедев (ТувИКОПР СО РАН, Кызыл)

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-44-170696 p_a

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ЧАСТЬ I. СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКОЙ СРЕДЫ	15
ГЛАВА 1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЛОБАЛЬНОЙ ДИНАМИКИ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ БИОСФЕРЫ	16
ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СИСТЕМОГЕНЕЗА В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ	41
2.1. Факторы, определяющие климат	44
2.2. Геологическое прошлое климата	48
2.3. Причины климатических изменений и климаты будущего	55
2.4. Климат позднего докембрия и причины изменения климата	57
2.5. Климат и положение континентов	61
2.6. Прогнозируемое будущее земных ландшафтов	66
ГЛАВА 3. ОРГАНИЗАЦИЯ, ИНТЕГРАЦИЯ, РЕГУЛЯЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ	74
3.1. Макроэволюция	76
3.2. Общие закономерности эволюции органов	86
3.3. Главные направления эволюционного процесса. Основные пути биологического прогресса ..	92
3.4. Молекулярные свидетельства прогрессивной эволюции многоклеточных организмов	99
3.5. Другие концепции макроэволюции	111
ЧАСТЬ II. БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ	141
ГЛАВА 4. ФАКТОРЫ СИСТЕМОГЕНЕЗА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ ДОКЕМБРИЯ	142
ГЛАВА 5. ФАКТОРЫ СИСТЕМОГЕНЕЗА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ ПАЛЕОЗОЙСКОЙ ЭРЫ	167
5.1. Кембрийский период (570-500 млн. лет назад)	167
5.2. Ордовикский период (500-440 млн. лет назад)	174
5.3. Силурийский период (440-410 млн. лет назад)	177
5.4. Девонский период (410-350 млн. лет назад)	178
5.5. Каменноугольный период (350-(285 или 275) млн. лет назад)	184
5.6. Пермский период (265-230 млн. лет назад)	187
ГЛАВА 6. ФАКТОРЫ СИСТЕМОГЕНЕЗА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ МЕЗОЗОЙСКОЙ ЭРЫ	192
6.1. Триас (230-195 млн. лет назад)	196
6.2. Юрский период (195—(137—135) млн. лет назад)	199
6.3. Меловой период ((137-135)-(67-65) млн. лет назад)	203
ГЛАВА 7. ФАКТОРЫ СИСТЕМОГЕНЕЗА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ КАЙНОЗОЙСКОЙ ЭРЫ	214
7.1. Палеоген (70-25 млн. лет назад)	214
7.2. Неоген (25-2 млн. лет назад)	222
7.3. Антропоген (~2 млн. лет назад)	227
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	241
ЛИТЕРАТУРА	252

ВВЕДЕНИЕ

Одно из определений характеризует жизнь как *макромолекулярную открытую систему, которой свойственны иерархическая организация, способность к самовоспроизведению, обмен веществ, тонко регулируемый поток энергии*. Жизнь, согласно этому определению, представляет собой *ядро упорядоченности, распространяющееся в менее упорядоченной Вселенной с ограниченными возможностями и механизмами обеспечения динамической устойчивости*.

Эволюция жизни, скорее всего, начиналась не из отдельных молекул, каждый раз создавая что-то новое практически с нуля, а из уже готовых блоков – метаболических циклов. Существует интересная теория, описывающая возможный процесс возникновения самого первого такого цикла, связанный с естественными циклическими земными явлениями – например, ночь и день (возможно, также зима и лето). «Ночью» происходили процессы конденсации, а «днем» – возгонки и конвекции. Возможно, эти процессы, были не чисто физическими, но также и химическими – «днем» синтезировались вещества, которые «ночью», распадались на более простые. И такие циклические реакции могли происходить в масштабах всей планеты. Если энергия, запасенная днем, хватала и преобразуемые в нем вещества не распадались за ночь, то на следующий день этот же процесс мог восстановиться. Такие процессы могли представлять собой первые метаболические циклы, присущие всем современным биологическим системам.

Его содержание составляют взаимосвязанные и сбалансированные процессы *ассимиляции* (анаболизм) и *диссимиляции* (катаболизм). Результатом ассимиляции является образование и обновление структур организма, диссимиляции – расщепление органических соединений с целью обеспечения различных сторон жизнедеятельности необходимыми веществами и энергией.

Для энергетического обеспечения процессов метаболизма современная клетка обладает совершенным, удивительно эффективным механизмом – молекулярной машиной, называемой АТФ-синтаза, занимающаяся в митохондриях синтезом аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), содержащей макроэргическую связь. Энергия, получаемая при окислении воды, идет на то, чтобы продукты реакции – протон и гидроксил – разделить в пространстве. Протон выбрасывается из митохондрий через внутреннюю мембрану в межмембранное пространство (сам по себе протон не может проникнуть через мембрану митохондрии, эта мембрана непроницаема для заряженных частиц), и гидроксогруппы, которая остается внутри митохондрии. В результате возникает разница концентраций ионов водорода (ΔpH – то есть кислотности среды) и разница потенциала: положительные заряды снаружи митохондриальной мембраны, а отрицательный внутри. То есть энергия, полученная при окислении, запасена в виде электрохимической энергии. Электрический потенциал на мембране митохондрий достигает 200 милливольт, а толщина мембраны не превышает 10 нм.

Протоны могут перекачиваться через мембрану и при фотосинтезе в хлоропластах или в клетках фотосинтезирующих бактерий (Рис. 1).

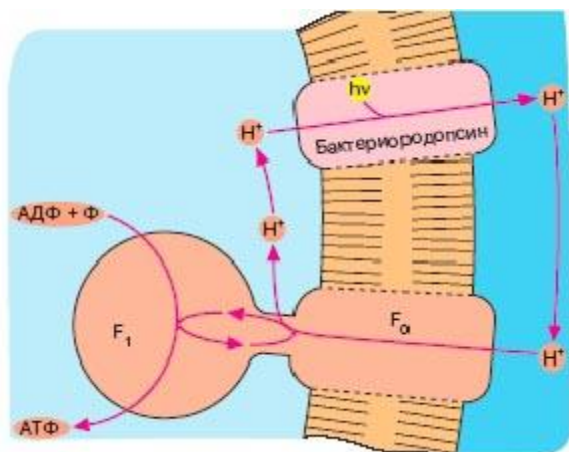


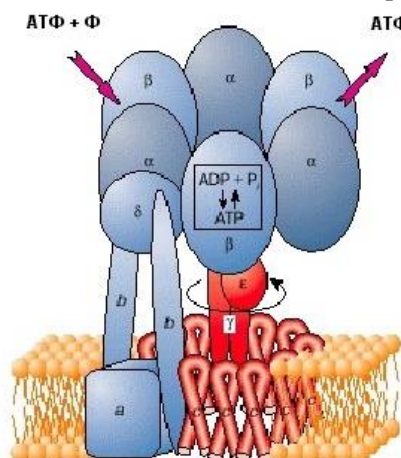
Рис. 1. В клетках солелюбивых галобактерий в процессе фотосинтеза белок бактериородопсин откачивает ионы H^+ из клетки наружу. Ионы H^+ возвращаются в клетку через АТФ-синтазный комплекс, обеспечивая его энергией для синтеза АТФ (рис. из статьи В.П. Скулачева, Соросовский образовательный журнал)

На рисунке представлена довольно простая система бактериального фотосинтеза, сопряженного с синтезом АТФ на примере галобактерий. Белок бактериородопсин под действием света выкачивает протоны изнутри бактериальной клетки наружу, и на мембране снаружи избыток протонов, и, соответственно, образуется положительный заряд. То есть в данном случае электрохимический потенциал на мембране бактерии возникает не за счет окисления веществ в процессе дыхания, а за счет работы, связанной со световой энергией.

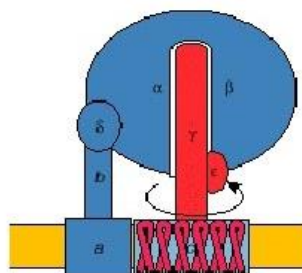
Синтезом АТФ занимается молекулярная машина, которая называется АТФ-синтаза, состоящая из двух частей. Первая погружена в мембрану называется F_0 (рис. 1) и представляет собой протонный канал в мембране, по которой протон может попасть внутрь митохондрии. Протон попадает внутрь с потерей энергии, которую улавливает

вторая часть молекулярной машины, которая называется F_1 . Эта часть АТФ-синтазы торчит внутрь митохондрии и использует энергию "падающих" через F_0 протонов для того, чтобы аденозиндифосфат соединился с фосфатом посредством макроэргической связи и образовал молекулу АТФ.

АТФ-синтазе прежде всего совершается работа механическая, так как для осуществления синтеза АТФ в АТФ-синтазе крутится белковая структура (см. рис. 2).



Ансамбль α и β субъединиц имеет размер 8 нм в высоту и 10 нм в диаметре



Она состоит из двух частей – статора (на рисунке 2 помечено синим цветом), и ротора (обозначен красным). Статор состоит из трех альфа субъединиц и трех бета субъединиц – они занимают химическую часть работы: синтезом АТФ из АДФ и фосфата. В собранном состоянии все вместе эти субъединицы по форме напоминают слегка приплюснутый шар 8 нм в высоту и 10 нм в диаметре.

К ним примыкает дельта субъединица, и все вместе эта система образует F_1 субъединицу молекулярной машины. Здесь же есть опора, которая «якорит» всю систему в мембране. Как известно, мембрана сделана из фосфолипидов (на рисунке показаны желтым). Гидрофильные "головки" фосфолипидов обращены в водную поверхность, а гидрофобные "хвосты" погружены внутрь мембраны, и именно они препятствуют перемещению заряженных частиц через мембрану. Вращающаяся часть машины, ротор, состоит из гамма и эпсилон субъединиц. Эта конструкция погружена в структуру, сделанную из одинаковых белков, они обозначаются буквой c . Статор держится в мембране, а ротор крутится. И энергия протона используется на то, чтобы прокрутить ротор этой машины.

Молекулярная машина работает в обе стороны (так же как и катализаторы, которые проводят реакцию как в прямую, так и в обратную стороны). Если течет протонный ток с наружной мембраны внутрь, то синтезируется АТФ; если же протонного потенциала нет, но подать с внутренней стороны АТФ, то машина начнет «выкачивать» протоны, создавая протонный потенциал. При этом ротор также вращается.

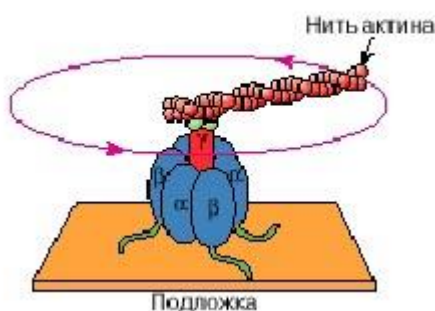


Рис. 3. Схема вращения флуоресцентной метки на актиновом хвостике

Для того, чтобы доказать, что в АТФ синтазе вращается часть машины, F_1 фрагмент перевернули, «пришили» к неподвижной подложке, а к гамма-субъединице навесили искусственным образом нить актина (длинный белок, который можно было увидеть в микроскоп, так как он был мечен флуоресцентной меткой). Затем подали к этой системе энергию в виде АТФ, и оказалось, что при наличии АТФ гамма субъединица начала крутиться. Все это сняли на пленку. Было видно, как крутится флуоресцентная метка на актиновом хвостике, и было показано, что действительно происходит вращение во время работы этой молекулярной машины (рис. 3).

Теперь разберем, как же крутится этот ротор; как работает электромотор в мембране клеток, как у бактерий, так и у митохондрий высших организмов. Если вы вспомните временную ось возникновения жизни, то увидите, что возникнуть этот мотор должен был более трех миллиардов лет назад.

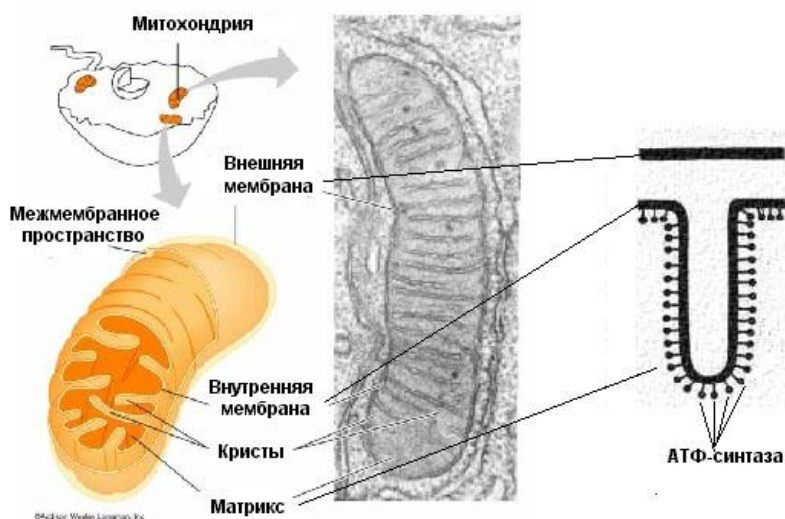
Как же используется протонный ток, чтобы крутить мотор? Оказалось, что в статоре имеется протонный канал, т.е. такой белок, который образует проход для протона. Но этот канал не сплошной. Если бы был канал, который пронизывал всю мембрану насквозь, то из-за разницы потенциалов все протоны потекли бы внутрь митохондрии, и произошла бы деэнергетизация

мембраны, т.е. она бы разрядилась. Но канал устроен очень хитро. Он состоит из двух половинок (полуканалов), которые, к тому же, смещены одна относительно другой (рис. 4).

Структура этой машины такова, что протон проваливается через полуканал с наружной стороны митохондриальной мембраны, но попасть внутрь митохондрии он не может. Сваливается протон на подставленную ему аминокислоту ротора и эту аминокислоту протонирует, то есть на аминокислоте появляется дополнительный положительный заряд. Затем, когда протонированная аминокислота на вращающемся роторе доедет до следующей половинки канала, ведущей уже внутрь митохондрии (а внутри протонов мало и, кроме того, там протон поджидают отрицательно заряженные ионы), то протон наконец "падает" внутрь и аминокислота освобождается от положительного заряда. Заряды в роторе и статоре расположены таким образом, что протонирование – депротонирование приводит к повороту машины. Таким образом, протон в два приема проваливается внутрь митохондрии, и за счет этого мотор проворачивается.

При разрыве $ATP = ADP + P$ образуется отрицательно заряженный фосфат, который гидратируется и за счет неё получается энергия. Но если синтез АТФ идет в той среде, где воды нет, т.е. в гидрофобной среде, то макроэргической эта реакция не является. Показано, что когда происходит образование ковалентной связи между фосфатными группами молекул АДФ и Ф, ферменту практически не требуется энергии. Реакции синтеза и гидролиза АТР в каталитическом центре фермента активно идут при отсутствии внешнего источника энергии. Условия, в которых находятся молекулы АДФ и Ф в каталитическом центре, существенно отличаются от условий протекания реакции в водной среде, благодаря чему образование молекулы АТФ в активном центре фермента может происходить энергетически "бесплатно". Энергия "падающих" протонов тратится потом на то, чтобы «выпихнуть» вон АТФ, отцепить его от каталитической субъединицы.

Таким образом, за счет электрохимического потенциала на внутренней мембране митохондрий внутри клетки или митохондрий совершается механическая работа, сопряженная с химическим синтезом.



На рисунке виден срез митохондрии (рис. 5). Внутри содержится матрикс и выросты (складки) – кристы, на которых и расположена АТФ-синтаза. Зачем нужны складки? Чтобы увеличить площадь поверхности. Количество складок внутри митохондрий зависит от того, насколько интенсивно ей приходится работать, сколько энергии нужно клетке. Митохондрии в клетках печени имеют гораздо меньше крист, чем, например, в клетках сердца.

В хлоропластах происходит точно такой же процесс синтеза АТФ, также работает АТФ-синтаза,

как и в митохондриях, но источником протонного потенциала является уловленная энергия света. Там тоже есть складки, они называются тилакоидами. Только в хлоропластах все как бы вывернуто наизнанку. То есть протоны за счет энергии света накапливаются снаружи этих образований.

Для осуществления обмена веществ необходим постоянный приток определённых веществ

извне; продукты диссимиляции выделяются во внешнюю среду. Таким образом, биологическая система является по отношению к окружающей среде *открытой системой*.

Продукты ассимиляции и диссимиляции являются результатами многочисленных и сложных химических реакций, объединённых в метаболические цепи, циклы, каскады: совокупности взаимосвязанных реакций, протекание которых *строго упорядочено во времени и пространстве*. В итоге осуществления клеткой метаболических циклов достигается определённый биологический результат: из аминокислот образуются молекулы белков и другие компоненты клетки, а в ходе катаболизма биологические макромолекулы расщепляются и выводятся во внешнюю среду. Упорядоченность различных сторон обмена веществ достигается благодаря *структурированности* объёма клетки, напр., выделения в ней водной и липидной фаз, наличия обязательных внутриклеточных структур, таких, как митохондрии, лизосомы, аппарат Гольджи и др. О важности свойства структурированности свидетельствует следующий пример. Тело микоплазмы (микроорганизма, занимающего по размерам и сложности строения промежуточное положение между вирусами и типичными бактериями) превосходит по диаметру атом водорода всего в 1000 раз. Даже в таком малом объёме осуществляется примерно 100 биохимических реакций, необходимых для жизнедеятельности этого организма. Для сравнения: жизнедеятельность клетки человека требует согласованного одновременного протекания более 10 000 реакций. При этом биологические системы характеризуются наличием механизмов и структур (подсистем), избыточного обеспечения главных функций на всех уровнях организации.

Из сказанного следует, что структурированность, т.е. упорядоченность внутреннего строения, необходима для эффективного обмена веществ. С другой стороны, любая упорядоченность для своего поддержания требует затраты *энергии*. Для выяснения характера связей между структурированностью, обменом веществ и открытостью живых систем полезно обратиться к понятию *энтропии*.

Согласно *закону сохранения энергии* (первое начало термодинамики), при химических и физических превращениях она не исчезает и не образуется вновь, а переходит из одной формы в другую. Поэтому теоретически любой процесс должен протекать одинаково легко в прямом и обратном направлениях. В природе такого, однако, не наблюдается. Без воздействий извне процессы в системах идут в одном направлении: теплота переходит от более тёплого объекта к холодному; в растворе молекулы перемещаются из зоны высокой концентрации в зону с малой концентрацией и т.д.

В приведённых примерах первоначальное состояние системы, благодаря наличию градиентов температуры и концентрации, характеризовалось определённой структурированностью. Естественное развитие процессов неизбежно приводит к *состоянию равновесия* как статистически более вероятному. Одновременно утрачивается структурированность. Мерой необратимости природных процессов служит энтропия, количество которой в системе обратно пропорционально степени упорядоченности (структурированности).

Закономерность изменения энтропии описывается вторым началом термодинамики. Согласно этому закону, в энергетически изолированной системе при неравновесных процессах количество энтропии изменяется в одну сторону. Оно увеличивается, становясь максимальным по достижении состояния равновесия. Живой организм отличается высокой степенью структурированности и низкой энтропией. Это достигается благодаря постоянному притоку извне энергии, используемой на поддержание внутренней структуры. Способность *противостоять нарастанию энтропии*, сохранять высокий уровень упорядоченности является важнейшим свойством жизни.

Биологические системы существуют благодаря постоянному процессу *самообновления*, в результате которого воссоздаются структуры, заменяющие утрачиваемые. Самообновление достигается благодаря использованию *биологической (генетической) информации*.

Молекулярный механизм использования биологической информации основан на функционировании в клетках уникальных химических соединений — биологических полимеров — *белков*, которые, выполняя роль биологических катализаторов (ферментов) и компонентов структуры, обуславливают протекание биохимических реакций в нужном направлении, с достаточной скоростью, при достаточно мягких условиях температуры и давления. Важнейшей особенностью процесса обновления является то, что каждое очередное поколение белковых молекул сохраняет исходную первичную структуру. Таким образом, всякий раз белки несут в себе одну и ту же биологическую информацию и, следовательно, выполняют одни и те же функции, необходимые биологической системе.

Постоянство биологической информации белковых молекул достигается тем, что в качестве

матриц для их синтеза используются молекулы *нуклеиновых кислот*. Информация, сохраняемая в ДНК, переносится на белок с помощью молекул РНК.

Хранение и использование биологической информации на основе *универсальных информационных макромолекул нуклеиновых кислот*, перекодирование её в процессе жизнедеятельности путём переноса на белки и далее на различные биологические структуры находят своё отражение в наличии *генотипа* и *фенотипа*. Воплощение исходной наследственной информации генотипа в информацию рабочих структур организма происходит в *процессе онтогенеза* — *индивидуального развития*.

Организмы обладают свойством менять своё состояние адекватно колебаниям параметров окружающей среды или внутренней среды. Такая реакция имеет приспособительный характер и зависит от наличия механизмов регистрации соответствующих колебаний, анализа поступающих данных, выработки стратегий по содержанию и интенсивности ответа. Такие механизмы проявляются у популяций организмов в качестве популяционных механизмов авторегуляции и определяют универсальные принципы существования биологических систем во времени и пространстве — их *эволюцию*.

Любая биологическая система находится *во взаимодействии с другими* и определяет иерархическую организацию жизни и её системный характер.

Биологическая система является целостной, но неоднородной системой, которой свойственна *иерархическая организация*. Под *системой* в науке понимают единство, или целостность, составленную из множества элементов, которые находятся в закономерных отношениях и связях друг с другом. Причём свойства системы как целого больше суммы свойств составляющих её элементов. Главные биологические категории, такие как генотип, клетка, организм, популяция, экосистема, биосфера, представляют собой системы. *Иерархической* называется система, в которой части, или элементы (подсистемы), расположены в порядке от низшего к высшему. В иерархических системах системы (подсистемы) более низкого уровня являются элементами системы более высокого уровня. Например, организмы (особи) являются элементами (подсистемами) системы популяций. Популяции — это элементы системы вида. Популяции разных видов — подсистемы (элементы) экосистемы и т.д. Иерархический принцип организации позволяет выделить в живой природе отдельные *уровни*, что удобно с точки зрения изучения жизни как сложной системы, состоящей из многих взаимодействующих подсистем, — по сути кибернетической системы.

Многоклеточный организм тоже представляет собой иерархическую систему, в которой выделяют молекулярный, клеточный, тканевый и органнй уровни организации, взаимодействующие друг с другом через сложную сеть регуляторных механизмов, формирующиеся в ходе межорганизменной рекомбинации и онтогенетической дифференцировки с использованием всего нужного их потенциала. То же касается и надуровневых уровней. Популяции, виды, экосистемы постепенно меняются в процессе эволюции. В каждом из уровней выделяются *элементарные единицы и элементарные явления*. Элементарная единица — это структура, закономерные изменения которой, обозначаемые как элементарное явление, составляют специфический для соответствующего уровня вклад в процесс сохранения и развития жизни. Соответствие выделяемых уровней узловым моментам эволюционного процесса, вне которого не стоит ни одно живое существо, делает их всеобщими, распространяющимися на всю область жизни.

Элементарной единицей на *молекулярно-генетическом уровне* служит *ген* — последовательность нуклеотидов ДНК (или РНК вирусов), в которой закодирована последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Структура ДНК обеспечивает существование двух элементарных явлений жизни — репликации и транскрипции. *Репликация* (конвариантная редупликация) — удвоение цепочек ДНК обуславливает преемственность наследственной информации при делении и соматических, и половых клеток. Репликация тем самым — основа передачи наследственной информации в череде поколений организмов. Второе элементарное явление (функция) ДНК — *транскрипция* — передача генетической информации с ДНК на РНК (возможна и обратная транскрипция, см. рис 6; источник: <http://www.bio.msu.ru>). В результате второго этапа передачи этой информации с РНК на структуру белков — *трансляции* — осуществляется обмен вещества и энергии.

В 1975 г. Говард Темин и Дэвид Балтимор независимо друг от друга открыли обратную транскрипцию. Оказалось, что существует фермент ревертаза, который синтезирует ДНК на матрице РНК. Они за это открытие получили Нобелевскую премию.

Еще одно открытие (и тоже удостоенное Нобелевской премии) было сделано в 1989 году Сидней Олтменом и Томасом Чеком. Оказалось, что РНК может выполнять ферментативную

функцию. Олтмен и Чек установили, что молекула РНК сама способна «откусить» от себя кусочек, и для этого ей не нужны никакие белки. Потом были найдены другие, более сложные формы каталитической активности РНК. РНК-ферменты были названы рибозимами (по аналогии с белковыми ферментами, энзимами). Надо отметить, что ДНК также может работать как дезоксирибозим, но таких экспериментов гораздо меньше, чем экспериментов с рибозимами.

РНК работают несколько медленнее белков, а в некоторых ферментах РНК выполняют основную работу, а белки ей помогают, то есть без белков она выполняет свою работу гораздо хуже, но тем не менее может работать и без белков. Когда были открыты рибозимы, ученые – биологи стали ставить РНК в центр размышлений о происхождении жизни и о ранних этапах эволюции жизни. Во-первых, РНК – нуклеиновая кислота, которая может образовывать комплементарные связи, то есть ее можно реплицировать. Есть вирусы, содержащие РНК, которая реплицируется, у этих вирусов есть специальный фермент РНК-репликазы. То есть РНК может выполнять функцию репликации, ферментативную также может выполнять, то есть она может работать как РНК-геном и как РНК-фермент.

Гипотеза о том, что РНК могла возникнуть раньше, чем ДНК и белки, была названа РНК-миром. Сейчас это считается во многих учебниках общепризнанным фактом, хотя, строго говоря, нельзя исключить другие сценарии развития жизни. Гипотеза объясняет очень многое, гораздо больше, чем другие гипотезы. Гипотеза о том, что белки лежат у истоков жизни менее рациональна, так как надо искать еще и ответ на вопрос, почему белки, которые самореплицировались, утратили потом эту способность?

Гипотеза РНК-мира не говорит о самом начале возникновения живых молекул на Земле, она говорит о следующем этапе эволюции, когда биомолекулы существуют, существуют какие-то процессы, но мир еще не такой, как сейчас, к которому мы привыкли. ДНК в том мире еще нет, белков, видимо, тоже нет, хотя аминокислоты и олигопептиды уже есть, нет процесса трансляции, зато есть процесс транскрипции, только РНК не на ДНК синтезируется, а на РНК. Есть РНК-геном, на котором синтезируется рабочая молекула РНК-фермента. Некоторые авторы, пытаясь реконструировать особенности этого мира предполагают, что тРНК – это реликт РНК-мира, и что РНК-геном был похож на тРНК. Молекулы тРНК участвуют не только в биосинтезе белков в качестве переносчиков аминокислот, но участвуют и в других процессах, в том числе и регуляторных. Предполагают, что три нуклеотида, которые располагаются в антикодоне, были меткой для генома, а в рабочей молекуле РНК этих нуклеотидов не было. Рабочие копии молекул РНК могли разрушаться во время работы, и их не надо было использовать для репликации. РНК-геном с меткой являлся матрицей для синтеза множества рабочих молекул, а когда надо реплицировать РНК, то по этой метке узнают, какую именно молекулу надо реплицировать, образуется копия вместе с меткой и уже с этой метки образуется новая геномная РНК. Подчеркнем, что это только гипотеза и доказать пока что ее нельзя, хотя есть некоторые указания на то, что такие процессы могли идти.

Следующий появившийся процесс – трансляция. На РНК начали синтезироваться белки и есть множество гипотез, как и почему это произошло и почему это было выгодно. Считают, что последней появилась ДНК. Так как РНК менее стабильна, ДНК стала выполнять функции генома, а РНК сохранила только часть функций, которые имела в РНК-мире. ДНК-копии молекул РНК могли возникнуть в процессе обратной транскрипции. Но для того, чтобы считывать информацию с ДНК, должен был появиться процесс транскрипции. Возможно, сначала для репликации ДНК требовалось перевести ее в РНК-овую копию, а потом путем обратной транскрипции синтезировать новую ДНК. Но на каком-то этапе должна была появиться репликация ДНК без РНК-посредника. Правда, совсем без РНК до сих пор обойтись не удастся – напомним, что ДНК-полимеразе для инициации синтеза ДНК требуется РНК-затравка.

Предполагаемый порядок появления функций живого такой: каталитические функции рибозимов и репликация РНК, затем добавляется трансляция, затем добавляется обратная транскрипция и транскрипция РНК на ДНК, после этого ДНК-репликация. Позже всего возникла компактизация ДНК, которая позволила увеличить размер генома (с участием белков-гистонов и нуклеосомов).

Интересно заметить, что, так как во всех ныне живущих организмах от бактерий, вирусов и до человека используется один генетический код и основные метаболические процессы сходны. Считают, что все ныне живущие организмы произошли от одного общего предка. Общим предком считается коллекция клеток и субклеточных структур или еще точнее представлял собой коллекцию метаболических процессов и катализаторов, их регулирующих.

Этот общий предок, имевший все основные системы современных организмов (ДНК, РНК, белок), называется прогенот (прародитель). Далее пошла эволюция, которую более понятно, как изучать. На счет того, что было до этого, можно строить только гипотезы, но гипотезы эти должны быть обоснованы. Например, есть работы, в которых пытаются реконструировать метаболизм РНК-мира. Как это делают? В начале изучают метаболические процессы современной клетки и пытаются в них найти реликты РНК-мира. То есть если представить, что существовал РНК-мир, то современный метаболизм был «написан» поверх того, который существовал тогда. Например, мы знаем, что АТФ работает как донор фосфора, но донором фосфора могут быть и другие молекулы. Зачем же тогда сохранять молекулу, содержащую рибонуклеиновую часть? Предполагают, что это как раз реликт РНК-мира. Не только АТФ имеет функции, параллельные с другими веществами, но и множество рибонуклеиновых ко-факторов, то есть соединений, участвующих в ферментативных реакциях, служащих посредниками в работе ферментов (например НАДФ – никотинамид динуклеотидфосфат и др). Если какие-то процессы идут с участием ко-факторов, в состав которых входит кусочек РНК, и такие же процессы могут идти в других организмах или в других частях клетки без участия этого рибо-кусочка, т.е. есть другой донор фосфорной группы или донор метильной группы, то предполагают, что там, где ко-фактор с РНК-составляющей есть реликт РНК-мира. И, проделав такой анализ, нашли процессы, которые могли быть представлены в РНК-мире. Интересна такая особенность, что синтез жирных кислот, предположительно, не был представлен в списке таких процессов, ведь для этого нужны обязательные белковые компоненты, которых тогда не было.



Рис. 6. «Главная догма» (Ф. Крик): Однонаправленная передача наследственной информации в ряду ДНК→РНК→Белок (или генотип→фенотип) (<http://www.bio.msu.ru>)

В силу ограниченной стабильности молекул или ошибок репликации ДНК происходят нарушения, которые изменяют информацию, закодированную в генах. В последующих циклах репликации эти изменения воспроизводятся в молекулах-копиях и наследуются организмами дочернего поколения. Изменения возникают и распространяются закономерно, что и делает

редупликацию ДНК конвариантной. Вариабельность признака зависит от вариабельности гена и среды, а также «случайного шума», что делает упомянутое влияние вероятностным.

Важнейшее свойство биологических систем – способность противостоять всевозможным помехам - мутациям (внутренние помехи), изменениям параметров среды обитания (внешние помехи) благодаря резервной информации на всех уровнях организации – молекулярном, клеточном, организменном и т.д., обеспечивающих регуляторные механизмы и эволюционную пластичность. Поскольку все эти виды помех – абсолютно неизбежны, неустойчивые организмы будут погибать или оставлять меньше потомства через отсеивание отбором, и как следствие подвергаться эволюционным преобразованиям. Главным итогом этих преобразований будет являться повышение устойчивости биологических систем.

Воплощение биологической информации в конкретные процессы жизнедеятельности требует специальных структур, энергии и разнообразных химических веществ. Описанные выше условия в живой природе обеспечивает клетка — элементарная структура клеточного уровня. Элементарное явление представлено реакциями клеточного метаболизма, составляющими основу потоков энергии, веществ и информации. Благодаря деятельности клетки, поступающие извне вещества превращаются в субстраты и энергию, которые используются (в соответствии с имеющейся генетической информацией) в процессе биосинтеза белков и других соединений, необходимых организму. Таким образом, на клеточном уровне сопрягаются механизмы передачи биологической информации и превращения веществ и энергии. Элементарное явление на этом уровне служит энергетической, вещественной и информационной основой жизни на всех других уровнях её организации.

Элементарной единицей организменного (онтогенетического) уровня является особь в её развитии от момента зарождения до прекращения существования в качестве живой системы. Закономерные изменения организма в индивидуальном развитии составляют элементарное явление данного уровня. Эти изменения обеспечивают рост организма, дифференциацию его частей и,

одновременно, интеграцию развития в единое целое, специализацию клеток органов и тканей. В ходе онтогенеза в определённых условиях внешней среды происходит воплощение наследственной информации в биологические структуры и процессы: на основе генотипа формируется фенотип организмов данного вида. Иногда в формировании фенотипических признаков различных групп организмов могут участвовать «чужеродный» генетический материал, заимствованный в результате различных рекомбинаторных механизмов (обычно близкородственных, но не только) и/или горизонтального переноса генов, а также у «эгоистичных» репликаторов – вирусов и мобильных генетических элементов. На схеме показано (рис. 7), как может быть изменено фенотипическое проявление признака при участии механизмов горизонтального переноса.



Рис. 7. Симбиотические бактерии перекрашивают своих хозяев в зеленый цвет (<http://www.bio.msu.ru>).

Элементарной единицей *популяционно-видового уровня* служит *популяция* — совокупность особей одного вида. Объединение особей в популяцию происходит благодаря общности генофонда, используемого в процессе полового размножения для создания генотипов особей следующего поколения. Популяция в силу возможности межпопуляционных скрещиваний представляет собой *открытую генетическую систему*. Действие на генофонд популяции элементарных эволюционных факторов, таких как наследственная изменчивость, изоляция, динамика численности популяции и естественный отбор, приводят к эволюционно значимым изменениям генофонда и фенотипов, которые составляют элементарные явления на данном уровне организации.

Популяции разных видов для устойчивого поддержания непрерывности потока энергии и вещества, а также биологической информации внутри себя взаимодействуют с другими популяциями того же вида, а также популяциями других видов, преобразуются в сообщества. Структура сообществ во многом определяется абиотическими показателями среды (такими как климат, химизм почвы, гидрологические условия и т.д.), допускающей существование членов сообщества на определённой территории, а также биогеохимическими особенностями живого вещества данного сообщества. Так образуются динамические, устойчивые во времени, обладающие определённой пластичностью и устойчивостью, *биогеоценозы (экосистемы)*, которые служат элементарной единицей более крупных объединений – *биомов*, таких как природно-климатические зоны. Элементарной эволюционирующей единицей экосистемного уровня можно принять коадаптивные комплексы, формирующие вариации вещественно-энергетического потока и структурные особенности таких подсистем, составляющих элементарное явление уровня организации. Экосистемы разного уровня, различаясь по качественному составу и занимаемой части Земли, объединены на планете в единый комплекс – область распространения жизни, или *биосферу*.

Приведённые выше уровни отражают важнейшие биологические явления, без которых невозможны эволюция и, следовательно, само существование жизни. Хотя элементарные единица и явление на выделяемых уровнях различны, все они тесно взаимосвязаны, решая свою специфическую задачу в рамках единого эволюционного процесса.

Такие свойства как дискретность, структурированность, вещественно-энергетическая открытость, противозэнтропийная направленность характеризуют в равной степени молекулярный,

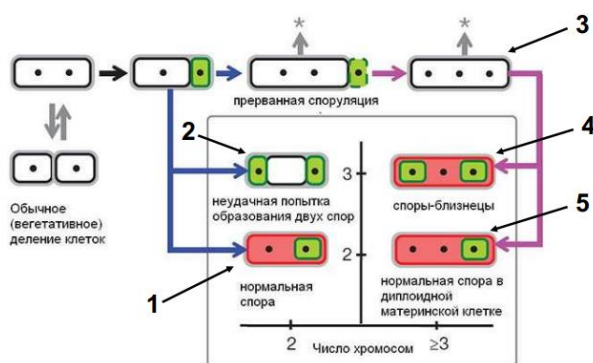
клеточный, онтогенетический, популяционный, экосистемный уровни организации жизни. Вместе с тем, такое свойство как наличие генотипа и фенотипа прямо относится лишь к организменному уровню и, возможно, к клеточному. Нетрудно, однако, видеть, что и оно является всеобщим, определяющим жизнь как таковую. Действительно, *генотипы* представляют собой совокупность генов. С другой стороны, генотипы особей, принадлежащих одной популяции, образуют её *генофонд*. Именно этот генофонд служит источником генотипов организмов следующего поколения.

Экосистемы, в свою очередь, представляют собой не случайные ассоциации организмов разных видов, а исторически сложившиеся сообщества коадаптированных организмов. Возможно, коэволюционируют не только организмы, но и физико-химические показатели почвы, как биокосного образования. Взаимоприспособленность складывалась в процессе эволюции живого населения определённой территории и закреплена наследственно в генотипах особей и популяций, составляющих экосистемы.

Традиционно способность к росту как одно из свойств жизни относят к организму, связывая его с индивидуальным развитием последнего. На самом деле закономерные циклы развития, включающие изменение количественных и качественных показателей биологической системы, характеризуют элементарные структуры всех уровней.

Результатом закономерных циклов развития элементарных структур разных уровней организации жизни нередко бывает размножение. Репликация приводит к увеличению числа молекул ДНК, клеточные циклы — количества клеток, размножение на популяционном уровне — числа особей. Вместе с тем, размножение в биологическом понимании — это обязательно воспроизведение в известных пределах колебаний определённой внутренней организации. Принцип воспроизведения «себе подобного» лежит в основе сохранения во времени элементарных структур всех уровней и, следовательно, тех элементарных явлений, которые с ними связаны. На молекулярно-генетическом уровне это двойная спираль ДНК, клеточном — клетка, онтогенетическом — особь биологического вида, популяционно-видовом — популяция с присущим ей генофондом, возрастной и половой структурой, биогеоценотическом — определённый состав, включающий продуцентов, консументов, деструкторов из числа видов адаптированных в ходе предшествующей эволюции к данным абиотическим условиям.

Динамическая упорядоченность возникает на основе информации, которая и воспроизводится в соответствующей структуре. Первичная биологическая информация записана в молекулах нуклеиновых кислот. Расчёты показывают, однако, что одной её недостаточно для кодирования всего многообразия живых структур от белковых молекул до различных биогеоценозов. Необходимая дополнительная информация появляется в биологических структурах в процессе их развития вследствие того, что они являются *самоорганизующимися системами*. Они отличаются низкими значениями энтропии, т.е. находятся далеко от состояния термодинамического равновесия. Подобное неравновесное состояние поддерживается благодаря энергии и вещества, проходящих через названные системы. Процессы в самоорганизующихся системах сопровождаются рассеиванием энергии, в связи с чем их называют *диссипативными*.



Черные точки - хромосомы. Зеленым цветом выделены формирующиеся споры, красным — материнские клетки. По горизонтальной оси — число хромосом, по вертикальной — число «отсеков», на которые разделилась исходная клетка. Стрелка со звездочкой символизирует возможность возвращения к обычному (вегетативному) размножению путем деления.

Рис. 8. Альтернативные пути развития у бактерий с дестабилизированной системой споруляции (<http://www.bio.msu.ru>).

Важная их черта — *целостность*, проявляющаяся в том, что поведение элементов в этих системах определяется в значительной мере структурой самой системы, а не только их собственными свойствами. В своём развитии системы проходят ряд устойчивых состояний, разделённых периодами неустойчивости, с которыми связано возникновение новой информации. В каждом из таких периодов возможен выбор между несколькими вариантами дальнейшего развития, однако в целом процессу развития свойственно закономерное достижение определённого конечного результата (*эквифинальность*), который достигается включением всего потенциала биологической системы. Например, внешнее воздействие может привести к дестабилизации онтогенеза. Это приводит к появлению разнообразных «морфозов» —

аномальных фенотипов (реализуются доселе скрытые альтернативные пути развития). Если какой-то из аномальных фенотипов окажется «удачным» (адаптивным в новых условиях), отбор в дальнейшем будет закреплять мутации, повышающие вероятность реализации именно этого альтернативного пути развития (рис. 8).

В результате аномалия станет новой нормой, которая называется «генетической ассимиляцией морфозов». В ходе стабилизации новой нормы возникают новые скрытые альтернативные пути развития, которые смогут реализоваться при следующем «кризисе». Особенность этой модели в том, что эволюционное преобразование не начинается с генетических изменений, а заканчивается ими. «Эволюционные изменения начинаются с фенотипа и распространяются по мере их стабилизации в направлении генома, а не наоборот» (М.А. Шишкин). Это не ламаркизм, т.к. «фиксация эволюционных изменений в геноме» происходит на основе дарвиновского механизма, то есть путем закрепления отбором случайных мутаций, объяснимая в рамках эпигенетической теории эволюции. Эксперимент, проведенный группой ученых (Eldar A. et. al., 2009, см. схемы) с анализом споруляции бактерий, убедительно свидетельствует о наличии «скрытых» возможностей достижения «эквивинальности» биологической системой. Авторы сконструировали 53 мутантных штамма. В геном вносились мутации, нарушающие экспрессию *spoIIR*. Этот ген необходим, чтобы формирующаяся спора могла передать в материнскую клетку сигнал, блокирующий формирование второй септы. Хотя мутации были разные, фенотипический эффект у них оказался похожим. Во всех случаях произошла дестабилизация системы спорообразования – 1) нормальная споруляция, 2) прекращение начавшейся споруляции, 3) неудачная (приводящая к гибели) попытка образования двух спор в одной материнской клетке, 4) успешное формирование двух спор-близнецов. Вместо единственного пути развития, который характерен для «диких» бактерий, бактерии-мутанты демонстрировали 5 вариантов развития, причем выбор варианта осуществлялся случайным образом. Генотип влиял только на вероятность, то есть частоту реализации каждого из них. Весь спектр морфозов проявляется в генетически однородных популяциях каждого из 53 мутантных штаммов. В эволюционной перспективе один из морфозов (образование спор-близнецов) может оказаться полезным — напр., если обычное размножение реализовать трудно и удобнее размножаться спорами. В периоды неустойчивости система отличается повышенной чувствительностью к действию разнообразных внешних факторов (*критические периоды*).

Одна из поразительных особенностей любой биологической системы — необычно высокая степень координации между её отдельными частями. У животных от нескольких миллионов до нескольких миллиардов нейронов и мышечных клеток своим согласованным действием обеспечивают координированные движения, сердцебиение, кровообращение и дыхание. Совершенно очевидно, что все эти высококоординированные, когерентные процессы становятся возможными только благодаря обмену информацией, которая должна быть передана, принята, обработана, преобразована в новые формы и распределена между различными частями системы.

Свойство согласованного взаимодействия подсистем на всех уровнях организации биологических систем обеспечиваются механизмами, определенными динамическими регуляторными сетями с отрицательной обратной связью, имеющими свойство накапливаться («избыточность», дублирование функций), наличием репарационных подсистем (например, белки-шапероны, SOS-системы и т.п.) и эволюционировать во времени и усиливаться через включение других подсистем.

Интересен вопрос, занимался ли рибо-организм кислородным фотосинтезом? Ведь кислород появился в атмосфере 2 млрд. лет назад, произошло изменение бескислородной атмосферы на кислородную. Если реконструкция покажет, что в рибо-организме мог идти кислородный фотосинтез, то это означало бы, что рибо-организмы жили 2-3 млрд лет назад, а в это время уже есть вполне заметные следы прокариотических клеточных структур в осадочных породах, и тогда можно предположить что их оставили не ДНК-овые организмы, а РНК-овые.

Традиционно принято считать, что сначала появились прокариоты, затем эукариоты, многоклеточные, затем социальные организмы, затем человеческое общество. Иногда задают вопрос: а почему бактерии еще существуют? Почему более совершенные организмы (эукариоты) не вытеснили прокариот. На самом деле эукариоты не могут жить без прокариот, ведь эукариоты возникли на Земле, где уже жили бактерии, они встроены в эту систему. Эукариоты едят бактерий, потребляют то, что сделали бактерии, они приспособлены именно к жизни, которую им создали бактерии. Если прокариот убрать, то рухнет фундамент жизни на Земле. Каждый новый, более

сложный интегративный уровень жизни возникал на основе уже сложившейся предшествующей системы, приспосабливался к ней, и без нее существовать уже не мог.

Разнообразие бактерий велико, они используют очень разные химические реакции как источники энергии. По существу в современной биосфере все геохимические циклы контролируются в основном бактериями. Сейчас они ведут некоторые ключевые реакции, например, цикл железа, цикл серы, фиксацию азота. Никто, кроме бактерий, не может из атмосферы достать азот и включить в состав собственных молекул.

Не считаясь с увеличением или уменьшением энтропии, все биологические системы, их отдельные структуры и каждая из их многочисленных взаимосвязанных систем стремятся к непрерывному увеличению информации, в том числе «скрытой», которая обретает смысл в процессе взаимодействия с окружающей средой.

Отдельная структура биологической системы нередко получает сигнал из химического поля, создаваемого благодаря производству и диффузии химического вещества. Это поле, таким образом, играет роль информатора, объединяющего биологические системы разного уровня в единое целое — в конечном итоге проявляющегося как экосистема.

Можно предположить, что в процессе эволюции флуктуации приводили, прежде всего, к возникновению макромолекул, обладавших способностью к автокаталитическому размножению. Ценность информации, передаваемой такой молекулой своему фенотипу, определялась окружающей средой, к которой относятся другие молекулы и другие фенотипы. Таким образом, возникло взаимодействие между мутацией и отбором новых типов молекул и соответствующих им фенотипов, т.е. возникла информация, дошедшая до наших дней. Полезна или бесполезна информация, проверялось путём взаимодействия новых молекул с окружающей средой. В ходе эволюции некоторые организмы потенциально вполне могли выработать более точную систему репликации и уменьшить темп мутагенеза, однако этого не произошло. Видимо, отбор в этом направлении не работает, потому что низкий темп мутагенеза снижает адаптивность всего сообщества организмов, находящихся в кооперативных отношениях друг с другом.

ЧАСТЬ I. СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКОЙ СРЕДЫ

По данным палеоэкологии в геологической истории на основе изменения физико-химических параметров ландшафтов неоднократно исчезали одни биологические системы и возникали другие. Так, мы сегодня не встретим красноцветные ландшафты, просуществовавшие на Земле не менее 1 млрд. лет (они были ещё в неогене), хвойно-гингковую тайгу, доминировавшей в мезозое, тундростепи ледникового периода. В то же время, в те эпохи не было современных ландшафтов, как тундра, появившаяся с начала четвертичного периода, степи (саванны, прерии), известные с неогена.

Несмотря на огромное разнообразие биотических характеристик древних и современных сред жизни, сформированных на разнообразной ландшафтной основе прошлых геологических эпох, определённых физическими, химическими и биологическими факторами, проявляются общие тенденции в системной организации жизни.

Системогенез жизни проявляется, прежде всего, в усилении автономизации от физико-химических параметров среды и оптимизации структур через интегрированность подсистем в целостные функциональные системы. Механизмы системогенеза связаны с адаптациями на основе сложной системы обратных связей подсистем на организменном уровне, накопления резерва «скрытой» изменчивости на молекулярно-генетическом уровне, появлением регуляторных механизмов на основе работы специальных макромолекул на клеточном уровне и обмена веществ и потоков энергии, завершающихся формированием отдельных биогенных циклов на экосистемном уровне. В частности, в эксперименте по эволюции бактериальных сообществ показано, что при совместной эволюции бактерии приспосабливаются друг к другу, делят ниши и начинают использовать продукты жизнедеятельности друг друга, формируя замкнутые биохимические циклы (Lawrence et al., 2012). Известно, что при переходе вещества и энергии с одного трофического уровня экосистемы на следующий, по цепям питания следующим уровнем усваивается 10-20 % от накопленного на более низком уровне (Шварц С.С.). Потери энергии порядка 80-90 % нельзя считать «максимальной эффективностью». Но в этом случае оптимизируются соотношения в пирамиде биомасс и энергии при данных абиотических условиях и данной структуре экосистемы. Эта оптимальность есть результат коадаптивной эволюции видов — компонентов биоценоза.

Важным итогом системной организации жизни стали её устойчивость и пластичность, основанные на непрерывном круговороте веществ, связанном с направленными потоками энергии в единую систему глобального функционирования живого вещества биосферы. В этой системе не только полностью завершаются отдельные биогенные циклы, но и реализуется тесная взаимосвязь с физико-химическими процессами. В основе выработки механизмов повышения устойчивости биологических систем лежит не только генетическая программа (генные комплексы), но и среда и «случайный шум». Все наследственные изменения, повышающие устойчивость развития (устойчивость реализации «нормального» фенотипа невзирая на все помехи) поддерживается отбором.

Важнейшим свойством биологических систем выступает способность противостоять всевозможным помехам (внутренним — мутации, внешним — изменения среды, а также всегда существующим в клетке некоторому уровню хаотичности на молекулярном уровне, в организме — на клеточном уровне и т.д.). Поскольку все эти виды помех абсолютно неизбежны, неустойчивые организмы будут погибать или оставлять меньше потомства (отсеиваться стабилизирующим отбором).

Устойчивость биологических систем к различного рода помехам способствует накоплению нейтральной наследственной изменчивости, в том числе так называемой «скрытой» изменчивости. Выход из строя механизмов поддержания устойчивости может привести к взрывообразному росту видимой изменчивости. Накопленная изменчивость делает организмы «эволюционно пластичными», то есть способными быстро приспосабливаться к новым условиям.

К механизмам поддержания устойчивости биологической системы относятся регуляторные контуры с отрицательной обратной связью, «избыточность» функций, а также специальные белки-шапероны. Выяснено, что хотя есть ключевые гены, определяющие дорзовентральный градиент развивающегося зародыша, существуют отрицательные обратные связи, от которого зависит дорзовентральная «разметка» эмбриона. Кажущаяся «избыточность» многих биосистем на самом деле является средством повышения устойчивости. В эксперименте с дрожжами *Saccharomyces cerevisiae* (Maureen E. H. et al., 2008) показано, что из около 6000 генов в их геноме удаление 4000 из них не только не смертельно, но даже не сказывается на жизнеспособности дрожжей. Удаление еще

1000 генов снижает жизнеспособность, но не приводит к гибели. Только 1000 генов из 6000 – абсолютно необходимы для выживания. Экспериментально показано, что «ненужные гены» не нужны только при росте дрожжей в стандартных лабораторных средах. Практически все эти гены оказались полезными при росте в тех или иных нестандартных условиях (защита от ядов, синтез недостающих питательных веществ). Белки-шапероны, имеющиеся практически у всех организмов – одна из универсальных адаптаций для повышения устойчивости, помогающие другим белковым молекулам принять «правильную» трехмерную конфигурацию. Они защищают одновременно и от внешних, и от внутренних помех, а также блокируют многие мутации. Например, выход из строя шаперона Hsp-90 приводит к массовому появлению (или проявлению) разнообразных уродств и аномалий развития. Развитие становится нестабильным, проявляется «внутренний хаос» (Rutherford S.L., Lindquist S., 1998).

Биологические системы и отдельные их блоки (подсистемы) обладают высокой «помехоустойчивостью», который достигается благодаря естественному отбору (стабилизирующая форма), поддерживающий развитие адаптаций, повышающих устойчивость к «помехам», в частности, к потенциально вредным мутациям. Благодаря помехоустойчивости в генофонде свободно накапливаются мутации, которые до поры до времени не влияют на приспособленность (остаются нейтральными) или вовсе не проявляются (скрытая изменчивость). Некоторые мутации, бывшие нейтральными в прежних условиях, могут оказаться полезными при изменении среды. Чем больше таких мутаций накопилось в генофонде, тем больше шансов, что какие-то из них «пригодятся» в новых условиях. Таким образом, отбор, «пытаясь» сделать организмы устойчивыми, делает их пластичными.

Важнейшим механизмом, повышающим устойчивость биологических систем разного ранга, выступает эпигенетические преобразования. Очень часто возникает впечатление, что у организма как бы уже имеется потенциально возможный альтернативный путь развития, который приводит к формированию нового признака (даже если в нормальных условиях этот путь никогда не реализуется). При критических проявлениях как внешних условий (температура, химический состав среды и т.п.) или внутренних дестабилизирующих факторов (мутации) за ограниченный временной отрезок (буквально в смежных поколениях) срабатывает альтернативная программа. На основе подобных фактов многие ученые полагают, что именно онтогенез (как сложная помехоустойчивая система развития) является главным действующим лицом эволюционной драмы. Внешнее воздействие (напр., резкое изменение среды) приводит к дестабилизации онтогенеза. Это приводит к появлению разнообразных «морфозов» – аномальных фенотипов (реализуются доселе скрытые альтернативные пути развития). Если какой-то из аномальных фенотипов окажется «удачным» (адаптивным в новых условиях), отбор в дальнейшем будет закреплять мутации, повышающие вероятность реализации именно этого альтернативного пути развития. В результате аномалия станет новой нормой. Это называют «генетической ассимиляцией морфозов». В ходе стабилизации новой нормы возникают новые скрытые альтернативные пути развития, которые смогут реализоваться при следующем «кризисе», т.е. эволюционное преобразование не начинается с генетических изменений, а заканчивается ими (Шишкин, 1988).

Системная организация жизни вела к активизации участия живых организмов в составе надорганизменных систем в формировании физико-химической основы среды — особенностей климата, типов почв, вариантов ландшафта, характера циркуляции вод и во многих других процессах, на первый взгляд, не относящихся к категории биогенных.

ГЛАВА 1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЛОБАЛЬНОЙ ДИНАМИКИ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ БИОСФЕРЫ

По мнению академика И.А. Шилова (1998), в конечном итоге многообразие форм жизни в их глобальной взаимосвязи определяет уникальные свойства биосферы как самоподдерживающейся системы, гомеостаз которой запрограммирован на всех уровнях организации живой материи. Теснейшая функциональная связь биологических систем разных уровней превращает дискретные формы жизни в интегрированную глобальную систему — биосферу.

Каждый из уровней организации живой материи поддерживается закономерными взаимоотношениями составляющих биосистему пространственно-функциональных частей и основанными на этих взаимодействиях регуляторными механизмами, определяющими целостность и устойчивость системы на фоне колеблющихся физико-химических факторов. Итогом системогенеза в

ряду уровней организации жизни становится всё большее усиление всеобщей функциональной связи органического вещества с неорганической природой, живой природы с неживой.

Структурно-функциональными составляющими, на уровне которых осуществляются конкретные циклы биологического круговорота, являются экосистемы, где на основе разнокачественности структур (подсистем) обеспечивается устойчивость потоков вещества и энергии по пищевым цепям и максимально возможная эффективность использования источников и форм энергии для синтеза первичной продукции и трансформации вещества на разных этапах биогенного круговорота, вплоть до полной минерализации и повторного вовлечения в цикл.

Разнокачественность биогенных круговоротов обеспечивается видоспецифичным типом обмена веществ функциональных единиц — популяций, устойчивая реализация биосистемной функции которых определяется специфичными механизмами популяционной авторегуляции. Эффект этих единиц выражается в самоподдержании популяции как системы в условиях сложной и изменчивой среды. Популяция как биосистема на основе разнокачественности и через физиологические реакции отдельных особей обеспечивает жизнь и адаптации самой особи, а также устойчивое поддержание функций целостной популяции.

Устойчивость обменной функции в глобальном масштабе определена способностью живых организмов к самовоспроизведению — производством собственных копий, которые не обязательно должны быть абсолютно идентичными матрице и передачей их потомкам.

Другие преобразования в развитии жизни и её системной организации связаны с повышением способов более эффективного использования веществ в биологических процессах, т.е. некоторые из наследственных различий должны влиять на приспособленность, обеспечивая эффективность размножения их носителей. Причем это свойство биологических систем имеет «накопительный» характер, т.е. создавать новые свойства путем последовательного закрепления множества небольших изменений. Это положение можно подтвердить множеством примеров из области эволюции биохимических процессов. Так, молекула гемоглобина появилась задолго до использования её насекомыми и позвоночными в качестве переносчика кислорода. Хотя аналог гемоглобина — леггемоглобин — играет определённую роль и в жизни клубеньковых бактерий, всё же только у позвоночных гемоглобин находит наиболее рациональное использование, с чем связано одно из важных звеньев функционального приспособления животных. Ген, определяющий синтез гемоглобина, распространён и у некоторых беспозвоночных (у них синтезируются гемопротеиды). У позвоночных он мог возникнуть путём заимствования от беспозвоночных либо преобразованием миоглобинового локуса. У растений встречаются ацетилхолин и гаммааминомасляная кислота, которые у животных находят специфическое использование как нервные медиаторы. Пути использования аммиака разными организмами также специфичны, что является примером скачков в функциональной эволюции.

Благодаря перечисленным новообразованиям, в ходе эволюции усиливаются системность организации, интеграции и регуляции жизни. Для того чтобы понять направления прогрессивной организации в отдельные этапы эволюции жизни, в первую очередь необходимо представить, как же функционируют современные биосистемы, каковы механизмы их устойчивости, стабильности и динамики в разных временных масштабах, особенности потока вещества и энергии при тех или иных показателях действия факторов.

Эволюционный процесс является саморегулирующимся. Это свойство проявляется на всех уровнях организации. На высших уровнях организации саморегуляция совершается по принципу действия экосистемы на популяцию (прямая связь) и обратного воздействия изменённой популяции на экосистему. В основе этого лежат не столько процессы, происходящие в окружающей абиотической среде, сколько в каждой популяции в отдельности и их совокупностях. При дифференциальном отборе в пределах популяции идёт преимущественное размножение определённых генотипов, что, в конечном итоге, меняет сложившиеся взаимоотношения между популяциями разных видов и перестраивает структуру экосистемы. Такой процесс повторяется циклически, т.к. в поколениях постоянно возникает и «вскрывается» гетерогенность какой-либо популяции. В способности к размножению и смене поколений таится возможность не только изменчивости популяций и экосистем, но и прогрессивного развития органического мира. По этой причине экосистема находится в динамике, хотя в целом ей присуща относительная стабильность во времени и пространстве.

Эволюция биосферы в целом, по всей вероятности, происходила не плавно, а претерпевала ряд экологических кризисов или катастроф. На один из таких кризисов указывали М.В. Гусев и др. (1980) (цит. по А.С. Северцову, 1987), согласно которым возникновение фотосинтезирующих

организмов и накопление в атмосфере и гидросфере Земли свободного кислорода привело к глубокой перестройке всей «докислородной» биоты нашей планеты. Возможно, к таким же кризисным последствиям приводило возникновение эукариот, а затем многоклеточных организмов. Меньшую по масштабам экологические перестройки (но не по своим эво-люционным последствиям) экологическую катастрофу реконструировал В.В. Жерихин (1978). Этот кризис произошёл в середине мела и был вызван вытеснением мезофита, сформировавшейся в течение мезозойской эры флоры голосеменных растений, кайнофитом — покрытосеменными (Жерихин, 2003).

Представление о катастрофах в истории биосферы восходит к Ж. Кювье (Кювье, 1912: пер. с фр. 1937). Но до последнего времени их либо отрицали, либо причины подобных катастроф видели в действии внешних по отношению к биоте факторов (таких как глобальные изменения климата, процессы горообразования, периоды вулканической активности) или даже космических катаклизмов, напр., вспышки вблизи Солнечной системы сверхновой звезды. Относительно глобальных изменений климата В.В. Жерихин (1978) справедливо отметил, что они происходили чаще, чем экологические кризисы. По-видимому, последние обязаны своим возникновением не столько внешним воздействиям на биосферу, сколько эволюции составляющих её видов.

Относительно среднемелового экологического кризиса В.В. Жерихину удалось показать, что он был обусловлен именно вытеснением сообществами покрытосеменных сообществ голосеменных растений. Поселяясь на какой-либо территории, покрытосеменные прерывали ход нормальной сукцессии мезофитных сообществ, ранее существовавших на этой территории, на которой они уже не возобновлялись. То, что смена мезофита кайнофитом представляет собой именно кризис, лучше всего иллюстрируется судьбой насекомых. В середине мела вымерло примерно 50 % семейств мезозойской фауны насекомых, и разнообразие их за счёт бурной эволюции восстановилось только в палеогене. Интересно, что позвоночные пострадали меньше. Вымирание динозавров растянулось до конца мелового периода, т.е. ещё приблизительно на 25 млн. лет, тогда как перестройка фауны насекомых заняла около 10-15 млн. лет. Это связано, по-видимому, с тем, что экосистемы довольно слабо интегрированы и их компоненты взаимозаменяемы. Иными словами, для возникновения нового или перестройки уже существующего сообщества компоненты его рекрутируются из числа уже существующих в биосфере видов. С другой стороны, основная структура сухопутных сообществ — деление их на продуцентов, редуцентов и консументов сформировалась, по-видимому, очень давно, очевидно, в процессе освоения суши зелёными растениями и беспозвоночными животными (Северцов, 1987).

Большинство учёных сходятся на том, что виды-пионеры освоения новых территорий, т.е. виды, способные создавать новые сообщества, по своему происхождению связаны с интерзональными (Чернов, 1984) или аazonальными (Длусский, 1981) экосистемами. Так, в процессе образования тундры, решающая роль принадлежала растениям и животным, сформировавшимся в условиях ассоциаций, близких к тундровым, в зоне тайги или холодных степей. Например, хищные клопы *Chiloxanthus pilosus* и *Chicoxanthus stellatus* — типичные обитатели прибрежий, т.е. илистых и песчаных отмелей, причём *Ch. stellatus* распространён не только в тундре и лесотундре, но и в степной зоне Сибири. В тундре оба вида занимают не только те же местообитания, но встречаются и на водоразделах, на участках, лишённых растительности, напр., на торфяных буграх. Сама возможность существования в условиях Арктики этих насекомых обусловлена тем, что они способны переносить зимовку на любой стадии своего жизненного цикла (Чернов, 1984).

М.С. Гиляров (1951) показал, что ассоциации сорняков (чёрной полыни, лебеды, осота, пырея и т.п.) и насекомых (напр., проволочников) сформировались на выбросах нор степных грызунов — сурков и сусликов. Приспособление к жизни на перемешиваемых грунтах позволило этим видам по мере сельскохозяйственного освоения территории человеком занять огромные пространства пахотных земель. Виды муравьёв, осваивающих пустыни, первоначально были связаны с такими аazonальными местообитаниями, как песчаные дюны, осыпи и т.п. (Длусский, 1981). В.В. Жерихин (1978) убедительно показал, что вытеснившие флору голосеменных ассоциации покрытосеменных растений сформировались именно как аazonальные ассоциации. Это и позволило им поселяться на любой территории, где нормальная мезофитная растительность по каким-либо причинам была нарушена, напр., в результате пожаров, оползней и т.п.

Можно предположить, что именно условия аazonальных ассоциаций приводят к выработке преадаптаций, позволяющих каждому виду внедряться в новую среду обитания, а сообществам захватывать новые территории. Чем шире радиация таксона в осваиваемой им адаптивной зоне, тем вероятнее освоение его потомками новых адаптивных зон. Действительно, широта адаптивной радиации повышает вероятность вытеснения конкурирующими между собой группами некоторых её

ветвей в аберрантные среды и формирования в них азональных сообществ. Специализация в подобных нетипичных для таксона в целом условиях способствует выработке преадаптаций, позволяющих затем занять новую адаптивную зону или расширить старую.

Таким образом, формирование новых экосистем связано с проникновением в новые среды обитания видов или комплексов видов, преадаптированных к новым условиям в процессе предшествующей эволюции в соответствующих азональных условиях. Этот процесс освоения новых сред и формирования новых экосистем может быть достаточно длительным. Ю.И. Чернов (1984) для зоны тундры и Г.М. Длусский (1981) для пустынь показали неодновременность освоения этих зон видами, входящими в типичные для них сообщества.

Дальнейшая судьба видов, образующих сообщества на новой территории, исследована Г.М. Длусским (1981) на примере коадаптивных комплексов муравьёв пустынь, особенно, если они находятся на одном трофическом уровне, когда возникает конкуренция, интенсивность которой зависит от степени ограниченности наиболее дефицитного ресурса среды (пищи, убежищ и т.п.). При этом более конкурентоспособный вид вытесняет тот вид, с которым он конкурирует. Конкурентоспособность усиливают: лучшее приспособление к использованию дефицитных ресурсов среды, дальнейшая адаптация вида к условиям его обитания, повышающая общую устойчивость его в данных условиях существования, или специализация, способствующая снижению остроты конкуренции за ресурс. Два последних направления эволюции позволяют видам сосуществовать на одной территории, продолжая приспосабливаться к её особенностям и друг к другу. Так возникает адаптивный комплекс видов, в котором направление эволюции каждого определяется взаимодействием со всеми остальными.

Основным объектом исследования биологических систем в геологическом времени является динамика таксономического и экологического разнообразия биоты (флоры и фауны) Земли и отдельных её регионов. Характеристика биоразнообразия – главного организатора геохимического круговорота — оказывается наиболее чутким индикатором состояния биосферы и её естественных компонентов, структурной организации, регуляторных и интеграционных систем и направлений их эволюции. Например, общий рост биоразнообразия в истории Земли сопровождается ростом эффективности глобального геохимического круговорота: восстановленное содержание органического углерода, захороненного в осадочных породах (исключённого из биогенного круговорота), падает (рис. 1.1) от архея к кайнозою.

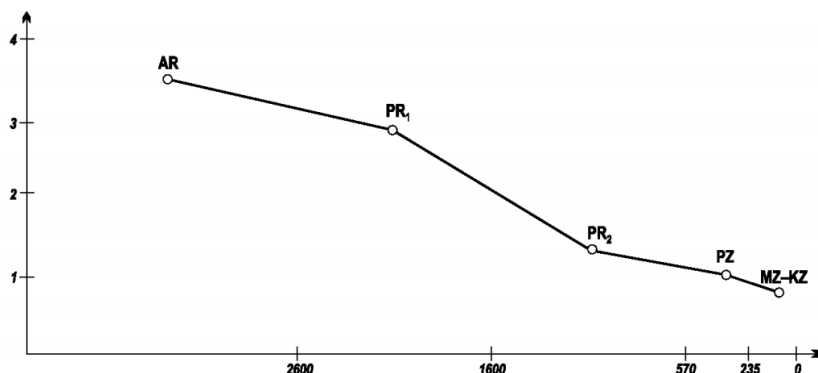


Рис. 1.1. Динамика восстановленного (реконструированного) содержания органического углерода в осадочных породах геологического прошлого: ныне - архей (по В.Е. Закругину, 1993)

По оси абсцисс — шкала геологического времени, по оси ординат — восстановленное содержание органического углерода.

Одновременно историческая динамика биоразнообразия есть наиболее точное мерило относительно геологического времени, которое в значительной степени оказывается, по терминологии С.В. Мейена (1984), и собственным внутренним временем биосферы Земли.

Можно выделить два основных подхода в исследовании эволюции биоразнообразия. *Первое направление* основано на установлении общих закономерностей глобальной динамики таксономического разнообразия в течение фанерозоя. Этого рода исследования почти исключительно направлены на поиск глобальных массовых вымираний, их периодичности и возможных, преимущественно экзогенных, причин.

Второе направление использует данные об исторической динамике разнообразия отдельных

экологических (бактериальных и рифовых сообществ, морского бентоса и планктона и т.д.) или таксономических (сосудистых растений, насекомых, наземных позвоночных и т.п.) групп. Оно нацелено на *поиски вероятных синэкологических* (прежде всего, *эндогенных*) *причин филоценогенеза сообществ организмов*.

Каждое из этих направлений имеет своё рациональное зерно. Однако согласия между ними пока не достигнуто.

Вероятность обнаружения и степень таксономического разнообразия той или иной группы организмов в палеонтологической летописи в тот или иной момент геологического времени прямо пропорциональны всем основным критериям биологического прогресса, предложенным А.Н. Северцовым (1939, 1967): 1) фактическому таксономическому разнообразию; 2) численности; 3) широте адаптивной зоны и географического распространения группы в это время. Таким образом, таксономическое и связанное с ним экологическое разнообразие отдельных групп организмов и целых биот может быть использовано как некий интегральный показатель их экологического процветания или угнетённости, а динамика разнообразия — как показатель изменения их экологического состояния в ходе геологического времени. Подобные соображения, но обычно в неявной форме, лежат в основе подавляющего большинства исследований динамики таксономического разнообразия на материале палеонтологической летописи.

Однако сравнение двух или более групп или биот по их разнообразию возможно лишь в том случае, если прочие условия, определяющие вероятность находки ископаемых — абсолютные размеры, наличие скелета и степень его склеротизации, условия захоронения, тафономия местонахождений и методики исследований этих групп или биот достаточно сходны, а имеющиеся различия могут быть учтены. Ввиду очевидной неполноты палеонтологической летописи, неравномерности и неравноценности наших знаний об ископаемых организмах разных таксономических групп, геологических возрастов и регионов Земли, эти трудности остаются весьма существенными. Поэтому сравнение обычно проводится на уровне полуколичественного сопоставления фаз максимального и минимального таксономического разнообразия, которые интерпретируются как фазы, соответственно, биологического прогресса (морфофизиологического прогресса и морфофизиологического регресса).

Ниже на рисунках приведены: общее число таксонов (*рис. 1.2 (А, Б, Г); 1.3 (А, Б); 1.4 (А); 1.5, 1.6*); число появившихся и вымерших (точнее первый и последний раз обнаруженных в палеонтологической летописи) таксонов; уровни и относительная скорость появления и вымирания (доля, соответственно, появившихся и вымерших таксонов) за данный интервал относительного (обычно отдел, ярус, век или зона — *рис. 1.7 N, C; рис. 1.8*) или абсолютного геологического времени. В. Ю. Дмитриевым с соавторами (1994 а, б) с целью более точной синхронизации таксономического разнообразия использованы числа таксонов на границах веков (*см. рис. 1.2 Б; 1.4 Б*).

По мнению А. С. Алексеева (1996), для решения общего характера эволюции биологического разнообразия наиболее подходящим объектом является морская биота, палеонтологическая летопись которой обладает значительно большей пространственной, временной и таксономической полнотой.

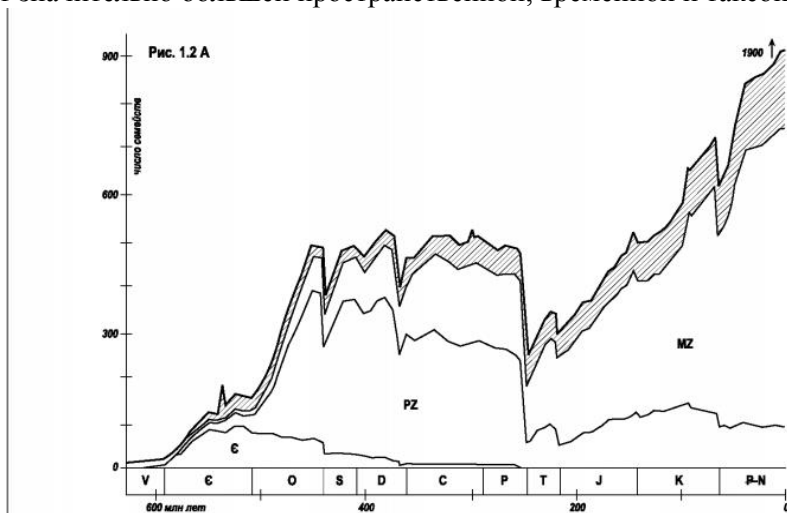


Рис. 1.2 Динамика разнообразия морской биоты фанерозоя

А,Б: по оси абсцисс — шкала геологического времени. А — общее число семейств (по ординате) за ярус; показана доля семейств, доминирующих в кембрии (G), палеозое (PZ) и мезо-кайнозое (MZ); штриховкой показана доля вновь

появляющихся семейств. Б — общее число отрядов (по ординате) за ярус (по J.J. Sepkosky, 1984).

В — по абсциссам — сумма появлений, по ординатам — накопленное число соответственно отрядов (а) и семейств (б) на границах веков (пояснения в тексте; по В.Ю. Дмитриеву, 1989).

Г — эпохи глобальных массовых вымираний (по А.С. Алексееву, 1989). Для пяти эпох великих массовых вымираний указан процент вымерших семейств (по D.M. Raup, J.J. Sepkosky, 1982); по абсциссе — число семейств за ярус, по ординате — шкала геологического времени.

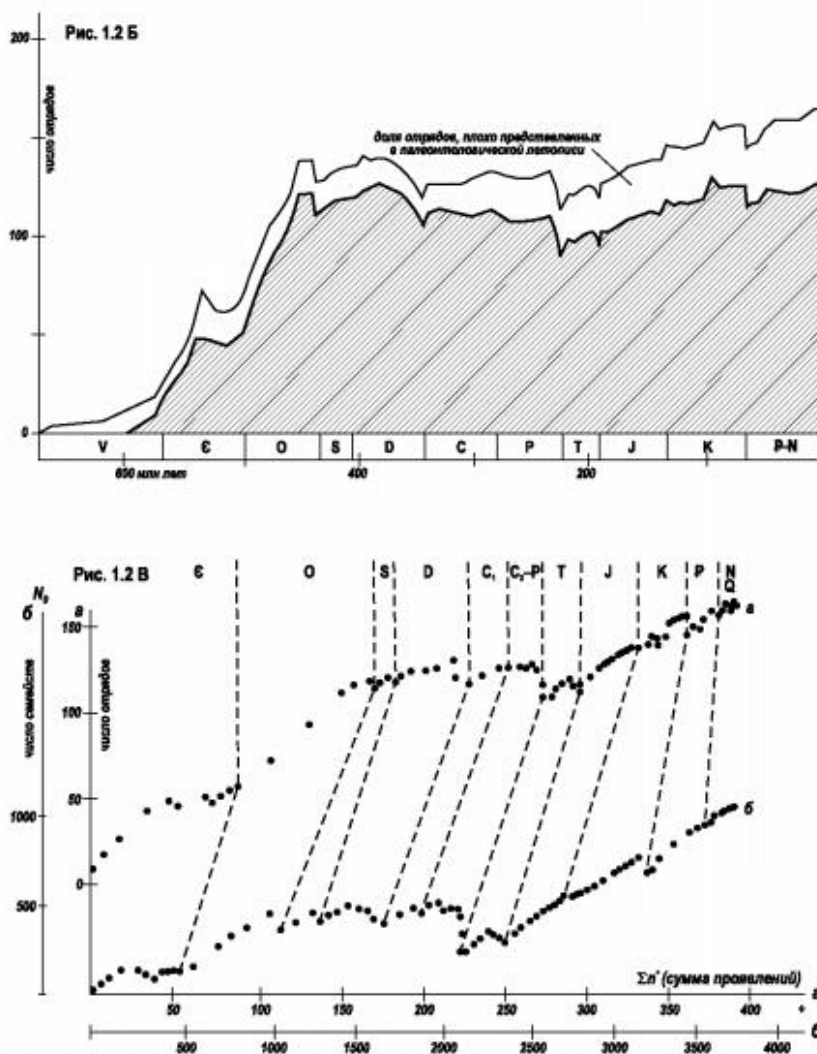


Рис. 1.2. Динамика разнообразия морской биоты фанерозоя

А, Б: по оси абсцисс — шкала геологического времени. А — общее число семейств (по ординате) за ярус; показана доля семейств, доминирующих в кембрии (G), палеозое (PZ) и мезо-кайнозое (MZ); штриховкой показана доля вновь появляющихся семейств. Б — общее число отрядов (по ординате) за ярус (по J.J. Sepkosky, 1984).

В — по абсциссам — сумма появлений, по ординатам — накопленное число соответственно отрядов (а) и семейств (б) на границах веков (пояснения в тексте; по В.Ю. Дмитриеву, 1989).

Г — эпохи глобальных массовых вымираний (по А.С. Алексееву, 1989). Для пяти эпох великих массовых вымираний указан процент вымерших семейств (по D.M. Raup, J.J. Sepkosky, 1982); по абсциссе — число семейств за ярус, по ординате — шкала геологического времени.

На рисунке 1.2 представлена динамика отрядов и семейств морских организмов в фанерозое. Фазовые кривые, выполненные при помощи метода накопленного числа таксонов, предложенного В. Ю. Дмитриевым (1978), позволяют увидеть зависимость изменения числа таксонов от величины уже накопленного разнообразия.

Мелкомасштабная периодизация глобальной эволюции разнообразия отрядов и семейств отражает сходство на четырех представленных на рисунке 1.2 кривых: 1) период быстрого роста разнообразия и на отрядном, и на семейственном уровнях (кембрий-ордовик); 2) период стабилизации отрядного и семейственного разнообразия (ордовик-поздняя пермь); 3) период быстрого роста семейственного разнообразия при очень медленном росте отрядного (триас-ныне).

Эпизоды вымирания. Монотонный рост (1-й и 3-й периоды) и стабилизация (2-й период)

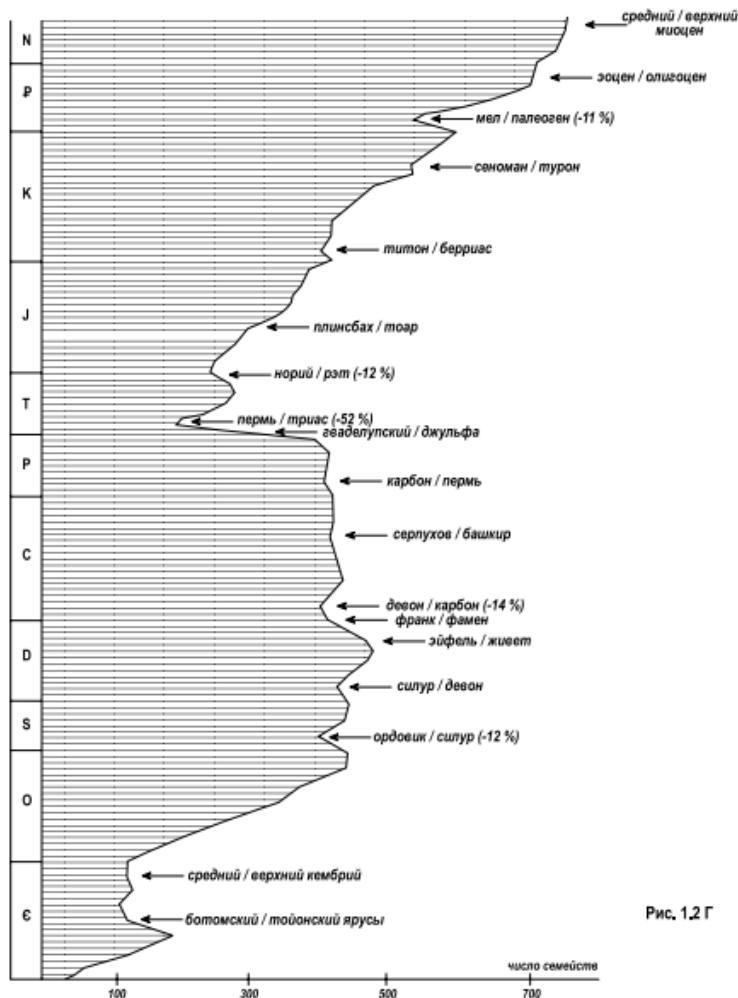


Рис. 1.2 Г

синхронизацию событий в экологически слабо связанных, как предполагается, блоках биоты морских и континентальных бассейнов.

Для объяснения предполагаемой строгой периодичности массовых вымираний были выдвинуты гипотезы периодических астероидных «бомбардировок» Земли (Benton, 1988, 1989).

Близкое совпадение сроков трёх крупнейших эпох массовых вымираний и экологических кризисов в истории наземных (не морских) тетрапод (в конце перми, ранней юре и в конце мела; см. рис. 1.5) с таковыми в морской биоте, на первый взгляд, также косвенно подтверждают идею экзогенных механизмов глобальной синхронизации крупных биотических событий — массовых вымираний и связанных с ними экологических кризисов. Однако это лишь первое впечатление от внешнего сходства.

Величайшее массовое вымирание (см. рис. 1.2; 1.6; 1.7, N, C; 1.8) в конце перми (230 млн. лет назад), значительно превосходящее по масштабам (из палеонтологической летописи исчезает 52 % семейств и 90 % родов) и продолжительности (>15 млн. лет) все остальные (Raup, Sepkosky, 1982), разделяет период стабилизации и второй период роста биоразнообразия.

разнообразия время от времени (периодически) прерываются непродолжительными в геологическом масштабе времени эпизодами массовых вымираний разной амплитуды, сопровождающимися глобальным понижением разнообразия биоты (см. рис. 1.2).

Новый материал в пользу глобальной синхронизации процессов вымирания дал исследование динамики семейственного разнообразия животных внутриконтинентальных водоёмов, предпринятое В.Ю. Дмитриевым с соавторами (1994 а, б) и неожиданно обнаружившее качественное совпадение главных эпизодов понижения семейственного разнообразия с таковыми в морской биоте (см. рис. 1.4).

Единственное качественное отличие кривых — отсутствие выраженного плато между ордовиком и пермью — очевидно, объясняется запаздыванием в освоении континентальных водоёмов высшими многоклеточными. Действительно, внешним ударным воздействием, имеющим глобальные последствия, проще всего объяснить существенную

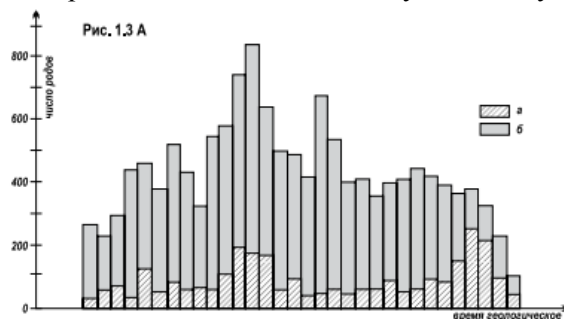
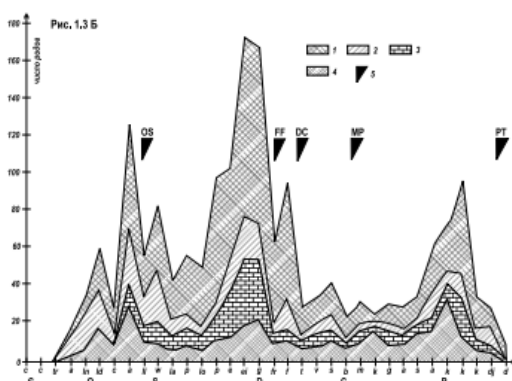


Рис. 1.3. Динамика родового разнообразия морских беспозвоночных палеозоя (по И.С. Барскову, 1995)

А, Б: по абсциссам — шкала геологического времени; по ординате: А — общее количество родов за 1 млн лет (а) и за век (б); Б — количество родов основных экологических групп за 1 млн лет.
1 — бентос; 2 — *Nautiloidea*; 3 — *Rugosa*; 4 — *Bryozoa*; 5 — массовые вымирания.



К уникальному событию можно добавить 3-4 великих массовых вымирания на рубежах ордовика и силура (440 млн. лет назад), триаса и юры (195 млн. лет назад), мела и палеогена (65 млн. лет назад) и, возможно, девона и карбона (358 млн. лет назад) (Raup, Sepkosky, 1982). Вместе с малыми вымираниями массовых вымираний становится 15. Общее количество эпизодов вымирания, включая совсем небольшие, около 30 (см. рис. 1.2 Г) (Алексеев, 1989, 1996; Захаров и др., 1993, рис. 6.1).

Повторяемость массовых вымираний отрядов и семейств не вызывает сомнений и играет важную роль в стратиграфической классификации (Меннер и др., 1987; Алексеев, 1989, 1996). Однако, исходя из вышесказанного можно заключить, что между великими массовыми вымираниями отсутствует регулярная периодичность.

Величайшее массовое вымирание в море произошло в конце перми, а в сообществе наземных тетрапод — в триасе. При этом последнее вымирание отличается от близкого по времени морского события на рубеже триаса и юры не только сроками и амплитудой, но и продолжительностью. Мел-палеогеновое массовое вымирание в море выражено сильнее и, похоже, было менее избирательно, чем на суше, что особенно плохо согласуется с

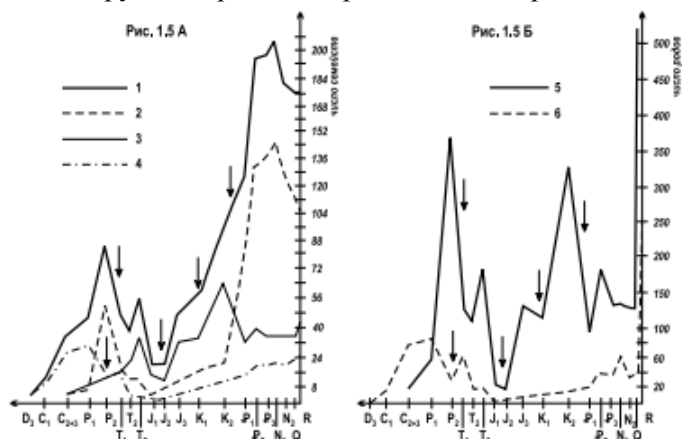


Рис. 1.5. Динамика разнообразия (по Н.Н. Каландадзе, А.С. Раутиан, 1993 а)
А — семейства наземных тетрапод (1 — всех, 2 — синапсид и млекопитающих, 3 — рептилий без синапсид, 4 — амфибий) и Б — родов рептилий (5) и амфибий (6). По абсциссе — шкала геологического времени, по ординате — число: семейств (А) и родов (Б). Стрелками показаны эпохи экологических кризисов разного масштаба в сообществе наземных тетрапод.

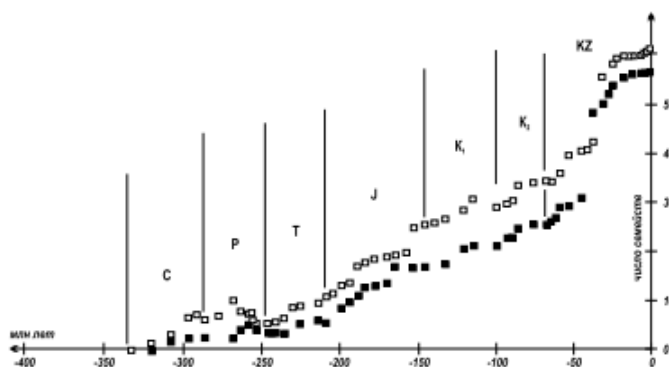


Рис. 1.6. Динамика разнообразия семейств насекомых (из И.С. Барскова и др., 1996 — белые квадратики; и С.С. Labandeira, J.J. Sepkosky, 1993 — чёрные)
По абсциссе — шкала геологического времени, по ординате — число семейств на границах веков.

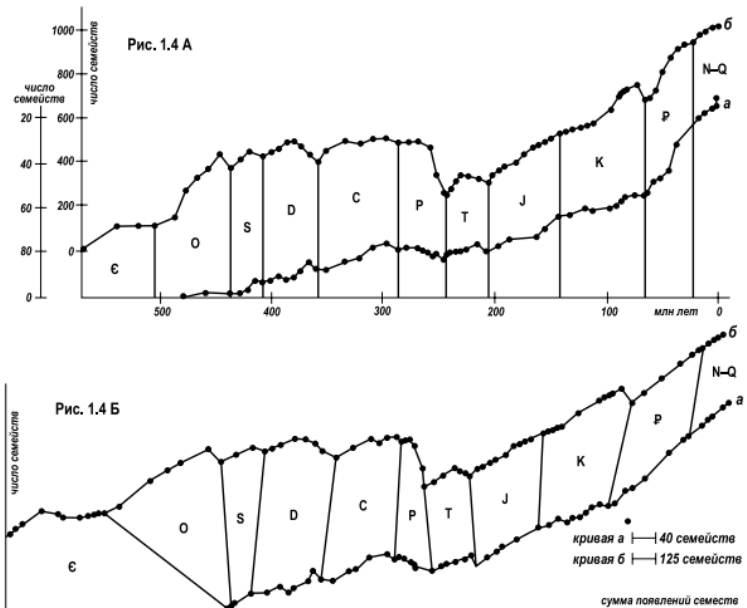


Рис. 1.4. Динамика разнообразия семейств организмов морских (кривая а) и континентальных (кривая б) водоёмов (из И.С. Барскова и др., 1996)
А, Б по ординате — общее число семейств на границах веков; по абсциссе: А — шкала геологического времени, Б — сумма появлений семейств (пояснения в тексте).

предполагаемыми космическими причинами вымирания, которые должны были в атмосфере отразиться, очевидно, сильнее, чем в океане. Наконец, для сообществ наземных тетрапод показана длительная историческая подготовка экологических кризисов и тесная преемственность последствий каждого предыдущего кризиса с характером последующего. И то, и другое плохо согласуется с ударной (геологически — мгновенной) экзогенной и «неожиданной» для биоты причиной, вызвавшей глобальные последствия.

Аналогичным образом, непрерывный рост семейственного разнообразия насекомых прерывается всего два раза: в конце перми и середине мела (см. рис. 1.6).

По крайней мере, первое понижение близко совпадает с величайшим массовым вымиранием в морской биоте. Однако, впечатляющий масштаб этого события может оказаться тафономическим артефактом, т.к. палеонтологическая летопись насекомых поздней перми исключительно богата, а

раннего и среднего триаса — удручающе бедна. Кроме того, богатый материал по пермским фаунам насекомых недвусмысленно свидетельствует о постепенном снижении их разнообразия на протяжении почти всей поздней перми, что хорошо согласуется с динамикой родового (см. рис. 1.3), но не семейственного разнообразия морских животных (см. рис. 1.2). Длительная подготовка экологического кризиса смазывает картину массового вымирания и, как уже отмечалось, плохо согласуется с предположением о геологически мгновенной ударной экзогенной причине глобального понижения таксономического разнообразия.

Тщательно изученный на материале ископаемых насекомых глобальный кризис биоценозов суши и водоёмов в середине мела (см. рис. 1.6) не имеет сравнимого по масштабам аналога ни в морской биоте (см. рис. 1.2 Г), ни среди наземных тетрапод (см. рис. 1.5).

Динамика родового разнообразия морских животных палеозоя (см. рис. 1.3), исследованная учёными, также обнаружила закономерности, отличающие её от таковой для отрядов и семейств (см. рис. 1.2, 1.4 Б). В частности, исчезает палеозойское плато, родовое разнообразие нарастает до девона, затем, как уже отмечалось выше, постепенно падает к перми. Высокие уровни разнообразия родов носят повсеместный характер, что плохо согласуется предположением о неуклонном росте разнообразия биоты в силу эндогенных причин.

Концепция экзогенных причин глобального понижения разнообразия биоты, сформулированная на материале динамики отрядов и семейств морской биоты, очевидно, плохо справляется даже с динамикой родов. Однако другой концепции, объясняющей причины глобальной синхронизации процессов вымирания в эпохи экологических кризисов, не существует. Механизм тесной связи биот моря и суши пока не найден. Правда, вероятно, посредине, но как сопряжены эндо- и экзогенные причины глобальных экологических кризисов и массовых вымираний — ещё предстоит выяснить.

Недостаточность экзогенных причин представляется тем более существенной, что внешние причины могут, в лучшем случае, объяснить сам

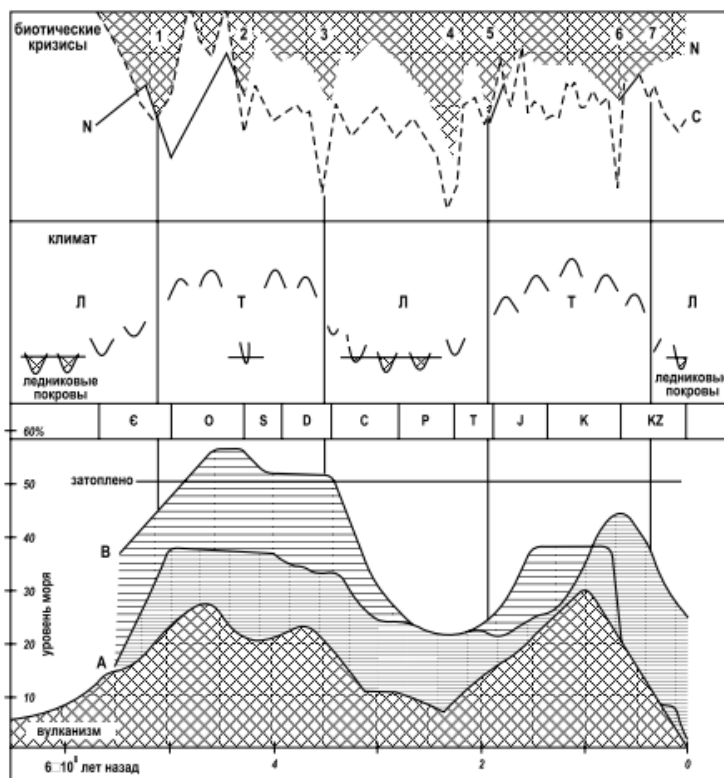


Рис. 1.7. Два суперцикла фанерозойской истории Земли (по «Катастрофы...», 1986). По абсциссе — шкала геологического времени. Показаны: биотические кризисы (пронумерованы) — долей вымерших семейств морских животных; вулканизм — по данным распространения гранитов в Америке, климат — чередованием ледниковых (Л) и тёплых (Т) эпох, уровень трансгрессий и регрессий — долей (%) по ординате затопленной части шельфа.

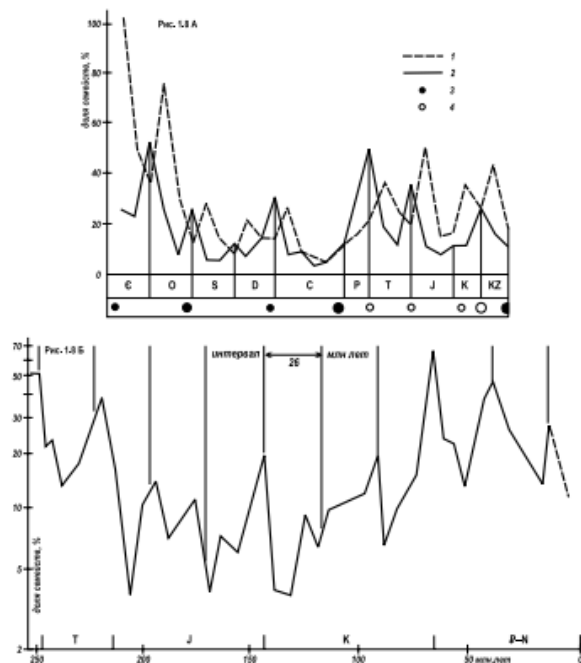


Рис. 1.8. Доля появившихся (А — по Newell, 1967) и вымерших (А — по Newell, 1967; Б — по D.M. Raup, J.J. Sepkosky, 1984) семейств морских животных

Первое (А, кривая 1) и последнее (А, кривая 2) известное появление семейства в палеонтологической летописи. Оледенения (А, кривая 3); безледниковые периоды (А, кривая 4).

По абсциссе — шкала геологического времени; по ординате — доля семейств, %.

факт понижения разнообразия. Однако несомненный факт сопряжения массовых вымираний с экологическими кризисами — более или менее резкими сменами состава биоты и структуры сообществ организмов — вряд ли можно объяснить только внешней причиной.

Внешние причины, очевидно, могут лишь спровоцировать преобразование биоты, но выход на экологическую арену, а тем более появление новых групп организмов имеют исторические причины.

Представление о недостаточности внешней причины хорошо согласуется и с моделью глобального экологического кризиса (рис. 1.9). Инерционное поведение биоты в эпоху биотического кризиса, ступенчатый (не мгновенный даже в геологическом масштабе времени) процесс вымирания в ответ на предполагаемое ударное (геологически мгновенное) внешнее воздействие, дестабилизирующее биосферу и «распространяющееся по пищевым цепям»,

свидетельствует в пользу недостаточности внешнего возмущения даже для объяснения хода массового вымирания. Наступающий вслед за ним ещё более продолжительный период пониженного таксономического разнообразия плохо согласуется с представлением об исключительно экзогенных причинах низкого разнообразия биоты и неуклонным его росте в силу эндогенных причин. Течение глобального экологического кризиса и его последствия для биосферы Земли определяются, очевидно, не столько спровоцировавшей его причиной, сколько исторически сложившимся составом биоты и организацией её членов в сообщества. Это хорошо согласуется с тем, что однородные абиотические воздействия и стандартная структура экологического кризиса каждый раз вызывает уникальные перестройки в биосфере Земли, что характеризует их как необратимый исторический процесс.

Для объяснения глобального снижения биоразнообразия предлагались разнообразные геологические и космические причины (Алексеев, 1989; Невеская, 1995). На рисунке 1.7 показана связь исторической динамики вымирания с тектонической активностью, трансгрессиями и регрессиями, ледниковыми эпохами (Катастрофы ..., 1986). На рисунке 1.8 Б представлена попытка обнаружить период в 26 млн. лет, разделяющий эпизоды массовых вымираний в мезозое и кайнозое.



Рис. 1.9. Модель глобального экологического кризиса (по А.С. Алексееву, 1989; пояснения в тексте)

ЭКЗОГЕННЫЕ ПРИЧИНЫ МАССОВЫХ ВЫМИРАНИЙ И ЭНДОГЕННЫЕ ПРИЧИНЫ РОСТА РАЗНООБРАЗИЯ

Периодическое синхронное понижение общего разнообразия отрядов и семейств породило представление об эндогенной (биотической) природе роста биоразнообразия, которую А.С. Алексеев (1989) назвал законом роста разнообразия биосферы, и экзогенных (абиотических) причинах массовых вымираний — глобальном содержании биоразнообразия.

Глобальные биотические кризисы (см. рис. 1.9) представляют собой критические моменты существенной перестройки структуры всей биосферы. В их основе лежат массовые вымирания, благодаря которым освобождаются ранее занятые экологические ниши и обеспечивается ускоренная эволюция переживших кризис групп организмов.

Начало кризиса совпадает с неким весьма кратковременным в геологическом времени событием, дестабилизирующим биосферу. В результате резко меняются условия обитания организмов. Начинается массовое вымирание, распространяющееся по пищевым цепям. Оно занимает, как правило, значительный промежуток времени (до нескольких сотен тысяч лет), причём различные группы животных и растений исчезают не одновременно. Поэтому массовые вымирания при рассмотрении их в крупном масштабе обычно приобретают ступенчатый вид.

Далее следует довольно длительный (от 1-2 до 5-6 млн. лет) период низкого таксономического разнообразия, когда вымирание доживающих таксонов уравнивается появлением новых. Структуру биоты определяют древние группы, которые оказались способными пережить неблагоприятный момент резких изменений среды. Однако эволюционно они, как правило, бесперспективны.

Кризис завершается бурной диверсификацией, быстрым ростом разнообразия биоты благодаря заполнению освобождённых экологических ниш. Как правило, через 5-6 млн. лет после начала диверсификации разнообразие достигает и превышает таковое на предкризисной стадии.

Биотические кризисы имели различную амплитуду и, соответственно, продолжительность от нескольких до 10-15 млн. лет, но последовательность событий при этом достаточно выдерживалась.

Модель (по А.С. Алексееву, 1989) постулирует:

- 1) запрет на внутренние «биотически генерируемые глобальные кризисы» разнообразия биоты и массовые вымирания, «по крайней мере, в дочеловеческую эпоху»;
- 2) усложнение и рост биоразнообразия лишь в условиях продолжительного (в филогенетическом масштабе времени) постоянства (устойчивости) абиотических параметров биосферы; рост разнообразия не может быть бесконечным, поэтому при длительном постоянстве внешних условий биоразнообразие должно стремиться к насыщению, выходить на плато, но не понижаться;
- 3) абиотическую природу непосредственных причин глобального понижения биоразнообразия (массовых вымираний), которая может быть планетарной или космической;
- 4) запрет на глобальные биотические кризисы, не сопровождающиеся глобальным же понижением биоразнообразия;
- 5) достаточность массовых вымираний для активизации эволюционных процессов для объяснения природы не только сопровождающих их глобальных биотических кризисов, но и следующей за ними реорганизации глобального биоразнообразия.

Модель хорошо объясняет глобальную синхронизацию массовых вымираний и биотических кризисов даже в экологически слабо связанных блоках биоты. Однако необходимость внешнего абиотического регулятора порождает сомнения в наличии закономерностей эволюции сообществ организмов (Уиттекер, 1980; Красилов, 1987; Жерихин, 1994) и биосферы в целом.

Поиск универсальных биотических причин глобальных экологических кризисов и сопряжённых с ними массовых вымираний весьма затруднён для таких таксономически и экологически разнообразных блоков, как морская или континентальная биота в целом. Больших успехов в поисках таких причин удалось достичь при анализе эволюции биоразнообразия более однородных в экологическом отношении групп организмов. Далее приведены результаты поисков исторических причин экологических кризисов прошлого, сформулированные как симптомы экологических кризисов.

СИМПТОМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ КРИЗИСОВ. Материалом для выявления симптомов для исследователей, выделивших их, послужило изучение исторической подготовки, протекания и долгосрочных последствий двух крупных, но разнохарактерных экологических кризисов:

- 1) глобального кризиса континентальных биоценозов суши и пресных водоёмов, 2) крупнейшего глобального экологического кризиса в сообществе наземных тетрапод. Симптомы этих двух экологических кризисов практически полностью совпали, что позволяет предположить общий их характер проявления.

Экологическому кризису предшествуют: возрастание темпа таксонообразования, что косвенно указывает на ослабление биоценотической регуляции филогенеза; повышение темпа вымирания, прежде всего, среди эврибионтных, менее специализированных и инадаптивных ценофилов при опережающем темпе таксонообразования. В результате рост числа накопленных таксонов сохраняется. В частности такая картина была выявлена перед кризисами на рубеже триас-юра (смена тетрапод) и палеозоя (динамика родового разнообразия цефалопод). *Повышение темпа оборота биоты, сопровождающееся появлением по границам адаптивных зон интерзональных экологических лакун, которые обычно используются родоначальниками будущих более или менее активных разрушителей прежней структуры сообщества, но могут продолжительное время оставаться незакрытыми.* Этот симптом указывает на понижение целостности сформированных сообществ накануне кризиса вследствие далеко зашедших процессов прогрессивной специализации и роста конкурентоспособности его членов. Характерно понижение устойчивости сформированных сообществ к эндогенным возмущениям и экзогенным воздействиям вследствие понижения целостности.

Глобальному кризису предшествует историко-биогеографическая «пангея» для участвующих в нём компонентов биоты. Экологический кризис предполагает наличие более или менее однородной биоты и конструкции сообществ по всей зоне его действия, т.е. наличие системы, единообразно реагирующей на данную совокупность вызывающих кризис причин. Следовательно, наличие сообществ организмов (скорее всего преадаптированных) с контрастными структурой и составом биоты препятствуют глобальному распространению кризиса. Из самых общих географических причин, способствующих дифференциации сообществ, можно назвать: контрастную климатическую зональность эпох холодной биосферы, наличие изолированных бассейнов (напр., внутренних морей)

для водных организмов или изолированных массивов суши в эпохи трансгрессий.

Крупному экологическому кризису предшествует кризис меньшего масштаба. Перед крупным кризисом в истории рифовых экосистем в конце девона обнаружен небольшой «предкризис» на рубеже среднего и позднего девона. Этот симптом косвенно свидетельствует в пользу существования регуляторных механизмов целостности сообществ, которые стремятся, хотя и не всегда успешно, предотвратить дальнейшее развитие экологического кризиса.

Для временной окрестности экологического кризиса характерны: вымирание большого числа, прежде всего, широко распространённых таксонов, в т.ч. — высокого ранга. Прогрессивное разрушение прежней структуры сообществ вызывает, прежде всего, вымирание высокоспециализированных ценофилов, адаптации которых тесно связаны с этой структурой; появление большого количества новых таксонов, в т.ч. высокого ранга; жёсткая экологическая структура «плотно упакованных» адаптивных зон и экологических ниш сформированного сообщества затрудняет нахождение условий для формирования новых адаптивных зон и связанных с ними процессов таксонообразования; начинающееся разрушение этой структуры накануне кризиса или её формирование после кризиса создают относительно благоприятные, хотя и компромиссные условия таксонообразования.

Большое число короткоживущих (недолго встречающихся в палеонтологической летописи) таксонов, в т.ч. сравнительно высокого (при крупном кризисе — главным образом семейственного) ранга; этот симптом указывает на усиление процесса таксонообразования — «филогенетического экспериментирования», при котором доля «удачных экспериментов» возникновения долгоживущих (длительно встречающихся в палеонтологической летописи) таксонов — весьма невелика; этот симптом хорошо согласуется с правилом Е. Копа (Cope, 1896) о возрастании таксономического разнообразия подтаксонов перед моментом вымирания крупного таксона, правилом Шиндевольфа о высоком архаическом разнообразии (Schindewolf, 1950), характерном для многих таксонов после кризиса; *таксонов, регулярно попадающих в палеонтологическую летопись только во временной окрестности кризиса;* большое число коротко живущих таксонов усиливает эффект этого симптома; *крупных экологических новаций, имевших в случае крупного кризиса существенные последствия для дальнейшей истории биосферы;* активизация таксонообразования и смена экологических доминантов способствует появлению или выходу на экологическую арену новых перспективных жизненных форм, *большинство будущих экологических доминантов — либо до, либо после кризиса;* становление новых таксонов, особенно высокого ранга, связано с направленными процессами филогенеза, которые значительно облегчает стабильная биотическая среда сформированного сообщества; кроме того, формирование значительных филогенетических новаций (напр., связанных с ростом уровня организации) требует продолжительного (даже по геологическим меркам) времени по сравнению с длительностью экологического кризиса.

Оптимальными условиями становления крупных таксонов следует считать биоценотическую среду, в которой: а) сформированные сообщества перемежаются более или менее обширными экотонами; б) в филогенетическом масштабе времени между ними осуществляется активный обмен членами; в) продолжительные периоды активной самоорганизации сообществ перемежаются небольшими по амплитуде экологическими кризисами. Все эти условия являются необходимыми следствиями модели сопряжённой эволюции и его биоты.

Большая часть таксонов высокого (при крупном кризисе семейственного и более высокого) ранга исчезает из палеонтологической летописи или появляется в ней до, либо после кризиса. В процессах вымирания важную роль играет прямое или опосредованное конкурентное вытеснение, которое может иметь существенное значение только в экологически насыщенных, сформированных, некризисных сообществах. Особенно ярко этот симптом демонстрирует обширная группа короткоживущих таксонов.

Быстрое (в геологическом масштабе времени) возрастание доли и понижение ранга таксонов, достигающих современности. Обновление биоты во временной окрестности кризиса приближает её состав к современному.

Викарные замены ряда древних таксонов высокого ранга филогенетически преемственными по отношению к ним таксонами того же ранга.

Увеличение доли филогенетических реликтов, ведущее к некоторой архаизации биоты, что особенно характерно для разгара кризиса. Резкое понижение напряжённости конкуренции способствует росту численности и широкому распространению низко специализированных форм в эпоху кризиса, среди которых, в частности, оказываются и филогенетические реликты, уступившие в отдалённом геологическом прошлом роль экологических доминантов более специализированным и

конкурентоспособным ценофилам.

Смена экологических доминантов, выражающаяся в переходе ряда таксонов из категории редких и редчайших в категорию регулярно попадающих в палеонтологическую летопись и наоборот. Это косвенно свидетельствует об изменении структуры сообщества в ходе кризиса.

Резкая смена (причём тем более резкая, чем крупнее кризис) таксономического состава жизненных форм доминирующих типов сообществ за сравнительно короткий интервал геологического времени. Этот симптом является частным выражением принципа порогового реагирования У. Р. Эшби (1959, 1962) и косвенно свидетельствует в пользу устойчивости сообществ организмов в геологически продолжительные межкризисные эпохи.

Для разгара экологического кризиса характерны: некоторое понижение темпа вымирания, вызванное снижением конкурентного давления в разгар кризиса. Понижение темпа вымирания в разгар кризиса обнаружил М. Бентон (Benton, 1988, 1989), изучая смену наземных позвоночных на рубеже триаса и юры.

Понижение темпа оборота биоты — скорости её обновления — благодаря понижению темпа вымирания и таксонообразования.

Резкое падение разнообразия биоты (см. рис. 1.2—1.9), которое связано не столько с высоким темпом вымирания таксонов, сколько с понижением скорости их появления. Косвенно в пользу этого свидетельствует понижение темпа оборота биоты. К такому выводу пришёл Хюсснер (Hussner, 1983) при изучении смены морских беспозвоночных на рубеже перми и триаса.

В результате резкого падения разнообразия биоты происходит некомпенсированное, при крупном кризисе — массовое вымирание, сопровождающееся понижением общего числа таксонов (см. рис. 1.9), при крупном кризисе — не только видов и родов, но и семейств.

Понижение напряжённости факторов борьбы за существование, зависящих от плотности населения, при отсутствии острого дефицита почти на все жизненные ресурсы вследствие некомпенсированного (при крупном кризисе — массового) вымирания возрастания неопределённости биотической среды, понижения эффективности адаптаций и повышения уровня элиминации прежде всего наиболее специализированных и конкурентоспособных (в сложившемся сообществе) ценофилов.

Понижение общей «суммы жизни», по В.И. Вернадскому (1994), т.е. массы, энергии и таксономической «плотности» живого вещества, охваченного кризисом, может показаться парадоксальным в условиях ослабления конкуренции. Как ни удивительно, это обстоятельство объясняется теми же факторами: некомпенсированным вымиранием, неопределённостью биотической среды, понижением эффективности адаптации и возрастанием уровня элиминации, вызванным ростом агрессивности среды. Действительно, эффективная эксплуатация даже небогатых ресурсов, в частности, достаточно полная их утилизация, — признак высокой экологической специализации (немыслимой в отсутствие филогенетической специализации). Это возможно лишь в условиях достаточно определённой (предсказуемой) биотической среды, вызванных разрушением прежней структуры сообщества: сукцессионной системы, функциональных блоков (трофических уровней, цепей и сетей, синузий и гильдий, консорциев и коадаптивных комплексов иных типов), структуры адаптивных зон и экологических ниш. При этом ценотические ограничения филогенеза снимаются пропорционально глубине разрушения структуры сообществ. В ходе экологического кризиса эффективность филогенетической специализации ценофилов резко падает, а вместе с ней неизбежно падает и их экологическая специализация.

Относительно низкий уровень эффективности адаптации большинства таксонов в весьма непостоянной среде вызывает высокий уровень элиминации, который в сочетании с низким уровнем конкуренции создаёт агрессивную среду обитания. В период кризиса главным дефицитом оказывается адаптивность — уровень экологической специализации. С этим связано одновременное понижение напряжённости конкуренции (давления факторов борьбы за существование, зависящих от плотности населения) и рост агрессивности среды обитания за счёт факторов борьбы за существование, не зависящих от плотности населения. В этих условиях преимущество получают формы, способные использовать своих экологических соседей в качестве партнёров по совместному выживанию. Такое «экологическое притяжение» оказывается предпосылкой формирования нового сообщества и, тем самым, выхода биоты из состояния экологического кризиса.

Понижение экологической валентности (сужение пределов толерантности — условий устойчивого существования) и повышение вероятности вымирания, особенно высокоспециализированных ценофилов, вследствие резкого понижения определённости биотической среды (структуры сообщества). Разрушение структуры сообществ и возрастание неопределённости

биотической среды в эпоху кризиса воспринимается как ухудшение условий жизни наиболее зависимыми от среды специализированными фенофилами, прежде всего основными ценообразователями — эдификаторами. Высокий уровень филогенетической специализации бывших ценофилов работает против своих обладателей, затрудняя смену направлений специализации и повышая тем самым вероятность вымирания в ходе кризиса. Сами же черты этой специализации выступают в роли инадаптивного груза.

Относительное повышение экологической валентности и понижение вероятности вымирания низкоспециализированных и эврибионтных форм из экотонов, прежде всего, ценофобов. Резкое понижение напряжённости конкуренции, вызванное ухудшением биотической среды наиболее конкурентоспособных ценофилов — виолентов, способствует возрастанию численности и широкому распространению в эпоху кризиса низкоспециализированных эврибионтных форм. В эту категорию попадает и часть филогенетических реликтов. Сохранившиеся в ходе кризиса таксоны (даже многие бывшие виоленты) оказываются, по существу, «обломками» разрушенного сообщества и экологически широко распространившимися ценофобами.

На фоне общего сокращения таксономического разнообразия *растёт доля низко специализированных форм* (в т.ч. филогенетических реликтов) *и понижается доля высокоспециализированных.*

Выпадение из палеонтологической летописи ряда таксонов, сохраняющихся в ходе кризиса без существенных изменений. Этот феномен связан с резким ухудшением биотической среды ценофилов, сокращение численности и ареала которых может вывести часть их за пределы тафономически достоверной части палеонтологической летописи. От вымирания в разгар кризиса эту категорию ценофилов может спасти лишь достаточно глубокая узкая специализация (весьма эффективная эксплуатация очень немногих параметров среды и высокая автономия от всех прочих). Значительный груз инадаптивности — вечный спутник глубокой специализации «консервирует» даже в кризисную эпоху.

Разрушение структуры сообществ, ухудшение биотической среды ценофилов и связанное с этим падение напряжённости конкуренции вызывает широкое распространение экотонов — группировок организмов с разной первичной филогенетической специализацией в роли ценофобов.

Общая картина характеризуется чередованием мозаики участков, сохранивших в той или иной степени прежнюю биоту и организацию сообществ, и обширных экотонов, имеющих неопределённый состав биоты, включающей родоначальников будущих экологических доминантов послекризисных сообществ.

Экологический кризис завершают: повышение темпа вымирания вследствие интенсификации конкуренции, за которым следует резкое повышение темпа таксонообразования, опережающего темп вымирания. В результате рост накопления числа таксонов восстанавливается.

Направленным процессам филогенеза (специализации) способствует стабилизация биотической среды, вызванная активизацией процессов становления новых сообществ организмов (филоценогенеза).

Новые сообщества характеризуются *повышенным темпом оборота биоты* — скорости её обновления, повышение факторов борьбы за существование, зависящих от плотности населения, вызванное взаимообусловленными по принципу положительной обратной связи автокаталитическими процессами взаимозависимой прогрессивной специализации, направленной на коадаптацию ценофилов, а также процессами формирования новых сообществ организмов (филоценогенеза) и стабилизации биотической среды последним.

Продолжается активизация экологической дифференцировки адаптивных зон и экологических ниш в сообществах; постепенное отеснение ценофобов, широко распространившихся во время кризиса, на периферию зарождающихся сообществ — *экотонов*, т.е. в географическое и экологическое пространство, не охваченное активными процессами формирования сообществ организмов.

Постепенно новое сообщество охватывает всё большее пространство активными процессами филоценогенеза, что ведет к сокращению площади экотонов, не охваченных этими процессами.

Возникновение новой биоты (сообществ нового типа), которая, если ей предшествовал крупный кризис, оказывается недолговечной и вскоре (в геологическом масштабе времени) снова ввергается в кризис, но меньшего масштаба.

МОДЕЛИ ЭВОЛЮЦИИ СООБЩЕСТВА. По крайней мере в силу указанных выше причин, сообщество и его биота есть продукт совместной истории: сопряжённого развития биоты (филогенеза) и сообщества (филоценогенеза), соответственно — элементов и целого. Модели

сопряжённого развития предложены сотрудниками Палеонтологического института РАН.

Термины «ценофилы» и «ценофобы» ввёл С.М. Разумовский (1981) для обозначения видов растений, соответственно входящих в сукцессионную систему и не входящих в неё. Свойство быть ценофилом или ценофобом, строго говоря, относится не к виду в целом, а к жизненной форме, в данном случае — роли ценопопуляций вида в фитоценозах данного ботанико-географического района. Вид может быть ценофилом в одном ботанико-географическом районе и ценофобом — в соседнем и наоборот.

Ценофилы — жизненные формы организмов, специализированные в ходе предшествующей коэволюции к жизни в условиях вполне определённого биотического и абиотического окружения. Они образуют сформированное в ходе предшествующего филоценогенеза сообщество организмов, структура адаптивных зон и экологических ниш которого устойчиво воспроизводится путём самосборки из таксонов свойственной ему биоты (флоры и фауны) в исторически типичных условиях среды — экотопа. Для ценофилов характерна высокая конкурентоспособность, но только в условиях исторически типичного для них сообщества.

Ценофобы — жизненные формы организмов, успешно выживающие в разнообразных (слабо предсказуемых) условиях весьма неустойчивой (неопределённой) абиотической и биотической среды. Они образуют (в противоположность сложившимся сообществам) группировки организмов, неопределённые как по составу биоты, так и по структуре адаптивных зон и экологических ниш. Группировки характерны для нарушенных или вновь возникающих в результате геологических процессов местообитаний, не захваченных или непригодных для жизни сформированного сообщества. Для ценофобов характерен широкий спектр разнообразных местообитаний, но невысокий уровень специализации и конкурентоспособности в частных биотопах, которые они могут занимать лишь в отсутствие конкурентного давления специализированных ценофилов.

Модель биоценотического ограничения филогенеза учитывает регулирующее воздействие структуры адаптивных зон и экологических ниш сформированного сообщества на процессы филогенеза входящих в его состав таксонов. Такую ценотически регулируемую эволюцию ценофильных таксонов В.В. Жерихин (1978) называет *когерентной*. Биоценотические ограничения филогенеза таксона обусловлены: 1) наличием у него определённой, сложившейся в процессе предшествовавшего филогенеза, экологической ниши или адаптивной зоны и 2) наличием в его биотическом окружении (среде) сложившегося в процессе предшествовавшего филоценогенеза сообщества, обладающего определённой структурой сукцессионной системы, адаптивных зон и экологических ниш.

В процессе глобального биоценотического кризиса континентальных биоценозов суши и пресных водоёмов в середине мела происходят следующие процессы. Разрушается прежняя структура адаптивных зон и экологических ниш прежнего сообщества. Резко понижается таксономическое разнообразие биоты, прежде всего, за счёт некомпенсированного вымирания ценофилов, особенно сильно зависящих от стабильного биотического окружения сформированного сообщества. Это, в свою очередь, в порядке положительной обратной связи является важнейшей предпосылкой их более глубокой (по сравнению с ценофобами) специализации в ходе предшествующего филогенеза. Наряду с этим уменьшается общая «сумма жизни», как её понимал В.И. Вернадский (1994), что ведёт к резкому понижению роли конкуренции и прочих факторов борьбы за существование, зависящих от плотности населения. Это оказывается важнейшим фактором замедления процесса вымирания в разгар кризиса. В результате снимаются биоценотические ограничения филогенеза и эволюция таксонов переходит в *некогерентную фазу*.

Особенно тщательно этот кризис изучался на материале ископаемых насекомых, но показано участие в нём и других компонентов биоты: высших растений и некоторых других групп наземных и пресноводных беспозвоночных (двустворчатых и брюхоногих моллюсков, двустворчатых и ракушковых раков, хелицерных и др.) и позвоночных (рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих) животных.

По крайней мере, для насекомых и высших растений этот кризис был крупнейшим за всю последующую историю биосферы. Позвоночные отреагировали на него значительно слабее.

Эвристическая модель сопряжённой эволюции сообщества и слагающей его биоты, её таксономического и экологического разнообразия (Каландадзе, Раутиан, 1983, 1993 а, б) дополняет модель В.В. Жерихина (1987) механизмом обратной связи, демонстрируя роль процессов филогенеза в формировании и разрушении в ходе кризиса и восстановления структуры сообщества, его адаптивных зон и экологических ниш. Вот суть модели.

Уцелевшие в ходе экологического кризиса таксоны ведут себя как экологически относительно

неспециализированные независимо от уровня их предшествующей филогенетической специализации, которая была ориентирована на структуру прежнего сообщества, разрушенного в ходе кризиса. Они являются, по существу, «обломками» разрушенного сообщества, широко распространившимися в роли ценофобов. Высокий уровень филогенетической специализации бывших ценофилов выступает в качестве инадаптивного груза, затрудняя смену направлений специализации в изменившихся условиях и повышая тем самым вероятность их вымирания в ходе кризиса и после него.

Таким образом, на фоне разрушения структуры сформированного сообщества и общего сокращения таксономического разнообразия биоты: 1) широкое распространение получают группировки или, если угодно, обширные экотоны и 2) растёт доля связанных с такими местообитаниями низко специализированных форм, в т.ч. филогенетических реликтов.

В период кризиса, главным дефицитом оказывается адаптивность. Низкий уровень экологической специализации большинства таксонов в весьма непостоянной биотической среде вызывает высокий уровень элиминации, который в сочетании с низким уровнем конкуренции создаёт агрессивную среду обитания. В этих условиях выгодной оказывается стратегия «экологического притяжения»: способность использовать своих экологических соседей в качестве партнёров по совместному выживанию. Эта стратегия даёт партнёрам взаимные преимущества перед стратегией ценофобов, не ориентированной на определённую по составу и структуре биотическую среду, и осуществляет первый шаг на пути коэволюции, ценофилии и прогрессивной специализации таксонов, приступающих к построению нового сообщества. Основным механизмом, обеспечивающим «экологическое притяжение», является межорганизменная рекомбинация.

В результате начинаются процессы: 1) дифференцировки взаимодополнительных адаптивных зон и экологических ниш; 2) роста таксономического и экологического разнообразия биоты; 3) увеличение общей «суммы жизни» и роли факторов борьбы за существование, зависящих от плотности; 4) постепенного оттеснения ценофобов, широко распространившихся во время кризиса, на периферию зарождающегося сообщества, в экотоны, т.е. в географическое и экологическое пространство, не охваченное процессами филоценогенеза; 5) медленного наступления сообщества, охвата всё большего пространства процессами филоценогенеза и сокращения площади экотонов. Взаимозависимые коэволюционные процессы прогрессивной специализации членов зарождающегося сообщества ведут к постепенному выходу биоты из кризисного состояния.

Чем дальше заходит процесс прогрессивной специализации, тем сильнее нарастает конкуренция, «экологическое притяжение» заменяется «конкурентным отталкиванием». В результате этого резче обозначаются границы адаптивных зон и экологических ниш, они труднее преодолеваются в экологическом и особенно в эволюционном смысле. Сообщество постепенно приобретает черты сформированности и «обособленности» по отношению к иммигрантам, его структура — черты «плотной упаковки» адаптивных зон и экологических ниш, а биотическая среда всё более приобретает депрессивные черты.

Пределы дроблению адаптивных зон и экологических ниш, как показал В.В. Жерихин (1978, 1994), устанавливаются ёмкостью каждой из них, которая не может иметь ресурсов меньше того, что обеспечивает устойчивое существование соответствующего таксона на протяжении филогенетически значимых отрезков времени. Однако прогрессивная специализация таксона владельца адаптивной зоны стремится при прочих равных условиях сократить эту ёмкость, поскольку перспективы специализации стенобионтов выше перспективы специализации эврибионтов. Ограничение числа адаптивных зон и экологических ниш в целом кладёт предел и таксономическому разнообразию биоты данного сообщества. «Конкурентное отталкивание» способствует всё большему взаимоисключению ресурсов данных таксонов и всё меньшему пересечению их адаптивных зон и экологических ниш.

Таким образом, сопряжённые процессы прогрессивной специализации и филоценогенеза носят характер автокаталитического процесса. Структура адаптивных зон и экологических ниш, являясь первоначально продуктом экологической дифференцировки, получает посредством процессов филогенетической специализации отображение и фиксацию в организации соответствующих таксонов. Это, в свою очередь, в порядке положительной обратной связи стимулирует дальнейшую специализацию в ранее избранном направлении. В этом, собственно, и состоит главный вывод модели филогенетического ограничения филогенеза.

Усиление роли факторов борьбы за существование, зависящих от плотности населения, приводит к конкурентному вытеснению из сообщества менее специализированных (менее конкурентоспособных) форм, которые либо вымирают (обычно стенобионты), либо, изменяя направление специализации, пополняют ряды ценофобов (обычно эврибионты) в широко

понимаемых экотонах, не занятых сформированными сообществами. В силу уже упоминавшейся обратной зависимости глубины специализации и широты адаптивной зоны или экологической ниши таксона, эти процессы ведут к прогрессивному нарастанию стенобионтности членов сформированного сообщества и вытеснению из него многих генералистов, а также стенобионтов с высоким грузом инадаптивности. В результате понижается общее разнообразие биоты сообщества.

Высокая конкурентоспособность и узкая специализация таксонов повышает их автономность от самых разнообразных факторов среды, в т.ч., до известной степени, и от собственного сообщества, понижая его целостность. Наиболее специализированные таксоны-вытеснители именно в силу своей узкой специализации обычно не способны обеспечить такую же конкурентную защиту ресурсов, как вытесненные ими формы по всему пространству их бывших экологических ниш. Это является почти необходимым следствием принципов адаптивного компромисса и прогрессивной специализации. Действительно, прогрессивная специализация всегда связана с оптимизацией очень немногих — экзосоматических — функциональных систем организма, образующих основное звено его филогенетического развития. Все прочие — эндосоматические — функциональные системы эволюционируют в координационном порядке. Следовательно, параллельно со специализацией должна нарастать стенобионтность. Поскольку вытесняемые формы менее специализированы, они с высокой вероятностью окажутся, хотя бы в чём-то, эврибионтнее своих вытеснителей.

Таким образом, неспособность высокоспециализированных стенобионтных ценофилов конкурентно защитить всю область ресурсов вытесненных ими форм и некоторое общее понижение целостности сформированного сообщества порождают в нём зоны ослабленного контроля, названные «интерзональными экологическими лакунами».

Интерзональные экологические лакуны можно определить как пограничные области адаптивных зон, конкурентно слабо защищённые их высоко специализированными стенобионтными владельцами и потому доступные для использования слабо специализированными формами из экотонов в силу их эврибионтности, но не доступные специализированным стенобионтным ценофилам. Возникновение интерзональных лакун — естественный результат противоречивых процессов прогрессивной специализации, которые, с одной стороны, постоянно наращивают конкурентоспособность ценофилов, а с другой — сужают их фундаментальные ниши или адаптивные зоны. Первое вызывает вытеснение менее специализированных форм, а второе — не позволяет специализированным вытеснителям полностью скомпенсировать конкурентную защиту всей области ресурсов вытесненных ими форм.

По крайней мере поначалу, ёмкость интерзональной лакуны не позволяет занять её специализированным стенобионтным таксонам, для которых она актуально не существует. Именно поэтому в ней не смог сохраниться её прежний хозяин, вытесненный из сообщества. Однако для низкоспециализированного эврибионтного таксона, способного одновременно эксплуатировать ресурсы нескольких лакун, пониженное конкурентное давление в них позволяет проникнуть в прежде замкнутое сообщество. Поэтому складывается парадоксальная ситуация: сформированное сообщество успешно сопротивляется проникновению в него специализированных ценофилов, но оказывается до известной степени «прозрачным» для эврибионтных и менее специализированных ценофобов, использующих ресурсы интерзональных лакун наряду с основными местообитаниями.

Дальнейшая прогрессивная специализация ценофилов быстрее или медленнее, но с обязательностью закона, будет вести к: 1) постепенному расширению интерзональных лакун и образованию новых; 2) проникновению в сообщество низкоспециализированных эврибионтных ценофобов из экотонов; 3) постепенному формированию новых адаптивных зон и экологических ниш на базе экологических лакун в результате прогрессивной специализации бывших ценофобов в них. Первым признаком этого процесса будет вторичный рост таксономического и экологического разнообразия биоты сообщества. В конечном счёте, это может привести к относительно безболезненной реорганизации структуры сообщества. Но среди них могут оказаться и активные разрушители прежней структуры сообщества, провоцирующие очередной экологический кризис. Примером этого может служить роль насекомых и энтомофильных цветковых растений в возникновении биоценотического кризиса в середине мела. Если образующиеся интерзональные лакуны своевременно не заполняются, продолжающиеся процессы прогрессивной специализации ценофилов постепенно разрушают целостность сообщества, что также может спровоцировать экологический кризис. Примером может служить крупнейший глобальный экологический кризис в сообществе наземных тетрапод в ранней-средней юре.

Процессы специализации таксонов, избравших стратегию взаимной коадаптации (ценофилии), постепенно создают сформированное сообщество с «плотной упаковкой» адаптивных

зон и экологических ниш. Его структура в порядке положительной обратной связи поддерживает и стимулирует прогрессивную специализацию таксонов в ранее избранном направлении (модель биоценоотического ограничения филогенеза). Однако на следующем этапе филогенеза те же самые процессы прогрессивной специализации ценофилов без изменения их направленности в силу необходимо присущей им специфики и в соответствии с принципом положительной обратной связи начинают разрушать целостность собственного сообщества. Это может сопровождаться проникновением в сообщество из широко понимаемых экотонов низко специализированных форм, прежде всего, ценофобов, которые используют открывающиеся (вследствие понижения целостности сообщества и, тем самым, понижения «плотности упаковки» его адаптивных зон и экологических ниш) интерзональные экологические лакуны. Новые, первоначально факультативные члены сообщества, осуществляя новую волну прогрессивной специализации и становясь ценофилами второго поколения, могут вызвать обновление биоты сообщества и необратимое преобразование его структуры, а при известных обстоятельствах даже спровоцировать эндогенный по своей природе экологический кризис.

Всё это становится возможным благодаря двум категориям причин: 1) обратной зависимости глубины специализации таксона и широты его адаптивной зоны или экологической ниши и 2) значительно больших перспектив углубления специализации и роста конкурентоспособности у ценофилов сформированного сообщества и его определённой биоценоотической средой по сравнению с ценофобами экотонов.

А.В. Марков (2001), обобщив имеющийся в литературе материал по динамике биоразнообразия, предложил модель, в которой абсолютная скорость появления новых родов не зависит от их числа, а устойчивость новых родов к непредсказуемым переменам обстановки трижды скачкообразно возрастает (на рубежах кембрия и ордовика, перми и триаса, мела и палеогена). Рост разнообразия в модели происходит за счёт накопления долгоживущих родов. Он показал сходство модели с реальностью по 15-ти критериям и предположил, что этапность в развитии биоты, по-видимому, объясняется закономерностями эволюции сообществ. В моделировании динамики биоразнообразия обычно используются модели, заимствованные из теории динамики популяций. Однако принципиальные различия, имеющиеся между особями и таксонами, размножением и дивергенцией, смертностью и вымиранием ставят под сомнение оправданность такого заимствования.

В результате обширных исследований палеонтологических данных и, на их основе, динамики родового разнообразия фанерозойской морской биоты были выявлены следующие количественные аспекты этой динамики:

1. Родовое разнообразие фанерозойской морской биоты в целом росло; рост прерывался периодами стазиса (средний-верхний кембрий; силур-пермь) и кратковременными снижениями, связанными с «великими вымираниями».

2. Рост родового разнообразия в мезозое-кайнозое определяется родами, дожившими до современности. Если исключить эти роды из рассмотрения, окажется, что мезозойское разнообразие не превышает палеозойского уровня, а от кайнозойского вообще мало что остаётся.

3. Абсолютная скорость появления родов (число появлений на интервал временной шкалы) в течение фанерозоя колебалась хаотически, оставаясь в среднем примерно на одном уровне. Показатели, ведущие себя подобным образом, названы А.В. Марковым (2001) «стохастическими постоянными».

4. Более трети всех родов имеют точечное стратиграфическое распространение, т.е. не пересекают ни одной границы между ярусами или подъярусами («роды-однодневки»).

5. Число родов-однодневок в течение фанерозоя стохастически постоянно. Моментам крупных вымираний соответствуют минимумы числа родов-однодневок.

6. Наблюдается довольно высокая положительная корреляция скоростей появления и вымирания родов (когда растёт первая, обычно растёт и вторая, и наоборот), которая, однако, полностью исчезает, если исключить из рассмотрения роды-однодневки.

1. Не наблюдается строгой зависимости темпов появления от достигнутого уровня разнообразия. Не удаётся выявить также и каких бы то ни было корреляций между числом существующих родов и такими показателями, как скорость вымирания или разность появления и вымирания.

2. Общий вид кривой родового разнообразия почти полностью определяется долгоживущими родами (пересекающими хотя бы одну границу); роды-однодневки на него практически не влияют

3. Средняя продолжительность существования родов в течение фанерозоя неуклонно росла. Если разложить роды по времени их появления, то можно заметить ступенчатый характер этого роста. «Ступенек» или этапов выделяется четыре: самые короткоживущие роды появились в кембрии; более устойчивые — в ордовике-перми; третий этап соответствует мезозою, четвёртый — кайнозою.

4. Поэтапный рост средней продолжительности существования новых родов объясняется отчасти сменой доминирующих таксонов, в результате которой преимущество обычно оказывалось на стороне групп с низким темпом обновления родового состава (такова ситуация в классических парах брахиоподы/двустворки и головоногие/рыбы); однако в большей степени это было обусловлено синхронным ростом средней продолжительности существования в большинстве важнейших групп.

5. На графике суммарной продолжительности существования (сумма продолжительности существования родов, существовавших в каждом интервале) выделяются те же 4 этапа, разделённые тремя кризисами (ордовикская радиация, вымирания на рубеже пермь-триас и мел-палеоген), в течение каждого этапа суммарная продолжительность существования растёт линейно, причём скорость линейного роста от этапа к этапу возрастает в несколько раз.

6. Линии выживания родов, существовавших одновременно (напр., пересекших какую-то определённую границу), очень близки к правильной экспоненте. Это означает, что количественное распределение продолжительности существования (или устойчивости) родов соответствует модели «разломанного стержня» (Magurran, 1988). Выборки родов, существовавших не одновременно (напр., всех палеозойских или всех меловых родов), отличаются повышенной долей короткоживущих родов.

7. В течение фанерозоя, как на кризисных рубежах, так и в спокойные периоды, отмечается избирательное вымирание молодых родов. Это можно объяснить тем, что отдельные роды становятся более устойчивыми со временем, но более вероятно роды в каждой когорте изначально различны по устойчивости, и со временем в ней остаётся всё меньше неустойчивых родов, а доля устойчивых растёт.

Абсолютная скорость вымирания, несмотря на резкие пики «массовых вымираний», в целом не росла и не снижалась, так что её можно считать стохастической постоянной.

Удельные скорости появления и вымирания родов в течение фанерозоя постепенно снижались; на фоне общего снижения наблюдаются хаотические колебания.

А.В. Марков (2001) выделил искомый минимальный набор из 5-ти закономерностей, который, будучи положен в основу имитационной модели, позволяет воспроизвести с приемлемой точностью все 15 перечисленных особенностей динамики разнообразия фанерозойской морской биоты:

1) абсолютная скорость появления родов в течение фанерозоя стохастически постоянна. Она не зависит ни от числа существующих родов, ни от других переменных характеристик биоты;

2) вероятность вымереть до пересечения первой стратиграфической границы для каждого рода составляет 0,4;

3) роды изначально отличаются по своей устойчивости, однако эти различия начинают проявляться только после того, как род пересечёт первую стратиграфическую границу. Роды с высокой устойчивостью появляются реже, чем неустойчивые. Вероятность вымирания каждого рода в течение каждого последующего интервала определяется его устойчивостью;

4) устойчивость новых родов (при сохранении неравномерного количественного распределения с преобладанием неустойчивых) повышается ступенчато от этапа к этапу. Этапов выделяется четыре: кембрий, ордовик-пермь, мезозой, кайнозой;

5) иногда происходит кратковременное синхронное повышение вероятности вымирания для всех родов (массовые вымирания). При этом различия родов по величине устойчивости остаются эффективными.

Компьютерная реализация модели показала, что модельная биота, развивающаяся в соответствии с перечисленными пятью «законами», оказывается сходна с реальной по всем 15 пунктам, указанным в начале. О степени сходства можно судить по графикам на рисунках 1.10 и 1.11. Несмотря на различия в деталях, общие тенденции развития в реальной и модельной биотах очень похожи. Следует добавить, что помимо параметров, отражённых на графиках, сходство модели с реальностью (палеонтологический материал) отмечается по следующим пунктам: 1) имеется положительная корреляция между скоростями появления и вымирания, которая полностью исчезает, если исключить из рассмотрения роды-однодневки; 2) отсутствует корреляция между скоростью появления и числом существующих родов; 3) наблюдается избирательное вымирание молодых родов; 4) мезо-кайнозойский рост разнообразия полностью определяется родами, дожившими до

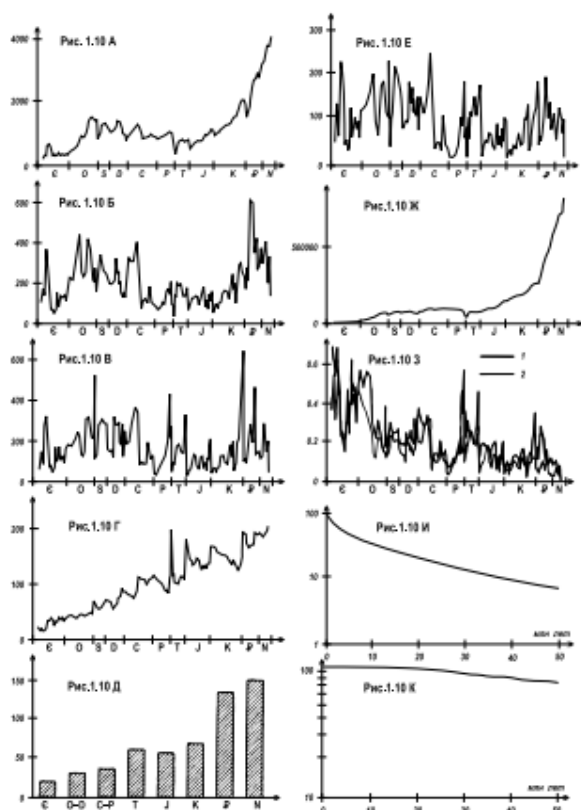


Рис. 1.10. Динамика количественных показателей в ходе эволюции морской биоты (по фактическим данным)

А — число родов; Б — абсолютная скорость появления родов (число родов, появившихся в каждом подъярусе); В — абсолютная скорость вымирания; Г — средняя продолжительность существования (ПС) родов, существовавших в каждом подъярусе; Д — средняя ПС родов, появившихся в разные эпохи; Е — число родов-однодневок (не пересекших ни одной границы между подъярусами); Ж — суммарная ПС (сумма ПС родов, существовавших в данном подъярусе); З — удельная скорость появления (1) и вымирания (2) родов; И — линия выживания всех палеозойских родов; К — линия выживания родов, пересекших рубеж серпуховского и башкирского ярусов.
И, К: по оси абсцисс — возраст рода, млн лет, по оси ординат — процент родов, ПС которых больше или равна возрасту, указанному на оси абсцисс; шкала полулогарифмическая.

(физико-химические) события, причины которых лежат вне биоты.

На вопрос, почему устойчивые (т.е. эврибионтные, приспосабливаемые, пластичные) роды появляются реже, чем неустойчивые, можно ответить с позиций общего закона любых стохастических количественных распределений: всего крупного, удачного, прочного в природе обычно меньше, чем мелкого, неудачного и непрочного. Объекты первой категории сравнительно низкоэнтропийны, т.е. маловероятны по сравнению с объектами второй категории.

Следующий вопрос, требующий ответа, — почему число появляющихся в единицу времени новых родов в течение фанерозоя не росло и не снижалось, а только хаотически колебалось? Этот вопрос тоже, по-видимому, можно снять, показав, что эта закономерность не имеет глубокого биологического смысла. Дело в том, что из дарвиновской схемы дивергенции и из базовых принципов биологической систематики следует, что никакой род не может появиться раньше своего семейства, семейство — раньше своего отряда, и т.д. Следовательно, виды в среднем появляются позже родов, роды — позже семейств, семейства — позже отрядов. Как видно из рисунка 1.12, скорость появления новых классов была максимальна в кембрии и ордовике, резко снижалась в течение первой половины палеозоя и с тех пор оставалась на близком к нулю уровне. Темп появления новых отрядов быстро снижался в течение палеозоя и затем оставался на низком уровне. Скорость появления семейств в течение фанерозоя тоже немного снижалась. Темп появления родов оставался примерно постоянным. Что касается скорости появления видов, то есть все основания предположить, что она росла (проверить это нельзя из-за отсутствия полной базы данных на видовом уровне).

современности.

Особо отметим, что, как показывает анализ модели, фактические данные не противоречат идее стохастически постоянной скорости появления (причем скорость появления вовсе не зависит от достигнутого уровня разнообразия). Этот факт совершенно несовместим с экспоненциальными и логистическими моделями диверсификации. Довольно неожиданным результатом является также вывод о том, что рост биоразнообразия может происходить без увеличения скорости появления, за счет постепенного накопления в биоте родов-долгожителей и поэтапного увеличения средней устойчивости родов.

Таким образом, компьютерное моделирование помогло выделить из множества эмпирически установленных фактов пять основных, определяющих все остальные, исчерпывающее и непротиворечивое объяснение которых могло бы уже претендовать на имя общей теории эволюции родового разнообразия фанерозойской морской биоты. А.В. Марков (2001) привел некоторые первичные соображения. По его мнению (что подтверждается и объективным анализом событий), «спусковым крючком» великих вымираний, по всей видимости, являются абиотические

То, что постоянство скорости появления родов противоречит логике экспоненциальных и логистических моделей, заимствованных из теории динамики популяций, говорит лишь о том, что подобное заимствование не вполне оправдано. Если для особи размножение является важнейшей целью, которой подчинены все создаваемые отбором адаптации, то для рода производство новых родов такой целью не является, и никаких специальных адаптаций для этого не существует. По-видимому, темпы дивергенции определяются не обилием субстрата (т.е. потенциальных предков), а иными факторами, такими, как насыщенность экосистем и наличие потенциально доступных ниш.

По-видимому, число родов-однодневок напрямую связано с темпом появления родов. Оба эти показателя в течение фанерозоя оставались стохастически постоянными. На уровне семейств картина получается иная: и абсолютная скорость появления, и число семейств-однодневок в течение фанерозоя снижались. В обоих случаях сохраняется постоянство доли однодневок в общем числе новых таксонов в течение фанерозоя.

Хотя достоверность данных по таксонам-однодневкам значительно ниже, чем по долгоживущим таксонам, всё же корреляция числа однодневок с темпом их появления наводит на мысль о том, что число однодневок определяется какими-то объективными причинами. Если продолжительность существования и численность долгожителей в течение фанерозоя неуклонно росли, то у однодневок эти показатели оставались примерно постоянными.

Можно предположить, что большинство долгожителей — это роды, входящие в качестве постоянных компонентов в сложившиеся устойчивые экосистемы, тогда как большинство однодневок были обитателями экотонов или, по крайней мере, не являлись постоянными и неотъемлемыми компонентами каких-то определённых сообществ. Экотоны не претерпевали существенных направленных изменений в ходе развития морской биоты (отсюда постоянство количественных характеристик, которое характерно для однодневок), тогда как экосистемы, несомненно, развивались, становясь все более сложными, разнообразными и устойчивыми (отсюда наблюдаемые признаки прогрессивного развития родов-долгожителей: рост общего числа и средней продолжительности существования).

Рядом авторов показано, что относительное обилие представителей редких, малочисленных видов (большинство из которых является «однодневками») в различных фаунистических комплексах варьирует сильнее, чем обилие массовых видов, продолжительность существования которых в среднем выше (Boucot, 1990, 1996; McKinney et al., 1996).

По мере усложнения сообщества происходит не только рост его таксономического разнообразия. Усложнение структуры ниш, более чёткое разделение функций между видами ведут к развитию компенсаторных механизмов, построенных по принципу обратной связи. При снижении численности какого-то компонента сообщества появляется множество факторов, стремящихся вновь повысить его численность (напр., улучшается кормовая база данного вида, становится меньше хищников и паразитов). Наконец, даже в случае полного вымирания какого-либо вида опустевшая ниша «втягивает в себя» представителей других, скорее всего, родственных видов, причём они становятся морфологически сходными с прежним обитателем данной ниши и поэтому могут быть

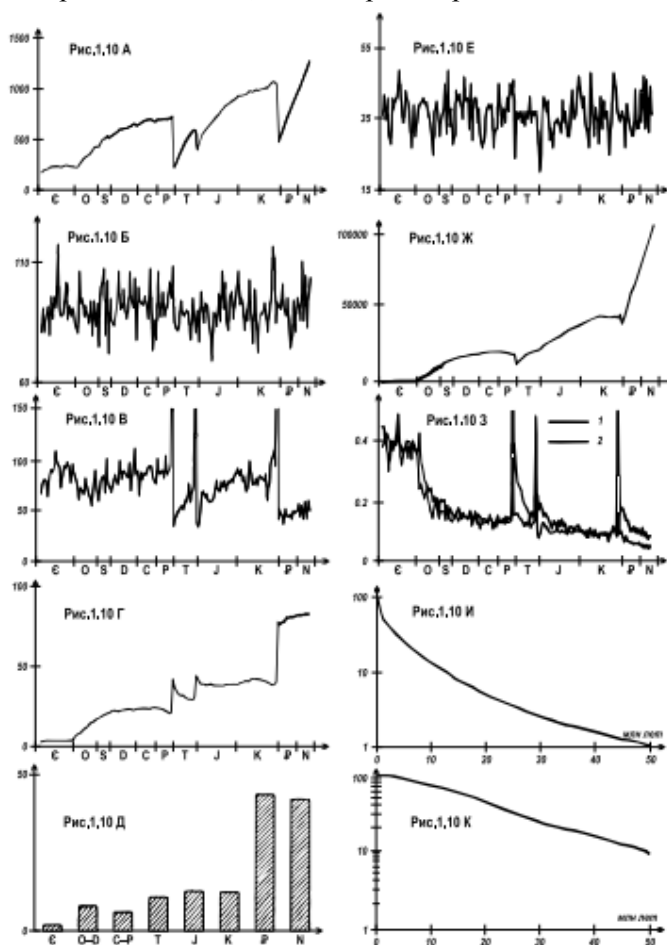


Рис. 1.11. Динамика количественных показателей в модельной биоте (условные обозначения и содержание графиков аналогичны рис. 1.10) (по А.В. Маркову, 2001)

отнесены (пусть и «ошибочно») к тому же надвидовому таксону, даже если у них на самом деле были разные предки. В результате, сообщество придаёт своим элементам — таксонам повышенную устойчивость, способность лучше противостоять непредсказуемым изменениям среды, т.е. в каком-то смысле делает их более приспособляемыми и эврибионтными.

Очевидно также, что таксоны в ходе эволюции становятся более устойчивыми и

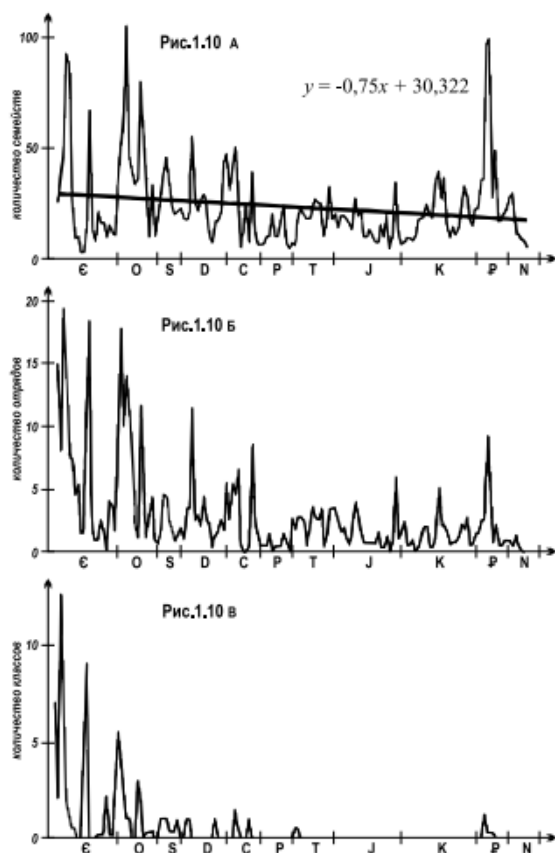


Рис. 1.12. Абсолютная скорость появления семейств (А), отрядов (Б) и классов (В) морских животных в фанерозое

Для таксонов, имеющих наземных или пресноводных представителей, за момент появления принимается первая находка в морских отложениях (по А.В. Маркову, 2001).

устойчивостью и, раз сложившись, сохраняется в течение длительного времени. Для того, чтобы сложилась новая структура, старая должна быть разрушена. Как видно из динамики количественных показателей, таких перестроек в течение фанерозоя было четыре (раннекембрийская радиация, ордовикская радиация, вымирание на рубеже перми и триаса, вымирание на рубеже мела и палеогена). Примечательно, что в начале фанерозоя перестройки происходили в результате крупных эволюционных прорывов, связанных с освоением обширных новых адаптивных зон, тогда как в последующие эпохи для таких перестроек уже требовались драматические события, связанные с великими вымираниями.

После каждого кризиса сообщества становились более сложными, совершенными и разнообразными. Сложность сообщества, более чёткая структура ниш, более определённые и устойчивые межвидовые взаимодействия могли способствовать продлению жизни отдельно взятых морфотипов.

О том, что структура морских сообществ усложнялась в течение фанерозоя, причём не постепенно, а именно ступенчато, существуют прямые данные. Р. Бамбах (Bamбах, 1977) проанализировал видовые списки 386 хорошо изученных фанерозойских бентосных сообществ и обнаружил, что альфа-разнообразие (среднее число видов в сообществе) в венде и раннем палеозое было сравнительно низким и мало менялось со временем, несмотря на резкие изменения таксономического состава биоты. Вторая «ступень» соответствует длительному интервалу от среднего палеозоя до мела; в течение этого интервала альфа-разнообразие было примерно в полтора раза выше, чем в кембрии, и почти не менялось со временем. Последний крупный «скачок»

приспособляемыми сами по себе, независимо от того влияния, которое оказывают на них экосистемы. Хорошим примером является способность насекомых быстро приспосабливаться к всевозможным ядам, выработавшаяся у них в результате длительной адаптации к фитофагии (поскольку у растений важнейшим средством защиты от насекомых-фитофагов являются разнообразные токсины). В свою очередь, сообщества, складывающиеся из более устойчивых видов, сами будут более устойчивыми. Вполне вероятно поэтому, что рост устойчивости сообщества и видов в процессе эволюции является автокаталитическим процессом.

Идея о том, что устойчивые сложные сообщества могут снижать вероятность вымирания таксонов, входящих в их состав, похоже, подтверждается палеонтологическими данными. Показано существование в геологическом прошлом сообществ, которые в течение нескольких миллионов лет пребывали в состоянии стазиса, причём замедленными были в т.ч. и темпы изменения видового состава, и скорость вымирания видов.

Поэтапный, скачкообразный характер роста продолжительности существования родов-долгожителей может объясняться тем, что именно таким образом — скачкообразно — изменяется после крупных кризисов структура сообщества. Очевидно, эта структура обладает высокой

произошёл в палеогене, когда альфа-разнообразие выросло вдвое и стабилизировалось на новом уровне.

Позднее Ж. Сепкоски (Sepkoski, 1988) повторил это исследование для палеозоя на более обширном материале и убедительно показал, что скачкообразный рост альфа-разнообразия произошёл не в конце ордовика, как предполагал Бамбах, а на рубеже кембрия и ордовика. В это же самое время произошёл и скачкообразный рост бета-разнообразия (разнообразия сообществ).

Таким образом, ступени, или этапы, выделяемые по величине продолжительности существования новых родов, хорошо совпадают с этапами в развитии альфа-разнообразия. Единственное различие состоит в том, что из четырёх ступеней, выделенных по продолжительности существования, две (ордовик-пермская и мезозойская) по альфа-разнообразию не различаются.

Как уже отмечалось, прогрессивная эволюция сообществ неразрывно связана с прогрессивной эволюцией таксонов. Очень важную роль в развитии биоты играет поэтапная смена доминирующих групп. В ходе этой смены в выигрыше всегда оказываются те группы, для которых характерны более долгоживущие, устойчивые роды и виды и которые дают в тех же биотопах более высокий уровень разнообразия. Таксономическая структура фанерозойской морской биоты менялась не постепенно, а скачкообразно: короткие эпохи быстрых перемен разделены длительными интервалами относительной стабильности. Самые крупные перестройки таксономической структуры фанерозойской морской биоты произошли в начале ордовика и на рубеже перми и триаса. Это отражено в концепции трёх последовательных «эволюционных фаун» (Raup, 1976; Sepkoski, 1992). Под эволюционными фаунами подразумеваются совокупности крупных таксонов, занимавших господствующее положение в течение определённого интервала времени. Эволюционных фаун выделено три: кембрийская, ордовик-пермская и мезо-кайнозойская. Как и в случае с альфа-разнообразием, здесь обнаруживаются не четыре, а только три ступени, однако «пропущенным» на этот раз оказался другой рубеж — мезозой и кайнозой.

По динамике удельной скорости вымирания Л. Ван Вален (Van Valen, 1984) подразделил фанерозой на два этапа (палеозой и мезо-кайнозой), а причиной этой этапности назвал эволюцию сообществ.

Наконец, в обобщающей работе четырёх крупнейших специалистов по динамике разнообразия (Sepkoski et al., 1981) показано, что пять разных подходов к оценке разнообразия фанерозойской морской биоты дают схожие результаты и позволяют выделить все четыре этапа: кембрий (низкое разнообразие), ордовик-пермь (более высокое, мало меняющееся разнообразие), мезозой (равномерный рост разнообразия от низкого триасового уровня к высокому меловому) и кайнозой (очень быстрый рост разнообразия) (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Этапы развития фанерозойской морской биоты

Автор	ε	o	s	d	c	p	T	J	K	P	N	Критерий
Bambach, 1977; Sepkoski, 1988												Альфа-разнообразие
Sepkoski et. Al., 1981												Общее разнообразие
Van Valen, 1984												Скорость вымирания
Sepkoski, 1992												Эволюционные фауны
Марков, 2000 а, б												Продолжительность жизни родов



Рис. 1.13. Разнообразие фанерозойских морских животных (число родов) (источник: <http://www.bio.msu.ru>).

В развитии фанерозойской морской биоты (см. рис. 1.13) ярко проявляется принцип прерывистого равновесия: длительные периоды относительной стабильности или устойчивого направленного развития отделяются друг от друга короткими интервалами резких качественных

перемен.

Переломные рубежи, выявляемые разными авторами при помощи разных методик, в общем одни и те же: это рубежи кембрия-ордовика, перми-триаса и мела-палеогена. Вся совокупность данных свидетельствует о том, что причину этапности следует искать в закономерностях развития сообществ.

МЕХАНИЗМЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВА

Общий рост разнообразия жизни в ходе её истории с докембрия доныне несомненен. Каждый этап этого процесса можно описать в терминах освоения конкретных адаптивных зон и последующего увеличения плотности упаковки видов в них. Более общее описание невозможно в терминах основных ценотических стратегий — эксплерентной, виолентной и пациентной. Эти термины, впервые предложенные Раменским (1971), здесь трактуются в аспекте соотношения фундаментальной и реализованной ниши, как было предложено Работновым (1983). В таком понимании само существование трёх основных стратегий оказывается просто следствием неполного совпадения этих ниш. У конкурентно мощных виолентов реализованный оптимум близок к фундаментальному, а границы фундаментальной толерантности сравнительно узки. У низко конкурентоспособных пациентов, вытесняемых виолентами из оптимальных биотопов, реализованный оптимум всегда далёк от фундаментального, а границы толерантности шире.

Представим себе заселение свободной территории. Такие ситуации в природе нечасты, но возможны. Заселение осуществляется за счёт случайных колонистов и их эволюции на новом месте. Изначально все колонисты, независимо от их статуса в исходных сообществах, окажутся в положении эксплерентов, обитающих в агрессивной среде. В этой ситуации преобладающий вектор отбора будет стремиться сместить фундаментальный оптимум в сторону реализованного, т.е. формировать на базе исходных эксплерентов новых, адаптированных к местной среде виолентов. Естественно, что у разных видов в силу множества случайных обстоятельств этот процесс происходит с разной скоростью. Появление новых виолентов оттесняет другие популяции из зоны их оптимума и перераспределяет векторы отбора, который теперь благоприятствует, прежде всего, расширению толерантности. За счёт отбора на толерантность вокруг каждого виолента создаётся комплекс пациентов; одновременно эти вновь возникшие пациенты начинают «сжимать» границы реализованной толерантности виолента, усиливая депрессивность биотической среды. В тех относительно экстремальных биотопах, куда они оттеснены, генералисты-пациенты вновь попадают в иное поле векторов отбора, действующего теперь опять преимущественно в направлении специализации. Так, солевыносливые популяции приобретут тенденцию к превращению в галофильные, сухоустойчивые — ксерофильные. Таким образом, некоторые из них превращаются в этих специфических местообитаниях в новых виолентов, вокруг которых формируется новый комплекс пациентов, и цикл повторяется.

Итак, нормальный ход эволюции сообщества ведёт к росту разнообразия видов — первоначально быстрому, а затем замедляющемуся по мере уменьшения числа вакантных лицензий. Если разнообразие какого-либо таксона снижается, это означает значительное сужение или фрагментацию его адаптивной зоны. Это возможно либо при сокращении объёма соответствующей лицензии, либо при внедрении в неё более эффективных конкурентов. В такой экологической группе,

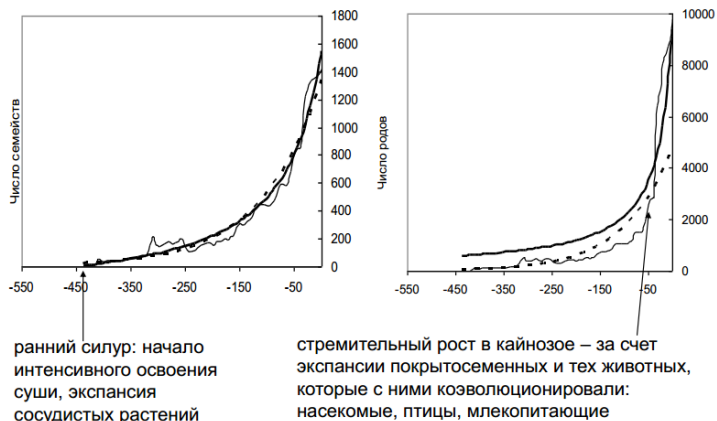


Рис. 1.14. Динамика разнообразия континентальной биоты: пунктир — экспоненциальный тренд, сплошная линия — гиперболический тренд (<http://www.bio.msu.ru>).

как насекомые подобные события должны ограничиваться отдельными таксонами и, как правило, не могут существенно отразиться на суммарном разнообразии класса.

Глобальная величина разнообразия зависит, однако, не только от разнообразия в каждом сообществе, но и от числа разных сообществ в пределах биосферы. Она должна увеличиваться при усилении географической дифференциации биот и уменьшаться при её ослаблении. Свидетельством тому является динамика разнообразия континентальной биоты, хорошо описывающаяся

экспоненциальной и гиперболической моделью на уровне семейств и родов в фанерозое (см. рис. 1.14).

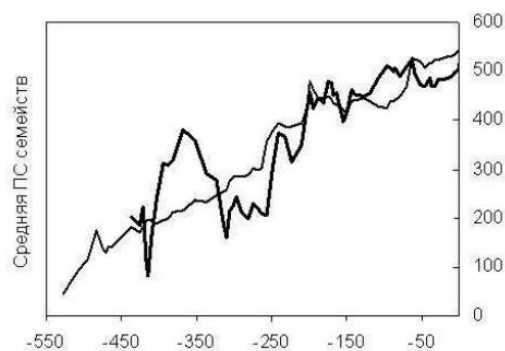
Для разных таксонов факторы географической дифференциации, скорее всего, не совпадают. Судя по положению крупных современных биогеографических границ, для насекомых морские барьеры в общем менее важны, чем климатические (энтомофауна северной части Австралии, напр., имеет существенно ориентальный состав), а для большинства позвоночных — наоборот. Если это так, то максимумы географической дифференциации насекомых должны приходиться на геократические эпохи, когда климатические градиенты наиболее выражены, а большинства позвоночных, напротив, на талассократические, когда крупные массивы суши разделяются на мелкие фрагменты мелководными эпиконтинентальными морями.

Снижение разнообразия насекомых в мелу можно проследить как в региональном (напр., в Северной Азии, где известны и раннемеловые, и поздне меловые энтомофауны), так и в глобальном масштабе. Климатические колебания в середине мела (потепление в апте, похолодание, кульминаровавшее в позднем альбе и сменившееся в сеномане новым потеплением) имели довольно значительную амплитуду, но отнюдь не выходили за пределы неоднократно происходивших и ранее, и позднее на фоне подъёма разнообразия насекомых, поэтому спад разнообразия выглядит довольно необычным и объяснить его географической дифференциацией не удаётся. Единственной причиной может быть крупномасштабный экологический кризис, связанный с быстрой экспансией цветковых растений.

Меловой биоценотический кризис можно рассмотреть и в ином аспекте, также связанном с проблемой разнообразия. Высказывалось предположение, что эволюционные процессы в популяциях находятся в значительной мере под ценотическим контролем (Красилов, 1969; Жерихин, 1987). Ценотическая регуляция выражается, во-первых, в снижении скорости эволюции за счёт усиления стабилизирующей составляющей отбора и подавления дрейфа генов, и, во-вторых, в канализации эволюционных изменений за счёт ограничения возможности выхода за свою адаптивную зону таксона в иные лицензии (когерентная эволюция по В.А. Красилову (1969)). Эта регуляция тем эффективнее, чем сложнее структура сообщества, тем выше разнообразие. Все регулирующие ценотические механизмы вероятны, а потому вопрос их надёжности есть вопрос числа испытаний: если оно достаточно велико, эндогенное разрушение экосистемы рано или поздно произойдёт с неизбежностью закона даже в отсутствие внешних воздействий. Разумеется, экзогенное разрушение экосистем (напр., при изменении климата) также происходит и, по-видимому, с много более высокой вероятностью, чем эндогенное.

Независимо от причины деструкции ценозов, эффект всегда проявляется в ослаблении регуляции эволюционных процессов. В результате темпы филогенетических преобразований увеличиваются, а их предсказуемость снижается тем сильнее, чем глубже зашли деструктивные процессы в сообществе. Ускорение некогерентной эволюции обеспечивает быстрый подъём разнообразия, постепенно замедляющийся по мере заполнения вакантных лицензий и самоорганизации новой ценотической структуры. Такой процесс восстановления утраченного уровня разнообразия и происходил в позднем мелу и, возможно, в раннем палеогене среди наземных организмов.

В целом, можно заключить, что в фанерозое проявилась тенденция роста средней продолжительности существования семейств и родов как в морской, так и в континентальной биоте, что свидетельствует о росте устойчивости биологических систем (организмов, экосистем) к различным «помехам» (рис. 1.15).



тонкая линия — морская биота,
толстая линия — континентальная биота

Рис. 1.15. Средняя продолжительность существования семейств и родов в фанерозое (<http://www.bio.msu.ru>)

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СИСТЕМОГЕНЕЗА В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ.

Из множества факторов, способных вызывать прерывания и привести к физическому развитию биосферы, следует выделить два постоянно действующих. Во-первых, это колебания параметров земной орбиты, происходящие примерно через 10^4 - 10^5 лет и инициирующие оледенения в высоких широтах. Наиболее существенны при этом вариации эксцентриситета орбиты, происходящие с периодом около 100 тыс. лет и вызывающие дезорганизации отдельных экосистем и ценозов. Во-вторых, долгопериодические прерывания с периодом 180-220 млн. лет, во время которых уменьшается газоотделение CO_2 из недр Земли, что инициирует кризисные явления уже в масштабе биосферы (Левченко, Старобогатов, 1986). Кризис, приводящий к дезорганизации биосферы, а также отдельных экосистем, влечёт за собой вымирание как отдельных видов так и крупных таксонов. Непосредственной причиной вымирания могут быть и явления меньшего масштаба, однако именно в кризисные эпохи, когда в силу тех или иных причин возникает ситуация недопроизводства органического вещества, влияние мелкомасштабных событий становится наиболее значительным. В итоге конкуренция и канализирующее влияние среды не ограничивают более развитие других таксонов, зачастую появившихся намного ранее кризисной эпохи, но не имевших широкого распространения. Эта схема согласуется с палеонтологической летописью, согласно которой можно говорить о смене одной системы биосферы другой в начале кембрия, на границе силура с девоном, в середине триаса, а также в середине палеогена.

Хотя приведённые данные о разнообразии макротаксонов крайне упрощены, а представления о филогении и палеотаксономии, несомненно, будут ещё не раз уточняться, доминирующие макротаксоны, по-видимому, останутся в схеме на своих местах.

Дж. Симпсон (1948) создал концепцию адаптивной зоны, под которой он понимал комплекс внешней среды, где протекает эволюция данного таксона и которая определяет направление его эволюции (рис. 2.3). То есть, он включил ещё одну переменную в понятие экологической ниши — время, показав, что как экологическая ниша характеризуется по занимающему её виду, так и адаптивную зону можно охарактеризовать эволюционирующим в ней таксоном.

Поскольку физико-химические факторы, в первую очередь, климатические, имеют градиент в пределах ареалов видов, к ним приспосабливаются внутривидовые группировки, а не вид в целом, т.е., в первую, очередь популяция как элементарная эволюционирующая единица. Надо, однако, учитывать, что представление о популяции в качестве элементарной единицы эволюции не исключает возможности того, что комплексы дефов, экологические и географические популяции, подвиды и виды могут эволюционировать как целое. Во-первых, ряд факторов среды может быть одинаков для всего вида (климатические и другие физико-химические факторы). Во-вторых, общность генофонда вида (парцелл, экологических и географических популяций), обмен генами между соседними популяциями указывают на то, что во всех популяциях вида могут подвергаться отбору сходные уклонения. Иными словами, популяция может эволюционировать как автономная единица, постепенно обособливаясь от всей остальной массы вида, и в то же время по ряду признаков — как единое целое могут эволюционировать и системы популяций (подвиды, виды). Понимая под прогрессом морфофизиологическое усложнение систем и функций, можно прийти к следующему выводу: общая направленность биологической эволюции на структурно-функциональное усложнение некоторых жизненных форм при сохранении архаичных форм взаимосвязана с возникновением экосистем со всё более сложной трофической структурой, что оказывается возможным в результате постепенного роста энергетического потока через биосферу. Другими словами, направленность обусловлена постепенным увеличением разнообразия биотических и абиотических компонентов внутренней среды биосферы, происходящим вследствие развития последней.

Существование, следовательно, и эволюцию популяций определяет весь комплекс условий среды, с которыми взаимодействует популяция как целое и каждая из входящих в неё особей. Для особи другие организмы, составляющие данную популяцию, также представляют собой часть внешней среды, поэтому внутривидовые взаимодействия имеют очень важное значение не только в экологии, но и в эволюции. О силе воздействия среды на популяцию можно судить по результатам этого воздействия, в первую очередь, по численности популяции и по территории, которую она

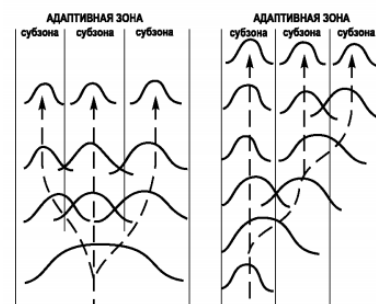


Рис. 2.3. Дробление адаптивной зоны на подзоны (по Дж. Симпсону, 1948 (из А. С. Северцова, 1987))

1 — первично единая популяция дивергирует на более узко приспособленные (специализированные) группы; 2 — популяции в процессе дивергенции осваивают соседние зоны.

Пунктиром со стрелками показано направление филогенеза таксонов; кривыми — изменчивость по признакам, позволяющим существовать в данной адаптивной зоне.

занимает в данный момент времени. Чем менее благоприятны внешние условия, тем интенсивнее гибель особей и тем ниже численность популяции, а также меньше занимаемая ею территория. Как показал Ч. Дарвин (1911), гибель особей — результат борьбы за существование. И.И. Шмальгаузен (1969) подчёркивал, что сами организмы не только подвергаются воздействиям среды, но и проявляют активность по отношению к ней и изменяют её в процессе своей жизнедеятельности. Поэтому можно сказать, что борьба за существование — это процесс взаимодействия каждой особи с окружающей средой, в т.ч. и с другими особями данной популяции.

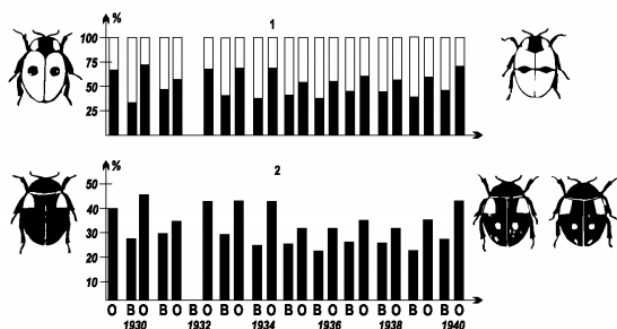


Рис. 2.4. Полиморфизм в популяциях божьих коровок *Adalia bipunctata* (по Тимофееву-Ресовскому, Свирежеву, 1965 (из А.С. Северцова, 1987))

1 — процентное соотношение чёрной и красной форм весной (В) и осенью (О); 2 — частота доминантного аллеля А (чёрная окраска) весной и осенью, %.

Как показал академик С.А. Северцов (1941), характер колебаний численности и, главное, сама плодовитость любого вида отрегулированы таким образом, что, перекрывая идущую постоянно гибель молоди, обеспечивают продолжение рода. Репродуктивная величина популяции поддерживается на уровне, достаточном для возобновления численности после спада, т.е. обеспечивается потенциально беспредельный рост размножающейся части популяции. Высокие темпы размножения, точнее, большая плодовитость не причина борьбы за существование, а приспособление данного вида, т.е. результат эволюции.

Обусловленная наследственной изменчивостью биологическая разнокачественность особей приводит к дифференциальной смертности, к снижению плодовитости менее приспособленных, а также дифференциальному выживанию и размножению более приспособленных организмов. Численность (плотность) популяции определяет напряжённость борьбы за существование. Напряжённость конкуренции между составляющими популяцию особями зависит от их относительной приспособленности.

Борьба за существование — сложный и многогранный процесс, плохо поддающийся количественной оценке. Поэтому для анализа воздействия различных её проявлений на направление и интенсивность естественного отбора трудами Л. Плате (1928), И.И. Шмальгаузена (1939), С.А. Северцова (1951) и др. было разработано учение о формах борьбы за существование. Это учение не что иное, как качественный анализ соотношения интенсивности и причин элиминации и различных типов взаимодействия организмов с окружающей средой, определяющих то или иное направление отбора.

С точки зрения эволюции, элиминация представляет собой выпадение из генофонда популяции (или вида) части генов и сочетаний, которые уже не включаются в процесс преобразования популяции и не служат материалом для дальнейшей эволюции. Однако тот же результат достигается и без гибели организмов в том случае, когда они устраняются от участия в размножении. У животных, особенно высших, обладающих сложными формами поведения, устранение от размножения без элиминации — обычное явление.

При экологических исследованиях биологи часто сталкиваются с зависимостью элиминации от сезона, что можно продемонстрировать на примере работы Н.В. Тимофеева-Ресовского (Timofeeff-Ressovsky, 1939) по двуточечной божьей коровке *Adalia bipunctata* (рис. 2.4). Этот вид обладает большим разнообразием окрасок и рисунков надкрылий, хорошо закреплённых генотипически и менделирующих при скрещивании. Однако Н.В. Тимофеев-Ресовский показал, что зимой в природе лучше выживают тёмноокрашенные формы, а летом особи с преобладанием красного цвета на надкрыльях быстрее размножаются. Это объясняется тем, что за счёт скоррелированных с окраской особенностей обмена веществ тёмные формы более холодоустойчивы, а красные — более плодовиты. В результате гибель аллелей по сезонам всё время поддерживает полиморфизм популяции, некий среднегодовой баланс тёмных и красных форм. Сезонный диморфизм и полиморфизм — явление, широко распространённое среди животных и растений, способных давать несколько генераций в год. Он может быть генетическим или модификационным.

У видов, обладающих большой продолжительностью жизни, сезонная гибель через отбор выживших в данном сезоне особей будет приводить к выработке приспособлений, снижающих гибель в неблагоприятном сезоне. Примерами могут служить запасание дополнительных питательных веществ, повышение холодоустойчивости, зимняя линька, диапауза и т.п.

Многообразие адаптаций, снижающих сезонную элиминацию и различающихся часто у

близких видов, обусловлено тем, что отбор сохраняет любое наследственное уклонение, повышающее выживаемость в течение неблагоприятного сезона.

Так же как и сезонная, широко распространена возрастная элиминация. Мы уже говорили, что молодые особи, как правило, гибнут чаще взрослых. Это приводит к выработке разнообразных приспособлений, защищающих ранние стадии развития. Для защиты яиц развиваются плотные яйцевые оболочки, свойственные не только животным, размножающимся на суше, где они служат и механической защитой от высыхания, но и водным животным, напр., ряду видов акул. Аналогичную функцию выполняют плотные оболочки спор грибов и низших растений. У животных развитие плотных яйцевых оболочек, как правило, сопряжено с увеличением количества желтка и с продлением эмбрионального периода развития, что предохраняет молодой организм от многих неблагоприятных воздействий.

У свободно живущих личинок развиваются подчас очень своеобразные и сложные адаптации к их среде обитания. Такие признаки, существующие только у молодых организмов и исчезающие у взрослых, называются ценогенезами, или эмбриоадаптациями.

Если элиминация более интенсивна на дефинитивных стадиях онтогенеза, половозрелость сдвигается, так сказать, обратно на провизорные стадии. Этим путём возникла неотения у аксолотля — личинки амфибии *Ambystoma*, обитающей главным образом в Мексике. Неотения у этой амфибии возникла как результат повышенной гибели взрослых от высыхания, обитающих в пустынях и полупустынях.

Приведённые примеры приспособлений, снижающих возрастную и сезонную элиминацию, подчёркивают роль уже сложившейся организации для дальнейшей эволюции. Генотипическая изменчивость носит внутривидовой характер, мутировать могут только гены, уже существующие в генотипе. Например, только млекопитающие, но не рептилии могут приспосабливаться к неблагоприятным низким температурам зимнего сезона, меняя густоту меха или совершая сезонные миграции.

Из вышеизложенного можно было бы сделать вывод, что чем сильнее элиминация (острее борьба за существование), тем строже идёт отбор и, следовательно, тем быстрее происходит эволюция. Однако это не совсем так. Массовая гибель — неизбирательная элиминация — не обязательно приводит к отбору, а тем более — к быстрой эволюции. Любая популяция живёт в условиях среды, к которым она приспособлена, поэтому массовую гибель может вызвать лишь воздействие, выходящее за рамки адаптивных возможностей данного вида. Такие ситуации возникают редко, т.е., здесь нет того постоянства действия фактора среды, благодаря которому у организмов в ряду поколений могли бы выработаться соответствующие адаптации. Поэтому массовая и, следовательно, неизбирательная элиминация приводит не к отбору, а к вымиранию.

Случайная гибель имеет значение в прогрессивной эволюции в том случае, если она возрастная. Возрастная элиминация до некоторой степени избирательна, поскольку действует на определённые стадии онтогенеза. Избирательная элиминация прежде всего проявляется в гибели отдельных особей под воздействием факторов среды, причём гибель особи рассматривается не как результат случайного стечения обстоятельств, а как результат качественных различий особей популяции, т.е. как результат относительной приспособленности.

Индивидуальная гибель организмов, как правило, происходит на фоне общих для всех компонентов биоценоза абиотических факторов. Она имеет решающее значение для преобразования генофонда популяции и, тем самым, для выработки новых приспособлений под действием отбора.

Нередки случаи, когда элиминации подвергаются целиком близкородственные группировки. И.И. Шмальгаузен назвал эту форму элиминации семейной. Примером может служить любой случай гибели всего потомства данной особи или пары особей, нередко вместе с родителями. Согласно И.И. Шмальгаузену (1939), семейная элиминация — это устранение из генофонда популяции и тем самым — из эволюции генетических особенностей, присущих всему потомству данной особи, точнее, данного генного комплекса. Семейная элиминация происходит и там, где семьи, по сути дела, нет. Семейная элиминация служит одной из причин, приводящих к отбору на заботу о потомстве. Кроме того, она ускоряет преобразование популяции по адаптивному признаку через устранение целых групп менее приспособленных организмов.

Ещё одна форма элиминации, выделенная И.И. Шмальгаузенем (1939), групповая, т.е. гибель целых популяций. Групповая элиминация, по-видимому, не приводит к прогрессивной эволюции. Все примеры, подходящие под концепцию групповой элиминации, — случаи либо массовой неизбирательной элиминации, либо вымирания: напр., необратимая сукцессия биогеоценозов, такая как зарастание озера и постепенная гибель всех его обитателей. Однако, согласно И.И.

Шмальгаузену, элиминация популяций приводит к возникновению хиатусов — перерывов постепенности в изменении признаков на границах близких таксонов, а значит, способствует дивергентной эволюции.

В природе постоянно присутствуют все формы элиминации, но в жизни и эволюции вида в каждый текущий момент времени и в известном месте преобладает одна из этих форм, что и определяет основное направление эволюции той или иной популяции этого вида или её вымирание. Реже всего встречается неизбирательная элиминация, и только при массовой гибели отсутствует индивидуальная элиминация.

Механизм эволюции групп доступно объяснил А.В. Марков в своей лекции «Эволюция кооперации и альтруизма», используя теории родственного и группового отборов. Согласно правилу У. Гамильтона (1936-2000), «ген альтруизма» будет поддержан отбором и распространится в популяции, если $NRB > C$ (N — число «принимающих жертву»; R — степень генетического родства «жертвователя» и «принимающего жертву»; B — репродуктивное преимущество, полученное адресатом альтруистического акта; C — репродуктивный ущерб, нанесенный «жертвователем» самому себе). Как видно из неравенства, в целом, как правило, альтруизм развивается в группах родственных особей, что подтверждает действенность теории родственного отбора. Однако не всё можно объяснить этой теорией. Есть и другие факторы, помимо родства, влияющие на вероятность развития альтруизма и кооперации. Анализ модели соотношений межгрупповой и внутригрупповой конкуренции (Reeve, Hölldoble, 2007) показал, что межгрупповая конкуренция может быть мощным стимулом для развития внутригрупповой кооперации даже при низком уровне внутригруппового родства.

Популяционная структура вида — это гибкая, иерархически структурированная система (Северцов А.С., 2003) с авторегуляторными механизмами поддержания устойчивости и пластичности. Начиная с работ Н.П. Наумова (1963), стало ясно, что устойчивость популяции в видовом ареале во многом определяется информационными процессами — биологическим сигнальным полем. Н.А. Щипанов (2003) показал, что перемещение оседлых особей в популяциях мелких млекопитающих может быть структурировано биологическим сигнальным полем в понимании Н.П. Наумова (1963) и лежит в основе формирования поведенческих различий — традиций.

Существование внутрипопуляционных подсистем с разными адаптивными стратегиями, обеспечивающими их приспособленность в разных субнишах реализованной ниши вида, повышают устойчивость вида при колебаниях и направленных изменениях экологических условий. Между тем, нет сомнения в том, что даже резкие изменения экологических условий не способны полностью изменить экологические связи между видами. Это даёт повод говорить о наличии экосистемного контроля эволюционного процесса.

Сохранение традиционных системных связей при резких колебаниях условий среды во многом определяется особенностями структуры физико-химического компонента конкретной территории.

Для понимания закономерностей системной организации жизни необходимо понять основные закономерности функционирования явлений, определяющих физико-химические основы её существования. К таким явлениям, определяющим пределы существования жизни, можно отнести климат, давление, солёность, магнитное поле и т.п.

2.1. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ КЛИМАТ

Элементы климата (солнечная радиация, ветер и вода) связаны друг с другом сложным образом. Достигающая поверхности Земли солнечная энергия распределяется определённым образом, что наряду с вращением Земли вокруг собственной оси и движением её вокруг Солнца приводит к возникновению основных ветров и океанических течений. Перемещения воздушных и водных масс, в свою очередь, влияют на распределение осадков как во времени, так и в пространстве.

Количество солнечной энергии, падающей на единицу площади земной поверхности, изменяется в зависимости от широты. Объяснить это можно двумя обстоятельствами. Во-первых, в высоких широтах лучи входят в атмосферу не под прямым углом и их энергия сильнее рассеивается в атмосфере. Во-вторых, лучи, проникающие в атмосферу не под прямым углом должны проходить через более толстый слой воздуха, в результате чего значительная часть солнечной энергии отражается частицами, содержащимися в атмосфере. Местный облачный покров также влияет на количество солнечной энергии, достигающей земной поверхности. Известным следствием этих двух эффектов является снижение среднегодовых температур с возрастанием широты. В целом можно

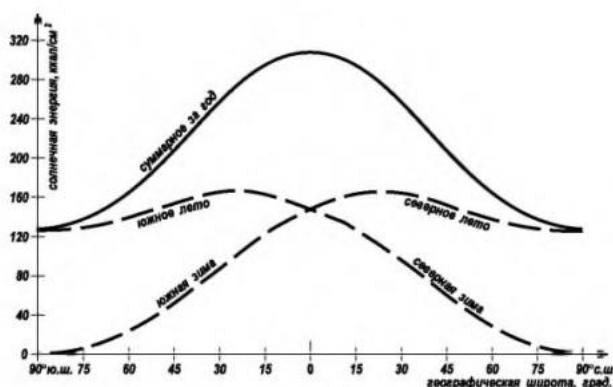


Рис. 2.1.1. Количество солнечного излучения, рассчитанное для разных широт, которое поступало бы на поверхность Земли в отсутствии атмосферы (по Haurwitz, Austin, 1944 (из Э. Пианка, 1981))

Шестимесячный период от весеннего до осеннего равноденствия назван «северным летом» и «южной зимой», а от осеннего равноденствия до весеннего — «северной зимой» и «южным летом».

поднимается вверх. Поверхность земли и находящиеся над ней воздушные массы в низких широтах получают больше солнечной энергии, чем в высоких. Следовательно, тропические воздушные массы, особенно находящиеся около экватора, нагреваются сильнее, чем воздушные массы умеренных и высоких широт, что приводит к образованию экваториальной зоны подъёма тёплого воздуха. Эти экваториальные воздушные массы, по мере того как они поднимаются и в высоких слоях атмосферы расходятся к северу и югу, охлаждаются. Холодный воздух, движущийся в направлении более высоких широт, опускается сначала медленно, а потом, на так называемых «конских широтах» около 30° с.ш. и 30° ю.ш., весьма быстро. Часть воздуха, опустившегося в районе этих широт до уровня земли, движется снова к экватору, а часть — к полюсам. Поскольку количество воздуха в атмосфере конечно, воздушные массы, покинувшие какое-либо место, должны быть всегда замещены воздухом, поступившим из других мест, что и образует замкнутую систему циркуляции воздушных масс (рис. 2.1.2).

У поверхности земли в районе экватора находится зона конвергенции воздушных масс, а в районе 30° с.ш. и 30° ю.ш. — зона дивергенции. Между широтами 0° и 30° воздух у поверхности движется главным образом в направлении экватора, а между широтами 30° и 60° — от экватора. По мере того как воздушные массы переносятся над поверхностью, они медленно нагреваются и, в конечном счёте, снова поднимаются вверх.

Движения воздушных масс происходят не строго в направлении юг-север, а с некоторым сдвигом в направлении восток-запад, который вызван вращением Земли вокруг своей оси. Земля вращается с запада на восток и около Северного полюса движется против часовой стрелки, а около Южного полюса — по часовой стрелке.

Из-за разности дуговых скоростей вращения в высоких широтах и на низких (ближе к экватору), а также из закона сохранения движения (*на полюсах объекты находятся в покоем состоянии и совершают медленный поворот вокруг своей оси, а на экваторе за то же время совершают далёкое путешествие в 40000 км со скоростью 1600 км/ч*), движущиеся в северном полушарии к северу объекты перемещаются быстрее поверхности земли, а следовательно, направление их движения смещается вправо к востоку. Объекты, движущиеся в северном полушарии к югу, перемещаются медленнее поверхности земли, в результате они также смещаются вправо. Напротив, объекты, передвигающиеся в южном полушарии, всегда будут смещаться влево: движущиеся к северу замедляют своё движение, а движущиеся к югу его ускоряют. Эти силы

заклЮчить, что на полюсах холодно, а в тропиках тепло (рис. 2.1.1).

Вода, находящаяся в атмосфере, нагревается за счёт тепла, излучаемого земной поверхностью; значительная часть этого тепла переизлучается, вновь попадая на землю, что приводит к возникновению так называемого «парникового эффекта», в результате которого тепло удерживается у поверхности земли даже ночью, когда приток солнечной энергии временно прекращается. Как и водяной пар, углекислый газ является парниковым газом, т.к. пропускает солнечный свет, он поглощает тепло планеты и переизлучает часть его к поверхности.

Как известно, нагретый воздух

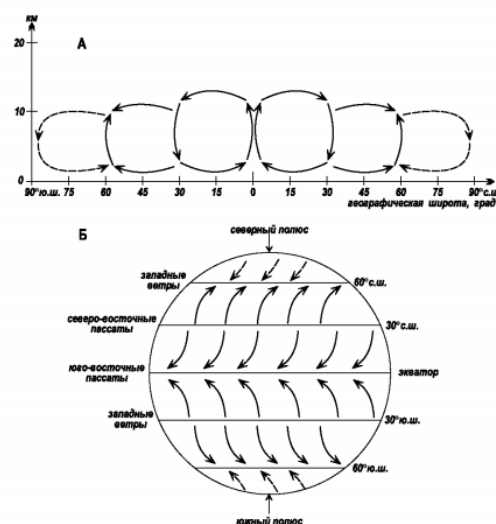


Рис. 2.1.2. Идеализированная схема циркуляции атмосферного воздуха (по MacArthur, Connell, 1966; MacArthur, 1972 и др. (из Э. Пианка, 1981))

А — вертикальный профиль по меридиану; Б — основные воздушные потоки над земной поверхностью. В зависимости от сезона отмеченные пояса сдвигаются к северу или к югу.

известны под названием сил Кориолиса, действуя на ветры и водные течения, ориентированные в направлении с севера на юг, несколько смещают их в направлении восток-запад. Максимальное воздействие этих сил наблюдается на полюсах, где даже небольшое перемещение относительно широты сопровождается значительным изменением скорости, а минимальное — на экваторе, где небольшая смена широты оказывает малое воздействие на скорость объекта.

Воздух, находящийся на экваторе у земной поверхности между широтами 0° и 30° , замедляет своё движение относительно Земли и отклоняется в обоих полушариях к западу, порождая восточные ветры (северо-восточные пассаты между 0° и 30° с.ш. и юго-восточные пассаты между 0° и 30° ю.ш.).

В пределах широт 30° и 60° воздух, движущийся над земной поверхностью, ускоряет своё движение относительно неё и отклоняется к востоку, давая начало западным ветрам, существующим на этих широтах в обоих полушариях.

Эти ветры, а также силы Кориолиса, воздействуя вместе на водные массы, перемещающиеся с севера на юг, обуславливают возникновение мировой системы океанических течений. В северном полушарии направление океанических течений совпадает с направлением движения часовой стрелки, а в южном — противоположно ему. Двигаясь на запад вдоль экватора, океанические воды нагреваются за счёт солнечного излучения. Подойдя к восточным побережьям материков, эти тёплые экваториальные воды направляются к северу или югу, в более высокие широты, неся экваториальное тепло к полюсам. Холодные полярные воды направляются вдоль западных берегов.

Теплота — это движение молекул. Сжатие некоторого объёма воздуха приводит к тому, что частота столкновений и скорость движения молекул возрастают. Следовательно, сжатие воздушных масс вызывает их нагрев, а расширение — охлаждение. По мере того как тёплый воздух поднимается, атмосферное давление падает; воздух расширяется и остывает «адиабатически», т.е. без изменения общего количества содержащегося в нём тепла. Некоторая часть тепла используется при самом расширении. Если холодный воздух опускается и сжимается, он таким же образом адиабатически нагревается.

Тёплый воздух может нести больше водяных паров, чем холодный. Когда экваториальный воздух, содержащий пары воды, поднимается и адиабатически остывает, он сначала насыщается водой, а после достижения точки росы пар конденсируется и выпадает в виде осадков. Именно благодаря подобным процессам районы с большим количеством выпадающих осадков по большей части располагаются около экватора. В противоположность этому в «конских» широтах холодные сухие воздушные массы по мере опускания и адиабатического нагревания интенсивно поглощают влагу; такой осушающий эффект способствует образованию в этих широтах главных пустынь нашей планеты. Пустыни встречаются, главным образом, в западных частях континентов, где холодные

прибрежные воды взаимодействуют с покрывающим их холодным и, вследствие этого, сухим воздухом; западные ветры, дующие над океанами, не содержат достаточно влаги, которую они могли бы передать опускающемуся сухому воздуху, и поэтому здесь выпадает ничтожно малое количество осадков. Глобальное распределение годовых осадков (рис. 2.1.3) в целом подтверждает основную схему, однако в нём наблюдаются многочисленные отклонения и исключения.

Вода имеет высокую удельную теплоёмкость, т.е., для того, чтобы изменить её температуру, требуется большое количество тепловой энергии. Вместе с тем, некоторая масса воды может отдать довольно большое количество тепла, не остывая при этом сильно.

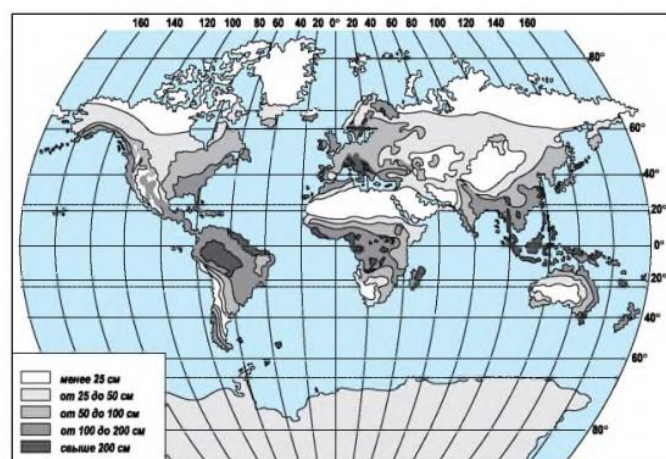


Рис. 2.1.3. Географическое распределение среднегодового количества осадков (по MacArthur, 1966, (из Э. Пианка, 1981))

Благодаря своей способности сохранять тепло, крупные водоёмы эффективно сокращают амплитуду колебаний температуры на прилегающих участках суши. Именно поэтому «морской» климат побережий отличается от «континентального» климата внутренних частей суши своей мягкостью и стабильностью.

Смена времён года — это следствие эллиптической формы орбиты Земли, а также наклона оси планеты относительно плоскости её орбиты (рис. 2.1.4).

Дважды в год в дни весеннего (21 марта) и осеннего (23 сентября) равноденствий солнечные лучи падают на поверхность Земли в районе экватора перпендикулярно. Во время летнего (22 июня) и зимнего (22 декабря) солнцестояний ось Земли имеет максимальный наклон по отношению к солнечным лучам. В северном полушарии ось наклонена на $23,5^\circ$ в сторону Солнца во время летнего солнцестояния и на $23,5^\circ$ от солнца во время зимнего солнцестояния. Во время летнего солнцестояния солнечные лучи падают перпендикулярно (солнце находится в зените) в районе тропика Рака ($23,5^\circ$ с.ш.), а во время зимнего солнцестояния — в районе тропика Козерога ($23,5^\circ$ ю.ш.). Летнее солнцестояние на Северном полюсе приходится на середину шестимесячного периода, в течение которого Солнце не заходит за линию горизонта (полярное лето).

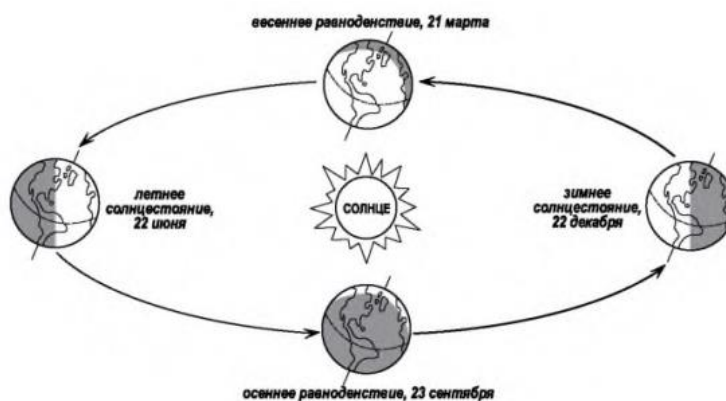


Рис. 2.1.4. Схематическое изображение движения Земли вокруг Солнца по эллиптической орбите, следствием чего является смена времён года (по Э. Пианка, 1981)

Продолжительность светового дня — один из наиболее чувствительных показателей смены времён года, и многие растения и животные умеренной зоны полагаются на фотопериод как на сигнал окружающей среды (рис. 2.1.5).

Широтный пояс, получающий наибольшее количество солнечного излучения («солнечный экватор»), постепенно смещается к северу или к югу в пределах от $23,5^\circ$ ю.ш. до $23,5^\circ$ с.ш. Кроме того, широтные пояса восточных и западных ветров также сдвигаются к северу или к югу в зависимости от времени года, вызывая тем самым сезонные изменения погоды в более высоких широтах. Вследствие шарообразной формы Земли сезонные колебания инсоляции очень заметно возрастают с увеличением широты.

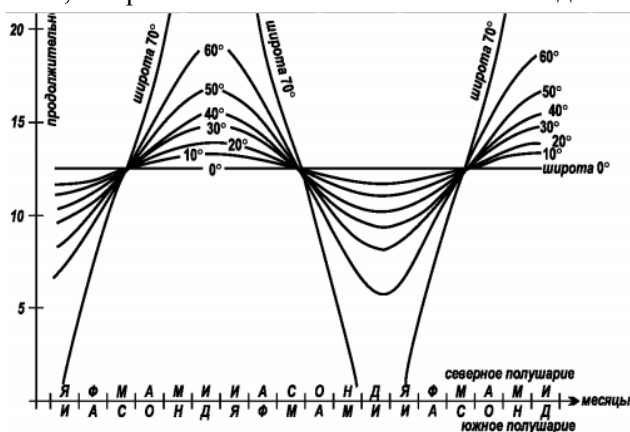


Рис. 2.1.5. Сезонные изменения фотопериода на различных широтах (по Sadleir, 1969 (из Э. Пианка, 1981))

колеблется в значительно большей степени. Годовой диапазон изменений температуры в умеренных широтах также сильно превышает диапазон её колебаний в тропиках.

Движение Земли по орбите отражается на распределении осадков в течение года, хотя оно и в большей степени подвержено действию локальных условий, чем глобальное распределение температуры.

Летом воздушные массы над центральными частями континентов в высоких широтах нагреваются обычно быстрее, чем над периферийными участками, которые отчасти охлаждаются близкими океанами. Когда горячий воздух над внутренними частями континентов поднимается вверх, образуется зона «низкого» давления, в которую устремляется более прохладный, но ещё достаточно тёплый и влажный воздух с океанов и прибрежных районов. Этот тёплый воздух, согреваясь над сушей, поднимается и, адиабатически охлаждаясь, высвобождает над континентами большую часть содержащейся в нём воды. Именно поэтому континентальный климат, в противоположность прибрежному, часто характеризуется летними грозами. Зимой, когда внутренние области континентов охлаждаются в большей степени, чем омываемые тёплыми водами прибрежные области, в них развиваются зоны «высокого» давления и возникают ветры, несущие холодный сухой воздух из центра к побережьям.

Погодный «фронт» образуется при столкновении холодных (чаще всего полярных) воздушных масс с тёплыми. Тёплый и более лёгкий воздух вытесняется тяжёлым холодным воздухом вверх. По мере того как он поднимается, воздух адиабатически охлаждается, и если в нём содержится достаточно водяных паров, то образуются облака и, в конечном счёте, выпадают осадки. Такие фронты типичны для границ между областями западных ветров средних широт и областями полярных восточных ветров; в зависимости от сезона эти границы сдвигаются либо в северном, либо в южном направлении.

На сезонную периодичность прибрежных дождей, почти противоположным образом влияет разная степень нагрева суши и воды. В высоких широтах (напр., между 40° и 60°) массивы суши зимой остывают и становятся более холодными, чем прибрежный океан; в результате этого ветры, дующие вдоль западных берегов и содержащие много влаги, соприкасаясь с холодной массой суши, высвобождают большую часть содержащейся в них влаги в виде холодного зимнего дождя или снега, выпадающего на побережье. Поскольку между широтами 30° и 60° преобладают западные ветры, для восточных побережий на этих широтах характерен континентальный климат, а для западных — морской.

Охарактеризованные выше явления (уровень солнечной радиации, закономерности движения воздушных потоков и водной массы) определяют закономерности пространственного распределения жизни, особенности её системной организации на конкретной территории.

2.2. ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ПРОШЛОЕ КЛИМАТА

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПАЛЕОКЛИМАТА. Остановимся на некоторых гипотезах и теориях, объясняющих динамику климата земли в геологическое время.

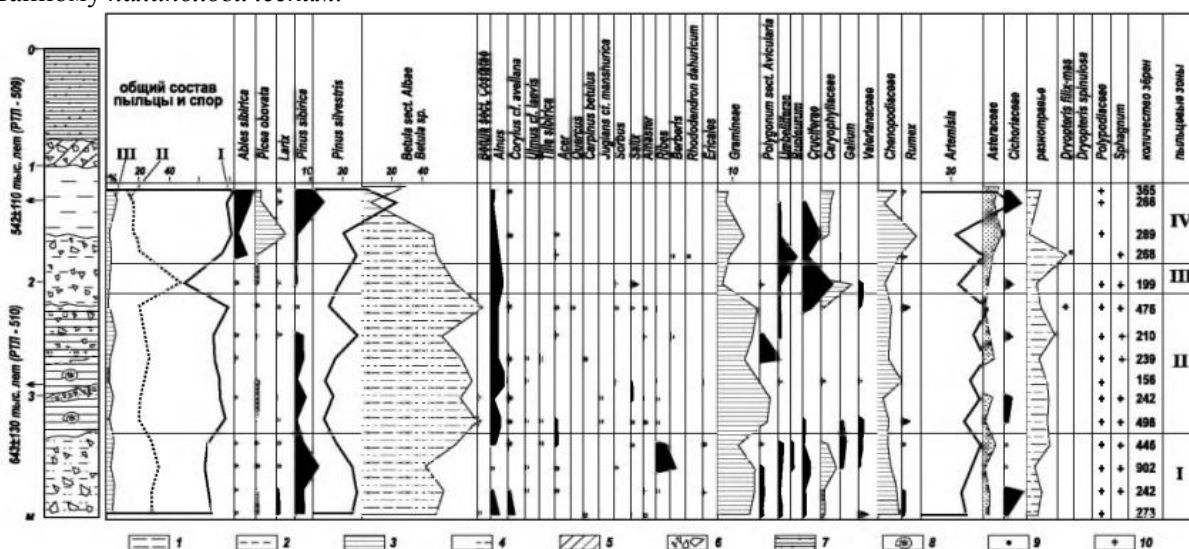
Изменения климата, происходившие в течение геологического времени и изучаемые палеоклиматологией, представляют значительный экологический интерес, т.к. организмы и биосистемы более высокого уровня организации должны были эволюционировать в соответствии с этими изменениями. За время своего геологического прошлого Земля многократно меняла свой лик. Её полюсы перемещались и блуждали, процессы орогенеза (горообразования), приводящие к тектоническим смещениям земной коры, то усиливались, то ослаблялись в разных местах и в разное время, континенты «дрейфовали», перемещаясь по мантии, а сама планета то нагревалась, то охлаждалась, причём в последнем случае начинались периоды обширного оледенения. Во время оледенений уровни океанов падали, поскольку вода концентрировалась на суше в виде снега и льда (подобные изменения уровня моря, контролируемые ледниками, называются «эустатическими»).

Проследить за историческим прошлым Земли бывает порой чрезвычайно трудно, однако, используя специально разработанные методы, можно сделать некоторые выводы относительно происшедших на ней перемен. Наиболее простым и доступным из них, позволяющим заглянуть в прошлое является *изучение ископаемых остатков*. Сохранение ископаемых остатков организмов, живших в далёкие геологические эпохи, представляет собой крайне редкое, но всё же закономерное явление. Невозможно сказать с определённой точностью, какая доля от общего числа организмов, обитавших на Земле в каждую конкретную эпоху, после своей гибели захороняется таким образом, чтобы в течение десятков и сотен миллионов лет сохраняться в виде ископаемых остатков, но доля эта чрезвычайно мала. Однако, если учесть высокую численность особей многих видов, помноженную на миллионы лет их истории и на число видов организмов, обитавших на Земле в каждый данный момент, становится очевидным, что даже незначительная вероятность сохранения ископаемых остатков должна реализоваться как статистическая закономерность. В результате каждая эпоха оставляет след в палеонтологической летописи.

Наиболее часто в ископаемом состоянии сохраняются остатки организмов, погребённые в осадках на дне водоёмов — морей, озёр, рек. Взвешенные в воде частицы под действием силы тяжести оседают на дно и накапливаются в виде ила, песка или других осадков, в основном в заводях, омутах, лагунах и т.п. Попавшие в воду трупы животных или остатки растений раньше или позже также опускаются на дно водоёма и заносятся осадками. Для того, чтобы появился шанс для сохранения остатков организмов в ископаемом состоянии, необходимо сочетание условий (скорости течения, химического режима водоёма, характера осадков), при которых труп будет погребён в осадках раньше, чем произойдёт значительное разложение его мягких тканей и органических веществ, входящих в его состав.

Скелетные ткани животных состоят из неорганических и органических веществ. При окаменении (фоссилизации) скелетных остатков происходят сложные химические процессы, в ходе которых органические вещества постепенно разрушаются и замещаются неорганическими,

осаждающимися из растворов, которые циркулируют в уплотняющихся осадках. Это могут быть кристаллы определённых минералов (известковый шпат, серный и медный колчедан, кварц, пирит и др.). Этот процесс называется *минерализацией*. Степень минерализации ископаемых костей может быть различной в зависимости от конкретных условий. Исходные неорганические вещества, входящие в состав скелета, также могут частично или полностью замещаться кристаллами различных минералов, причём это замещение происходит с сохранением первоначальной структуры скелетного образования, нередко до тонких её деталей. Этот геохимический процесс называется *метасоматозом*. Так, скелетные образования, не изменяя своей формы, перестраиваются химически и превращаются в каменные модели — *псевдоморфозы*, точно копирующие строение оригинала.



переноса и захоронения. Кроме того, многие осадки могут содержать смесь пылицы из нескольких разных сообществ (рис. 2.3.1).

Помимо рассмотренной основной формы захоронения остатков организмов в осадках на дне водоёмов, имеются и некоторые другие, более редкие способы фоссилизации: ископаемые остатки из «асфальтовых озёр», образующихся в результате просачивания нефти на поверхность; ископаемые остатки насекомых в янтаре, представляющем собой окаменевшую смолу хвойных деревьев; в озокерите (горном воске), происхождение которого также связано с нефтью; а в более поздние времена

— в вечной мерзлоте. Ещё более редкий случай представляет собой мумификация трупов в условиях сухого и жаркого климата, подобного климату пустынь.

И, наконец, помимо остатков самих организмов, в ископаемом состоянии сохраняются следы их жизнедеятельности, которые иногда могут дать ценную дополнительную информацию о времени существования и образе жизни оставивших следы существ — это коралловые (представляющие собой наружные скелеты колониальных животных) и строматолитовые рифы (отложения минеральных солей, извлечённых водорослями из морской воды), ходы, а также следы конечностей и другие следы жизнедеятельности.

Все выше перечисленные палеонтологические материалы позволяют осуществлять палеореконструкции былых геологических эпох.

В качестве примера приводим палеореконструкции условий и развития растительности в плейстоцене (1,5-0,5 млн. лет назад) по результатам палинологических исследований (Деревянко и др., 2000), сделанные в низкогорном поясе Алтая разреза Чёрный Ануй.

Динамическая модель периодических изменений в составе и структуре растительности представляет собой чередование стадий активизации темнохвойных лесов и смешанных сосново-берёзовых или берёзовых лесов с участием широколиственных видов. Увеличение площади темнохвойных лесов связано с эпохами относительно влажного прохладного климата. Ассоциации берёзовых и сосново-берёзовых лесов расширяли свои границы во время относительно сухих тёплых климатических фаз.

Для сообщества смешанных сосново-берёзовых зональных лесов характерно участие достаточно представительной группы широколиственных и экзотических (несвойственных) видов. Развитие этих формаций протекало в режиме ближних (внутрирегиональных) миграций. До сартанского времени миграции имели возвратный характер. После максимума сартанского похолодания начался необратимый процесс исчезновения широколиственных видов из лесных формаций низкогорного пояса на абсолютных отметках 600-700 м. Широколиственный комплекс в составе смешанных лесов долины р. Ануй не был уникальным для плейстоценовой растительности низкогорья. Вероятно, он распространялся по всей северной периферии Алтайских гор. Это предположение основано на массовых палеоботанических данных о многовидовом составе группы широколиственных пород, которая не могла сохраниться длительное время в одном изоляте.

На протяжении верхнего (позднего) плейстоцена постепенно утрачивались флористические связи Алтая с европейской и дальневосточной провинциями бореальной области Евразии. Из состава алтайской флоры последовательно выпадала целая серия древесных растений: широколиственные виды (граб, дуб, лещина, вяз, клён, липа, орех), породы экзотических берёз, оморикидная ель, а также часть травянистых таксонов — недотрога мелкоцветковая, ужовник, плаунок плауновидный.

Перестройка структуры вертикальных поясов растительности происходила в течение сартанского времени по мере активизации лиственницы как главного эдификатора зональных лесов. До наступления крупного похолодания условия для расселения лиственницы были ещё достаточно благоприятны. Сообщества зональных лесов формировались различными типами сосново-берёзовых и берёзовых осветлённых ассоциаций, включая широколиственные виды. В результате экспансии лиственницы появились разрывы ареала обыкновенной сосны, а в целом зона её распространения существенно сократилась. Берёза, как содоминант, т.е. вид, определяющий облик лесных экосистем, вошла в состав лиственничных лесов. Участки собственно берёзовых лесов сохранились в переходной полосе от степи к горной тайге, где они периодически расширяли свои границы вверх по склонам во время относительно сухих климатических фаз. Завершилось образование современной вертикальной поясности в эпоху голоцена (0,02 млн. лет назад), когда из растительных формаций исчезли последние представители долинных ольшаников и смешанных широколиственных лесов.

Существуют и другие индикаторы древних климатов — некоторые донные осадки, горные породы и организмы, которые образуются и живут в определённых климатических условиях, могут дать информацию об особенностях климата прошлых эпох. Так, напр., *тиллиты** являются индикатором резкого понижения температуры и наступления оледенений (рис. 2.3.2).

В морских, главным образом, лагунных бассейнах, в тех случаях, когда испарение преобладает над поступлением воды, т.е. в засушливом, обычно тёплом (тропическом или субтропическом), реже умеренно-тёплом климате, образуются гипсы, ангидриты, каменная соль.

За счёт скопления растительных остатков во влажном климате, как в тёплом (экваториальном), так и умеренном, возникают торф и лигниты, преобразующиеся позже в каменные угли. Большая влажность этих климатических зон способствует образованию болот и препятствует полному разложению скопившихся в них остатков растений.

Результатом глубокого химического выветривания горных пород в тёплом, влажном и сезонно-влажном климате являются латериты и бокситы.

***Тиллиты** — древние морены, представляющие собой несортированные образования, подвергшиеся уплотнению, иногда метаморфизму; образованы мелкозернистой массой («ледниковой мукой»), в которую включены валуны различных размеров и состава. Для тиллитов характерно отсутствие слоистости и наличие валунов с ледниковыми бороздами.

- **Тиллиты** — грубообломочные осадочные образования. Свидетельства ледникового происхождения тиллитов: разнообразная форма, состав и размеры обломков, слабая сортировка компонентов, разнообразная степень окатанности и округлённости, присутствие валунов в форме утюга, штрихованные грани обломков, отполированные поверхности со штрихами и бороздами.



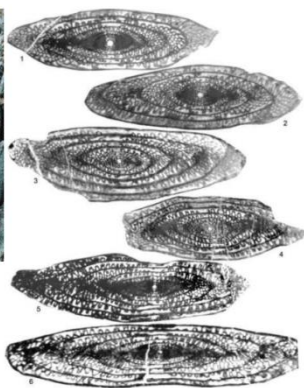
Тиллиты, образовавшиеся во время древнейшего (Гуронского) оледенения в палеопротерозое (ок. 2,4 – 2,1 млрд лет назад, во время «великой оксигенизации»). Восточная Канада.

Рис. 2.3.2. Тиллиты

Среди биологических индикаторов климата наибольшее значение имеют, как уже говорилось, остатки наземных растений, а в морях — раковинные амёбы (фораминиферы) (см. рис. из: <http://www.bio.msu.ru>).



Фузулиниды (вымерший отряд фораминифер) — важны для стратиграфии верхнего карбона и перми.



Отпечатки ранневендских (старше 580 млн лет) многоклеточных водорослей из Южного Китая



Венд
635-541

Палеоботаника традиционно тесно связана с палеоклиматологией. По некоторым морфологическим признакам растений, по их разнообразию обычно довольно уверенно можно судить о климатических условиях, в которых обитали те или иные растения и особенно их сообщества. Например, деревья, произрастающие в тёплом и влажном (тропическом или экваториальном) климате, где нет резких различий в сезонах, лишены колец роста. Для того, чтобы с деревьев быстрее скатывалась вода, края листьев во влажных тёплых лесах обычно менее расчленены, а черешки не имеют у основания углублений для сбора воды. Растительные сообщества влажных тропических, экваториальных и субтропических лесов по количеству видов в десятки раз разнообразнее лесов других климатических зон (рис. 2.3.2 А-Ж по Н.М. Чумакову, 1986).

При изучении ландшафтов в настоящее время используют не только географические, но и *геохимические методы*. Основоположителем такого подхода был Б.Б. Полюнов (1956), который синтезировал учение В.В. Докучаева о зонах природы с биогеохимией В.И. Вернадского и на этой основе создал новое научное направление — геохимию ландшафта, изучающую историю атомов в ландшафте.

Методы палеогеохимического ландшафтного анализа разнообразны. Большое значение имеет изучение геохимии ископаемых почв. Ещё не так давно были известны лишь сравнительно молодые ископаемые почвы четвертичных отложений. Позднее в Средней Азии были открыты неогеновые ископаемые почвы, в Казахстане — неогеновые, палеогеновые и меловые, на Русской платформе — триасовые, пермские и каменноугольные, на Сибирской платформе — юрские и т.д.

Ценную информацию о геохимии доставляет изучение древней коры выветривания. Важное значение имеет также изучение континентальных отложений прошлого. Наконец, перспективно геохимическое изучение ископаемых остатков флоры и фауны, которым занимается палеобиогеохимия. Всё это — прямые методы палеогеохимии. Наряду с ними существуют и косвенные методы, основанные на выявлении корреляционных связей между физико-

географическими и геохимическими особенностями ландшафта. Например, палеогеография устанавливает типы преобладающих ландшафтов и рельефа, геохимия делает вывод об основных направлениях и способах миграции вещества. Методами геологии установлено, что в начале юрского периода на территории нынешнего Казахстана преобладали равнинный рельеф, влажный тёплый климат и тропические леса из голосеменных деревьев, а методами геохимии – о широком распространении в те времена восстановительной глеевой среды в почвах и болотах, об энергичном выветривании каменных пород.

Зная перечисленные особенности конкретного геологического времени, располагая некоторым палеонтологическим материалом и интерпретируя закономерности функционирования современных биологических систем разного ранга, можно представить системную организацию древней жизни на нашей планете.

Изучая эволюцию организмов, необходимо иметь представление о её ходе во времени, о продолжительности тех или иных её этапов. Историческая последовательность образования осадочных пород, т.е. их *относительный возраст*, в конкретном районе

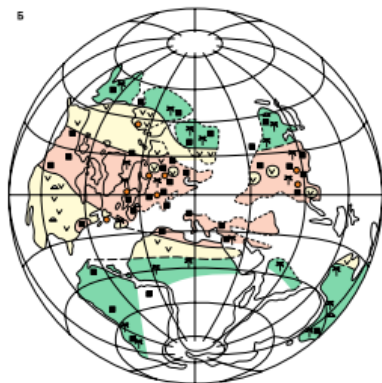


Рис. 2.3.2 Б
Климатическая зональность раннекарбоновой эпохи (360–320 млн л.н.)
Эта эпоха, характерная для тёплого периода зональности, отличалась большой шириной экваториального пояса и сокращением аридных поясов.

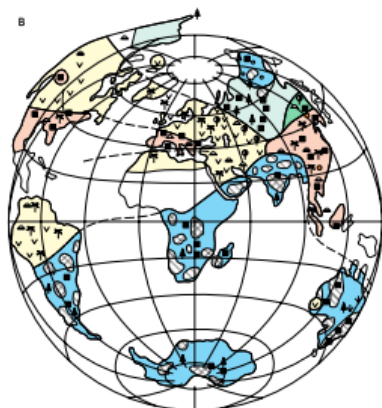


Рис. 2.3.2 В
Распространение основных климатических индикаторов в нижнепермских отложениях с возрастом 260–285 млн лет
Огромный ареал ледниковых отложений захватывает все климатические зоны Южного полушария и часть низких и средних широт Северного полушария. Область распространения индикаторов засушливого климата располагается в основном в западной части Северного полушария, достигая высоких северных широт, а индикаторы экваториального климата разбросаны и смещены к северу от экватора, вплоть до средних широт. Признаки холодного климата в Северном полушарии известны на северо-востоке Азии. Ряд исследователей даже предполагает, что там имеются ледниковые отложения. Столь не закономерное и резко асимметричное распределение индикаторов по отношению к современному экватору и любому другому большому кругу Земли нельзя объяснить, исходя из постоянного положения континентов или одним перемещением полюсов.

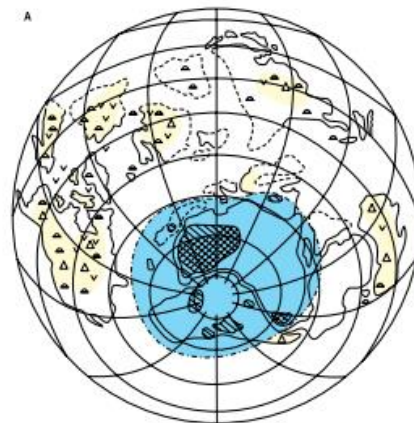


Рис. 2.3.2 А. Климатические индикаторы ордовикско-нижнесилурийской эпохи (500–420 млн л.н.)
Отсутствие надёжных индикаторов влажного климата в это время не позволяет реконструировать все климатические пояса, однако на схеме отчетливо видна приуроченность ледниковых и почти всех ледовых отложений к высоким и средним широтам.

устанавливается сравнительно просто: породы, возникшие позднее, отлагаются поверх более ранних пластов. Соответствие относительного возраста пластов осадочных пород в разных регионах можно определить, сопоставляя сохранившиеся в них ископаемые организмы. Обычно среди ископаемых организмов, характерных для каждой конкретной эпохи, удаётся выделить несколько наиболее обычных, многочисленных и широко распространённых видов, которые получили название руководящих ископаемых видов. По их наличию и устанавливают примерную одновременность образования сравниваемых пластов осадочных пород.

Как правило, *абсолютный возраст* осадочных пород, т.е. промежуток времени, прошедший со времени их образования, непосредственно установить нельзя. Информация для определения абсолютного возраста содержится в изверженных (вулканических) породах, которые возникают из остывающей магмы. При различных проявлениях тектонической активности жидкая магма может прорвать кору и, постепенно остывая, кристаллизуется поверх осадочных пород (при вулканическом излиянии на поверхность) или в глубине их толщи (при интрузивном вторжении магмы, не достигающем поверхности коры).

Абсолютный возраст изверженных пород можно определить по содержанию в них радиоактивных элементов и продуктов их распада. Радиоактивный распад начинается в изверженных породах с момента их кристаллизации из расплавов магмы и продолжается с постоянной скоростью до тех пор, пока все запасы радиоактивных элементов не будут исчерпаны. Поэтому, определив содержание в горной породе того или иного радиоактивного элемента и продуктов его распада и зная скорость распада, можно достаточно точно (возможность ошибки составляет ~5 %) вычислить абсолютный возраст данной изверженной породы.

Метод, известный под названием *углеродного датирования*, позволяет оценить возраст ископаемых остатков растений, в т.ч. пыльцы и древесного угля. Солнечное излучение превращает часть атмосферного азота в радиоактивный изотоп* углерода ^{14}C . Он окисляется до двуокиси углерода и потребляется растениями в той пропорции, в которой он содержится в воздухе. Все радиоактивные изотопы испускают нейтроны и электроны, превращаясь в конечном итоге в нерадиоактивные изотопы.

Период полураспада ^{14}C составляет 5600 лет. Когда растение отмирает, оно содержит определённое максимальное количество ^{14}C . Сравнение относительного содержания ^{14}C и ^{12}C в современных и ископаемых растениях позволяет оценить возраст последних. Так, возраст растительных остатков, содержащих половину того

количества ^{14}C , которое содержится в современных растениях, насчитывает ~5600 лет, а возраст остатков, содержащих одну четвёртую часть современной концентрации ^{14}C , 11200 лет и т.д.

Сходный способ основывается на том, что включение в карбонаты двух изотопов кислорода ^{16}O и ^{18}O зависит от температуры, а также калий-аргоновый метод — метод определения возраста массивных кристаллических горных пород.

В настоящее время существует большое количество данных, свидетельствующих о том, что в отдалённые геологические эпохи континенты дрейфовали.

*Изотопы — разновидности химических элементов, у которых ядра атомов отличаются числом нейтронов, но содержат одинаковое число протонов и поэтому занимают одно и то же место в периодической системе элементов.

Некоторые типы горных пород, особенно базальты, сохраняют *магнитную память* о той широте, на которой происходило их застывание. Подобные палеомагнитные данные свидетельствуют о том, что континенты двигались относительно друг друга. Образованы континенты из «лёгких», богатых силикатами (кремнистых), главным образом гранитных, плит толщиной около 30 км, которые, в свою очередь, плавают на более плотном базальтовом субстрате, представляющем собой мантию. Дно океанов образовано сравнительно тонким видоизменённым верхним

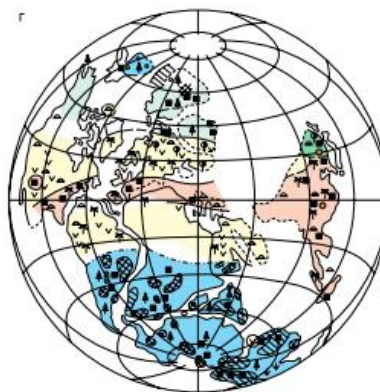


Рис. 2.3.2 Г
Климатические индикаторы (те же, что и на рис. 2.3.2 В), нанесённые на реконструированную палеомагнитным и другими методами географическую карту нижнепермской эпохи

Индикаторы располагаются почти широтными поясами и последовательно сменяются в сторону полюсов от индикаторов тёплого климата в экваториальной зоне до индикаторов умеренно-холодного и холодного климата в средних и высоких широтах. Это позволяет восстановить нижнепермские климатические пояса и подтвердить правильность палеогеографических реконструкций. Климат этой эпохи — яркий пример ледниковой климатической зональности. Высокие широты — области холодного (ледникового) климата. В средних широтах преобладал умеренно-холодный климат, который в Южном полушарии чередовался с ледниковым. Низкие широты занимали северная и южная аридные зоны, которые временами разделялись влажной экваториальной зоной.



Рис. 2.3.2 Д
Климатическая зональность верхнемеловой эпохи (98–65 млн л.н.)

Эта зональность тоже может служить примером зональности тёплого периода в истории Земли. Однако полярные области умеренно-тёплого климата в это время были шире, чем в эоценовое, и занимали почти все высокие широты.

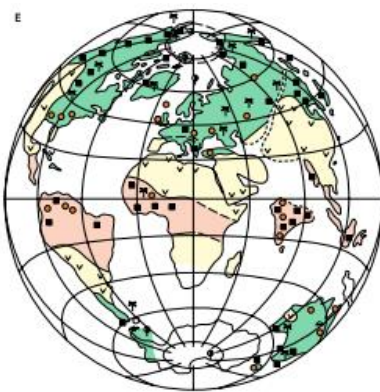


Рис. 2.3.2 Е
Климатическая зональность эоценовой эпохи (55–38 млн л.н.)

В этот, как и другие тёплые периоды, в средних широтах преобладал тёплый («субтропический») климат. В эоцене он временами распространялся и в высокие широты. На Аляске, в Гренландии, северо-востоке Евразии, у Огненной Земли росли пальмы и магнолии, на севере Канадского архипелага и Антарктическом полуострове жили крокодилы, черепахи, ящеры, местами обильны, сумчатые и другие теплолюбивые животные. Постоянные ледниковые или даже ледовые полярные шапки отсутствовали. В полярных областях можно предположить преобладание умеренно-тёплого климата. Климат низких широт был приблизительно таким же, как в ледниковые эпохи.



Рис. 2.3.2 Ж
Климатическая зональность во время одного из оледенений плейстоценовой эпохи (0,8–0,02 млн л.н.)

В высоких широтах обих полушарий преобладал холодный климат. Средние широты Северного полушария в основном были заняты умеренно-холодной и ледниковой зонами. В Северной Америке ледники временами спускались до 38° с.ш. (широты Сицилии, Афин, Душанбе). В низких и части средних широт располагались северная и южная аридные зоны и разделяющая их экваториальная зона.

слоем мантии. Относительно недавно на карту были нанесены подводные разломы, окаймлённые хребтами. Например, разлом в средней части Атлантического океана, по которому, как полагают, происходит подъём мантийного вещества. По мере подъёма, вещество мантии раздвигает океаническую кору дна Атлантического океана и Американский континент отодвигается от Евразии и Африки на запад. Таким образом, в соответствии с современной теорией, считается, что размеры всех океанов увеличиваются (за исключением Тихого океана, который сокращается), а возраст океанического дна увеличивается от его центральной части по направлению к окружающим континентам.

Главным планетарным процессом, управляющим всей эволюцией Земли, является гравитационная дифференциация земного вещества, приводящая к возникновению в её силикатной оболочке — мантии — конвекции вещества, различающихся химическим составом и плотностью. Под влиянием конвективных течений верхняя жёсткая оболочка Земли — литосфера — оказывается разбитой на ряд плит, перемещающихся по поверхности астеносферы — частично расплавленного слоя верхней мантии. В тех местах, где плиты расходятся, образуется новая океаническая литосфера и возникают срединно-океанические хребты с рифтовыми зонами с разломами на их гребнях. Там, где океаническая кора, возникают глубоководные желоба, сопряжённые островными дугами или активными окраинами континентов. В этих зонах формируется континентальная литосфера, а при столкновении островных дуг и активных конвективных окраин с пассивными окраинами континентов образуются складчатые пояса — горные цепи (рис. 2.3.3).

Стойкая концепция тектоники плит позволяет понять и судьбу древних океанов. Долгое время учёным не давало покоя следующее противоречие. Было доказано, что современные океаны, занимающие две трети поверхности нашей планеты, сравнительно молоды: их возраст не превышает 150-180 млн. лет, в то время как геологическое развитие Земли в целом продолжается уже более 4,5 млрд. лет. Значит ли это, что до недавнего времени океанов на Земле не существовало? Но если «сдвинуть» современные континенты, не оставив на Земле места океанам, то это потребует такого сжатия нашей планеты, которое противоречит законам физики и астрономии. И, кроме того, как быть в этом случае с породами, имеющими явно глубоководное происхождение и возраст более 200 млн. лет? Тектоника плит даёт ответы на эти и другие вопросы.

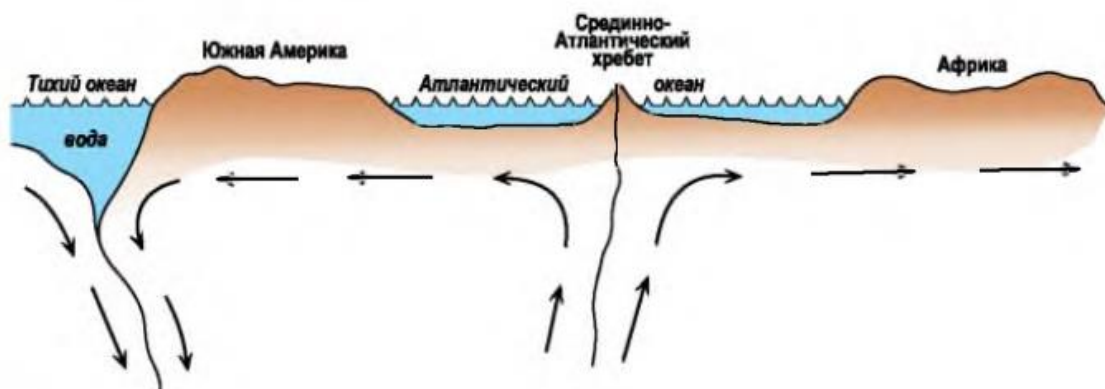


Рис. 2.3.3. Схематический разрез, показывающий возможные движения земной коры и мантии, приводящие к расширению дна океана и дрейфу континентов (источник: С.Д. Николаев, 1989)

Подъём глубинных слоёв мантии в центре Атлантики сопровождается передвижением коры на поверхности в стороны от хребта, находящегося посередине океана. Континенты, которые как бы плавают на поверхности этого передвигающегося более плотного вещества, раздвигаются в стороны. В океаническом жёлобе, показанном в левой части рисунка, это вещество снова погружается в мантию, образуя замкнутую систему циркуляции.

Жизнь океана начинается с того, что под воздействием расходящихся конвективных течений в мантии континентальная литосфера даёт трещину. Образуется континентальный рифт, каковым сегодня является, напр., впадина оз. Байкал. Со временем такая трещина начинает расширяться. Потоки горячего мантийного материала увеличивают её. Возникает морской бассейн и в нём формируется океаническая литосфера. Такими «новорождёнными» океанами являются, напр., впадины Аденского залива и Красного моря, разделяющие Африканскую и Аравийскую континентальные плиты. Продолжая расти, океан через 150-180 млн. лет после своего рождения достигает значительных размеров и, вместе с тем, критического возраста, после которого начинается его отмирание. В таком зрелом возрасте находится современная Атлантика, где сейчас уже намечились зачатки отмирания и началось поглощение литосферы в небольших зонах субдукции —

подгибания океанической коры под материковые плиты близ Антильских и Сандвичевых островов.

Очевидно, в недалёком по геологическим масштабам будущем, субдукция должна охватить всю Атлантику, после чего её эволюция перейдёт в следующую стадию, на которой сейчас находится Тихий океан, охваченный по периферии практически непрерывной цепью зон субдукции, вдоль которых происходит погружение океанической литосферы под островные дуги и активные окраины континентов. Сокращение площади отмирающего океана завершается столкновением окраин континентов, микроконтинентов и островных дуг, которые при этом частично напользают друг на друга и деформируются. На месте «захлопнувшихся» океанов образуются складчатые пояса. Именно так возникла, напр., сегодняшняя Альпийско-Гималайская горная система на месте палеоокеана Тетис, ~200 млн. лет назад разобшавшего Евразию и Африку с Аравией и имевшего огромные размеры, а к настоящему времени практически полностью исчезнувшего с лица Земли (Николаев, 1989).

Итак, тектоника плит позволяет рассматривать геологическую эволюцию нашей планеты как непрерывный литосферный «массообмен», в процессе которого на Земле зарождаются, растут и отмирают океаны, тем самым наращивая площадь континентов. «Массообмен» этот идёт такими темпами, что за 100-150 млн. лет происходит почти полное обновление океанической литосферы. При этом литосфера древних океанов в основном поглощается (субдуцирует) и перерабатывается в зонах поддвига, а частично, напользая (обдуцируя) на окраины континентов, участвует в строении складчатых поясов.

Чтобы установить взаимное расположение, скажем, Европы, Африки и обеих Америк до того, как между ними образовался Атлантический океан, применяют весьма простой и в то же время достаточно надёжный и точный метод. Используются в этом случае полосовые магнитные аномалии, представляющие собой как бы «годовые кольца» на океаническом дне и несущие информацию о его возрасте. «Убирая» последовательно участки наиболее молодого дна, мы тем самым «сдвигаем» разобшнные океаном континенты и получаем представление об их взаимном расположении в геологическом прошлом. Так реконструируется положение материков за последние 150-180 млн. лет.

Более древние положения материков восстанавливаются скудными палеомагнитными и палеоклиматическими данными, позволяющими установить ориентацию и положение древних материков, некогда разобшнных океаном, а затем спаянных в единый континент. Но эти данные не позволяют установить положение древних континентов по долготе. С другой стороны, помогает в реконструкции палеоокеана изучение пространственного положения и возраста офиолитовых поясов — останцов океанической литосферы, обдуцированных в процессе столкновения континентов и островных дуг на стадии «захлопывания» океанов. Кроме того, положение ископаемых зон субдукции удаётся установить путём изучения вулканических поясов с характерными магматическими породами.

Причины многих перемен на нашей планете в прошлом, таких как, напр., перемещение полюсов или чередование потеплений и похолоданий, малоизвестны и, возможно, связаны с процессами на Солнце. Сведение воедино всех этих разнообразных и зачастую противоречащих друг другу данных, свидетельствующих о прошлом Земли, — одна из наиболее трудных и привлекательных задач, которая занимает умы многих учёных.

2.3. ПРИЧИНЫ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ И КЛИМАТЫ БУДУЩЕГО

Природные события различного ранга геологического прошлого Земли нашли своё воплощение не только в образовании разновозрастных, генетически неоднородных отложений и структур, но и в становлении современной географической оболочки нашей планеты. Земная поверхность под воздействием атмосферы и гидросферы, глобальных перемещений жёстких плит литосферы, морских трансгрессий или регрессий и других факторов существенно видоизменяла свой облик. Особенно сильные изменения на протяжении длительной истории развития Земли происходили с климатом нашей планеты.

Не вызывает сомнения, что разномасштабные периодические колебания климата прямо или косвенно связаны с влиянием космических факторов - уровнем солнечной радиации, углом наклона Земной оси, формой земной орбиты, скоростью вращения Земли.

На глобальный климат Земли оказывают большое влияние не только морские трансгрессии и регрессии, но и особенно положение литосферных плит. Увеличение площади морей и океанов приводит к господству на Земле влажного и тёплого климата, а при регрессии, обычно сопровождаемой повышением гипсометрического положения суши и возникновением расчленённого рельефа, усиливается контрастность в распределении температур и влажности. Воздействие на

климат Земли, и весьма значительное, оказывало и положение материков — их дрейф, особенно в те времена, когда вблизи современного Южного полюса оказывалась древняя суша Гондваны. В то же время, когда на обоих полюсах Земли располагались океаны или даже мелководные эпиконтинентальные моря, климат на Земле был тёплым. Это можно объяснить тем, что отражающая способность водной поверхности намного ниже, чем у суши. Вода не только поглощала солнечные лучи, но и, обладая большой теплоёмкостью, как бы обогревала *нашу планету*. Таким образом, *материковая суша играла роль глобального холодильника*.

Установлено, что в распределении тепла и влаги на земной поверхности немаловажную роль играют и эндогенные (земного происхождения) факторы, в частности, прозрачность атмосферы и содержание в ней углекислого газа и паров воды. Содержание CO_2 в атмосфере на протяжении последних 600 млн. лет неуклонно падало, но весьма неравномерно. В отдельные периоды количество CO_2 было близким к современному, а в другие — возрастало почти в 10-15 раз. Так, в кембрии, девоне, раннем карбоне содержание углекислоты превышало 0,4 %, а в конце ордовика и в позднем карбоне составляло всего 0,05 %, но эти колебания, скорее всего, не беспредельны.

Оценки, сделанные М. Хартом (Hart, 1978), показали снижение содержания углекислого газа в атмосфере со скоростью, точно компенсирующей возрастание светимости Солнца. Он провёл аналогичные расчёты для иных, чем у Земли расстояний от Солнца и получил, что при расстоянии от Солнца меньше 1 а.е. на 5 % атмосфера нагрелась бы настолько, что океаны испарились бы в результате разгоняющегося парникового эффекта, а на расстоянии дальше на 1 % а.е. от Солнца имело бы место разгоняющееся оледенение. Только в узкой полоске расстояний между 0,95 и 1,01 а.е. (а.е.— астрономическая единица; среднее расстояние от Земли до Солнца — $149,5 \times 10^6$ км) Земля смогла избежать климатической катастрофы.

Колебания ресурсов CO_2 в атмосфере определялись тектонической и магматической активностью Земли и регламентировались развитием биосферы. Усиленный приток CO_2 в атмосферу был связан с интенсивной вулканической деятельностью и хорошо увязывался с возникновением и ростом крупнейших рифтовых структур и активными перемещениями литосферы. Большой объём карбоната накопления и увеличение продуктивности растений привели к усиленному расходу атмосферной углекислоты.

Началом цикла можно считать растворение содержащегося в атмосфере углекислого газа в водных капельках и образование угольной кислоты. Дождевые осадки разрушали горные породы, состоявшие из соединений кальция, кремния и кислорода.

Угольная кислота вступает в реакцию с породами на поверхности, высвобождая ионы кальция и бикарбоната, которые поступают в грунтовые воды, а затем в океан, где связываются в строматолитах, в скелетах и раковинах планктона и бентоса, состоящих из карбоната кальция. Останки этих организмов откладываются на океаническом дне, формируя осадочные породы. Дно моря расширяется, и через много тысяч лет эти породы приближаются к краям континентов. Процесс субдукции подтягивает их под материковые плиты, они попадают в земные недра, где на них действует давление и температура. Карбонат кальция соединяется с кремнием, образуя силикатные породы и выделяя углекислый газ, т.е. происходит геологический карбонатный метаболизм.

В круговороте углекислого газа большую роль играют живые организмы, определяющие изменения климата. Часть углекислого газа (~20%), не участвующая в карбонатно-силикатном обмене, выводится из атмосферы фотосинтезирующими растениями. При гниении растений и окислении в почве накапливается CO_2 , в результате его оказывается в почве больше, чем было 400 млн. л.н. до появления растений, поэтому превращение силикатных материалов в осадочные карбонатные породы происходит быстрее. Расчёты показывают, что исчезновение растений привело бы к повышению температуры Земли на 10°C за счёт отрицательной обратной связи силикатно-карбонатного цикла. Возрастающая роль организмов (вначале — бактерий) в геохимических процессах сыграла большую роль в определении закономерностей дальнейшего системогенеза на планете.

Если относительно причины возникновения палеозойских оледенений можно судить благодаря неопровержимым геологическим данным, то что же привело к возникновению и развитию четвертичного оледенения? Похолодание, случившееся во второй половине олигоцена, и появление первых ледников в Восточной Антарктиде были результатом сильного уменьшения количества атмосферной углекислоты, возникновения пролива Дрейка и образования широкого пролива между Антарктидой и Австралией, благодаря которым было сформировано крупнейшее течение Западных Ветров. Это циркумантарктическое течение наряду с понижением температуры привело к возникновению мощного ледяного покрова Антарктиды.

В дальнейшем похолодание охватило северное полушарие, и, помимо уменьшения содержания атмосферной углекислоты, развитию ледяного покрова в Арктике благоприятствовала сильная морская регрессия. В конце плиоценового времени почти вся площадь современного шельфа Арктики представляла собой низменную сушу и, следовательно, высокое альbedo в полярных широтах. Это, наряду с другими факторами, было одной из важнейших причин развития оледенения.

Считается, что одной из главных причин непредвиденного возрастания среднеглобальных температур в конце 1960-х гг. является резкое возрастание количества углекислого газа в атмосфере. В свою очередь, такой подход к рассмотрению причинно-следственных связей климата с атмосферой создаёт реальные предпосылки для правильного прогноза климата будущего.

2.4. КЛИМАТ ПОЗДНЕГО ДОКЕМБРИЯ И ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Несмотря на существенные колебания климата в прошлом и возможные его изменения в будущем, геологическая история свидетельствует, что климатическая система Земли достаточно устойчива. Это поразительно, если вспомнить, что главный её элемент — тончайшая, очень подвижная и термодинамически открытая оболочка, включающая нижнюю атмосферу, гидросферу, криосферу и поверхность литосферы. Суммарная толща этой, по существу, плёнки, разделяющей очень холодную стратосферу и разогретые недра, — менее 0,2 % радиуса Земли (биосфера). Непрерывность эволюционного биологического процесса и возрастающее разнообразие земной биоты, прослеживаемое палеонтологически, позволяет заключить, что за последние 3 млрд. лет температура биосферы в целом, видимо, не превышала точку Пастера (60°C) и не падала значительно ниже 0°C. В противном случае заметно затормозилось бы развитие или же наметился регресс биоты. Но в геологической летописи подобные события не отмечены.

Эти умозрительные оценки дают некоторые представления о пределах колебаний параметров климата в прошлом, однако они грубы и не могут полностью удовлетворить исследователей. Для последних 500 млн. лет диапазон средних температур можно оценить точнее, реконструируя палеоклиматическую зональность и сравнивая её с современной и четвертичной ледниковой зональностью. Подобные сопоставления говорят о том, что климат на Земле за последние 500 млн. лет неоднократно менялся от термального (значительно более тёплого, чем ныне, когда полярные льды исчезали) до гляциального (заметно более холодного, чем сейчас, когда ледники распространялись в средние широты).

Средняя температура поверхности Земли в настоящее время около 16°C. В последнюю, достаточно суровую ледниковую эпоху она была, по-видимому, на 5-7°C ниже (т.е. 9-11 °C), а в одном из самых тёплых интервалов новейшей геологической истории — в середине мела — около 21 °C. Если даже допустить, что приведённые оценки относятся к не самым холодным и тёплым климатическим интервалам геологической истории, есть основания полагать, что за последние 500 млн лет колебания температуры вряд ли превышали 10-15°C. Учитывая огромные различия в температурах сред, примыкающих к биосфере, последнюю можно считать неплохим термостатом, который не позволяет подниматься и опускаться средней температуре на поверхности Земли более чем на 5-7°C. Конечно, для столь чувствительной системы, как земная биота, даже такие колебания, да ещё усиленные изменениями влажности, — непрерывный источник стресса, впрочем, похоже, и одна из причин её быстрого развития (Чумаков, 1992).

На всех континентах, за исключением Антарктиды, распространены характерные ледниковые отложения — тиллиты. Обнаружено, что вектор древней намагниченности в породах, сопровождающих некоторые позднекембрийские тиллиты, имеет малое наклонение. Это позволило сделать вывод, что эти ледниковые отложения образовались в низких широтах, где силовые линии магнитного поля Земли почти параллельны её поверхности. Это явление называли парадоксом позднекембрийских низкоширотных оледенений.

Причинами столь обширных оледенений, охвативших почти всю планету, как считают некоторые учёные, могло стать мощное накопление карбонатов в позднем рифее или другие процессы, которые привели к изъятию из гидросферы и атмосферы большого количества CO₂ и к сильному ослаблению парникового эффекта.

Другие исследователи, ссылаясь на одну из гипотез эволюции Солнца, допускают его ослабленную светимость в докембрии (гипотеза слабого Солнца) или, основываясь на другой гипотезе (перемешивания солнечного ядра), предполагаются периодические кратковременные понижения светимости. Рассматривается также возможность появления в Солнечной системе облаков межзвёздного вещества, затеняющего Землю. Облака эти связывают либо со взрывом сверхновых звёзд в окрестностях Солнечной системы, либо с её прохождением в определённые моменты галактического года через пылевые скопления.

Позже выяснилось, что следы оледенений в позднем докембрии принадлежат не одному, а трём или даже пяти разновозрастным оледенениям на протяжении 200-300 млн. лет и ни одно из них не было глобальным (Чумаков, 1992).

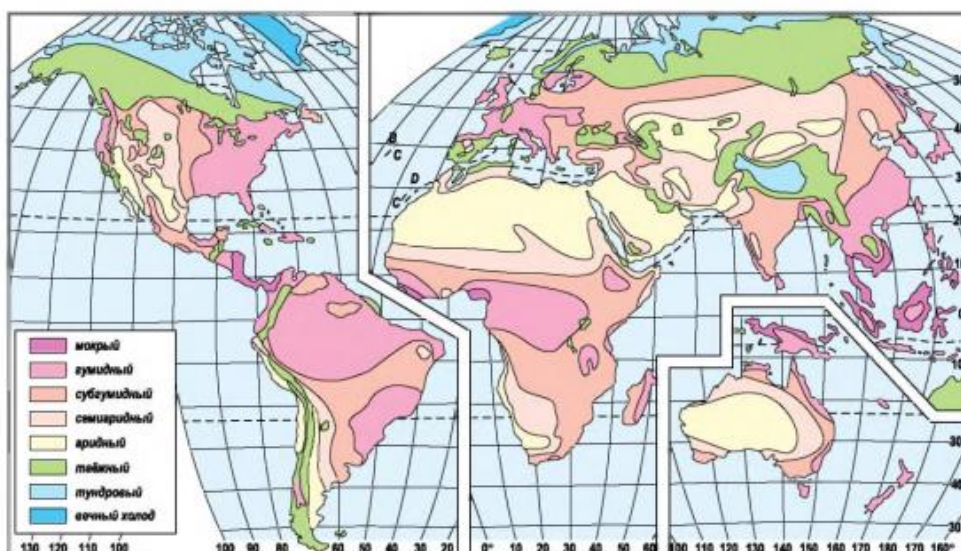


Рис. 2.4.1. Географическое распределение основных типов климата в соответствии с классификацией Торнтвейна (по Э. Пианка, 1981)

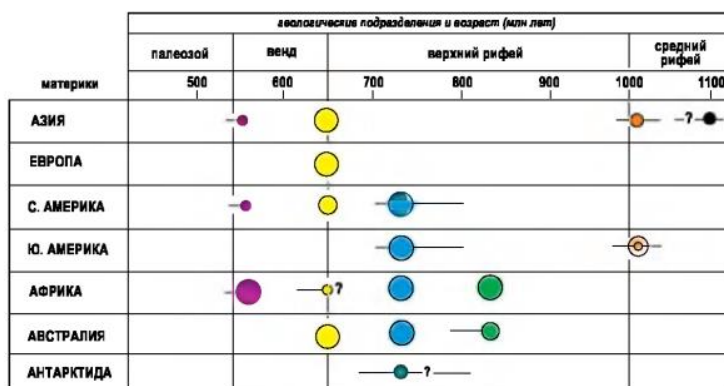


Рис. 2.4.2. Приблизительный возраст следов оледенений позднего докембрия на разных континентах (по Н.М. Чумакову, 1992) Размеры кружков соответствуют масштабам оледенений, горизонтальные линии — пределы точности определений возраста (цвета соответствуют легенде к рисунку 2.4.3).

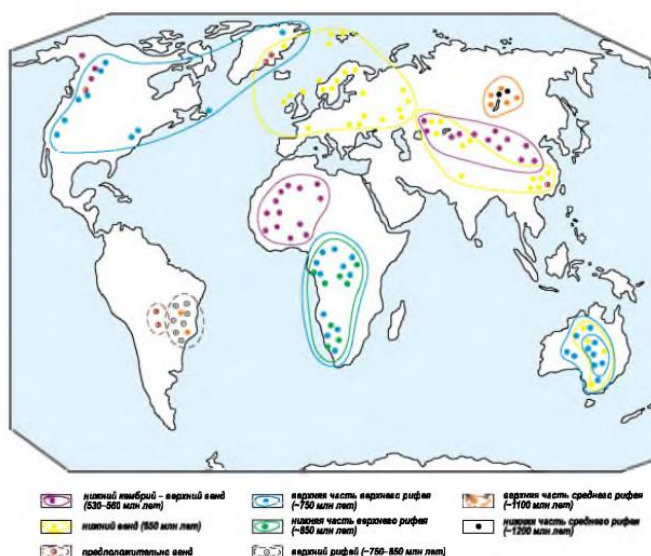


Рис. 2.4.3. Ареалы и местонахождения ледниковых отложений позднего докембрия. Первоначально полагали, что все эти отложения одновозрастны, из чего следовал вывод о глобальном оледенении Земли в конце докембрия.

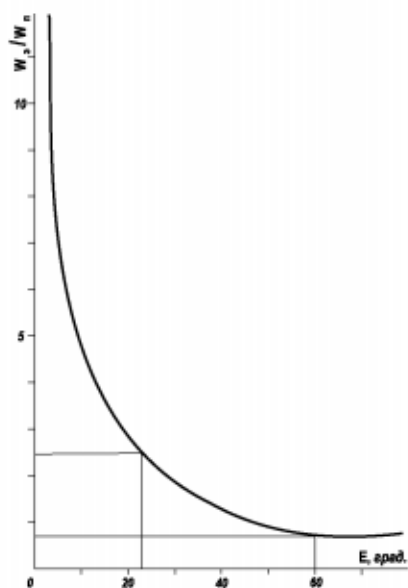


Рис. 2.4.4. Отношение солнечной радиации, поступающей за год на экватор $W_{\text{экв}}$ и на полюс $W_{\text{пол}}$ планеты, в зависимости от угла наклона ее оси вращения E при отсутствии атмосферы (по данным А.С. Моники и Ю.А. Шишкова, 1979)
При современном наклоне земной оси это отношение составляет ~2,5; при наклоне 60° оно уменьшится до 0,75.

Ещё одна гипотеза (Williams, 1975) объясняет парадокс оледенений в низких широтах значительным увеличением в позднем докембрии угла наклона земной оси (рис. 2.4.4). При наклоне более 54° экваториальные области получают за год меньше солнечного тепла, чем полярные. Поэтому при сильном глобальном похолодании ледники должны в первую очередь возникнуть в низких широтах. Однако эта гипотеза не учитывает некоторых реальных особенностей Земли, в первую очередь, существования на ней гидросферы и атмосферы. Тепловая инерция гидросферы и циркуляция в обеих этих оболочках должны были бы сгладить и без того не очень большой контраст в количестве солнечной радиации, получаемой за год на разных широтах при сильно наклонённой оси вращения Земли. Основание так думать дают длительные безледниковые эры и периоды известные в истории Земли как тёплые. В эти эры и периоды адвективный перенос тепла в атмосфере и гидросфере заметно выравнивал значительно большие различия теплового баланса за год между высокими и низкими широтами, которые возникают при небольшом наклоне оси вращения Земли.

По расчётам разных авторов (Монин, Шишков, 1979), скорость вращения Земли в конце рифея была на 10-20 % больше современной, а угол наклона оси вращения, соответственно, на 10 % меньше. Эти выводы хорошо согласуются с данными о суточных, месячных и годовых

ритмах в некоторых вендских приливных отложениях и следах нарастания палеозойских кораллов. Поэтому правильнее относить гипотезу большого наклона оси Земли не к её прошлому, а к далёкому будущему.

Схожую теорию, в которой одной из основных причин резкого изменения климата считаются небольшие изменения *земной орбиты и наклона земной оси*, разработал югославский астроном М. Миланкович (1939). Он предположил, что вариации орбиты влияют на климат, меняя количество солнечной энергии, поступающей на Землю, и её распределение по сезонам и широтам.

Наклон земной оси (угол между плоскостью орбиты и плоскостью экватора) в настоящее время равен $23,5^\circ$. На сезонный цикл влияют эксцентриситет, вытянутость и эллипсоидность орбиты. В январе Земля находится в перигелии*, в июле — в афелии**, поэтому зима в Северном полушарии несколько теплее, а лето — холоднее, чем это было бы при круговой орбите. Современное значение эксцентриситета равно 0,017, тогда как для окружности он равен нулю. У эллипса с отношением осей 2:1 это значение составляет 0,866, т.е. земная орбита почти круговая. В течение 100 000 лет орбита вытягивается, превращаясь в более узкий эллипс. В настоящее время Земля максимально удалена от Солнца, когда в Южном полушарии зима: поэтому зима в Южном полушарии несколько холоднее, а лето теплее, чем в Северном.

В результате прецессии*** земная ось описывает окружность за 26000 лет, вытянутость орбиты колеблется с периодом в 40000 лет. При этом влияние наклона оси и эксцентриситет могут усиливать или ослаблять друг друга: в одном полушарии они действуют в фазе, а в другом — в противофазе. На последних параметрах сказывается притяжение Луны и других планет. М. Миланкович (1939) рассчитал, что эти три фактора, действуя совместно, изменяют инсоляцию в Северном полушарии на 1/5.

Неравномерность вращения Земли и движение полюсов обусловлена многими процессами: изменениями в распределении воздушных масс в атмосфере, снежного и ледяного покровов, осадков и растительности на Земле, вариациями уровня Мирового океана, взаимодействиями ядра и мантии Земли, извержениями вулканов, землетрясениями, воздействиями внешних сил и т.д. Современные исследования показали, что заметную роль в колебаниях скорости вращения Земли с периодами менее одного месяца играют земные приливы. Приливообразующая сила растягивает Землю вдоль прямой, соединяющей её центр с центром возмущающего тела — Луны или Солнца, что вызывает разные скорости вращения Земли в разных состояниях.

*Перигелий — ближайшая к Солнцу точка орбиты небесного тела, обращающегося вокруг него; расстояние в перигелии

между центрами Земли и Солнца равно 147 млн км.

**** Афелий** — наиболее удалённая от Солнца точка орбиты обращающегося вокруг него небесного тела; для Земли он равен 152 млн км.

***** Прецессия** — медленное движение оси вращения Земли по конусу. Проходя 50,24" в год, полюс мира перемещается между звёздами, экваториальные координаты звёзд непрерывно изменяются. Одновременно с прецессионным движением земная ось испытывает нутационные колебания — небольшие колебания земной оси, налагающиеся на её прецессионное движение и обусловленные притяжением Солнца и Луны.

Свободное движение полюсов возникает тогда, когда ось вращения Земли отклоняется от оси наибольшего момента инерции Земли.

Исследования показали, что главная причина сезонной неравномерности вращения Земли есть атмосферная циркуляция. Современные результаты, возможно, свидетельствуют о том, что наблюдаемые особенности вращения есть не неравномерность вращения и движения полюсов всей Земли, а лишь изменения скорости дрейфа литосферы по астеносфере. В самом деле, моменты сил одного знака, возникающие в процессе долгопериодического водообмена, действуют в течение десятилетий. Считается, что лежащее под литосферой вещество астеносферы при столь длительных воздействиях ведёт себя не как твёрдое тело, а течёт, подобно вязкой жидкости. Тогда долгопериодический глобальный водообмен может вызвать скольжение литосферы по астеносфере, не оказывая заметного влияния на более глубокие слои Земли. При проведении астрономических наблюдений изменения скорости дрейфа литосферы будут регистрироваться как «неравномерность вращения Земли» и «движение полюсов». Но на создание таких кажущихся «неравномерностей вращения Земли» и «движения полюсов» требуются перераспределения влаги, в 29 раз меньшие, чем для действительных неравномерностей вращения и движения полюсов всей Земли. В пользу этой гипотезы говорит неоднократно отмечаемая корреляция сейсмической активности с неравномерностью вращения Земли.

Колебания глобального водообмена зависят от изменений климата Земли. С этих позиций становится понятной связь долгопериодической неравномерности вращения Земли с изменениями различных климатических индексов. Например, моменты наиболее резких нарушений режима вращения Земли за последние триста лет, имевшие место в 1870 и 1935 гг., совпадают с эпохами окончания «малого ледникового периода» и потепления Арктики. Последнее значительное изменение вращения Земли, наблюдавшееся в 1972 г, памятно по исключительно жаркому и засушливому лету. Замечено, что каждому режиму вращения Земли соответствует своя преобладающая форма атмосферной циркуляции и, следовательно, свой режим погоды в различных районах земного шара.

Колебания климата имеют характерные времена, равные не только десятилетиям, но и значительно более длительным периодам. Нерегулярные изменения скорости вращения Земли, вероятно, также могут иметь характерные времена порядка столетий и тысячелетий. Поэтому оценки скорости векового замедления вращения Земли, которые обычно проводятся за интервал менее 2000 лет, вряд ли можно связывать только с приливным замедлением. Они могут включать нерегулярные изменения, которые искажают искомую скорость приливного замедления. Так, наблюдаемую в последние два столетия тенденцию к замедлению скорости вращения Земли можно объяснить таянием ледниковых щитов Гренландии и Антарктиды. Этому соответствует и среднее направление векового движения полюса (Сидоренков, 1982).

Помимо уже упоминавшихся тиллитов и отложений сезонных льдов, свидетельствующих о холодном климате в верхнем докембрии, имеются и другие геологические индикаторы — соль, гипс, доломиты, известняки и др., заметные скопления которых указывают на тёплый и засушливый климат.

Палеоклиматические индикаторы, нанесённые на наиболее полную и удобную по проекции палеогеографическую реконструкцию вендского периода А.Н. Храмова (1983), основанную на палеомагнитных и геотектонических данных, сильно отличаются от современной. Большая часть континентов располагалась тогда в низких широтах, соприкасаясь друг с другом, а некоторые их части (напр., Средняя Сибирь) были «самостоятельными» и располагались далеко от тех мест, где они находятся сейчас (рис. 2.4.5).

Значительное число вендских оледенений попадает в нетипичные для них низкие широты, примыкающие к экватору. В целом же, если верить реконструкциям, вендские оледенения распространялись «пятнами» от 28° с.ш. до 60° ю.ш.

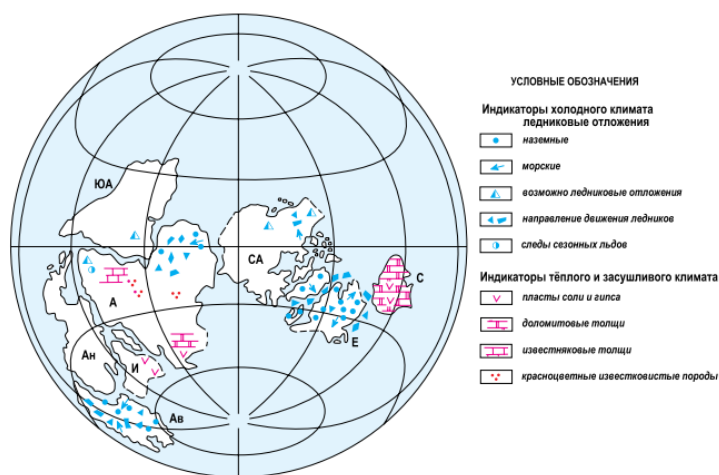


Рис. 2.4.5. Расположение континентов в вендский период на палеогеографической карте, составленной по палеомагнитным и геотектоническим данным (Храмов, 1983) и распространение на них палеоклиматических индикаторов (из Н.М. Чумакова, 1992)

А — Африка, Ан — Антарктида, Ав — Австралия, Е — Европа, И — Индия, СА — Северная Америка, С — Средняя Сибирь, ЮА — Южная Америка.

соизмеримо с плейстоценовыми оледенениями, когда понижения уровня океана на Сибирской платформе, судя по непрерывным разрезам, не осушали внешней части шельфов, т.е. падение уровня океана во время вендского оледенения было таким же или несколько меньшим, чем при плейстоценовых оледенениях.

Итак, существуют серьёзные противоречия между палеомагнитными данными и распределением палеоклиматических индикаторов в венде. Аналогичные расхождения имеются и для верхнерифейских отложений с возрастом 740-850 млн. лет. Объяснить этот климатический парадокс позднего докембрия предложенными геологическими, геофизическими и астрономическими гипотезами не удаётся. Как пишет Н.М. Чумаков (1992), возникает необходимость оценить достоверность палеогеографических реконструкций докембрия. И если тщательные дополнительные исследования не подтвердят систематического искажения позднедокембрийского палеомагнитного сигнала, придётся признать, что в это время многократно происходили драматические климатические перестройки, неизвестные в более поздней геологической истории. Тогда возникновение относительно устойчивой современной климатической системы земли, пожалуй, можно будет отнести к началу фанерозоя. Не исключено, что это стало одной из причин быстрой эволюции и поразительного расцвета органического мира за последние 500 млн. лет.

2.5. КЛИМАТ И ПОЛОЖЕНИЕ КОНТИНЕНТОВ

На протяжении геологической истории Земли континенты неоднократно соединялись в единый континент, который вновь потом раскалывался. Современное распространение палеоклиматических индикаторов, особенно древних, палеозойских, необъяснимо с точки зрения планетарных климатических закономерностей. Нижнепермские ледниковые отложения, напр., известны сейчас на огромной территории: они распространяются почти по всему южному полушарию и проходят через тропическую зону в северное полушарие до Тибета. Севернее этой области на западе преобладают отложения засушливого климата, а северо-восточнее — влажного жаркого, умеренного и холодного климата. Таким образом, современное расположение нижнепермских климатических индикаторов асимметрично не только по отношению к современной, но и любой другой оси вращения Земли. На палеогеографической реконструкции для нижнепермской эпохи те же индикаторы группируются почти в широтные пояса, свидетельствующие о последовательном похолодании по направлению к обоим полюсам. Аналогичное распределение индикаторов получается на палеогеографических реконструкциях и для других эпох кайнозоя, мезозоя и палеозоя. По оценкам ученых (Пианка, 1981; Ясаманов, 1985; Чумаков, 1992 и др.), оно соответствует основным климатическим закономерностям Земли и говорит о том, что и палеоклиматические и палеогеографические реконструкции в целом достаточно достоверно отражают условия, существовавшие на нашей планете. Следовательно, эти реконструкции пригодны для изучения климатической зональности прошлого и её изменений.

Из сказанного следует, что основной климатической зональности, характерной для Земли, противоречит распространение не только областей оледенений позднего докембрия, но и аридного, жаркого и тёплого климата. Поэтому парадокс оледенений в низких широтах следует рассматривать как часть общего палеоклиматического парадокса позднего докембрия (Чумаков, 1992).

Противоречит предположению о глобальном оледенении и то, что на обширной территории Сибирской платформы и вокруг неё отсутствуют следы вендского оледенения, хотя здесь есть непрерывные разрезы, характеризующие переход от верхнего рифея к венду. Наконец, можно предположить, что по масштабам наиболее крупное оледенение нижнего венда было

Среди существующих палеоклиматических схем одни, относящиеся к плейстоцену, нижней перми, ордовика - нижнему силуру, отражают ледниковые максимумы, а другие, относящиеся к эоцену, верхнему мелу, нижнему карбону - самые тёплые климаты. Сравнение этих двух групп реконструкций между собой приводит к выводу, что в низких широтах, от 30° с.ш. до 30° ю.ш., местами значительно выходя за их пределы, постоянно располагались северный и южный засушливые пояса, в большинстве случаев разделённые более или менее широким влажным экваториальным поясом (рис. 2.5.1). Интересно, что, подобно современным, палеопояса засушливого климата обычно тоже расширялись к западным берегам континентов, а пояс влажного

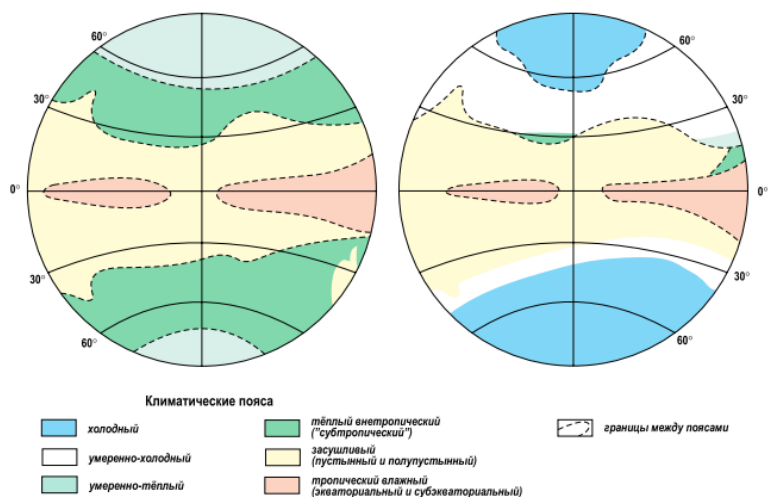


Рис. 2.5.1. Два крайних типа климатической зональности на Земле, сменявшие друг друга в течение последних 500 млн лет (по Н.М. Чумакову, 1986). Справа — ледниковая зональность; слева — термальная. Смена типов климатической зональности осложнялась климатическими колебаниями разных знаков и не была очень резкой. Между крайними типами зональности существовали промежуточные типы.

экваториального климата — к восточным. В более высоких широтах Земли (30-90°) климат в холодные и тёплые периоды резко различался. В холодные периоды области развития субтропического климата сильно сокращались и не составляли единого пояса.

Расширение экваториального пояса в Восточной Азии, отчётливо фиксирующееся с позднего палеозоя, указывает на существование Тихого океана по меньшей мере с этого времени.

В средних широтах обоих полушарий наблюдалось частое чередование холодного (ледникового) и умеренно-холодного климатов или преобладание последнего. Временами ледниковые покровы достигали 30-х градусов северной и южной широты, т.е. современной широты Флориды, Каира, Шанхая. В высоких широтах в холодные периоды преобладал холодный климат с ледниковыми или ледовыми покровами и следами вечной мерзлоты.

В противоположность этому, в тёплые периоды геологической истории средние широты Земли характеризовались тёплым «субтропическим», а быть может даже «тропическим» климатом, который иногда распространялся и на часть высоких широт. Такой климат по его характеру хотелось бы назвать тропическим и субтропическим без кавычек, но его удалённость от тропиков не позволяет сделать этого. Поскольку в современных климатах и его классификациях такому климату нет аналогов (далее он будет называться тёплым внетропическим).

В высоких широтах Земли в тёплые интервалы геологической истории климат был обычно умеренно тёплым. Вблизи Северного полюса, напр., в меловой и юрский периоды, а недалеко от Южного полюса — в триасовом периоде росли умеренно теплолюбивые растения, в т.ч. крупные деревья, образовывались залежи каменных углей и обитали многочисленные рептилии и амфибии (Вахремов, 1985). Впрочем, временами наступали здесь и кратковременные похолодания, в результате которых моря зимой покрывались льдом. Об этом свидетельствуют пласты и пачки ледовых отложений в юрских, меловых и раннепалеогеновых отложениях Шпицбергена и Северо-Восточной Азии. Однако постоянных ледниковых и ледовых полярных шапок в тёплые периоды на Земле, по-видимому, не было.

Из сказанного следует, что в холодные периоды широтная климатическая зональность была контрастной и характеризовалась большими температурными градиентами в меридиональном направлении. В тёплые периоды широтная климатическая зональность была не столь резкой, и меридиональный температурный градиент снижался. В связи с этим возникает ещё одна палеоклиматическая проблема. Падение меридионального температурного градиента должно было снижать интенсивность теплообмена между низкими широтами Земли, имеющими положительный тепловой баланс, и высокими широтами, тепловой баланс которых отрицателен. В то же время, для поддержания тёплого климата в высоких и средних широтах, наоборот, требуется усиление такого теплообмена. Возникает предположение, что климатические перестройки вызывались изменениями не только в структуре атмосферной и океанической циркуляции, но и в радиационном балансе Земли.

Установление надёжной связи между явлениями на Солнце и Земле помогло бы понять природу солнечной активности. Предполагается, что движения вещества внутри Солнца, вызванные конвекцией и вращением, взаимодействуют с крупномасштабным магнитным полем Солнца, возбуждая динамомеханизм, превращающий механическую энергию в энергию магнитного поля (рис. 2.5.2). Тогда магнитное поле на Солнце длительное время должно самоподдерживаться, а цикл солнечной активности должен примерно сохраняться на очень больших интервалах времени. Когда звезда находится в стадии медленного вращения, как наше Солнце (около одного оборота за месяц), она поддерживает устойчивость цикла активности в течение порядка миллиарда лет.

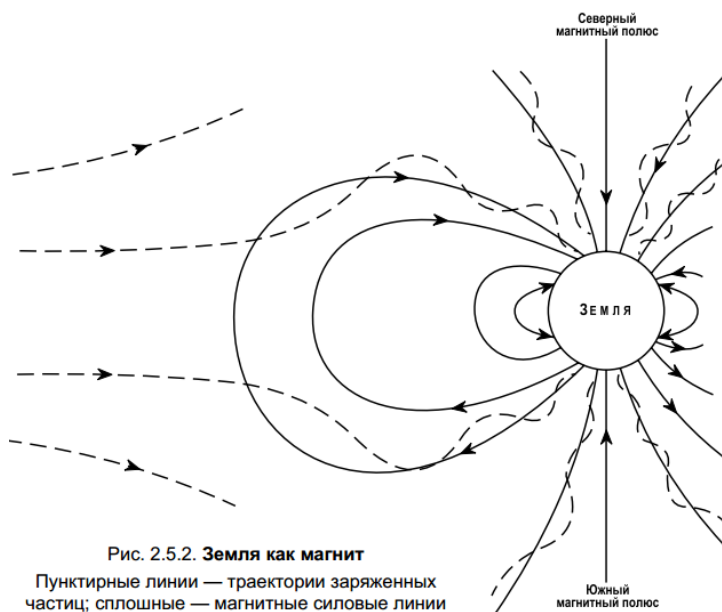


Рис. 2.5.2. Земля как магнит
Пунктирные линии — траектории заряженных частиц; сплошные — магнитные силовые линии

Сейчас известно, что существует периодичность солнечной активности со средней цикличностью 11,1 года (этот период может меняться от 9 до 14 лет). Цикличность появления пятен на Солнце связана с другими проявлениями изменчивости Солнца — структурой солнечных вспышек, потоком космических лучей, рентгеновского и ультрафиолетового излучений. Полярность солнечных магнитных полей меняет знак от цикла к циклу, образуя тем самым двойной цикл в 22 года (цикл Хейла). Все перечисленные явления составляют *цикл солнечной активности*.

Сейчас Солнце окружено достаточно разрежённым облаком газа плотностью около $0,1 \text{ атом/см}^3$, направленном от созвездия Центавра к созвездию Кассиопеи. Оно состоит в основном из водорода и гелия и проходит через солнечную систему со скоростью около 26 км/с. Разработанная в последние годы модель такого взаимодействия позволяет связать причины земных оледенений с прохождением солнечной системы через облака плотного межзвёздного газа.

При прохождении через солнечную систему под влиянием тяготения и силы отталкивания, вызванного давлением солнечного излучения, нейтральные частицы водорода собираются в длинный хвост, расположенный с подветренной стороны по отношению к движению газа со стороны Солнца. Поскольку активность солнечного ветра меняется циклически, в зависимости от активности Солнца, то возникающее радиационное давление может ослаблять, нейтрализовать или превосходить силу гравитационного притяжения. При низкой солнечной активности гравитация доминирует над радиационным давлением, и атомы водорода притягиваются к Солнцу. При полной нейтрализации сил атомы движутся по прямым, и радиационное давление уносит их от Солнца. Поскольку атомы гелия в 4 раза тяжелее атомов водорода, то на них подобного воздействия нет, и они движутся по изогнутым траекториям позади Солнца.

Если атомы водорода имели скорость 10 км/с, то расстояние в 100 а.е., на котором ещё действуют названные силы, они пройдут за 50 лет, при этом на разных участках своего пути они могут оказаться в трёх упомянутых выше случаях. Однако эти области определены не точно по 11 лет и могут случайным образом колебаться. Существует вероятность того, что на пути к Солнцу атом будет ионизирован, причём эта вероятность вблизи Солнца намного выше, чем вдали от него. Для водорода зона ионизации больше, чем для гелия, и каждый элемент образует свою полость ионизации, где все атомы элемента будут ионизированными. Для водорода полость ионизации оказалась на два порядка меньше, чем предполагалось зоной Стремгрена (1000 а.е.), или в области от 5 до 10 а.е., для гелия — меньше 1 а.е., поэтому межзвёздное облако около Земли нейтрально (*считалось, что излучение Солнца ионизирует межзвёздный газ, и создаётся плазменная область — зона Стремгрена, простирающаяся за пределы солнечной системы*).

Когда заряженные частицы движутся вместе с межзвёздным нейтральным веществом, перемещается и связанное с ними магнитное поле. При встрече с солнечным ветром — потоком заряженных частиц, испускаемых солнечной короной, возникает бесстолкновительная ударная волна. Её положение зависит от многих параметров, но она может простираться от 75 до 200 а.е. с наветренной стороны Солнца по отношению к движению межзвёздного газа. Сразу за фронтом ударной волны в направлении к Солнцу расположена турбулентная плазменная «оболочка» протяжённостью около 50 а.е., которая образует «след» Солнца среди звёзд. Оценки показывают, что её источником мог быть взрыв одной или нескольких сверхновых или какой-то катаклизм в ассоциации Скорпион-Центавр. Температура газа оказалась около 15000 K, а соотношение водорода и гелия равно 5/1 (обычно во Вселенной оно равно 10/1).

Во Вселенной много и более плотных облаков межзвёздного газа, в которых плотность водорода достигает 1000 атом/см^3 , и Солнце за время своего существования могло пересечь сотни подобных облаков. При таких плотностях давление межзвёздного газа сдвинуло бы фронт ударной волны ближе к Солнцу, сжав гелиосферу. Пока этот фронт расположен за пределами орбиты Земли, солнечный ветер отгоняет

межзвёздный газ от нашей планеты. Но даже при плотностях 150 атом/см^3 фронт ударной волны проходит внутри земной орбиты, и за время прохождения облака примерно в 100 млн. лет на Землю упало бы в 2000 раз больше молекулярного водорода, чем обычно. При взаимодействии с радикалами в верхних слоях атмосферы водород производил бы водяной пар, который конденсировался в облака, увеличивающие отражательную способность (альбедо) Земли, что резко понизило бы температуру и земной поверхности. Сравнение с периодами оледенений показывает, что этот фактор в данном случае играл важную роль.

Современные палеотемпературные исследования донных осадков океанов подтверждают гипотезу югославского учёного М. Миланковича о том, что климатические изменения длительностью в десятки и сотни тысяч лет, «ответственные» за многократность последних кайнозойских оледенений, вызваны суммарным эффектом небольших вариаций в наклоне земной оси, эксцентриситете орбиты и прецессии (Чумаков, 1992).

Исследования относительного содержания изотопов кислорода (^{18}O и ^{16}O) в океанской воде показали, что в последние 800 тыс. лет объём льда достигал максимума примерно каждые 100 тыс. лет, что совпадает с периодом изменения эксцентриситета. Результаты спектрального анализа колебаний объёмов льдов показали, что на каждый такой цикл накладываются небольшие колебания льда с периодом в 23 и 41 тыс. лет, что соответствует периодам прецессии земной оси. Однако непонятно, почему при анализе колебаний доминирующим оказывался 100000-летний период ледникового цикла — ведь колебания эксцентриситета казались менее существенными для климата, чем прецессия или наклон оси. Объяснение было найдено в явлении резонанса: возможно, что система, состоящая из атмосферы, океанов, ледниковых покровов и континентов, имеет собственную частоту, соответствующую 100000 лет.

Таким образом, популярными гипотезами для объяснения более длительных климатических колебаний на Земле являются: *изменение количества CO в атмосфере и соответствующее изменение надёжности газовой «шубы» Земли.* Для кайнозойской эры действительно устанавливается довольно отчётливое совпадение между уменьшением содержания CO_2 в атмосфере и похолоданиями, однако для более ранних похолоданий такая зависимость неочевидна; вторая гипотеза объясняет климатические колебания *перемещением континентов и, как следствие, изменением альбедо Земли и системы океанических течений.* В этом случае не понятно, почему гондванские оледенения возникали и прекращались при сходном расположении материков. Третья гипотеза предполагает *изменение интенсивности солнечной радиации*, т.е. изменение так называемой солнечной постоянной, что само по себе довольно гипотетично.

На физические факторы среды Земли очевидно очень значительное влияние оказывает Луна. Система *Земля-Луна*, вызывающая приливы в водной оболочке Земли, также деформирует твёрдые оболочки Земли и Луны — на 30 и 40 см соответственно. Кроме того, из-за приливных сил возникает сила трения, замедляющая вращение Земли вокруг своей оси, т.е. удлиняющая наши сутки. Изучая ископаемые кораллы, возраст которых составляет 400 млн. лет, геологи обнаружили, что в те далёкие времена год состоял из 400 суток, каждые сутки — из 22 часов. По окаменелостям более древних форм было установлено, что 2 млрд. лет назад сутки составляли всего 10 часов.

Предполагается, что мантийное вещество Земли подвержено изменениям (по активности, по направлениям потока и др.) в зависимости от относительных положений Земли и Луны, которое, как следствие, отражается, прежде всего, в перераспределении климатических особенностей земного шара, а также в активности тектонических процессов (частоты землетрясений, вулканической активности, горообразования и др.), в соотношениях площади суши и воды на планете и их пространственном распределении. В приливные моменты все эти процессы усиливаются, меняется скорость вращения Земли вокруг своей оси, что собственно и усиливает названные выше явления. Следствием этого являются также соотношения морских трансгрессий и регрессий.

В приливные моменты, предположительно, увеличивается количество воды в экваториальной области (морские трансгрессии), что связано с ускорением вращения Земли вокруг своей оси, а в моменты отлива наблюдаются морские регрессии, связанные с замедлением вращения и уходом воды в полярные области.

По многочисленным палеогеографическим данным устанавливается прямая связь между изменениями температуры нижнего слоя атмосферы и пространственным расположением материков, уровнем Мирового океана и, следовательно, занимаемой им площадью. Материки на полюсах являлись крупнейшими холодильниками, благодаря которым на Земле наступали сильнейшие похолодания. В те же времена, когда в полярных областях располагались океаны или обширные внутриконтинентальные моря, на Земле устанавливались мягкие и тёплые климаты со сглаженным ходом температуры. Во время трансгрессий (наступлений) моря в связи с существенным возрастанием площади океана «смягчались» широтные изменения и сезонные колебания климата. В частности, расширение площади морей увеличивало перенос тепла течениями от низких широт к высоким. Планета испытывала самые различные по масштабам и характеру перестройки в результате циркуляции вод Мирового океана в геологическом прошлом (рис. 2.5.3).

45 млн. л.н. широкий пролив между Северо-Американским и Южно-Американским материками давал возможность беспрепятственно проходить водам из Атлантики в Тихий океан. Циркумэкваториальное течение пересекало Тихий океан, проходило через океан Тетис (в районе современного Ирана, Турции, Закавказья и стран Средиземноморья) и достигало Каспийского моря. 25 млн. л.н. циркумэкваториальное течение в Атлантике и в океане Тетис распадается на отдельные звенья. Этот процесс усугубляется 5 млн. л.н. В это время окончательно формируются Северное и Южное пассатные течения в Тихом и Атлантическом океанах, а также тёплое течение Гольфстрим. Возникают пассатные течения в Индийском океане. В южном полушарии циркуляция вод сходна с современной.

Известно, что движения в океане возникают по двум причинам (если не учитывать приливных колебаний): из-за трения ветра о поверхность океана и неравномерного нагревания поверхностных вод. Рельеф дна и распределение материковой и островной суши и зон мелководья вносят определённые коррективы в распределение современных течений Мирового океана.

В различные периоды фанерозоя, как и в современную эпоху, в Мировом океане господствовал широтный перенос поверхностных вод, а меридиональные течения вносили в такое распределение лишь некоторые коррективы. В периоды сильного похолодания интенсивность водной циркуляции усиливалась, напр., в позднем ордовике и позднем карбоне, а также в четвертичном периоде.

В ранней юре из-за раскрытия Северной Атлантики образовалось и в дальнейшем развивалось циркумэкваториальное течение, переносящее воды с востока на запад через Тихий океан, древний океан Тетис, располагавшийся между Евразией и Африкой, в Саргассово и Карибское моря. Это течение

отклонялось к северу, встречая преграды в виде Африкано-Аравийского и Северо-Американского материков. Через систему мелководных внутриконтинентальных морей, располагавшихся на значительной части Восточно-Европейской платформы и Западно-Сибирской плиты, воды проникали в Арктический бассейн. Прохладные воды уносились с севера течениями, которые проходили вдоль Гренландии, Уральской возвышенности и через Берингов пролив, в то время широкий. В это же время возникло течение, ставшее предшественником Гольфстрима.

В поздне меловую эпоху из-за бурного разрастания срединноокеанических хребтов произошла одна из самых грандиозных морских трансгрессий за историю Земли. Обширные моря с глубинами ~500 м покрыли пониженные участки Восточно-Европейской и Северо-Американской и окраины Сибирской, Африкано-Аравийской и Австралийской платформ. Уровень Мирового океана в ту эпоху на 300-360 м превышал современный. Несмотря на небольшую разницу температур между полярными и экваториальными широтами, существовала довольно сильная циркуляция вод, причём, вероятно, в значительной мере она создавалась разницей в плотности вод в многочисленных и широких проливах между полярными и экваториальными морями. Но сохранялось и циркумэкваториальное течение, чему способствовали значительная разобщённость материков и упомянутые выше обширные внутриконтинентальные моря, тесно связанные между собой. С востока на запад воды переносились интенсивным пассатным течением, одна ветвь которого, попадая из океана Тетис в ещё довольно узкую Атлантику, отклонялась на север и через Атлантический бассейн (вполне возможно, что течение проходило в то время через Северный полюс) вливалась в Тихий океан.

Тёплые экваториальные воды из Атлантики проникали в Арктический бассейн не только благодаря течению, проходившему вдоль побережья Западной

Европы, но и через Северо-Американское внутриконтинентальное море. Средние годовые температуры поверхностных вод океана Тетис составляли 25-27°C. Через систему обширных, но относительно мелководных морей Средней Азии и Западного Казахстана и Сибирский бассейн они проникали в Арктический океан. К северу температуры этих вод постепенно снижались и на территории современной Усть-Енисейской впадины не превышали 15°C.

Тихий океан и Арктический бассейн сообщались между собой широким и глубоким проливом, расположенным на месте современного Берингова пролива. Из Арктического океана на юг устремлялись прохладные течения с температурой вод 12-14°C. Основное течение проникало в Западно-Сибирский бассейн и направлялось вдоль Уральской возвышенности. Пройдя через широкий в то время Тургайский пролив, воды нагревались до 18-20°C и присоединялись к сильным циркумэкваториальным течениям Тетиса, направленным на Запад.

Значительные изменения географических условий в кайнозое отразились на циркуляции вод океанов и морей и на климате в целом. Именно изменения распределения океанов и континентов и общей площади водной поверхности, происшедшие в течение кайнозойской эры, явились причиной, создавшей общую тенденцию глобального похолодания климата, который и привёл, в конце концов, к ледниковым эпохам плейстоцена.

В кайнозойскую эру главными тектоническими тенденциями были: закрытие Тетиса и сокращение площади внутриконтинентальных морей, расширение Атлантики и Индийского океана, а в Южном полушарии — расхождение материков, отодвигание Австралии и Южной Америки от Антарктиды. Это, в свою очередь, привело к значительному возрастанию площади океанов в Южном полушарии, отразилось на распределении поверхностных океанических течений, сильно ослабило меж океанические связи.

Рис. 2,5,3 А — эоцен, 45 млн лет назад

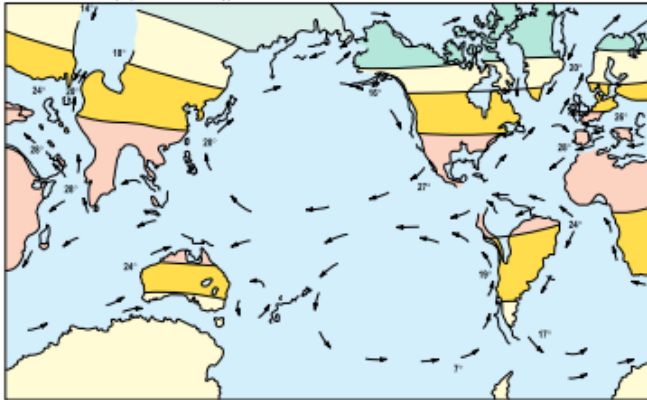
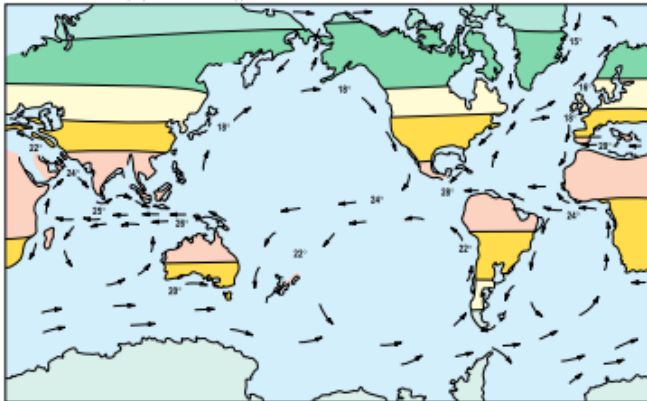


Рис. 2,5,3 Б — миоцен, 20 млн лет назад



УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ (к рис. 2.5.3 А-Г)

Климатические пояса

экваториальный
тропический
субтропический
умеренно-тёплый

умеренный

направления течений

15° температура поверхности воды

суша и внутренние моря, покрытые ледом

На границе мезозоя и кайнозоя (65 млн. лет назад) произошла крупная регрессия моря: в течение последующих 10 млн. лет уровень Мирового океана понизился на 150-200 м и сильно уменьшились внутриконтинентальные моря. Общие черты циркуляции вод позднемиоценовой эпохи сохранились, хотя

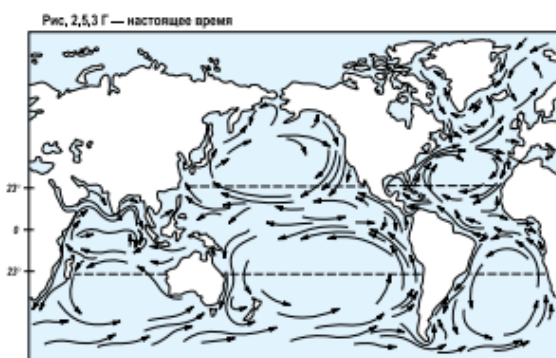
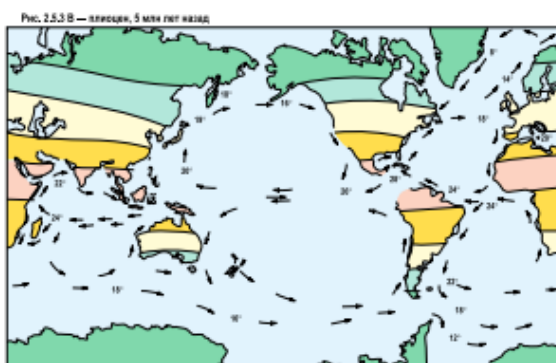


Рис. 2.5.3. Положение материков, климатических зон и течений Мирового океана (45 (А), 20 (Б), 5 (В) млн лет назад (по А.С. Монину, Н.А. Ясаманову, 1985 (из Н.А. Ясаманова, 1985);

Г — в настоящее время (по Э. Пизанка, 1981))

45 млн л.н. широкий пролив между Северо-Американским и Южно-Американским материками давал возможность беспрепятственно проходить водам из Атлантики в Тихий океан. Циркумэкваториальное течение пересекало Тихий океан, проходило через океан Тетис (в районе современного Ирана, Турции, Закавказья и стран Средиземноморья) и достигало Каспийского моря. 25 млн л.н. циркумэкваториальное течение в Атлантике и в океане Тетис распадается на отдельные звенья. Этот процесс усугубляется 5 млн л.н. В это время окончательно формируются Северное и Южное пассатные течения в Тихом и Атлантическом океанах, а также тёплое течение Гольфстрим. Возникают пассатные течения в Индийском океане. В южном полушарии циркуляция вод сходна с современной.

сократился. Многочисленные барьеры в виде разнообразных подводных поднятий, обширных мелководных банок и крупных островов на юге Западной Европы разъединили течение на несколько мелких.

Возникновение в Южном полушарии Циркумполярного антарктического течения и начавшееся в связи с этим во второй половине олигоцена значительное климатическое похолодание привели к появлению в Восточной Антарктиде сначала горного, а затем и покровного оледенения.

Современные подсчёты показывают, что периодичности таких явлений примерно соответствуют климатические изменения длительностью в десятки и сотни тысяч лет. Эту периодичность с небольшим опозданием повторяют и экологические катастрофы (экологические кризисы) перестройки структуры биосистем, записанные в палеонтологической летописи. Запаздывание перестройки системной организации древних биосистем показывает её зависимость от климатических перестроек и она (системная перестройка) всегда проявляется как следствие глобальных перестроек климата.

Пики этой периодичности совпадают с активизацией тектоники, вулканической деятельности, землетрясений, горообразования и рассматриваются как один из механизмов регуляции эндогенной энергии недр Земли.

2.6. ПРОГНОЗИРУЕМОЕ БУДУЩЕЕ ЗЕМНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Реконструкции и моделирование климата былых времен (рис. 2.6.1) свидетельствуют, что нынешняя климатическая зональность вовсе не столь типична. Скорее типичным для Земли является тёплый климат.

Анализ двух существующих подходов к оценке ожидаемых климатических условий — численного моделирования и палеоклиматических реконструкций не ставит под сомнение то, что наше время является межледниковым периодом, связанным с прогрессивным увеличением глобальной температуры планеты. Многие данные моделирования и палеореконовекций обнаруживают сходные тенденции ожидаемых изменений климата: сильное повышение температур в высоких широтах, менее существенное — в средних широтах и минимальное — в низких (рис. 2.6.2).

В эоцене (53,5-37,5 млн. лет назад) продолжался активный обмен между водами Тихого океана и уже довольно широкого Атлантического океана. Некоторые изменения в циркуляции вод ввели столкновение Индостанской и Евразийской плит и постепенное сокращение океана Тетис. Всё это приводило к ослаблению циркумэкваториального течения с температурой на поверхности более 25°C.

Атлантический океан углублялся и продолжал расширяться. Возникли довольно обширные Норвежское и Гренландское моря, через которые шёл обмен водами между Атлантическим и Арктическим океанами. Широкое и мощное течение при выходе из Атлантики встречало в своей северной части препятствие в виде зон мелководья и островных дуг у южной оконечности Северо-Американского континента. Отход Австралии от Антарктиды с образованием между ними вначале довольно узкого пролива и полное разобщение Южной Америки и Антарктиды привели к тому, что в Южном полушарии возникло крупнейшее Циркумполярное течение вокруг Антарктиды.

В олигоцене (37,5-22,5 млн. лет назад) из-за продолжающегося перемещения литосферных плит прервалась циркумэкваториальная циркуляция вод, затруднился обмен между Тихим, Индийским и Атлантическим океанами, а океан Тетис, через который воды Индийского океана ранее беспрепятственно проникали в Атлантику, сильно

В олигоцене (37,5-22,5 млн. лет назад) из-за продолжающегося перемещения литосферных плит прервалась циркумэкваториальная циркуляция вод, затруднился обмен между Тихим, Индийским и Атлантическим океанами, а океан Тетис, через который воды Индийского океана ранее беспрепятственно проникали в Атлантику, сильно

Некоторые расхождения можно объяснить тем, что в моделях недостаточно учитывается перенос тепла океанами, а в реконструкциях не всегда фиксируются небольшие температурные отклонения в тропиках, характеризующихся в целом высоким термическим уровнем.

Не исключено, что имеющиеся расхождения связаны с тем, что сопоставляются климатические ситуации, отвечающие разным термическим режимам — в моделях заложено повышение среднеглобальной температуры на 3–5°C, а в палеореконструкциях — на 1°C и на 2°C.

Однако, если учитывать конкретные температурные оценки, полученные обоими методами, то можно отметить, что порядок величин не сильно разнится, особенно для средних, умеренных и субтропических широт, что позволяет оценить диапазоны, в пределах которых могут находиться те или иные свойства климата в каждом регионе. Такой прогноз хотя и носит лишь сугубо вероятностный, вариантный характер, тем не менее, имеющиеся климатические сценарии позволяют, как это следует из ряда публикаций, приступить к оценкам реакции экосистем на изменения климата.

СЦЕНАРИЙ ИЗМЕНЕНИЯ КРУПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ КЛИМАТА

Задача разработки сценариев различного состояния экосистем является сложнее, чем прогноз климатических сценариев, поскольку современный уровень знаний о механизмах функционирования экосистем (геосистем) с их сложным переплетением разнообразных циклов не полны.

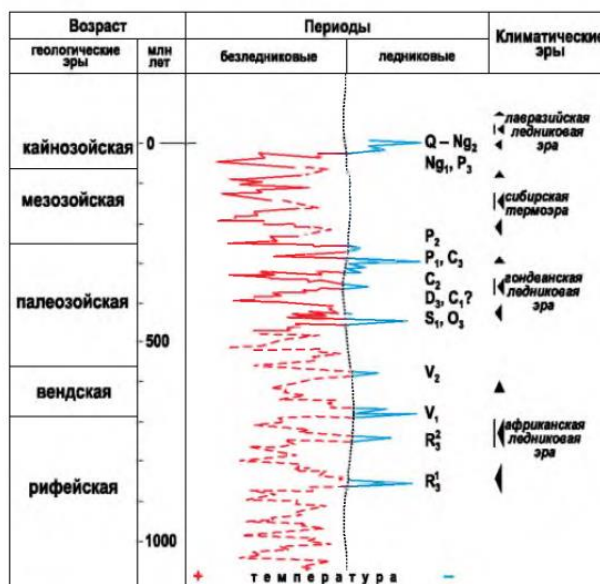


Рис. 2.6.1. Схема температурных колебаний на земле за последний миллиард лет, основанная на распространении оледенений в геологической истории и некоторых других палеоклиматических данных (по Н.М. Чумакову, 1986)

На схеме видно преобладание безледникового климата и сложная иерархия климатических событий.

Латинскими буквами отмечены ледниковые периоды: Q–Ng₂ — четвертичнопозднеплиоценовый; Ng₁ — миоценовый; P₃ — верхнеолигоценый; P₂ — позднепермский; P₁ — раннепермский; C₃ — позднекарбоновый; C₂ — среднекарбоновый; C₁ — возможный раннекарбоновый; D₃ — позднедевонский; S₁ — раннесилурийский; O₃ — позднеордовикский; V₂ — поздневендский; V₁ — ранневендский (лапландский); R₃ — второй половины позднего рифея; R₁ — первой половины позднего рифея.

В настоящее время ясно, что геосистемы реагируют на изменения климатической обстановки с запаздыванием. Сразу понять, как изменится геосистема в целом, невозможно, поскольку каждый её компонент имеет собственное время трансформации и достижения условий равновесия с установившимся климатическим режимом. Уже само по себе такое сочетание разноскоростных реакций отдельных компонентов существенно повлияет на весь комплекс биогеохимических циклов в геосистеме, а эти изменения, в свою очередь, должны будут вновь «подстраиваться» под непрерывно меняющиеся на протяжении следующего столетия климатические условия. Да и внутри каждого компонента геосистемы «спектр» времени приспособления к изменению климата чрезвычайно разнообразен (рис. 2.6.3).

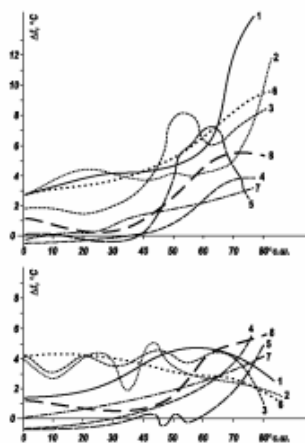


Рис. 2.6.2. Возможные при потеплении отклонения зимних (вверху) и летних (внизу) температур в северном полушарии от современных значений, рассчитанные по моделям и реконструкциям

Модельные расчёты, отвечающие повышению среднелобальной температуры на 3,5–4°С, сделаны в Геофизической лаборатории динамики жидких тел Принстонского университета (кривая 1), в Канадском климатическом центре (кривая 2), Метеослужбе Великобритании (кривая 3). Расчёты по палеорекострукциям выполнены в лаборатории эволюционной географии Института географии РАН: при повышении среднелобальной температуры на 1°С (кривая 4) и на 2°С (кривая 5). Пунктирными линиями показаны среднелобальные отклонения по модели Годдардовского института (кривая 6) и реконструкциям Института географии при повышении среднелобальной температуры на 1°С (кривая 7), 2°С (кривая 8).

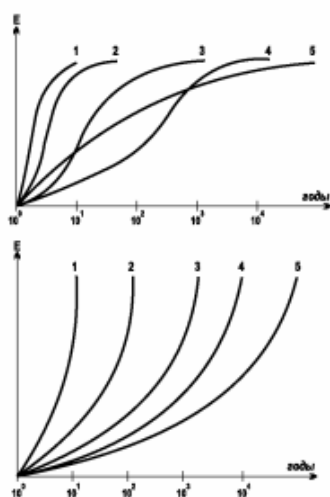


Рис. 2.6.3. Спектры времени приспособления компонентов геосистемы к изменению климата

На верхнем рисунке приведены данные спектра приспособления к изменяющемуся климату отдельных компонентов ландшафта (по А.А. Величко, 1992): 1 — морских льдов; 2 — многолетней мерзлоты; 3 — растительности; 4 — почвы; 5 — рельефа.

На нижнем рисунке — спектр эрозионных элементов рельефа: 1 — мелких рывтин; 2 — первичных оврагов; 3 — зрелых оврагов; 4 — балок; 5 — небольших долин и речных террас.

Очевидно, что для каждого региона спектры времени приспособления должны быть специфичны. Различные модели палеоландшафтных, палеоэкологических реконструкций являются единственным источником, позволяющим судить о характере трансформации экосистем, подвергшихся глобальным климатическим изменениям и дающим возможность определить направление, по которому будет развиваться тот или иной компонент системы, и о конечном равновесном состоянии, к которому она стремится.

По результатам исследований, проводимых лабораторией эволюционной географии Института географии РАН и специалистов из других лабораторий и учреждений с помощью единой методики и, что весьма существенно, с использованием единых климатических региональных сценариев для повышения среднелобальной температуры на 1°С и 2°С, сделаны выводы о реакции на изменения климата растительного и почвенного покровов, многолетней вечной мерзлоты, оледенения, гидрологического режима, рельефообразующих процессов (рис. 2.6.4).

Арктика. Выводы о состоянии климатических условий в высокоширотной островной Арктике сделаны на основе интерполяции количественных данных, полученных для побережий Северного

Ледовитого океана, и палеонтологических материалов. На западе, в европейской части в начале XXI в. ожидается повышение летних температур по сравнению с современными на 3–4°С, а в азиатском на 2–3°С.

Температуры в западном секторе Арктики будут близки к современным, а в азиатской части могут возрасти на 6–7°С зимой и на 4–6°С летом. Площадь океана, свободная от сплошных льдов, возрастёт и будет существовать более длительное время. Однако за счёт увеличения годовой суммы осадков (сначала на 100, а затем на 200 мм), связанного с усилением западного переноса, повысится туманность.

Несмотря на заметный рост осадков, ускорится сокращение размеров ледников. В результате смягчения климата участки арктической пустыни постепенно будут замещаться тундрами.

Тундровый пояс. В начале XXI в. в восточноевропейском и западносибирском секторах летние и зимние температуры могут быть выше на 3–4°С, а в восточносибирском на 1–3°С; во всём поясе годовая сумма

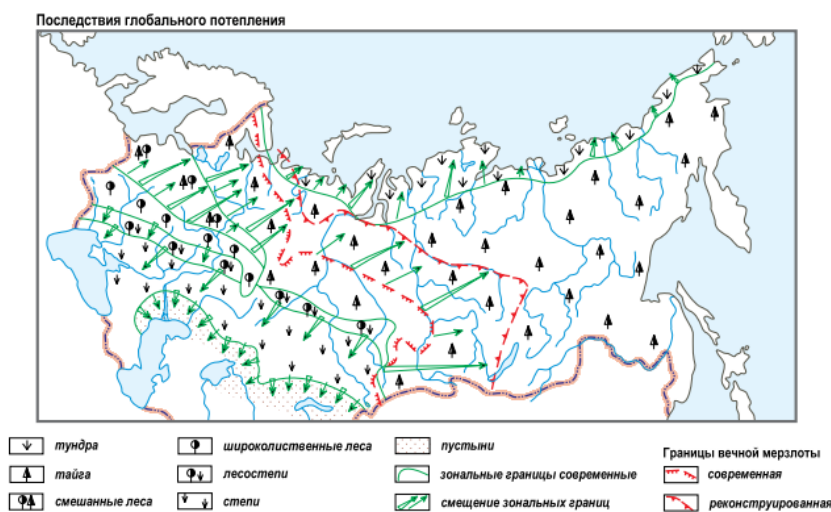


Рис. 2.6.4. Элементы геоэкологического сценария для территории бывшего СССР при повышении среднелобальной температуры на 1°С (равновесная модель лаборатории эволюционной географии РАН)

осадков повысится примерно на 100 мм. Более контрастные изменения ожидаются в середине столетия: в восточноевропейском секторе зимние температуры не будут значительно меняться, летние же возрастут на 4-6°C. Существенное возрастание зимних температур (на 8-12°C), а также летних (на 6°C) установится к востоку от Полярного Урала до низовьев Лены. Далее на восток январский и июльский рост будет несколько менее значительным (на 4-6°C) несмотря на то, что сумма годовых осадков во всём поясе возрастёт не менее чем на 100 мм, а в середине XXI в. между Полярным Уралом и Леной они увеличатся на 200 мм, влажность грунтов и почв до глубины 1 м в восточноевропейском секторе сократится в начале XXI в. на 0,5 см, а в азиатском не претерпит существенных изменений. К середине века иссушение достигнет 1 см, вместе с тем, оценки увлажнения позволяют считать, что почвенные гидротермические условия в большинстве районов останутся близкими к современным или даже станут несколько благоприятнее, особенно в начале века, поскольку современная влагонасыщенность грунтов и почв избыточна.

Следовательно, можно предположить некоторое уменьшение закисных процессов в тундровых почвах. Сократятся заболачиваемые площади, а некоторые повышенные участки мерзлотного рельефа будут иссушаться. Это будет способствовать увеличению роли злаковых в растительных сообществах. Возрастёт и слой сезонного оттаивания (от 20 до 40-60 см в середине века), что будет способствовать оплыванию грунтов, т.е. усилению солифлюкционных процессов. В середине века ожидается повышение уровня океана, по крайней мере, на 15-17 см. Следует также ожидать интенсивного размыва побережья океана в результате термоабразии, особенно на востоке, где насыщенность берегов льдом весьма велика. В этих регионах из-за подпорных явлений появятся новые заболоченные участки.

Лесной пояс. Изменения гидротермического режима в этом поясе не будут столь существенны. В восточноевропейском секторе в начале века на севере зимние и летние температуры возрастут приблизительно на 3°C, а вблизи южной границы лесов — на 1-2°C. Годовая сумма осадков возрастёт незначительно — до 50 мм. В центральной же части Восточно-Европейской равнины на обширной территории ожидается сокращение суммы годовых осадков до 50 мм и уменьшение влагосодержания на 1,5 см.

Очевидно, на севере лесного пояса в это время возможно уменьшение заболачивания, в почвах же сократится роль процессов выщелачивания. На юге лесной зоны биологическая активность почв увеличится, что связано с выравниванием зимних и летних температур и большей годовой теплообеспеченностью.

Изменения в растительном покрове будут ограничиваться началом перестроек внутри лесных сообществ, продвижением на север широколиственных пород, а также берёзы. В связи со сдвигом к северу нулевой изотермы января можно предполагать, что на западе сектора ель, для которой, как известно, необходимы отрицательные зимние температуры, постепенно исчезнет.

Особое внимание следует обратить на состояние геосистем центральных районов, где сократится количество осадков и содержание влаги в почве. Здесь следует ожидать увеличения числа лет с засухами, т.е. почвенно-климатический потенциал понизится по сравнению с настоящим временем. И если в других областях продуктивность сообществ будет иметь тенденцию к повышению, то на данной территории тенденция может быть обратной. Иссушение здесь также может вызвать деструкцию почвенного покрова за счёт активного растрескивания и осыпания. Усилится эффект пыльных бурь, поскольку южная половина лесного пояса представляет собой (за исключением долинных лесов) открытые, распаханые пространства. В лесном поясе речной сток сократится до 50 мм/год, а в центральных районах до 100 мм/год. Расчёты для бассейна Волги показали, что её сток в районе Волгограда уменьшится на 15 % по сравнению с современным.

В сибирском секторе характер лесного пояса в начале века приблизится к восточноевропейскому. Несмотря на благоприятные климатические условия, небольшие скорости распространения древесных пород радикально затормозят процесс смещения этой границы. Даже в середине века она сместится на север не более чем на 8-10 км, хотя по долинам рек возможно более активное проникновение древесной растительности в тундру.

К востоку от Енисея теплообеспеченность на протяжении всей первой половины XXI в. будет возрастать. Здесь январские температуры, напр., в Центральной Якутии, возрастут на 8°C, а в Северной — на 8-10°C. Это, прежде всего, скажется на увеличении слоя оттаивания многолетней мерзлоты (на 40-60 см).

Засушливый пояс. Иными будут условия в степных пространствах юга Восточно-Европейской равнины и Казахстана. Здесь в течение века предполагается лишь некоторое повышение температур от 1-3°C до 2-5°C к его середине. Летние же температуры увеличиваться не будут, а на остальной

части пояса — даже понизятся (до 2°С к середине столетия). Этот температурный фон будет сочетаться с ростом годовой суммы осадков от 200-300 мм на западе европейских степей до 100 мм в Казахстане. Очевидно, здесь возрастёт роль мезофитных сообществ.

Вместе с тем, увеличение осадков, несомненно, вызовет активную эрозию почв и эрозионных процессов в целом: в этих районах широко распространены лёссовые породы, способствующие плодородию почв, но весьма уязвимые к размыву. Наряду с плоскостным смывом здесь следует ожидать роста эрозионных форм разного типа.

Степные почвы, видимо, будут сильно промываться, растворы вынесут из них легкорастворимые соли, а в небольших западинах возрастёт заиление. В пустынях же Средней Азии будет более выражен сезон распространения травянистой растительности.

Горные области. Такие горные области как Кавказ, горы Средней Азии и востока Азии, — объекты особо пристального внимания. Активизация циклонической деятельности и, как следствие, рост осадков, повлекут за собой целый комплекс стихийных явлений. Весьма значительными они будут на Кавказе. Из-за избыточного увлажнения грунтов усилятся сели, оползни, сходы лавин, эрозия в долинах и на горных склонах. В горах Средней Азии, где растительный покров более скудный, реакция рельефообразующих процессов будет менее бурной. К уже перечисленным бедствиям здесь прибавятся камнепады и оползни. В горных районах Сибири вместе с увеличением частоты лавин усилятся образование скоплений камней — курумов, различных процессов смещения обломочных масс на склонах.

Особый интерес вызывает оценка состояния оледенения в южном горном поясе. Можно полагать, что на Кавказе баланс массы льда будет оставаться отрицательным. Но недостающее количество твёрдых осадков для стационарного состояния ледников сократится почти на треть, и, следовательно, деградация оледенения замедлится. В горах же Средней Азии, как показывают оценки для Памира, количество осадков, наоборот, возрастёт в четыре раза и ледники будут расти, в противоположность ледникам Арктики. Проверка и детализация таких расчётов необходимы, т.к. помимо всего прочего положительный баланс массы ледников, вероятно, будет сопровождаться и ростом водности связанных с ними речных систем, в т.ч. таких как Амударья и Сырдарья, а это, в свою очередь, будет позитивно влиять на баланс Арала, наряду с общим ростом увлажнения в прилегающих к нему районах.

Касаясь водного баланса замкнутых бассейнов в ныне аридном поясе, можно с определённой уверенностью говорить о том, что общее повышение атмосферных осадков при некотором понижении летних температур будет иметь положительные последствия для водного баланса. В пользу этого говорят балансовые расчёты для Каспия, согласно которым уровень моря будет расти за счёт снижения суммарного испарения к середине столетия на 6 %.

В настоящее время ледники занимают около 11 % поверхности суши. Ледниковые щиты почти полностью покрывают целый континент — Антарктиду и самый большой остров Земли — Гренландию. На обширных пространствах океанов и морей плавают шельфовые ледники и их обломки — айсберги, а также многолетние и сезонные морские льды. Суммарно их площадь составляет 26 % площади океана. Таким образом, льдами и ледниками сейчас покрыты около 21 % поверхности Земли. Поэтому не приходится сомневаться, что мы живём в межледниковый период, и, по-видимому, между двумя ледниковыми максимумами (в предшествующий ледниковый максимум, 18 тыс. лет назад, наземные и морские ледники и льды покрывали около 43 % поверхности Земли). Суммарная длительность ледниковых эр составила за последний миллиард лет около 500 млн. лет, или 50 % этого геологического интервала, т.е. половину обозримой геологической истории занимали оледенения. Ледниковые эры объединяют как ледниковые, так и межледниковые тёплые периоды. Определить длительность тех и других очень непросто. Ошибки существующих методов датирования пород больше, чем длительность этих климатических событий. Легче оценить суммарную длительность нескольких ледниковых и межледниковых периодов, которые, судя по характеру и толщине соответствующих отложений, в первом приближении были, очевидно, соизмеримы друг с другом по продолжительности. В верхнепалеозойских ледниковых отложениях Восточной Австралии, накопившихся за 60-67 млн. лет, имеются следы трёх ледниковых и двух межледниковых периодов. Средняя продолжительность этих климатических периодов составляет по 12-14 млн. лет. Максимально возможная продолжительность некоторых из них составляет 20-30 млн. лет. Но и вне зависимости от этих усреднённых и максимальных датировок ясно, что ледниковые периоды составляли, вероятно, лишь немногим более половины длительности гляциоэра. Но и эта цифра не отражает истинной роли оледенений в истории Земли, т.к. ледниковые периоды, в свою очередь, состояли из ледниковых и межледниковых эпох. Последние, очевидно, тоже были событиями

глобальными и в первом приближении могут считаться явлениями соизмеримыми по длительности. То есть суммарная длительность ледниковых эпох была ~180 млн. лет, или ~18 % времени за последний миллиард лет геологической истории. Эти приблизительные оценки показывают, что тот тип климатической зональности, который существует на Земле сейчас и который мы привыкли считать для неё обычным, вовсе не столь типичен. В прошлом на Земле преобладал тёплый, безледниковый климат.

Субтропический климат на нашей планете когда-то распространялся до Белого моря, Чукотки, Гренландии. Однако, вывод о преобладании тёплого климата в истории Земли заставляет думать, что весьма распространённый в геологии приём экстраполяции современных, свойственных ледниковым периодам, геологических, географических и биогеографических закономерностей на прошлое должен использоваться ныне с большей осторожностью и обязательно с учётом климатических особенностей изучаемого интервала времени. В связи с этим представляется важным специальное изучение палеоклиматологии, экологии и условий накопления осадков тёплых периодов геологической истории, напр., эоценовой, позднемеловой и раннекарбоневой эпох.

Скорее всего, в протерозое увеличение площади материков привело к разделению климата, обусловленного, как и в настоящее время, солнечной радиацией, на морской и континентальный. Наряду с показателями влажных и жарких условий, в протерозойскую эру встречаются индикаторы аридного и даже холодного типов климата. Одно из первых оледенений в истории Земли произошло ~2,5 млрд. лет назад (в протерозое). Более молодые следы оледенения (700-800 млн. лет назад — позднерифейского) обнаруживаются в Экваториальной Африке — Анголе, Замбии, Намибии и ЮАР. Ещё более ранние следы оледенения (650-670 млн. лет назад — вендского) обнаружены и в Европе, Западной Африке, Австралии, Южном и Центральном Китае.

Итак, в протерозое имели место оледенения, однако в течение большей части этого времени на Земле было довольно жарко. Об этом свидетельствуют карбонатные красноцветные континентальные песчаники с трещинами усыхания, дюнной косой слоистостью, ветровой рябью и следами ветровой эрозии на поверхностях напластований. Наряду с ними встречаются толщи, сформированные в обстановке обильного увлажнения, — разнообразные аллювиальные (пойменные, дельтовые) отложения с характерной косой слоистостью, коалинитовые глины, кварцевые пески и т.д.

Несмотря на климатическую дифференциацию, особенно в конце протерозоя, надо признать, что по сравнению с современной эпохой на Земле в те далёкие времена климат был однообразнее. Это объясняется небольшой толщиной атмосферы, высоким содержанием в ней углекислого газа и значительной площадью морей и океанов. Парниковый режим определял существование высокой среднегодовой температуры. Исходя из соотношения тяжёлого и лёгкого изотопов кислорода в кремнистых и карбонатных породах протерозоя, средняя температура земной поверхности составляла 50-60°C, а позднее снизилась до 40°C.

Анализ климатических особенностей истории развития планеты показывает, что колебания их основных параметров скорее всего были сведены к определённым пределам и вряд ли были слишком большими. Эти пределы определялись, в первую очередь, пространственным положением Земли относительно Солнца, которое остаётся более или менее постоянным благодаря взаимодействиям системы *Солнце-Земля*. Относительное постоянство физических параметров планеты предопределило особенности химических превращений и взаимодействий атомов, элементов и веществ в зависимости от их свойства, что, в конечном итоге, привело к химической эволюции — появлению химических систем и завершилось образованием сложных органических молекул. Такие первоначально неживые органические соединения подготовили почву для возникновения жизни.

Основные закономерности проявления климатических показателей и обусловленных ими физических параметров среды определяют не только закономерности направлений химических и биохимических процессов, но и распределения природной зональности, ландшафтное и экосистемное разнообразие, а также огромное многообразие форм жизни. Несмотря на кажущееся разнообразие форм жизни и среды, общие закономерности эволюции и системогенеза на планете едины, что гарантирует преемственность его направлений и направление круговорота веществ на всех этапах развития Земли, предопределяет биосферную функцию живого вещества.

Многие древние типы климатических условий не имеют современных аналогов на нашей планете, да и привычные нам климатические пояса располагались в других широтах и поэтому отличались своеобразным световым режимом, количеством осадков, господствующими ветрами, траекториями циклонов. По результатам различных реконструкций былых экосистем удаётся проследить не только динамику крупных изменений климата, связанных с оледенениями и

межледниковыми потеплениями, но и более короткие, вековые изменения температурного режима и увлажнения. Так, в прошлом в обеих полярных областях преобладал климат сходный с современным умеренным. По расчётам учёных, среднегодовая температура на севере Аляски составляла $\sim +10^{\circ}\text{C}$, а температура самого тёплого месяца составляла порядка $+20^{\circ}\text{C}$ на протяжении большей части геологического времени. Это похоже на нынешний температурный режим в западной и южной частях Европы, а также Новой Зеландии.

Однако кратковременные похолодания и даже сезонные замерзания некоторых древних морей всё же случались, о чём свидетельствуют редкие ледово-морские отложения. В отличие от современного умеренного климата, в меловом высокоширотном климате чередовались полярные дни и ночи, а вегетационный период достигал полугода. Именно в этих условиях формировался грандиозный угленосный пояс. В средних широтах господствовали тепло и влага. Среднегодовая температура здесь вряд ли опускалась ниже $+20^{\circ}\text{C}$, о чём свидетельствуют ископаемые древовидные папоротники, теплолюбивые насекомые, а также многочисленные коралловые рифы в морях.

В первой половине мелового периода значительную часть средних широт (иногда от 45° ю.ш. до 45° с.ш.) занимал огромный сухой пояс. В пределах этого пояса по окраинам континентов были широко распространены солеродные бассейны, зачастую окаймлённые грандиозными барьерными рифами. Экваториальных дождевых лесов в ту пору, по всей видимости, ещё не было. Они появились лишь во второй половине мела, когда из засушливого пояса в районе экватора выделилась узкая полоса с жарким и влажным климатом. В это время на экваторе начали образовываться угли, бокситы, каолиновые породы, в отложениях резко сократилось количество пылицы жароустойчивых растений. К концу мела влажные пояса значительно расширились как на экваторе, так и в средних широтах.

Своеобразная климатическая зональность мелового периода отражает тёплое состояние биосферы. Но многие факты всё ещё остаются загадкой для учёных, напр., непонятен феномен тёплых полярных ночей, позволявших обеспечивать пищу стада травоядных динозавров. Многочисленные гипотезы пытаются описывать и сам механизм чередования безледниковых и ледниковых периодов на Земле. Многие главной причиной наступления безледникового мелового периода считают уменьшение глобального альбедо — отражающей способности земной поверхности: т.е. из-за наступления океана, расширения лесистых территорий и парникового эффекта Земля стала хуже отражать солнечное излучение и климат стал теплее. Но уже в кайнозой усиление альбедо вызвало глобальное понижение температуры.

Изменения климата вызывали смещение границ природно-климатических зон и перестройку структуры биомов. Соответственно смещениям происходила и динамика ареалов видов. В отдельных местах в пределах нового биома могут сохраняться реликтовые сообщества и отдельные популяции видов, входившие в состав ушедшего сообщества. Оба эти явления демонстрируют сохранение видом свойственных ему экологических связей, его реализованной ниши. То есть, организмы — это реальные носители жизни, дискретные единицы обмена веществ. В процессе обмена организм потребляет из окружающей среды необходимые вещества и выделяют в неё продукты обмена, которые могут быть использованы другими организмами. То есть деятельность отдельных организмов лежит в основе проявления жизни на всех уровнях её организации.

Обменные процессы протекают в сложной динамической обстановке естественной среды обитания и находятся под постоянным воздействием комплекса её факторов. Поддержание устойчивого обмена веществ в колеблющихся условиях внешней среды невозможно без специальных адаптаций. К основным физико-химическим (абиотическим) экологическим факторам, определяющим динамичность параметров среды, относятся температура, вода и минеральные соли, кислород, свет.

Температура — основа кинетики химических реакций, из которых складывается жизнедеятельность организма. Поэтому температурные условия оказываются одним из важнейших экологических факторов, влияющих на интенсивность обменных процессов. Температура — это постоянно действующий фактор. Её количественное выражение в экологическом времени характеризуется широкими географическими, сезонными и суточными различиями. Так, температура на поверхности песка в пустыне может достигать порядка 60°C , а минимальные температуры воздуха в Восточной Сибири — 70°C . Вообще, диапазон температур от $+50$ до -50°C представляет собой фундаментальную характеристику температурных условий современной биосферы, хотя имеются и отклонения от этих параметров.

Разница температурных режимов хорошо выражена по климатическим зонам — от полярных пустынь Арктики и Антарктики с суровой и продолжительной зимой и прохладным коротким летом

до экваториальной области, отличающейся высокими и относительно устойчивыми температурами. На температурные условия конкретной местности влияет близость моря, её доступность для муссонных и пассатных перемещений воздушных масс, рельеф и ряд других факторов. В прибрежных областях низких широт или во влажных тропиках режим температур отличается большой стабильностью. Например, амплитуда годовых изменений температуры в Эквадоре составляет всего около 6°C, разница среднемесячных температур в бассейне Конго – 1-2°C, тогда как амплитуда только суточных перепадов температуры в континентальных пустынях может достигать 25-38, а сезонных — >60°C. На северо-востоке континента Евразии, на фоне существенно более низких среднегодовых температур, амплитуда сезонных изменений составляет почти 100°C.

В горах хорошо выражены вертикальный градиент температур, зависимость температурного режима от экспозиции склонов, их изрезанности и т.п. Значительно более сглажены температурные условия в почве. Если на её поверхности температурные изменения отражают динамику температуры воздуха, то с глубиной сезонные и иные колебания уменьшаются и температурный режим становится стабильно благоприятным для живых организмов.

В океанической среде температурный режим отличается меньшими колебаниями: лишь в арктических и антарктических морях на небольших глубинах температура воды может опускаться до -1,8°C. В воде, как и в почве, с глубиной постоянство выраженности температурного фактора возрастает. В континентальных водоёмах условия более разнообразны. Здесь температура воды не опускается ниже 0°C (водоёмы пресные), а верхний предел характерен для некоторых термальных источников: температура воды в них держится около точки кипения, но, тем не менее, там обитают некоторые прокариоты.

Вода и минеральные соли. Вода имеет первостепенное значение в функционировании *живых организмов*. Питательные вещества циркулируют в организме главным образом в виде водных растворов; в таком же виде транспортируются, а в значительной степени и выносятся из организма продукты диссимиляции. Вода составляет основную массу организмов растений и животных; её относительное содержание в тканях колеблется в пределах 50-80 %, а у некоторых видов — значительно выше. Так, в теле медуз содержится около 95 % воды, в тканях многих моллюсков — 92 %. От количества воды и растворённых в ней солей в значительной мере зависят внутриклеточный и межклеточный обмен, а у гидробионтов — и осмотические взаимоотношения с внешней средой. Газообмен у животных возможен только при наличии влажных поверхностей. У наземных организмов испарение влаги участвует в формировании теплового баланса со средой.

Водный обмен организма со средой складывается из двух противоположных процессов: *поступление* воды в организм и *отдача* её во внешнюю среду. У высших растений этот процесс представлен насыщением воды из почвы корневой системой, проведением её (вместе с растворёнными в ней веществами) к отдельным органам и клеткам и выведением в процессе транспирации. В водном обмене около 5 % воды используется для фотосинтеза, а остальная — на компенсацию испарения и поддержание *тургора*.

Животные получают воду в виде питья, и этот путь для многих форм, даже водных, оказывается необходимым. Выведение воды происходит с мочой и экскрементами, а также путём испарения. Многие организмы, особенно обитающие в водной среде, способны получать и отдавать воду через покровы или специализированные участки тканей, проницаемые для воды. Это относится и к обитателям наземной среды: получение влаги из таких источников, как роса, туман, дождь, характерно для многих растений, беспозвоночных животных, амфибий.

Для животных важным источником воды является пища. При этом значение её в водном обмене не исчерпывается содержанием воды в тканях кормовых объектов. При окислении органических веществ образуется *метаболическая вода*. Усиленное питание сопровождается накоплением в организме жировых резервов, которые используются организмом и как энергетический резерв, и как внутренний источник поступления воды в клетки и ткани.

Значительное колебание условий обеспечения влагой в разных средах, географических регионах и местообитаниях вызвало эволюционное становление широкого круга специальных адаптаций. Экологическое значение воды не ограничивается наличием её скоплений в водоёмах разного типа. В наземной среде не меньшее значение имеют *осадки*, которые определяют режим водоёмов, почвенной влаги и влажности воздуха. Распределение осадков очень неравномерно. В тропических лесах выпадает более 1000 мм (1 мм осадков соответствует выпадению 1 л воды на 1 м²) осадков в год (на Гавайских островах до 1200 мм), тогда как в пустынях тропического пояса — <200 мм в год (Сахара, Аравийская пустыня, Южная Калифорния). В умеренном поясе, в пустынях Центральной Азии, Ирана и др., также выпадает не более 250 мм осадков в год; в лесах умеренного

пояса — больше (в Колхиде — до 2500 мм), но в целом осадки здесь менее обильны, чем в тропиках. Выпадение осадков подчас резко колеблется по сезонам.

Влажность воздуха отражает содержание водяных паров на единицу объёма (*абсолютная влажность*). Этот показатель может быть выражен и отношением количества водяных паров к их количеству, насыщающему воздух при данной температуре (*относительная влажность, %*). Влажность воздуха определяет поступление воды в организм через покровы, а также условия потери воды этим путём и с поверхности дыхательных путей. В последнем случае важное значение имеет показатель *дефицита насыщения* — разности между количеством паров, насыщающих воздух при данной температуре, и абсолютной влажности.

Водный обмен теснейшим образом связан с *обменом солей*. Определённый набор солей (ионов) представляет собой необходимое условие нормальных функций организма, т.к. соли входят в состав тканей, играя важную роль в обменных механизмах клеток. Изменение количества как воды, так и солей влечёт за собой соответствующие сдвиги осмотических процессов и ионного равновесия. Водный и солевой аспекты обмена веществ связаны с общими приспособлениями, поэтому обычно говорят об адаптациях *водно-солевого обмена* к условиям среды. Важнейшее значение имеет поддержание устойчивого водно-солевого обмена для первичноводных организмов, у которых осмотические процессы осуществляются не только на суборганизменном уровне, но и с окружающей их водной средой, для которой солёность выступает как один из важнейших параметров.

ГЛАВА 3. ОРГАНИЗАЦИЯ, ИНТЕГРАЦИЯ, РЕГУЛЯЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ

Современная синтетическая теория эволюции хорошо объясняет микроэволюционные явления, рост приспособленности в процессе микроэволюции. Однако попытки объяснить с её помощью макро- и, тем более, мегаэволюцию — а именно там особенно остро стоит вопрос об общей направленности эволюционных изменений — наталкиваются обычно на трудности. Во всяком случае, полной и общепринятой непротиворечивой теории макроэволюции в рамках синтетической теории эволюции пока не создано.

Кажущаяся необъяснимость направленности биологической эволюции, а также накопление палеонтологических данных, не свидетельствующих о развитии жизни на Земле как равномерно-непрерывной серии постепенно варьирующих форм, привели к выдвижению «недарвиновских» концепций эволюции, в соответствии с которыми естественному отбору нередко отводится второстепенная функция апробации и отбраковки. Поскольку резкие смены состава органических остатков в палеонтологической летописи — факт, который трудно отрицать, много усилий было направлено на объяснение именно этого феномена. При этом одни учёные ищут глобальные, обычно астрофизические или геологические причины и нередко создают гипотезы в духе катастрофизма Ж. Кювье или неокатастрофизма, другие же пытаются найти выход в абсолютизации маловероятных, но исключительно значимых с их точки зрения скачков эволюции — сальтаций. Есть, наконец, группа сторонников исторического градуализма (постепенной эволюции), старающихся приуменьшить значение смен состава палеонтологических остатков и доказать, что неравномерность смен — есть, главным образом, следствие неполноты летописи и несовершенства интерпретации палеонтологического материала.

Одна из проблем эволюционной биологии касается того, представляет ли собой макроэволюция просто продолжение микроэволюции или же между этими двумя процессами имеется какое-то существенное различие. Существуют две крайние точки зрения по этому вопросу: 1) единственное различие между макро- и микроэволюцией — продолжительность этих процессов, т.е. первый процесс представляет собой просто продолжение второго; 2) в макроэволюции участвуют особые факторы или процессы, напр., скачкообразные изменения, системные мутации, ортогенетические процессы, старение рас и т.п. Каждая из этих точек зрения имеет своих приверженцев — первая многочисленных, вторая — немногих. Ниже будет рассмотрена как сама проблема, так и пути её решения.

Представляется, что первая точка зрения находится на верном пути в смысле экономичности гипотез: если нельзя выявить эволюционную силу или фактор на уровне микроэволюции, допускающем экспериментирование, то нельзя выдумывать их для гораздо менее ясных макроэволюционных явлений. По этой и по ряду других причин вторая точка зрения не могла получить широкого признания до недавнего времени среди эволюционистов.

Но слабым местом первой точки зрения является то, что она допускает возможность

экстраполяции данных, полученных в результате экспериментального изучения 10, 50, 100 поколений в лаборатории, на события, происходившие на протяжении миллионов или десятков миллионов лет в природе. Она не учитывает в должной мере возможностей, скрытых в геологическом времени. Более подробно слабые места первой точки зрения рассмотрены несколько ниже.

Возможна также и третья точка зрения, позволяющая привести в соответствие то, что известно о микроэволюции и видообразовании в геологическом времени. Её высказал Дж. Симпсон (Simpson G.G., 1944), и в настоящее время она получила довольно широкое распространение. Эта третья точка зрения признаёт эволюционные факторы, разработанные популяционной биологией, но отказывается от простой экстраполяции с микроэволюции на макроэволюцию.

Вполне возможно, что известные эволюционные силы и факторы действовали в разные периоды истории конкретных групп разными путями. Возможно, что частота мутаций в прошлом отличалась от современной, была больше или, наоборот, меньше. Разные группы могли быть географически широко распространены на одной стадии и узко эндемичны на другой. Или, возможно, группа состояла на одной стадии из многочисленных симпатрических видов, а на другой была монотипической.

Говоря о длительности времени, на протяжении которого могли происходить макроэволюционные изменения, следует также иметь в виду возможность возникновения уникальных событий, имевших далеко идущие последствия. Какой-либо наземный организм может колонизировать отдалённый ненаселённый остров только однажды, после чего он начинает эволюционировать на этой занятой им территории в каком-либо новом направлении. Какой-либо примитивный микроорганизм в результате заражения фотосинтезирующим микроорганизмом может приобрести симбионта, дающего ему возможность производить фотосинтез. Наличие множества механизмов межорганизменной рекомбинации (обычно между близкородственными, но не только) позволяет критически подойти к привычной нам схеме «эволюционное древо», по структуре напоминающей дерево с самостоятельными ветками разных порядков, в реальности же больше похожа на древовидно-сетевую структуру. Организмы (геномы) эволюционируют не в одиночку. Они могут заимствовать у других организмов, а также у вирусов и мобильных генетических элементов их наследственный материал.

Основными механизмами, обеспечивающими сетевую схему эволюции органического мира, являются молекулярное одомашнивание вирусов, включение в геном мобильных генетических элементов, симбиогенез, горизонтальный перенос генов и половое размножение.

Данные геномики показывают, что в ходе эволюции происходили массивные генные переносы как внутри царств, так и между ними. Так, доля генов, приобретенных путем горизонтального переноса у прокариот составляет 10-20% от общего числа генов в геноме.

Объяснение причин принципиальных различий между макро- и микроэволюционными процессами вызывает наибольшие трудности. В самом деле, как мелкие мутационные изменения организмов, лишь немногие из которых увеличивают приспособленность и подхватываются естественным отбором, могли привести к тому разнообразию организмов, которое наблюдается сейчас, и к тем особенностям, которыми это разнообразие характеризуется? Как могло хватить на это времени, если вероятность селективно положительных мутаций достаточно мала? Сложность ответа на эти вопросы и порождает значительное разнообразие мнений.

Одни исследователи основываются на единстве движущих сил микро- и макроэволюции, причём в качестве таковых принимаются изоляция, мутации, колебания численности и естественный отбор; последний процесс как единственный векторизованный играет направляющую (творческую) роль. Другие дополнительно привлекают иные факторы: межвидовую гибридизацию, перенос участков ДНК вирусами, крупномасштабные мутации, перестройку онтогенезов, результаты депрессии «спящих» участков генома, малочисленность популяций, для которых в силу их неустойчивости возможен процесс «квантового» (скачкообразного) перехода в новую адаптивную зону, а также физико-химические и термодинамические аспекты эволюции.

Некоторые концепции эволюции, в которых для объяснения используются физические принципы, базируются на положениях неравновесной термодинамики И. Пригожина (1960). Если общеизвестное второе начало термодинамики указывает на конечную «цель» (а именно — максимальный уровень энтропии), к которой стремится в своей эволюции термодинамическая система, то важнейший принцип термодинамики И. Пригожина (1960) накладывает ограничения на возможные пути достижения этой цели. Согласно этому вариационному принципу, необходимо, чтобы эволюционные траектории были «оптимальными», т.е. сумма всех изменений энтропии (по модулю) вдоль траектории была бы как можно более малой. В обычном случае такие траектории и

есть самые вероятные. Иногда же оптимальный путь в силу тех или иных запретов невозможен, а реализация иных вариантов может требовать совпадения нескольких условий и быть поэтому существенно замедленной. Результатом этого (конечно, в случае поступления из среды в систему количества энергии, достаточного для компенсации диссипативных процессов) может явиться возникновение своего рода метастабильного состояния системы (в нашем случае — биологической системы). Если же такое состояние не одно, то возможны переходы между ними.

Этот физический механизм объясняет, как открытая термодинамическая система способна длительное время поддерживать пониженный и вполне определённый, задаваемый самой системой уровень энтропии, а в некоторых случаях снижать его в процессе эволюции. Было сделано немало попыток переноса этого механизма на биосистемы. С точки зрения поддерживающих подобные взгляды исследователей, эволюция — это самонаправленный, как бы «автоматический» процесс, являющийся следствием некоторых общих, причём не обязательно биологических, законов природы. Особенности эволюции рассматриваются при этом в связи с теми или иными канализирующими её ход факторами, значимость же конкретных биологических механизмов эволюции отодвигается на второй план.

Примеров в пользу автоэволюционного характера биологической эволюции приводится немало, но при этом не принимается во внимание то, что живое в процессе своей жизнедеятельности изменяет и «завоёвывает» природу, и поэтому последняя не остаётся совершенно неизменной в своём влиянии на особенности эволюции. В соответствии с идеями В.И. Вернадского (1967), жизнь должна рассматриваться не просто как зависимое от условий на планете явление, но и как активный творец этих условий, результат деятельности которого не во всём и не всегда предсказуем. Значит, жизнь сама до определённой степени канализирует собственный эволюционный процесс, а наиболее общие концепции эволюции должны включать в себя как авто-, так и эктогенетические составляющие.

Важнейшее свойство биологических систем — способность противостоять всевозможным помехам — внутренним (мутации), внешним (изменения физико-химических параметров внешней среды), а также всегда существующему в клетке некоторому уровню хаотичности на молекулярном уровне, в организме — на клеточном уровне и т.д. Поскольку все эти виды помех — абсолютно неизбежны, неустойчивые организмы будут погибать или оставлять меньше потомства (отсеиваться стабилизирующим отбором). Поэтому рост помехоустойчивости — одно из неизбежных следствий отбора. Биологические системы обладая «памятью» в виде наследственной программы могут запоминать и накапливать результаты отбора, что делает отбор на устойчивость не однократным, а последовательным, «накопительным». Накопленная изменчивость делает организмы «эволюционно пластичными», то есть способными быстро приспосабливаться к новым условиям. Кажущаяся «избыточность» многих биосистем на самом деле является средством повышения помехоустойчивости.

Например, экспериментально показано, что «ненужные гены» у дрожжей (у них в геноме около 6000 генов, удаление 4000 из них не только не смертельно, но даже не сказывается на жизнеспособности) не нужны только при росте дрожжей в стандартных лабораторных средах. Практически все эти гены оказались полезными при росте в тех или иных нестандартных условиях (защита от ядов, синтез недостающих питательных веществ) (Maureen E. Hillenmeyer et al., 2008).

3.1. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Теория микроэволюции даёт наиболее общее объяснение всего эволюционного процесса. Выяснив взаимодействие факторов эволюции в тех или иных конкретных условиях среды, можно будет объяснить всё разнообразие видов, населявших и ныне населяющих биосферу. Однако общая теория всегда трудно приложима к частным случаям.

Многие закономерности эволюционного процесса, в частности, более или менее частные проявления действия факторов эволюции могут быть раскрыты с помощью «морфологических закономерностей эволюции» (Северцов А.Н., 1939) или «морфологических проблем эволюции» (Шмальгаузен, 1946, 1969).

При этом морфологию по А.С. Северцову (1987) следует понимать в расширенном смысле: не только как анатомию органов и их систем, но и как науку, изучающую всю организацию особи — от молекулярного уровня до организменного.

Морфология в узком смысле термина — наука, изучающая органный уровень. Она накопила огромный фактический материал, который позволяет сравнивать и обобщать, тогда как эволюционные обобщения для более молодых наук об организме ещё затруднительны из-за меньшей изученности тканевого, клеточного и молекулярного уровней организации. Однако многие

закономерности эволюции, выявляющиеся при изучении органно-организменного уровня, оправдываются и на более глубоких уровнях организации. Поэтому наибольший интерес представляет рассмотрение закономерностей эволюции организации особей, т.е. закономерностей филогенеза, или макроэволюции.

Однако предыдущая фраза содержит противоречие: филогенез, по определению И.И. Шмальгаузена (1946, 1969), — это «... исторический ряд известных (прошедших естественный отбор) онтогенезов», т.е. ряд особей, связанных между собой отношением предок-потомок. Таким образом, по И.И. Шмальгаузену, филогенез — эволюция организации особи, тогда как по Дж. Симпсону (1948), макроэволюция (филогенез) — это эволюция надвидовых таксонов.

При изучении филогенеза обычно нет данных о популяции и об её изменчивости. Условия, в которых шла эволюция в прошлом, также известны очень плохо. Имеются лишь ряды постепенно меняющихся во времени (от одной геологической эпохи к другой) организмов, по которым более или менее подробно, в зависимости от наличия материала, можно проследить филогенез — преобразование организма, точнее линию развития данного типа организации.

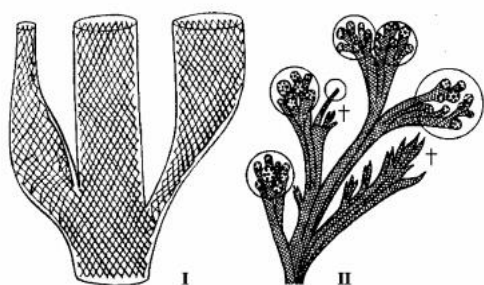


Рис. 3.2.2. Сетчатое родство особей в популяциях (по И.И. Шмальгаузену, 1969)
Каждая особь имеет двух родителей и оставляет не менее двух потомков. Узелки — скрещивания; линии, их соединяющие — онтогенезы прошедших отбор особей; I — дивергенция трёх популяций, левая из которых вымирает, а правая увеличивает численность; II — родство шести современных и нескольких вымерших родов.

Жизнь и эволюцию любой популяции можно представить в виде пространственной решётки, в которой каждый узелок означает скрещивание прошедших отбор особей, а каждая линия — онтогенез выжившего, т.е. прошедшего отбор, организма. Исследуя популяцию в тот или иной момент времени (взяв временной срез), мы наблюдаем некий свойственный данной популяции тип организации, который представлен разнообразием индивидуальной изменчивости. Если сделать другой временной срез — исследовать ту же популяцию через n -ное число поколений, — то при наличии движущего отбора будет наблюдаться иная организация и иная

индивидуальная изменчивость. Двигаясь от более позднего временного среза к более раннему, ретроспективно можно проследить процесс становления новой организации, исторический ряд онтогенезов, связанных отношениями предок-потомок (Шмальгаузен, 1969).

Теперь представим себе два временных среза, разделённых действительно большим промежутком времени, напр., птиц и рептилий — их предков. В принципе от любого представителя современных птиц можно теоретически проследить филогенез любого признака вплоть до индивидуального отклонения, послужившего основой эволюции этого признака. Например, можно было бы проследить филогенез четырёхкамерного сердца, перьевого покрова, рогового клюва и т.д. до того момента, когда этот признак встречается лишь как неопределённая изменчивость в популяциях диапсидных рептилий, скажем, у одного из видов отряда *Pseudosuchia*.

Однако птицы и рептилии — классы, т.е. крупные надвидовые таксоны. Таким образом, исследуя филогенез — исторические преобразования организмов, можно проследить становление крупного таксона, иными словами, процесс макроэволюции. Это возможно потому, что при исследованиях макроэволюции рассматривается филогенез признаков, характерных для всех особей дочернего таксона (Северцов, 1987).

Таким образом, о филогенезе (как исторической последовательности онтогенезов) приходится судить на основании реконструкций филогенетических изменений отдельных признаков. Неполнота палеонтологической летописи не позволяет установить непрерывный ряд изменчивости признака. Поэтому подобные реконструкции — это всегда результат двух этапов экстраполяции — с ограниченного числа сведений по филогенезу признаков на филогенез целостного организма и филогенез таксона. Вторая из этих экстраполяций возможна лишь потому, что при реконструкции филогенеза таксона используют признаки этого таксона.

Однако экстраполяция очень продолжительных по времени этапов эволюции организации (филогенез крупных таксонов занимает десятки миллионов лет), как правило, сопряжены с ошибками. Следовательно, реконструкция филогенеза — обычно результат многих исследований, уточняющих и исправляющих данные, полученные ранее на более ограниченном материале. Исследования филогенеза, неизбежно связанные с палеонтологией, всегда основаны на изучении органно-организменного уровня. Методы экспериментальных наук неприменимы к палеонтологическому материалу, и обоснованное обсуждение путей филогенеза «неморфологических» признаков всегда опирается на схемы, разработанные эволюционной

морфологией.

Таким образом, противоречия между филогенезом и макроэволюцией нет — эти термины синонимичны. Многие эволюционисты подчёркивают, что специфических механизмов и факторов макроэволюции не существует, любой эволюционный процесс осуществляется на основе отбора наследственных уклонений в популяциях. В то же время, очевидно, что при отсутствии специфических механизмов вследствие самого изменения объекта рассмотрения и масштаба времени (вместо популяции — организация, меняющаяся на протяжении десятков и сотен миллионов лет) при изучении макроэволюции на первый план выступают иные закономерности.

Основой реконструкции филогенеза служит понятие *гомологии*, которое помогает выяснить, какими признаками можно пользоваться при этих реконструкциях, а также позволяет установить родство между отдалёнными по времени возникновения и по своей организации формами.

При выяснении происхождения и установления степени родства возможно сравнивать лишь признаки, унаследованные от общих предков, т.е. гомологичные. Применение этого подхода затруднено тем, что общие предки изучаемых форм часто не известны и их как раз приходится реконструировать. В результате возникает порочный круг: гомологичные признаки — признаки, унаследованные от общих предков, но, в то же время, именно по ним устанавливается само наличие этих общих предков. Таким образом, вопрос сводится к способу выяснения гомологичности признаков, к критериям, позволяющим отличать их от аналогичных признаков. Аналогичными считаются органы, выполняющие одинаковые функции (и потому часто сходные между собой), но имеющие разное происхождение. Так, глаза головоногих моллюсков и глаза позвоночных, очень сходны по строению, — аналогичные органы. Однако зубы млекопитающих гомологичны чешуе рыб, несмотря на разницу строения. Для облегчения практической гомологизации А. Ремане (Rемане, 1952) предложил *три критерия гомологии*:

1. *Критерий положения* — две сравниваемые структуры гомологичны, если они занимают одинаковое положение в сопоставляемых системах. Например, у позвоночных спинной мозг лежит дорсальнее пищеварительного тракта, следовательно, этот орган у всех представителей подтипа гомологичен. На этом же принципе основаны работы по гибридизации ДНК, устанавливающие совпадение последовательностей нуклеотидов. В то же время, критерий положения нельзя считать универсальным. Так, глаза и у насекомых, и у позвоночных находятся на голове, хотя это отнюдь не гомологичные органы. Этот критерий основан на стабильности пространственных отношений органов, которая, в свою очередь, обеспечивается выработанными стабилизирующим отбором постоянством и устойчивостью процессов онтогенеза морфологических признаков (первичная кишка индуцирует развитие нервной трубки) и обусловленной той же формой отбора неизменностью признаков, сохраняющих своё адаптивное значение (последовательность нуклеотидов ДНК).

2. *Критерий специальных качеств* — сходные структуры гомологичны, если они совпадают по многим свойствам. Так, гомологичные органы плакоидная чешуя акул и зубы млекопитающих — одинаково построены: они имеют эмалевую поверхность, дентинное тело и пульпарный канал с сосудами и нервами. Этим критерием широко пользуются физиологи, экстраполирующие данные, напр., по механизмам передачи возбуждения в синапсах или по механизмам нейронной регуляции зрения, полученные на одном объекте — одном виде, на целый класс или даже тип. Применяется критерий специальных качеств и в биохимии: цикл Кребса, механизмы гликолиза, фотосинтеза и т.п. едины у всех организмов и поэтому рассматриваются как гомологичные. Гомологичными считаются клеточные ядра всех эукариот, содержащие ДНК.

3. *Критерий непрерывности систем* — даже несходные и различно расположенные структуры гомологичны, если между ними прослеживается ряд переходов. Это может быть сравнительный ряд структур взрослых организмов или ряд последовательных стадий онтогенеза. Так, чешуя костистых и акул гомологична, поскольку связана рядом промежуточных состояний, встречающихся у разных групп современных рыб.

Эти критерии, разработанные морфологией, осознанно или бессознательно применяются во всех отраслях биологии. Они позволяют практически устанавливать происхождение и родство изучаемых форм, обобщать накопленный материал. Однако они не объясняют, почему при отсутствии известных общих предков на основании гомологии можно утверждать, что эти предки существовали (Северцов, 2005).

Сама возможность гомологизации обусловлена тем, что части организма в процессе эволюции преобразовались с разной скоростью.

Подтип позвоночных возник 400-500 млн. лет назад. За это время ряд признаков, таких, напр., как само наличие позвоночного столба, структура гема гемоглобина и т.д., не изменился. Однако

огромное число признаков, напр., строение позвонков, ткань внутреннего скелета, структура боковых цепей гемоглобина и т.д., менялось, что и обусловило всё разнообразие видов вымерших и ныне живущих позвоночных. Стереотипные движения почёсывания за ухом, характерные для всех млекопитающих, известны ещё у рептилий. Этот признак не менялся на протяжении всей эволюции млекопитающих, тогда как другие признаки за этот период резко изменились. Вместо чешуи, напр., проявился шёрстный покров, развилось живорождение, возникли млечные железы и т.д.

В общем виде явление эволюционной гетерохронии можно объяснить взаимодействием стабилизирующей и движущей форм отбора. Признаки, по которым идёт движущий отбор, меняются быстрее. Различия в темпах эволюции разных систем организма очень облегчают гомологизацию: судить о происхождении и родстве можно, сопоставляя неизменные или медленно меняющиеся признаки, а о степени изменения — по более быстро меняющимся признакам. Так, гомология мышц устанавливается на основании сопоставления снабжающих их кровеносных сосудов и нервов, гомология ДНК — по последовательности нуклеотидов. О гомологии скелетных элементов можно судить по их эмбриогенезу и взаимосвязи с другими элементами.

Устанавливать гомологии на органном уровне легче, чем на более глубоких, напр., на молекулярном. Дело в том, что изменения структуры макромолекул и, тем самым, их биологических свойств могут возникнуть за счёт небольшого числа мутаций, т.е. быть резкими. Структура же морфологических систем меняется под действием многих генов, что обеспечивает плавность их изменений в ходе филогенеза.

Наиболее существенное затруднение при гомологизации *на молекулярном уровне* — невозможность выявить характер гомологии: биологическая ли она, т.е. представляет собой унаследованный от предков признак, или химическая, обусловленная невозможностью иной структуры и стереохимии молекулы. Вполне идентичные по структуре макромолекулы могут быть гомологичными в биологическом смысле (но аналогичными химически), т.е. возникавшими несколько раз независимо друг от друга (Уорд, 1974).

Родство и происхождение устанавливаются на основе гомологизации, а сама гомологизация становится возможной из-за неравномерности темпов эволюции признаков организмов.

В современной биологии используются два понятия гомологии — *трансформационное* и *таксическое*. В первом случае речь идёт о гомологии морфологических структур, во втором — о гомологии признаков. Трансформационные гомологии устанавливаются относительно архетипа, таксические — по тому, унаследованы ли они от общего предка сравниваемых видов. *Архетип* есть представление о строении организма с точки зрения составляющих его частей. У Р. Оуэна (Owen, 1843) он выступал как механическая по своим связям конструкция. Динамическая природа организма может быть отражена в понятии *модулярности*. *Онтогенетические модули* — это дискретные единицы целого, рассматриваемые, не в пример анатомическим структурам, как динамические отдельности, характеризующие собственным развитием. Р. Рэфф (Raff, 1996) описал онтогенетические модули по пяти признакам: 1) они имеют автономную генетически дискретную организацию, 2) часто обладают иерархической структурой, 3) пространственно локализованы относительно других таких же модулей, 4) они показывают определённую связность между собой и, 5) могут подвергаться изменениям во времени как в онтогенетическом, так и историческом планах. В частности, возможен их распад на новые модули, объединение с другими модулями. Они могут существовать как промежуточные элементы или переходить в устойчивое состояние в виде конечных морфологических структур, а также могут включаться для выполнения новых функций на тех онтогенетических уровнях, на которых они были задействованы.

Модули, представляющие организм, образуют сложную полуиерархическую структуру. В ней можно различить уровни, внутри которых выстраивается своя иерархия модулей. Разные уровни, однако, не являются полностью изолированными. Они, как правило, связаны сквозными иерархиями, причём эти иерархии, будучи в целом независимыми, на каких-то уровнях могут совпадать по частным модулям (точки совмещения онтогенетических траекторий). Р. Рэфф (Raff, 1996) в качестве модулей рассматривал генетические системы, клеточные линии и морфогенетические поля. Последние определены им в традиционном ключе как регуляторные области развития зачатков органов или их систем. Клеточные линии, последовательно разделяющиеся в процессе развития на подлинии, образуют самостоятельные в онтогенетическом плане компартменты (модули). Компартменты могут выделяться по происхождению входящих в них клеток или в результате регионального разделения популяций клеток по градиенту морфогенеза (транскрипционного фактора). Морфоген включает так называемые селекторные гены на всём участке, где его плотность достигла некоторого порогового значения. Границы между компартментами есть, но они обычно не

связаны с морфологически видимыми маркерами и определяются экспрессией разных генов, специализирующих клетки по обеим сторонам границы.

Генетические системы составляют самый низший уровень модулярной организации. Элементарными онтогенетическими модулями, видимо, следует считать сигнальные системы в виде последовательности: *сигнал* → *переносчики сигнала* → *транскрипционные регуляторы* → *гены мишени* (Doebleya, Lukensa, 1996). Сигналы могут быть как внешними, связанными с каким-то ключевым состоянием среды или каким-то внешним воздействием (напр., для светового дня, направления силы тяжести, мест внедрения сперматозоидов в яйцо), так и внутренними (в виде гормонов, ростовых факторов и пр.). К переносчикам сигналов относятся *лиганды*, различные рецепторы, находящиеся на клеточной мембране (типа тирозинкиназы) и передающие сигнал сначала внутрь клетки, а далее через другие посредники в ядро. Транскрипционные регуляторы представляют собой гены, белковые продукты которых (транскрипционные факторы) регулируют активность РНК полимеразы. Соединяясь с цис-регуляторной последовательностью промотора других генов (генов-мишеней), они действуют как ключевые переключатели развития, вызывая либо блокируя экспрессию последних. Гены-мишени могут нести чисто метаболические функции, а в случае, если они также задействованы в процессе развития, выполнять роль транскрипционных регуляторов для модулей следующего онтогенетического уровня.

В развивающемся организме элементарные генетические системы объединяются в более крупные модули, контролирующие становление тех или иных морфологических структур или частей тела. Например, часто рассматриваемый генетический каскад с ключевой ролью *Ном-С* генов, определяющих сегментацию насекомых.

Генетические модули проявляют себя в онтогенетических процессах, в специфике клеточных типов, тканей, органов и систем органов, которые также допускают описание в понятии модулярной организации. Особый интерес представляет характеристика онтогенетических процессов. Они, как и лежащие в их основе генетические модули, могут быть охарактеризованы с точки зрения эволюционного единства, т.е. как гомологичные или негомологичные элементы. Их анализ показал, что гомологичные процессы могут давать негомологичные анатомические структуры. В качестве примера часто приводятся сигнальные системы *Wingless (Wnl)* *Hedgehog (Nh)*, играющие ключевую роль в развитии конечностей, нервной системы, скелета у позвоночных и беспозвоночных. Обе системы определяют разделение на проксимальные и дистальные части, но в разных органах, в конечностях, крыльях и глазах. В рамках этой концепции архетип есть описание организма с точки зрения онтогенетически автономных частей. Успехи генетики последних лет в понимании генетических механизмов формирования пространственной организации живых систем открывают большие возможности содержательной интерпретации архетипа. Особенно интересно гомеобоксное семейство генов *Ном/Нох* комплекса. Здесь *Ном* — Номеобокс содержащие гены у *Drosophila*, *Нох* — Номеобокс содержащие гены у позвоночных. Гомеобокс представляет собой высококонсервативную область ДНК из 180 пар оснований, которая была выявлена у гомеозисных (селекторных) генов «homeotic (selector) genes». Гомеозисные гены отличаются тем, что мутации по ним приводят к замене одной сериальной структуры на другую. Наиболее известные примеры у дрозофилы — превращение антенны в ногу и, наоборот, замена заднегруди на среднегрудь. До недавнего времени *Ном* комплекс дрозофилы понимали в объёме гомеозисных генов. Сейчас по филогенетическим основаниям к восьми гомеозисным генам дрозофилы добавлены ещё четыре, отличающиеся по своим функциям. Изменения в уровнях и последовательности экспрессии *Нох* генов ведут к изменению архетипа.

Наличие гомологичных (ортологичных) генов, определяющих эквивалентные морфологические структуры у далёких в филогенетическом отношении групп, вновь поставило перед морфологами проблему гомологии, казалось бы, окончательно решённую. Суть проблемы в том, что негомологичные органы (напр., крылья у насекомых и птиц) могут определяться сходным комплексом гомологичных генов. Некоторые начали говорить о глубинной гомологии в случае сходства паттерна экспрессии регуляторных генов и даже видеть в ней более сильное доказательство морфологической гомологии. Так, Геринг (Gehring, 1996) утверждал гомологию глаза насекомого и позвоночного на том основании, что эта структура как в том, так и в другом случае определяется гомологичными генами. Точка зрения Геринга была подвергнута резкой критике, с которой тот, однако, не согласился и в следующей статье (Gehring, 1999) представил более убедительные доводы. Понять суть споров поможет пример, являющийся парадигмальным в проблеме гомологии. Крылья птиц и летучих мышей, рассматриваемые как передние конечности, очевидно, гомологичны. В то же время, как крылья они аналогичны, поскольку возникли у птиц и летучих мышей независимо. Это

означает в данном случае, что их общий предок не был крылатым. Точно такой же ход рассуждений был применён в случае глаз (Dickinson, 1995). Поскольку глаза возникли независимо у насекомых и позвоночных, то их нельзя считать гомологичными. Казалось бы, вполне логичный вывод. Что, однако, получается на генетическом уровне?

Развитие глаза у мыши и человека находится под контролем гена *Pax-6*, который на ранних стадиях определяет сетчатку, позже эктодерму, формирующую роговицу и хрусталик. Мутации приводят к дефектам глаза, известным у фенотипов *Small eye* мыши и у больных *Aniridia* в случае человека. У *Drosophila* гомологом *Pax-6* является ген *eye-less*. Оба гена относятся к числу главных регуляторных генов (master control gene), определяющих ход развития глаза как в том, так и в другом случаях. Недавно у насекомых с полным превращением был выявлен паралогичный (т.е. связанный с дупликацией) ген *twin of eye-less*, включающийся в морфогенез глаза на более поздних стадиях.

Геринг же (Gehring, 1999) считает, что вывод о гомологии глаза у членистоногих и позвоночных не может быть принят, если будет доказано, что онтогенетическая функция генов, гомологичных *Pax-6* и *eye-less*, у предков этих групп не была связана с морфогенезом глаза. Это бы означало, что эти гены приобрели сходную функцию независимо. Таких данных, однако, нет. Более того, во всех группах, начиная с кишечноротовых, их гомологи участвуют в формировании фоторецепторных органов. Показано также, что эктопическая экспрессия мышинного *Pax-6* гена в дрозофиле индуцирует эктопические фасеточные глаза. Всё это свидетельствует в пользу гомологии глаз насекомых и позвоночных. Хотя глаза у них формировались независимо, это не доказывает их гомологичности. Чтобы понять, в чём тут дело, можно привести более простой пример, упоминавшийся выше, передних конечностей тетрапод. Все они гомологичны у тетрапод. И хотя крылья у птиц и, скажем, роющие конечности у крота сформировались независимо, их на этом основании не рассматривают в качестве негомологичных, потому что они являются элементами одного трансформационного ряда.

Точно так же, чтобы доказать негомологичность глаза насекомых и позвоночных, необходимо показать, что они являются элементами двух разных трансформационных рядов. Гомология в генах говорит, однако, об обратном, а именно в пользу существования одного трансформационного ряда для, по меньшей мере, всех фоторецепторных органов билатеральных животных.

Из разбора, сделанного А.И. Шаталкиным (2002), видно, что Геринг и его критики говорят о разных понятиях гомологии: первый — о трансформационной, т.е. о гомологии структур; вторые — о таксической, т.е. о гомологии признаков. С трансформационной точки зрения, глаза (здесь отвечают понятию фоторецепторных органов), хотя и имеют различное строение у беспозвоночных и позвоночных, тем не менее гомологичны. В то же время, если уточнить, какой тип глаз имеется в виду, то картина будет иной. Так, фасеточные глаза насекомых и камерный глаз позвоночных негомологичны по той простой причине, что рассматриваются как альтернативные признаки, которые не могли быть одновременно у общего предка этих групп. Равным образом, фасеточные глаза двусторчатого моллюска *Arca* (ввиду отсутствия головы они расположены на мантийной складке) и насекомых, рассматриваемые как один и тот же признак, негомологичны, поскольку возникли независимо от форм, не имевших фасеточные глаза (см. ниже рис. 3.5.4).

Сопоставление данных по филогенезу разных групп позволяет анализировать общие закономерности эволюции филогенеза, закономерности макроэволюции.

Далее речь пойдёт о том, как практически осуществляется реконструкция филогенетических рядов, необходимая потому, что неполнота палеонтологической летописи не позволяет выявить все существовавшие на Земле организмы, т.е. реально проследить путь от предков к потомкам. Палеонтологам известно около 130000 ископаемых видов животных и растений. Современных видов насчитывается не менее 1,5 млн., а по ряду оценок 5 млн. Следовательно, палеонтологическая летопись сохранила 8,7 % от известных современных видов и ~3 % от предполагаемого видового разнообразия биосферы за время существования жизни (Рауп, Стенли, 1974).

Большая часть осадочных пород архейской и протерозойской эр метаморфизирована, и палеонтологических остатков в них не сохранилось. В кембрии обнаруживаются уже высокоорганизованные беспозвоночные и предки хордовых. Таким образом, общих корней животного царства обнаружить не удастся. Обычно в ископаемом состоянии сохраняются лишь скелеты и крайне редко — отпечатки мягких тканей.

Основной способ реконструкции филогенеза — разработанный Э. Геккелем (1886) (см. Ф. Мюллер, 1938, с. 149) метод тройного параллелизма: сопоставление данных морфологии (в широком смысле), эмбриологии и палеонтологии. Сравнение морфологии взрослых форм по одной системе органов позволяет построить ряд по этому признаку — схему эволюционных преобразований данной системы. Этот ряд выявляет более примитивные и более продвинутые признаки. Сопоставление нескольких признаков форм ряда даёт возможность более точно характеризовать эволюцию не только органа, но и всей группы. Однако, в силу неравномерности темпов эволюции различных органов, ряд эволюционных преобразований признака может включать формы из различных (в действительности) филогенетических рядов.

Эта ошибка должна исправляться данными сравнительно-эмбриологических исследований, поскольку онтогенез потомков в общих чертах повторяет этапы филогенеза предков. Данные палеонтологии, если они имеются, ещё более уточняют и исправляют ряд, а также позволяют нанести его на шкалу времени. Однако неверно думать, что использование палеонтологического материала сразу превращает этот ряд из сравнительного в филогенетический. Так, для позвоночных животных, палеонтология которых изучена наиболее полно, не построено ни одного истинного филогенетического ряда. Есть лишь более или менее близкие к нему приближения, что обусловлено постоянными уточнениями и совершенствованиями на основе новых палеонтологических данных и исследований современных форм. Правда, во многих случаях эти ряды дают возможность утверждать (и без установления истинных предков), что на данном этапе эволюции преобразования осуществлялись именно так. Повышению достоверности реконструкции филогенеза способствует выяснение адаптивного смысла наблюдаемых преобразований признаков (Юдин, 1970).

СООТНОШЕНИЕ ОНТО- И ФИЛОГЕНЕЗА. Проблема зарождения жизни на протяжении многих веков тесно переплеталась со спорами между сторонниками преформизма (утверждавшие, что все признаки и особенности строения будущих поколений заложены в сперматозоиде или яйцеклетке и, по сути дела, отрицавшие процесс развития, сводя его к росту уже сформированных в исходной клетке частей) и сторонниками концепции эпигенеза, основы которой были заложены К.Ф. Вольфом (1759; см. А.Е. Гайсинович, 1961). Согласно концепции эпигенеза, органы и части эмбриона не преобразованы в первичной половой клетке или в оплодотворённой яйцеклетке, а развиваются из бесструктурной массы. Ещё Ч. Дарвин в своей работе «Происхождение видов...» писал: «... Интерес эмбриологии значительно повысится, если мы будем видеть в зародыше более или менее затенённый образ общего прародителя, во взрослом или личиночном его состоянии, всех членов одного и того же большого класса» (Дарвин, 1939). Эти идеи Дарвина были развиты Ф. Мюллером (1864; цит. по Ф.Мюллер - Э. Геккель, 1938, с. 149): «... историческое развитие вида будет отражаться в истории его индивидуального развития». Сопоставляя онтогенез ракообразных с морфологией их вымерших предков, Ф. Мюллер сделал вывод о том, что ныне живущие ракообразные в своём развитии повторяют путь, пройденный их предками. По его мнению, преобразование онтогенеза в эволюцию осуществляется, благодаря удлинению онтогенеза за счёт добавления к нему дополнительных стадий или надставок.

В своей «Общей морфологии организмов» Геккель (1866, (см. Ф. Мюллер, 1938) ввёл в науку термины «онтогенез» и «филогенез», а также сформулировал «биогенетический закон», в соответствии с которым *онтогенез представляет собой краткое и быстрое повторение филогенеза*.

К. Бэр (1924) впервые в эмбриологии выделил три формы дифференцировки: расщепление на зародышевые слои, или «первичное обособление»; возникновение тканей, или «гистологическое обособление»; и возникновение органов, или «морфологическое обособление». То есть исследователи начала XIX в. впервые стали обращать внимание на сходство стадий развития эмбрионов высших животных со ступенями усложнения организации, ведущими от низкоорганизованных форм к прогрессивным (рис. 3.2.3). Сопоставляя стадии развития зародышей разных видов и классов хордовых, К. Бэр (1950) сделал следующие выводы:

- 1) эмбрионы животных одного типа на ранних стадиях развития сходны;
- 2) они последовательно переходят в своём развитии от более общих признаков типа ко всё более частным; в последнюю очередь развиваются признаки, указывающие на принадлежность эмбриона к определённому роду, виду, и, наконец, индивидуальные черты;
- 3) эмбрионы разных представителей одного типа постепенно обособляются друг от друга.

Развитие эволюционных идей позволило объяснить сходство ранних зародышей их историческим родством, а приобретение ими всё более частных черт с постепенным обособлением друг от друга — действительным обособлением соответствующих классов, отрядов, семейств, родов и видов в процессе эволюции.

Повторение структур, характерных для предков, в эмбриогенезе потомков названо *рекапитуляциями*. Рекапитулируют не только морфологические признаки — хорда, закладка жаберных щелей и жаберных дуг у всех хордовых, но и особенности биохимической организации и физиологии. Так, в эволюции позвоночных происходит постепенная утрата ферментов, необходимых для распада мочевого кислоты — продукта метаболизма пуринов. У большинства беспозвоночных конечный продукт распада мочевого кислоты — аммиак, у земноводных и рыб — мочевины, у многих пресмыкающихся — аллантоин, а у некоторых млекопитающих и человека отмечены биохимические и физиологические рекапитуляции: выделение ранними зародышами аммиака, позже мочевины, затем аллантоина, а на последних стадиях развития — мочевого кислоты.

Однако в онтогенезе высокоорганизованных организмов не всегда наблюдается строгое повторение стадий исторического развития, как это следует из биогенетического закона. Так, зародыш человека никогда не повторяет взрослых стадий рыб, земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих, а сходен по ряду черт лишь с их зародышами. Ранние стадии развития сохраняют наибольшую консервативность, благодаря чему рекапитулируют более полно, чем поздние. Это

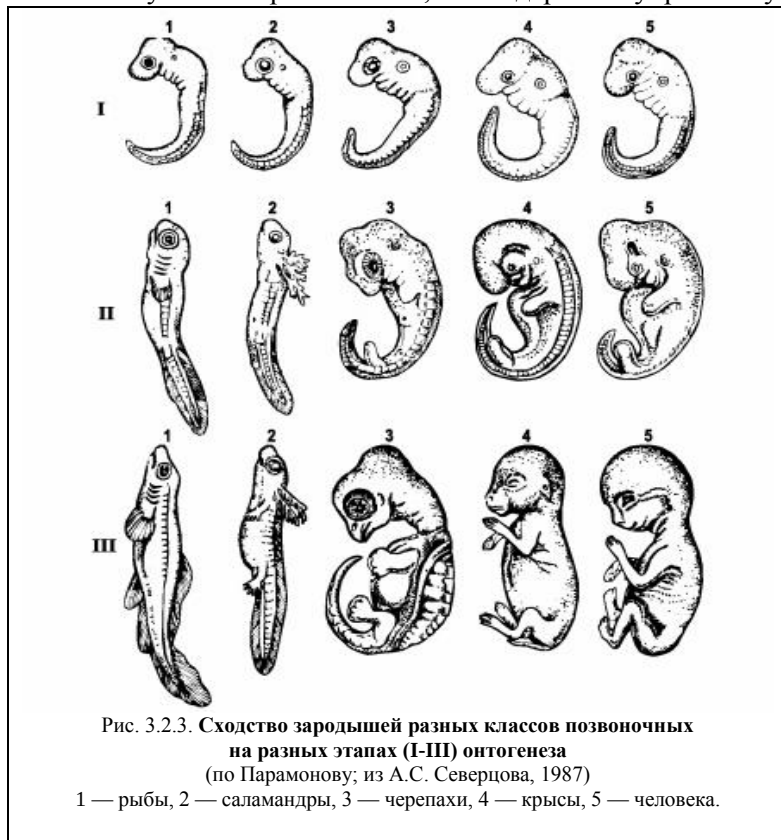


Рис. 3.2.3. Сходство зародышей разных классов позвоночных на разных этапах (I-III) онтогенеза (по Парамонову; из А.С. Северцова, 1987)

1 — рыбы, 2 — саламандры, 3 — черепахи, 4 — крысы, 5 — человека.

связано с тем, что одним из наиболее важных механизмов интеграции ранних этапов эмбриогенеза является эмбриональная индукция, а структуры зародыша, формирующиеся в первую очередь, такие как хорда, нервная трубка, глотка, кишка и сомиты, представляют собой организационные центры зародыша, от которых зависит весь ход развития.

Генетическая основа рекапитуляции заключена в единстве механизмов генетического контроля развития, сохраняющемся на базе общих генов регуляции онтогенеза, которые достаются родственным группам организмов от общих предков.

Онтогенез — основа филогенеза. Опираясь только на основной биогенетический закон, невозможно объяснить процесс эволюции: бесконечное повторение пройденного само по себе не рождает нового. Говоря о соотношении между

онтогенезом и филогенезом, А.Н. Северцов (1949) писал: «... Биогенетический закон Мюллера-Геккеля не может считаться опровергнутым в нём содержится весьма значительная доля истины, хотя и не полная истина: отношения между онтогенезом и филогенезом гораздо сложнее, чем думали до сих пор, и не исчерпывается отношениями, открытыми Мюллером и развитыми Геккелем». А.Н. Северцов (1949) указал на различия в сроках появления новых признаков в онтогенезе и установил, что далеко не всегда новые признаки «надставляют» ряд проходимых в онтогенезе последовательных стадий. В одних случаях этот ряд сохраняется, а в других вся последовательность стадий онтогенеза может оказаться преобразованной.

Опираясь на данные экспериментальной эмбриологии, Р. Гольдшмидт (Goldschmidt, 1940) показал, сколь большие потенции открывают изменения механизма онтогенеза за счёт единичных макромутаций. Позднее случаи фиксации макромутаций описаны Н.Н. Воронцовым (1988) и Л.И. Корочкиным (1993). Л.И. Корочкин предложил модель возможного эволюционного эффекта генетически подвижных, ретровирусоподобных элементов, которые, по его мнению, могут вызывать появление гольдшмидтовских макромутаций. Данные геномики также позволяют утверждать, что в ходе эволюции происходили массивные генные переносы как внутри царств, так и между ними. По крайней мере, картина эволюционных связей в мире прокариот представляет собой не столько ветвящееся дерево, сколько сеть: «ветви» сплетены друг с другом многократными переносами генов (Doolittle, 1999).

Так как жизнь существует на Земле благодаря смене поколений конкретных организмов, эволюция её протекает благодаря изменениям, происходящим в их онтогенезах. Эти изменения сводятся к тому, что конкретные онтогенезы отклоняются от пути, проложенного предковыми формами, и приобретают новые черты.

К таким отклонениям относятся, например, *ценогенезы* — приспособления, возникающие у зародышей или личинок и адаптирующие их к особенностям среды обитания. У взрослых организмов ценогенезы не сохраняются. Примерами ценогенезов являются роговые образования во рту личинок бесхвостых земноводных, облегчающие им питание растительной пищей. В процессе метаморфоза у лягушонка они исчезают и пищеварительная система перестраивается для питания насекомыми и

червями. К ценогенезам у амниот относятся зародышевые оболочки, желточный мешок и аллантоис, а у плацентарных млекопитающих и человека — ещё и плаценту с пуповиной.

Ценогенезы, проявляясь только на ранних стадиях онтогенеза, не изменяют типа организации взрослого организма, но обеспечивают более высокую вероятность выживания потомства. Они могут сопровождаться при этом уменьшением плодовитости и удлинением зародышевого или личиночного периода, благодаря чему организм в постэмбриональном или постличиночном периоде развития оказывается более зрелым и активным. Возникнув и оказавшись полезными, ценогенезы будут воспроизводиться в последующих поколениях. Так, амнион, появившийся впервые у предков пресмыкающихся в каменноугольном периоде палеозойской эры, воспроизводится у всех позвоночных, развивающихся на суше, как у яйцекладущих — пресмыкающихся и птиц, так и у плацентарных млекопитающих.

А.Н. Северцовым (1939) ценогенез был отнесён к главным направлениям эволюции. Позднее И.И. Шмальгаузен (1969) вывел ценогенез из состава главных направлений эволюционного процесса, показав, что изменения хода индивидуального развития идёт по пути либо ароморфоза, либо идиоадаптации. Одни провизорные приспособления могут рассматриваться только как ароморфозы, тогда как другие — только как идиоадаптации, т.е. частные приспособления.

Как уже было показано, эволюция отдельных стадий онтогенеза происходит более или менее самостоятельно, поэтому выработка провизорных приспособлений имеет то же значение, что и выработка дефинитивных, т.е. провизорные адаптации также изменяют уровень организации промежуточных стадий онтогенеза, как дефинитивные — уровень организации взрослой стадии.

Другой тип филогенетически значимых преобразований филогенеза — *филэмбриогенезы* (Северцов А.Н., 1922), которые представляют собой отклонения от онтогенеза, характерного для предков, проявляющиеся в эмбриогенезе, но имеющие адаптивное значение у взрослых форм. Так, закладки волосяного покрова появляются у млекопитающих на очень ранних стадиях эмбрионального развития, но сам волосяной покров имеет значение только у взрослых организмов.

Такие изменения онтогенеза, будучи полезными, закрепляются естественным отбором и воспроизводятся в последующих поколениях. В основе этих изменений лежат те же механизмы, которые обуславливают врождённые пороки развития: нарушение пролиферации клеток, их перемещения, адгезии, гибели или дифференцировки. Однако от пороков их так же, как и ценогенезы, отличает адаптивная ценность, т.е. полезность и закреплённость естественным отбором в филогенезе.

В зависимости от того, на каких этапах эмбриогенеза и морфогенеза конкретных структур возникают изменения развития, имеющие значение филэмбриогенезов, различают три их типа:

1. *Анаболии*, или надставки, возникают после того, как орган практически завершил своё развитие, и выражаются в добавлении дополнительных стадий, изменяющих конечный результат. К ним относят такие явления, как приобретение специфической формы тела камбалой лишь после того, как из икринки вылупляется малёк, неотличимый от других рыб, а также появление изгибов позвоночника, сращение швов в мозговом черепе, окончательное перераспределение кровеносных сосудов в организме человека.

2. *Девииции* — уклонения, возникающие в процессе морфогенеза органа.

Примером может являться развитие сердца в онтогенезе млекопитающих, у которых оно рекапитулирует стадию трубки, двухкамерное и трёхкамерное строение, но стадия формирования неполной перегородки, характерной для пресмыкающихся, вытесняется развитием перегородки, построенной и расположенной иначе и характерной только для млекопитающих. В развитии лёгких у млекопитающих также обнаруживаются рекапитуляции ранних стадий предков, позднее морфогенез идёт по-новому.

Архаллакисы — изменения, обнаруживающиеся на уровне зачатков и выражающиеся в нарушении их расчленения, ранних дифференцировок или появления принципиально новых закладок. Классическим примером архаллакиса является развитие волос у млекопитающих, закладка которых наступает на очень ранних стадиях и с самого начала отличается от закладок других придатков кожи позвоночных (Северцов, 2005).

В эволюции онтогенеза наиболее часто встречаются анаболии как филэмбриогенезы, лишь в малой степени изменяющие целостный процесс развития. Девииции как нарушения морфогенетического процесса в эмбриогенезе часто отмечаются естественным отбором и поэтому встречаются значительно реже. Наиболее редко в эволюции проявляются архаллакисы в связи с тем, что они нарушают весь ход эмбриогенеза, и если такие изменения затрагивают зачатки жизненно важных органов или органов, имеющих значение эмбриональных организационных центров, то часто

оказываются несовместимыми с жизнью.

В одной и той же филогенетической группе эволюция в разных системах органов может происходить за счёт разных филэмбриогенезов. Так, в онтогенезе млекопитающих прослеживаются все этапы становления почки в подтипе позвоночных (анаболии), в развитии сердца рекапитулируют лишь ранние стадии (девиация), а в развитии придатков кожи рекапитуляции вообще отсутствуют (архаллакис). Знание типов филэмбриогенезов в эволюции систем органов хордовых необходимо для прогнозирования возможности возникновения у плодов и новорождённых врождённых пороков развития атавистической природы. Действительно, если в системе органов, эволюционирующей путём анаболий и девиаций, возможны атавистические пороки развития за счёт рекапитуляций предковых состояний, то в случае архаллакисов это исключается полностью.

В основе формирования филэмбриогенезов лежит перестройка морфогенетических корреляций (Северцов А.С., 1970, 2004 а, б). Кроме того, анаболии, как и все другие модусы филэмбриогенеза, подвергаются рационализации — вторичному упрощению и ускорению морфогенеза (Шмальгаузен, 1969). В результате, морфогенетические процессы (морфогенетические корреляции по терминологии И.И. Шмальгаузена), в т.ч. и те, которые формируют анаболии, перестраиваются и сдвигаются на более ранние стадии онтогенеза, часть их постепенно превращается в корреляции общего значения. Поэтому было высказано предположение, что на ранних стадиях рекапитулируют не анаболии как таковые, а те древние анаболии, которые в результате рационализации стали корреляциями общего значения (Северцов А.С., 1987). Примерами подобных рекапитуляций могут служить закладки жаберных дуг у Amniota или закладка парных плавников у рыб, каждый из 5-6 сомитов, рекапитулирующий один из этапов редукции боковых складок — филогенетических предшественников парных конечностей.

Положение о том, что в основе рекапитуляции морфологических признаков лежат морфогенетические корреляции — взаимодействия развивающихся зачатков на дофункциональных стадиях их морфогенеза, позволяет дополнить существующее представление: рекапитулируют не только структуры, свойственные предкам, но и морфогенетические взаимодействия, формирующие эти структуры. Сложность доказательства этого тезиса состоит в том, что морфогенетические корреляции выявляются методами экспериментальной эмбриологии, а рекапитуляции структур — методами эволюционной морфологии. Однако на основе данных сравнительной эмбриологии можно судить о морфогенетических корреляциях.

На примере онтогенеза подъязычно-жаберного скелета и по окостенениям черепа амфибий А.С. Северцов (2004 а, б) сделал заключение, что морфогенетические корреляции служат основой рекапитуляции морфологических структур. Следовательно, можно говорить и о рекапитуляции морфогенетических корреляций. Данные по подъязычно-жаберному скелету свидетельствуют о чрезвычайной прочности морфогенетических корреляций. Дальнейшая эволюция не уничтожает их, а только переводит в латентное состояние. Изменение морфогенетических зависимостей в филогенезе покровных окостенений черепа низших позвоночных на первый взгляд противоречит этому. Однако, как показал И.И. Шмальгаузен (1982), морфогенетические взаимодействия основаны на обратной связи, а не на одностороннем действии индуктора на реагирующие клеточные массы. При изменении одного из компонентов взаимодействия само взаимодействие сохраняется, что указывает на давно известную в экспериментальной эмбриологии неспецифичность взаимодействий и одновременно на их прочность.

Относительно смены индукционных зависимостей в формировании покровных костей черепа в процессе филогенеза рыб и амфибий можно упомянуть, что молодые компетентные клетки фибропластового ряда могут дифференцироваться в остеобласты под действием разных индукторов повышения снабжения их кислородом, механических напряжений, морфогенетического белка кости, содержащегося в матриксе хряща, возможно, и других индуцирующих воздействий (Хэм, Корман, 1983). При других индуцирующих воздействиях те же клетки дифференцируются в хондробласты или зрелые фибробласты соединительной ткани. Компетентность молодых фибропластов скелетогенной мезенхимы или надхрящницы служит обратной связью, обеспечивающей сохранение формообразования покровных костей черепа, несмотря на смену индукторов остеогенеза. Один из компонентов морфогенетической корреляции может меняться, но сама корреляция сохраняется.

В процессах филогенетических преобразований морфогенеза не удаётся уловить влияния стабилизирующего отбора как причины рационализации развития на отдельные морфогенетические корреляции (креоды развития). Переход в латентное состояние морфогенетической зависимости окостенений гиобранхияльного скелета личинок *Urodela* и стегоцефалов произошёл в результате того, что в метаморфозе он подвергается глубоким преобразованиям. Окостенения висцеральных дуг

возникают после метаморфоза. Ранние окостенения основания и крыши черепа личинок *Urodela* имеют функциональное значение. Они защищают мозг от резких перепадов давления при захватывании пищи (Лебедкина, 1979). Можно было бы предполагать, что стабилизирующий отбор, влияющий, как и любая форма естественного отбора, на функциональные стадии развития признаков, не влияет на начальные этапы морфогенеза. Однако альтернативным примером такого влияния служит единая закладка парасфеноида *Anura*. С этих позиций рационализация онтогенеза представляется результатом эмбрионизации или(и) акселерации онтогенеза целостного организма, а не отдельных морфогенезов. Другими словами, рационализация неотличима от эмбрионизации, т.е. является следствием не стабилизирующего, а движущего отбора (Северцов А.С., 2004 а, б).

Кроме ценогенезов и филэмбриогенезов в эволюции онтогенеза могут обнаруживаться ещё и отклонения времени закладки органов — *гетерохронии* — и места их развития — *гетеротопии*. Как первые, так и вторые приводят к изменению взаимосответствия развивающихся структур и проходят жёсткий контроль естественного отбора. Сохраняются лишь те гетерохронии и гетеротопии, которые оказываются полезными. Примерами таких адаптивных гетерохроний являются сдвиги во времени закладок наиболее важных органов в группах, эволюционирующих по типу ароморфоза. Так, у млекопитающих, и в особенности у человека, дифференцировка переднего мозга существенно опережает развитие других его отделов.

Гетеротопии приводят к формированию новых пространственных и функциональных связей между органами, обеспечивая в дальнейшем их совместную эволюцию. Так, сердце, располагающееся у рыб под глоткой, обеспечивает эффективное поступление крови в жаберные артерии для газообмена. Перемещаясь в загрудинную область у наземных позвоночных, оно развивается и функционирует уже в едином комплексе с новыми органами дыхания — лёгкими, выполняя и здесь, в частности, функцию доставки крови к дыхательной системе для газообмена.

Ценогенезы, филэмбриогенезы, а также гетеротопии и гетерохронии, оказавшись полезными, закрепляются в потомстве и воспроизводятся в последующих поколениях до тех пор, пока новые адаптивные изменения онтогенеза не вытеснят их, заменив собой. Благодаря этому онтогенез не только кратко повторяет эволюционный путь, пройденный предками, но и прокладывает новые направления филогенеза в будущем.

3.2. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНОВ

Органом называется исторически сложившаяся специализированная система тканей, характеризующаяся отграниченностью от других органов, постоянством формы, локализацией, внутренней конструкции путей кровообращения и иннервации, развитием в онтогенезе и специфическими функциями. Строение органов часто очень сложное. Большинство из них полифункциональны, т.е. выполняют одновременно несколько функций. В то же время, в реализации какой-либо сложной функции могут участвовать различные органы.

Группу сходных по происхождению органов, объединяющихся для выполнения сложной функции, называют *системой* (кровеносная, пищеварительная, дыхательная, выделительная и др.).

В историческом развитии преобразования органов могут иметь прогрессивный или регрессивный характер. В первом случае органы увеличиваются в размерах и становятся более сложными по своему строению, во втором — уменьшаются, а их строение упрощается.

Строение органов строго соответствует выполняемым ими функциям. При этом в исторических преобразованиях органов изменение функций непременно сопровождается и изменением морфологических характеристик органа.

Дифференциация и интеграция в эволюции органов. Основным принципом эволюции органических структур является принцип *дифференциации*. Дифференциация представляет собой разделение однородной структуры на обособленные части, которые в силу различного положения, связей с другими органами и различных функций приобретают специфическое строение. То есть, усложнение структуры всегда связано с усложнением функций и специализацией отдельных частей. Дифференцированная структура имеет сложное строение и выполняет несколько функций.

Примером филогенетической дифференциации может служить эволюция кровеносной системы в типе хордовых. Так, у представителей подтипа бесчерепных она построена очень просто: один круг кровообращения, отсутствие сердца и капилляров в системе жаберных артерий. В надклассе рыб имеются двухкамерное сердце и жаберные капилляры. У земноводных впервые появляется разделение кровеносной системы на два круга кровообращения, а сердце становится трёхкамерным. Максимальная дифференциация характерна для кровеносной системы млекопитающих, сердце которых четырёхкамерное, а в сосудах достигается полное разобщение

венозного и артериального кровотоков.

Отдельные части дифференцирующейся, ранее однородной структуры, специализируясь на выполнении одной функции, становятся функционально всё более зависимыми от других частей данной структуры и от организма в целом. Такое функциональное соподчинение отдельных компонентов системы в целостном организме называется *интеграцией*.

Четырёхкамерное сердце млекопитающих представляет собой пример высокоинтегрированной структуры: каждый отдел выполняет лишь свою специальную функцию, не имеющую никакого смысла в отрыве от функций других отделов. Поэтому сердце снабжено автономной системой функциональной регуляции в виде парасимпатического атриовентрикулярного нервного узла и при этом строго подчинено нейрогуморальной системе регуляции в целом. Таким образом, одновременно с дифференциацией наблюдается и подчинение частей целостной системе организма, т.е. процесс интеграции.

Закономерности морфофункциональных преобразований органов. В основе филогенетических преобразований органов лежит их *мультифункциональность* и *способность к количественным изменениям функций*. Практически все органы выполняют не одну, а несколько функций, причём среди них всегда выделяется главная, а остальные второстепенны. Строение такого полифункционального органа обязательно соответствует главной функции. Так, рука человека может использоваться для лазания по деревьям, плавания, даже хождения. Но основной её функцией является трудовая деятельность. Поэтому и строение руки в максимальной степени соответствует функции труда. *Принцип мультифункциональности* также обеспечивает приспособленность организма в более широком диапазоне условий, т.е. эволюционную пластичность (Дорн, 1975), а также повышает его экономичность в энергетическом отношении.

Один из основных принципов эволюции органов — *принцип расширения функций*. Расширение функций сопровождается обычно прогрессивное развитие органа, который по мере дифференциации выполняет все новые функции.

Смена функций часто сопровождается специализацией, благодаря которой главной функцией становится одна из бывших ранее второстепенной. Бывшая главной функция преобразуется во второстепенную и может впоследствии даже исчезнуть. Орган при этом меняется таким образом, что его строение становится максимально соответствующим выполнению главной функции. Примером такой специализации являются ласты морских млекопитающих.

Нередко функции, выполняемые органами, могут измениться кардинально. В иных случаях видоизменения органов в связи со сменой их функций столь велики, что выполнение ими функций, бывших ранее главными, становится невозможным. Так, передние жаберные дуги предков хрящевых рыб преобразовались в челюсти, а у наземных позвоночных они стали выполнять функции звукопроводящего аппарата, превратившись в слуховые косточки — наковальню и молоточек (третий элемент слуховых косточек — стремечко — производное гиоидной дуги).

В прогрессивной эволюции органов очень важным является принцип *активации функций*. Он наиболее часто реализуется на начальных этапах эволюции органов в том случае, когда малоактивный орган начинает активно выполнять функции, существенно при этом преобразуясь. Например, малоподвижные парные плавники хрящевых рыб становятся активными органами движения уже у костистых рыб.

Более часто в филогенезе наблюдается *интенсификация функций* (Плате, 1928; Северцов А.Н., 1939), являющаяся следующим этапом эволюции органов после активации. Благодаря этому орган обычно увеличивается в размерах, претерпевает внутреннюю дифференцировку, гистологическое строение его усложняется, нередко наблюдается многократное повторение одноимённых структурных элементов, или *полимеризация* структуры, напр., усложнение строения лёгких в ряду наземных позвоночных за счёт ветвления бронхов, появления ацинусов и альвеол на фоне постоянной интенсификации его функций, а также связаны с увеличением числа гомодинамных образований: вторичной сегментации тела, увеличения числа метамеров и т.д. *Принцип олигомеризации* гласит, что в процессе эволюции наблюдается тенденция к уменьшению числа однородных элементов и часто сопровождается сменой части однородных функций. Это явление наблюдается, например, в эволюции артериальных жаберных дуг, которые закладываются у хрящевых рыб в количестве 6-7 пар, у костных рыб их становится 4 пары, а у млекопитающих лишь части 3, 4 и 6-й пар. Принципы полимеризации и олигомеризации, открытые В.А. Догелем (1954), позволяют избежать снижения мультифункциональности.

Принцип интенсификации функций наиболее ярко проявляется на тканевом, клеточном и молекулярном уровнях и объясняется тем, что ткани связаны с внешней средой лишь опосредованно,

через органы, ими образуемые, и это связано с постоянством внутренней среды организма, не требующей широкой мультифункциональности тканей.

В противоположность интенсификации и активации, *ослабление функций* ведёт в филогенезе к упрощению строения органа и его редукции, вплоть до полного исчезновения.

Считается, что интенсификация функций часто ведёт к снижению мультифункциональности и, тем самым, к уменьшению эволюционной пластичности морфофункциональных систем. Система меняется в соответствии с главной функцией, а второстепенные при этом утрачиваются. А.Н. Северцов (1939) описал это явление как *принцип уменьшения числа функций*, гласящий, что при усилении главной функции органа общее число его функций сокращается, а в некоторых случаях происходит вымирание специализированного таксона. Однако интенсификация функций не всегда ведёт к снижению мультифункциональности. Напротив, в процессе эволюции постоянно возникают новые функциональные системы. Во многих случаях перестройка уже существующих систем не связана с уменьшением числа функций, и иногда наблюдается повышение мультифункциональности таких систем. *Принцип смены функций* характеризует интенсификацию не главной, а второстепенных функций и, тем самым, показывает возможность перестройки системы без снижения её мультифункциональности при изменении условий среды. *Принцип компенсации функций* говорит о том, что путём компенсации организм может избежать некоторых ограничений пластичности, связанных со снижением мультифункциональности. Это достигается за счёт развития механизма осуществления утерянной функции другой морфофункциональной системой. Далеко зашедшая компенсация функций может привести к *субституции органов*, т.е. к функциональному замещению одного органа другим. Так, хрящевой скелет сменяется на костный у более высокоорганизованных классов позвоночных, хорда замещается позвоночным столбом и превращается в рудиментарное образование, а первичные хрящевые челюсти позвоночных заменяются вторичными костными. Это примеры *гомотропной* субституции, когда новый орган возникает на месте старого. При *гетеротропной* субституции заменяющий орган находится на новом месте. Так, функцию печени как органа кроветворения берёт на себя красный костный мозг.

Возможность асинхронного преобразования органов разных координационных систем дала возможность Гэвину де Биру (De Beer, 1954) сформулировать представление о *мозаичной эволюции*. Выдвинутый А.Л. Тахтаджяном (1966) принцип *гетеробатмии* говорит о том, что «... эволюция частей организма, относящихся к разным координационным цепям, происходит относительно независимо». Исследование путей преобразования органов одной системы, т.е. относящихся к единой координационной цепи, позволило ему установить, что внутри одной системы органов наблюдается резко выраженная мозаичность эволюции. Сформулированный принцип неравномерности преобразования органов внутри одной системы говорит о том, что эволюция одних органов может идти быстрее, они могут компенсировать отставание медленно эволюционирующих в одном направлении органов. При смене направления эволюции компенсируемые органы могут стать компенсирующими, и наоборот. Следовательно, специализация не обязательно должна вести к вымиранию. Мозаичность эволюции, гетеробатмия, компенсация функций обеспечивают значительную долю независимости развития частей и структур организма друг от друга.

Примером гетеробатмии может являться человек, головной мозг которого за короткое время антропогенеза претерпел колоссальные морфофизиологические изменения, в то время как пищеварительная система соответствует уровню развития других приматов.

Гетеробатмия, наблюдающаяся внутри одной и той же системы органов в разных филогенетических группах, обуславливает феномен *компенсации функций*, благодаря которому одни и те же экологические задачи решаются разными способами. Так, грызуны и копытные млекопитающие питаются одинаковой растительной пищей, но у первых наиболее выраженные адаптации к растительности проявляются в строении зубов и морфофизиологии слюнных желез, в то время как вторые на фоне примитивной зубной системы имеют высокоспециализированные желудок и кишечник. Явления гетеробатмии и, следовательно, компенсации функций имеют огромное эволюционное значение в связи с тем, что в организме, даже вступившем на путь узкой специализации, всегда остаются органы и системы относительно мало специализированные, которые при меняющихся условиях могут ещё прогрессивно развиваться, раскрывая перед такими филогенетическими группами новые адаптивные возможности. Реализация перечисленных выше принципов организации морфофункциональных систем стала возможной во многом благодаря многоклеточности, приведшей к «увеличению поля их реализации», открыв возможности к бурной прогрессивной эволюции системной организации жизни на Земле.

И олигомеризация, и компенсация функций, и субституция органов происходят потому, что

выполнение многих функций обеспечивается не одной, а несколькими функциональными системами. В этом выражается *принцип множественного обеспечения биологически важных функций* (Маслов, 1980). Этот принцип имеет очень важное и экологическое, и эволюционное значение. Экологически он важен потому, что обеспечивает поддержание гомеостаза организма, а эволюционно — повышает пластичность организации.

СООТНОСИТЕЛЬНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ. Филогенетические преобразования органов и их систем на основе многоклеточности предполагает формирование морфофункциональной системы, включающей многие морфологические компоненты: рецепторы, нервные и гуморальные регуляторы деятельности и рецепторов, и эффекторных органов, кровеносные сосуды и нервы. Поэтому любая функциональная перестройка органа невозможна без коррелятивной перестройки нервной и гуморальной регуляции данной функции, и тем более — без перестройки его жизнеобеспечения.

В филогенезе целостность организма поддерживается системой внутриорганизменных связей или филетическими корреляциями (Плате, 1928) или координациями (Северцов А.Н., 1939; Шмальгаузен, 1939). Координации, как показано И.И. Шмальгаузен (1939), основываются на корреляциях индивидуального развития. Следовательно, только перестройка онтогенетических корреляций обеспечивает координированное преобразование органов в филогенезе. Поэтому онтогенетические корреляции и координации тесно связаны между собой, но нетождественны друг другу (Северцов А.С., 1987). Различают три основных типа координаций: биологические, топографические и динамические.

Биологические координации — взаимозависимые изменения органов, которые определяются не непосредственной необходимостью сосуществования их в одном организме, а через окружающую среду. Они легко возникают и так же легко разрушаются при изменении внешних условий, когда группа в процессе филогенеза попадает в другую среду обитания. Тем не менее, биологические координации накладывают некоторые ограничения на возможности перестройки признаков организма. Так, у большинства эндопаразитов сильно развиты половая система и органы прикрепления к телу хозяина, но при этом недоразвиты органы чувств и опорно-двигательный аппарат. Млекопитающие, обитающие на деревьях, обычно имеют стереоскопическое зрение и сильно развитый мозжечок. Позвоночные, которые дышат кислородом, растворённым в воде, имеют хвостовой плавник, жабры, слабо развитый передний мозг и содержат гемоглобин, способный связываться с кислородом при низком его парциальном давлении в среде. Все позвоночные, имеющие матку, обладают также совершенной системой терморегуляции.

Топографические координации или пространственные связи органов, координированно меняющиеся в филогенезе, хотя и не объединены непосредственно друг с другом единой функцией. К ним относятся, напр., и соотношения размеров, и расположение органов в полости тела. Подобные связи существуют на протяжении длительных этапов филогенеза. Так, для каждого типа животного царства характерен своеобразный общий план строения, выражающийся в определённом взаимном расположении основных органов и систем. Например, у всех представителей типа Хордовые на спинной стороне тела расположена нервная трубка, под ней лежат хорда, пищеварительная трубка и брюшной кровеносный сосуд, а по бокам тела — производные мезодермы.

Динамические или *морфофизиологические координации* — это соотносительные изменения функционально связанных между собой органов и их систем.

Естественно, что органы, функционально связанные в единую систему, изменяются в ходе эволюции координированно до тех пор, пока данная морфофункциональная система не распадается на дочерние системы или не заменяются новой, выполняющей те же функции. Поскольку это происходит редко, динамические координации оказываются очень прочными. Дифференциация строения организмов, приводящая к увеличению сложности организации и тем самым усложняющая связи между морфофункциональными системами, привела к возникновению специфических систем, интегрирующих организм. Прежде всего, это система гуморальной регуляции обмена веществ, затем проводящие системы, свойственные и растениям, и животным, обеспечивающие как распространение гуморальных влияний на весь организм, так и метаболизм его частей, и, наконец, нервная система, осуществляющая быструю связь частей организма и координирующая их работу. Любая морфофункциональная система у животных посредством нервной системы связана с внешней средой, что обуславливает возможность адаптивного регулируемого ответа целостного организма на внешние воздействия. Тесные динамические координации имеются, напр., между органами кровеносной и дыхательной систем. Так, животные, дышащие лёгкими, имеют трёх- и четырёхкамерное сердце и два круга кровообращения. Степень развитости нервных центров всегда соответствует интенсивности

функционирования иннервируемых органов. Например, строение органа обоняния и обонятельные доли мозга у млекопитающих высоко развиты, в то время как у птиц примитивное строение периферической части обонятельного анализатора соответствует малым размерам обонятельных долей мозга. Это связано с тем, что в ориентации млекопитающих обоняние играет первостепенную роль, а для птиц оно не имеет большого значения.

Таким образом, координации, повышая целостность организма и, следовательно, его адаптивность, одновременно представляют собой некоторые структурные ограничители, накладываемые организмом на возможности перестройки его частей. Однако интегрированность организма на основе координаций не вызывает снижения темпов эволюции. Поскольку координации приводят к уменьшению автономности преобразований отдельных признаков, любое изменение одного из органов заставляет меняться всю координационную систему. Чем выше степень интегрированности организма, тем быстрее происходит преобразование его организации. Иными словами, координации накладывают ограничения на направления эволюции, но не замедляют её. Это утверждение подтверждается всплеском преобразования системной организации докембрийской жизни. Все типы координаций характеризуются высокой степенью устойчивости. Так, хордовые животные, известные с конца протерозойской эры, сохранили неизменным общий план строения до настоящего времени, т.е. на протяжении более 500 млн. лет. Феномен паразитизма возник значительно раньше появления хордовых, и поэтому адаптация к паразитическому образу жизни является ещё более древней. Длительно существуют и другие, более частные координации, возникающие вместе с появлением таксономических и экологических групп организмов.

Высокая устойчивость филогенетических координаций обеспечивается целостностью онтогенеза каждой конкретной особи, развитие всех биологических структур которой протекает в строгом взаимном соответствии. Такое соответствие структур развивающегося организма в онтогенезе называют *онтогенетическими корреляциями*. Различают геномные, эргонические и морфогенетические корреляции.

Геномные корреляции обеспечиваются целостностью генетической конституции развивающегося организма. Ведущими механизмами геномных корреляций являются генный баланс генотипа, сцепленное наследование генов, различные формы взаимодействия генов (эпистаз), а также плейотропность. Так, генные системы, регулирующие процессы пролиферации и избирательной гибели клеток на различных этапах онтогенеза, приводят к аллометрическому росту органов, благодаря чему появляются, напр., удлинённый клюв, шея и ноги у жирафа, а также отличающиеся друг от друга пропорции тела у мужчин и женщин.

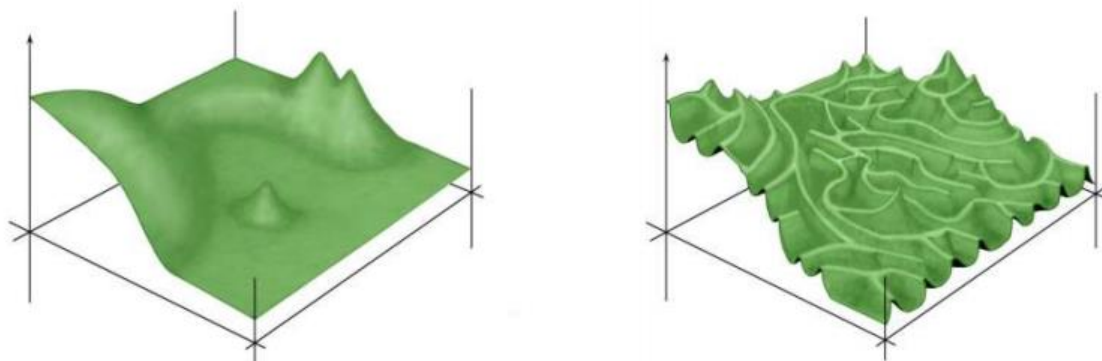


Рис. 3.2.4. «Проходимость» ландшафта приспособленности зависит от эпистаза – взаимодействий между локусами (т.е. между мутациями, возникающими в разных участках ДНК) (источник: <http://www.bio.msu.ru>).

Степень взаимодействия генов (эпистаз) может канализировать эволюционный процесс. Если эпистаза нет, то адаптивная ценность мутаций не зависит от того, какие мутации зафиксировались раньше. В этом случае адаптивный ландшафт легко проходим, а при сильном эпистазе мутации, закрепившиеся ранее влияют на адаптивную ценность последующих, адаптивный ландшафт усложняется, а пути эволюции в значительной степени предопределены (рис. 3.2.4).

Морфогенетические корреляции возникают между органами, пространственно связанными между собой. Они основаны либо на феномене эмбриональной индукции, либо на общности эмбриональных закладок органов. Эти корреляции проявляются уже на ранних стадиях онтогенеза, когда ещё отсутствуют функциональные связи между формирующимися органами. Так, зачаток хорды обуславливает развитие нервной трубки на спинной стороне зародыша и дифференцировку скелетогенной ткани внутренних частей сомита — склеротома в хрящ или кость, а глазной бокал

(вырост переднего мозга) — формирование хрусталика при морфогенезе глаза.

Эргонтические корреляции обусловлены функциональной взаимосвязанностью органов и частей организма. Они возникают на более поздних стадиях развития, когда органы начинают функционировать, и проявляются, напр., в соответствии со степенью развития мышцы, костных выступов, к которым она прикрепляется, и интенсивностью её кровоснабжения. К такого рода корреляциям относят также соответствие вторичных половых признаков развитию гонад.

Ведущие корреляции в онтогенезе — *морфогенетические*. В конечном счёте, именно они лежат в основе других корреляций, значение которых на протяжении онтогенеза меняется.

Система корреляций и сама подвергается эволюционным преобразованиям. В процессе эволюции видоизменяются вначале более частные корреляции, в то время как наиболее общие могут воспроизводиться в конкретных онтогенезах очень длительное время. В результате, в ходе исторического развития происходит как отбор наиболее общих корреляций, имеющих значение при любых перестройках организма и в различных условиях обитания (общего плана строения, соответствия между степенью развитости нервного центра и иннервируемыми органами), так и накопление локальных корреляций частного значения, формирующихся у организмов разных видов и отражающих специфику их образа жизни.

Корреляции общего значения обуславливают преемственность формообразовательных процессов в череде поколений организмов данного типа организации, а частные корреляции — многообразие конкретных форм жизни. Между филогенетическими корреляциями имеется теснейшая связь. Очевидно, что корреляции существуют и воспроизводятся в поколениях благодаря тому, что на протяжении предшествующей эволюции органов они преобразовывались скоординированно. С другой стороны, филогенетические координации в последующей эволюции организмов будут реализоваться благодаря воспроизведению онтогенетических корреляций в ходе индивидуального развития конкретных особей. Таким образом, в виде соотношения корреляций и координаций проявляется диалектическое единство онто- и филогенеза как целостного процесса исторического развития живого.

МОЗАИЧНОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ В УСЛОВИЯХ КОМПЕНСАЦИИ ФУНКЦИЙ. В природе, наряду с тесной корреляцией органов, частей организма друг с другом, существует и некоторая относительная независимость эволюции признаков в филогенезе, отсутствие абсолютно жёстких плейотропных, коррелятивных и координационных связей между отдельными частями организма. Это, как было показано ранее, позволяет организмам быстрее, наиболее экономным и кратчайшим путём адаптироваться к смене окружающих условий.

Даже у узкоспециализированных видов, таких как, напр., лемминги, всё же не наблюдается крайней степени приспособленности к какой-то определённой экологической обстановке (у леммингов, в частности, — к зеленоядному типу питания) во всех звеньях одной системы органов.

Благодаря неравномерности темпов преобразования органов и признаков, даже у узкоспециализированных видов остаются какие-то малоспециализированные признаки, которые при смене условий существования могут развиваться в направлении, противоположном тому, в котором под давлением естественного отбора проходила эволюция компенсирующих органов. При смене экологической обстановки компенсируемый орган (признак) может превратиться в компенсирующий, и наоборот.

Таким образом, явление неравномерности темпов преобразования органов и признаков одной системы и компенсация функций не только обеспечивают быструю и экономичную приспособленность организмов к стенобионтным условиям, но и оставляют пути для деспециализации вида.

Представление о том, что принципиально новые формы, дающие начало таксонам высокого ранга, происходят от животных или растений так называемого «генерализованного» биологического типа, фактически есть перенесение представления об «архетипе» на эволюционный процесс (Воронцов, 1999).

При изменении направлений специализации ранее консервативные (для преобразования в одном направлении) органы могут оказаться наиболее лабильными для трансформации в другом направлении, они будут специализироваться быстрее и уже, нежели ранее узкоспециализированные (в другом направлении) органы той же системы. Эти вновь специализированные органы смогут компенсировать несовершенство функций других органов, ранее игравших первостепенную роль в жизни организма и в функционировании данной системы, обеспечив тем самым условия для выживания и процветания группы в новой экологической обстановке.

Напомним, что чем активнее функционирует орган, тем меньше его изменчивость, он

находится под контролем стабилизирующей формы естественного отбора, когда эволюция группы выходит на период стазиса, либо движущей формы, когда группа переживает период становления. Хорошо известно, что наибольшим диапазоном изменчивости характеризуются мало функционирующие органы. Эти органы (признаки) в какой-либо период могут частично или полностью выйти из-под контроля естественного отбора, и те или иные варианты строения этих органов или признаков будут фиксироваться в популяциях за счёт стохастических (дрейф генов) процессов. Нефункционирующие органы испытывают во многих случаях за счёт снятия пресса стабилизирующего отбора широкую изменчивость.

Широкое распространение мозаичности эволюции по отдельным признакам, неравномерности темпов преобразования органов и признаков в филогенезе и компенсации функции говорит о том, что на разных этапах исторического развития один и тот же признак может менять свою селективную ценность от позитивной до негативной, проходя при определённых условиях и через точку нулевой приспособленности, при которой он будет вести себя как нейтральный. Следовательно, один и тот же признак на разных этапах филогенеза группы и онтогенеза особи может не только иметь переменную адаптивность, но и проявлять селективную нейтральность.

Н.И. Вавилов в 1935 г (см. Н.И. Вавилов, 1968) обратил внимание на то, что растения разных видов и родов, сходных по происхождению, обладают сходными рядами наследственной изменчивости, и объяснил эту закономерность сходством основных характеристик аллелофондов видов, ещё недавно претерпевших дивергенцию. Эта закономерность была названа *законом гомологических рядов*.

Действие закона гомологических рядов распространяется на широкий круг биологических объектов. Попытки сопоставить гомологии генотипа с морфофункциональными гомологиями не всегда успешны. Действительно, нет уверенности в том, что такое, с точки зрения сравнительной анатомии, бесспорно гомологическое образование, как хорда зародыша человека и личинки асцидии (животного, относящегося к подтипу Личиночно-хордовые Urochordata типа Хордовые), является абсолютно гомологичным и с позиций генетического контроля его морфогенеза. Однако изучение кариотипов цитогенетическим методом с использованием дифференциальной окраски хромосом и последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК методом гибридизации у близких и более отдалённых видов привело к выводу о том, что закон гомологических рядов распространяется по крайней мере на виды в пределах рода, семейства, отряда, а по многим признакам — и в рамках класса. Так, известно, что ген, ответственный за синтез фактора VIII в системе свёртывания крови, расположен в X-хромосоме не только у человека, но и у приматов, и даже собак. Поэтому у этих видов животных гемофилия встречается преимущественно у самцов, наследуясь так же, как и у человека.

В природе хорошо известен ген альбинизма, гомологичный у всех млекопитающих, а также и у других классов позвоночных. Среди млекопитающих распространён аутосомно-доминантный ген ахондроплазии, или хондродистрофической карликовости, нарушающий рост длинных трубчатых костей. В морфогенезе мягких тканей морды млекопитающих и лица человека имеется срастание двух половин верхней губы за счёт избирательно клеточной адгезии. У ряда травоядных животных, питающихся грубыми злаками или колючими ветками (грызуны, зайцы, верблюды), срастание верхней губы нерационально. В процессе естественного отбора у них закрепились адаптивные мутации, нарушающие клеточную адгезию верхней губы. У человека такое нарушение называют *заячьей губой*.

У людей аллогенные аномалии встречаются очень часто. Даже такой генетический дефект, как синдром Дауна, является аллогенной аномалией: известны случаи рождения детёнышей гориллы с трисомией хромосомы, соответствующей 21-й паре хромосом человека. Симптоматика такой трисомии соответствует клинике синдрома Дауна у человека.

Точная диагностика и изучение механизмов возникновения аллогенных состояний представляют большой интерес и практически важны потому, что дают возможность использования животных с соответствующими признаками в качестве экспериментальных моделей для изучения клиники и лечения их у человека.

3.3. ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ. ОСНОВНЫЕ ПУТИ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА

Н.И. Вавилов в 1920 г (см. Н.В. Вавилов, 1922) в своём *законе гомологических рядов* наследственной изменчивости обратил внимание на существование определённой направленности в изменчивости организмов и впервые высказал мысль о возможности предсказания направления

изменчивости у ещё неизученных форм на основе анализа рядов изменчивости у родственных организмов. Л.С. Берг в 1922 г, подробно обсуждая проблему направленности эволюции, подчеркнул, что число наблюдаемых вариаций не бесконечно: «... изменчивость вовсе не безгранична; пределы её могут быть наперёд предсказаны» (Берг, 1922). Позднее стало ясно, что наследственная изменчивость обуславливает не эволюцию (возникновение адаптаций), а разнообразие особей в популяции.

Организация особей любого вида выражается спектром неопределённой изменчивости всех их органов. Эта изменчивость и представляет собой материал эволюции, который на микроэволюционном уровне рассмотрения эволюционного процесса определяет множественность возможностей адаптивных преобразований популяции в ответ на то или иное изменение среды. Изменение условий среды также обычно не подразумевает жёсткой детерминированности эволюционной адаптированности популяций. Повышение относительной приспособленности особей может достигаться качественно разными способами. Конкретное же направление адаптации – равнодействующая условий борьбы за существование и имеющихся в данный момент времени в генофонде данной популяции наследственных уклонений, повышающих относительную приспособленность особей.

Начавшись в каком-либо направлении, микроэволюционный процесс вполне закономерно продолжается в том же направлении до прекращения элиминации по данному признаку, т.е. до того момента, когда движущий отбор сменяется стабилизирующим. Закономерное преобразование популяции в однажды возникшем направлении обусловлено накапливающим и творческим эффектами естественного отбора. Поэтому комбинирование генов в ряду поколений не случайно. Мало того, эти комбинации проявляются через изменение систем онтогенетических корреляций, что ещё более повышает скорость адаптированного преобразования особей. Таким образом, закономерный характер эволюции на микроэволюционном уровне непосредственно вытекает из представления об адаптивности эволюционного процесса. Поскольку эволюция под действием отбора не может идти в сторону снижения приспособленности, она неизбежно идёт по пути дальнейшего развития уже начавших формироваться адаптаций.

Закономерный характер эволюции, как уже отмечалось, ещё более чётко проявляется при изучении филогенеза. Необходимо подчеркнуть, что возможности адаптивного ответа организма на те или иные изменения среды лимитированы законами физики и химии. Например, в каких бы группах животных не возникали органы зрения, они всегда включают прозрачные — светопреломляющие и непрозрачные — пигментные клетки. Законы оптики требуют вполне определённой конструкции глаза, и варьирование структуры органов зрения возможно лишь в пределах, допускаемых этими законами. Точно так же законы гидродинамики диктуют обтекаемую форму тела, свойственную всем быстро плавающим позвоночным.

При анализе причин направленности филогенеза выделяются три основных группы факторов, определяющих направление эволюции таксона: 1) тип онтогенеза, 2) морфофункциональная организация особи, 3) условия внешней среды.

Как было показано выше, тип онтогенеза данного таксона формируется в процессе эволюции. Вырабатываемая при автономизации и рационализации индивидуального развития прочность онтогенетических корреляций в значительной степени обуславливает преемственность организации в ряду поколений и ограничивает число путей дальнейшей перестройки онтогенеза. Прочность онтогенетических корреляций лимитирует также и спектр, и степень изменений фенотипических проявлений генотипической изменчивости. Сказанное не означает, однако, что уже сложившийся морфогенез препятствует собственной адаптивной перестройке. Напротив, ограничение числа направлений подобной перестройки делает её более плавной и более быстрой: эволюция идёт по комплексам малых мутаций, не нарушающих, а преобразующих морфогенез.

Важнейшие морфогенетические зависимости, корреляции общего значения, в значительной степени детерминируют пути филогенеза таксона. Такие корреляции могут эволюционировать лишь по пути дальнейшего совершенствования обусловленных ими взаимозависимостей развивающихся зачатков, но не по пути перестройки этих взаимозависимостей, которая привела бы к дезинтеграции онтогенеза и, тем самым, либо к невозможности его продолжения, либо к снижению приспособленности особей, т.е. гибели. Так, хорошо известна связанная с изменениями количества желтка в яйцеклетке эволюция процессов гастрюляции в ряду наземных позвоночных: переход от инвагинации у амфибий к эпиболии у рептилий и птиц и сегрегации у млекопитающих. Но результат гастрюляции — возникновение трёх зародышевых листков и детерминация плана строения позвоночных — остаётся неизменным. Нарушение взаимосвязи развивающихся зачатков привело бы не к изменению плана строения, а к невозможности продолжения онтогенеза. Таким образом, уже

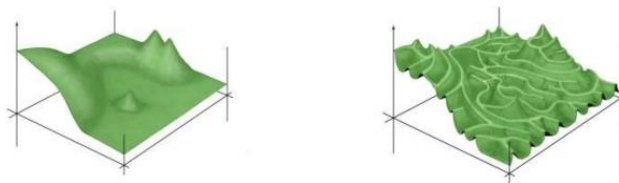
сформировавшийся тип онтогенеза в значительной степени определяет направленность филогенеза.

Не меньшее значение в ограничении числа путей филогенеза имеет морфофункциональная организация особи на каждой стадии её онтогенеза.

Степень мультифункциональности, определяющая возможные направления перестройки каждого органа и координационные связи между органами, ещё более ограничивающие число вероятных преобразований морфофункциональных систем, подчас очень жёстко детерминируют путь филогенеза, обуславливая систему запретов, не допускающих изменения этого пути. Следовательно, в каждый данный момент времени морфофункциональная организация особи определяет пути её дальнейшей адаптивной перестройки, канализирует филогенез. Кроме того, за длительные периоды времени сама структура постепенно дошлифовывается (оптимизируется) применительно к условиям данной адаптивной зоны и в пределах, допускаемых данной организацией.

Наконец, сама среда (адаптивная зона), в которой протекает эволюция данного таксона, имеет довольно жёсткие границы, определяемые соотношением организации его особей и особей, входящих в состав таксонов, которые эволюционируют в соседних адаптивных зонах (Северцов А.С., 1987). Наличие границ адаптивной зоны обуславливает направленность филогенеза по пути дальнейшего приспособления к той среде, в которой данный таксон уже обитает. Ограниченность адаптивной зоны эволюции наиболее ярко выступает именно при параллелизме.

Таким образом, число возможных для данного таксона направлений филогенеза действительно ограничено. Однако эти ограничения отнюдь не подразумевают программированности филогенеза. Конкретное направление филогенетических изменений определяется в каждом поколении сочетанием условий внешней среды, морфофункциональной организацией и типом онтогенеза особи (рис. 3.3.1).



Адаптация бактерий к цефотаксиму. Ген бета-лактамазы, 5 мутаций. Устойчивость > в 100000 раз. Но это эффект всех 5 мутаций вместе. Одновременно. Появление невероятно. Белок должен пройти 4 промежуточных состояния. Если хоть одно – хуже предыдущего, путь закрыт. Всего есть 5! = 120 траекторий и 30 промежуточных состояний. Сконструировали все 30 промежуточных вариантов гена, ввели в *E. coli* и измерили устойчивость. Совокупный эффект 2-4 мутаций не похож на сумму их эффектов (сильный эпистаз). Напр., одна мутация снижает устойчивость (гидролиз цефотаксима медленнее), но повышает стабильность фермента. Другая ускоряет гидролиз, но снижает стабильность. Двойной мутант – резко повышенная устойчивость. Первая мутация может быть зафиксирована лишь после второй. Из 120 путей 102 закрыты, т.к. требуют временного снижения приспособленности. Наиболее вероятны 2. Если это общее правило, то молекулярной эволюции д.б. свойственна высокая повторяемость
D.M.Weinreich, N.F.Delaney, M.A.DePristo, D.L.Hartl. Darwinian Evolution Can Follow Only Very Few Mutational Paths to Fitter Proteins // Science. 2006. V. 312. P. 111-114.

Рис. 3.3.1. Пример того, как эпистаз «канализирует» эволюцию (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

С позиций синтетической теории эволюции, направление филогенеза каждого конкретного таксона определяется адаптивной зоной, в которой он эволюционирует, и возможностями перестройки организации данной группы. Проблема главных направлений эволюционного процесса анализирует соотносительную роль каждого из упомянутых факторов в определении этих направлений, показывает, какими путями может повышаться приспособленность организмов в ходе филогенеза, т.е. какими путями вообще происходит эволюция.

Согласно А.Н. Северцову (1939), наиболее общее, наиболее очевидное направление эволюции — *биологический прогресс*, иными словами, возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками. Понятие биологического прогресса выражает то же самое, что и понятие прогрессивной эволюции. Поэтому критерии биологического прогресса, предложенные А.Н. Северцовым (1939), относятся не к организму, а к виду и надвидовым таксонам. Критерии эти следующие: 1) увеличение численности, 2) расширение ареала, 3) прогрессивная дифференциация — увеличение числа систематических групп, составляющих данный таксон: видов в роде, родов в семействе, семейств в отряде и т.д.

Эволюционный смысл выделенных критериев заключается в следующем: возникновение новой адаптации снижает элиминацию, в результате средний уровень численности потомков по сравнению с предками (*первый критерий биологического прогресса*) приводит к увеличению

плотности населения, что, в свою очередь, через обострение внутривидовой конкуренции вызывает расширение ареала; этому же способствует и возрастание приспособленности. Расширение ареала (*второй критерий биологического прогресса*) приводит к тому, что вид при расселении сталкивается с новыми факторами среды, к которым необходимо приспосабливаться. Поэтому второй критерий биологического прогресса точнее сформулировать как расширение экологической ниши (Северцов А.С., 1987). Увеличение численности и освоение новых экологических условий вызывает дальнейшую дифференциацию вида, усиливает дивергенцию. Поэтому третий критерий биологического прогресса — увеличение количества дочерних таксонов — уже не экологический, как первые два, а таксономический.

Пользуясь критериями биологического прогресса, можно сравнивать различные таксоны, даже если они не связаны прямым родством, поскольку в этих случаях речь идёт о результате эволюции — адаптированности. Экологические показатели позволяют сравнивать любые два вида в биосфере. Неправильно считать все ныне существующие виды равно приспособленными. Нетрудно убедиться, что реликтовые виды менее приспособлены, чем широко распространённые, и т.д. Так, подкласс костистых рыб, составляющий 95 % современной ихтиофауны, биологически более прогрессивен, чем подкласс двоякодышащих рыб, насчитывающих всего три вида, и прогрессивнее сумчатых млекопитающих, включающих ~30 видов с очень ограниченными ареалами и низкой численностью.

Следствием правила прогрессивной специализации является *правило происхождения новых групп организмов от малоспециализированных предков*. Например, прогрессивная эволюция приматов, ведущая к человеку, берёт начало от неспециализированных африканских приматов, ведущих полуназемный образ жизни, а не от узкоспециализированных древесных обезьян — рамапитеков, как полагали раньше. Таких примеров можно привести множество в линиях прогрессивно эволюционирующих групп (Северцов А.С., 1987).

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА. Биологический прогресс — наиболее общее выражение адаптивности эволюции. Можно выделить следующие пути или, по А.Н. Северцову (1939), главные направления эволюционного процесса (*рис. 3.3.2*):

1. Ароморфоз, или морфофизиологический прогресс, т.е., *повышение уровня организации* в общепринятом смысле этого слова, напр., повышение уровня организации млекопитающих по сравнению с рептилиями, покрытосеменных растений по сравнению с голосеменными, эукариот по сравнению с прокариотами.

2. *Идиоадаптация* — выработка частных приспособлений. Сюда относятся все случаи прогрессивной эволюции без повышения уровня организации.

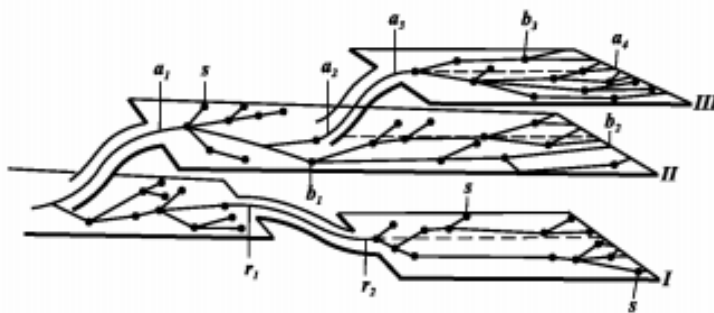


Рис. 3.3.2. Схема главных направлений биологического прогресса (по А.Н. Северцову, 1939 (из А.С. Северцова, 1987))

Ароморфозы (*a*) изображены в виде подъёма на более высокие уровни (II, III); идиоадаптации — в виде отклонений на данном уровне (*b*); специализация как частный случай идиоадаптации (*s*); общая дегенерация как переход на нижележащий уровень (I); линии регресса (*r*).

Примерами могут служить филогенез лошадей, эволюция системы прыжкового движения у бесхвостых амфибий, сопровождающаяся глубокой перестройкой организации, развитие мимикрии и других типов приспособительной окраски, т.е. большинство случаев адаптивной эволюции.

3. *Общая дегенерация, морфофизиологический регресс, или вторичное упрощение организации.* Этот способ биологического прогресса наблюдается, как правило, при переходе к паразитизму или к сидячему образу жизни. Классический пример эволюции по пути общей дегенерации — происхождение асцидий. Свободно плавающие личинки асцидий устроены довольно сложно, у них есть хорда, нервная трубка, метамерная мускулатура. Следовательно, теми же

признаками обладали предки асцидий. При метаморфозе личинка асцидии переходит к сидячему образу жизни и утрачивает все эти системы. В то же время, у взрослых асцидий сильно развивается глотка, которая и занимает основной объём тела. У паразитов, напр., у ленточных червей, исчезают пищеварительная и нервная системы, зато сильно развиваются выделительная и половая.

Основное значение разработанной А.Н. Северцовым (1939) теории главных направлений эволюционного процесса заключается в том, что она объяснила факт существования в одно и то же время форм, находящихся на разных уровнях организации: они равно идут по пути биологического прогресса, только разными дорогами.

Таким образом, с точки зрения морфологии, биологический прогресс может достигаться путём любых перестроек организации — от общего её усложнения до общего упрощения. Следовательно, возникает вопрос, каково значение различных перестроек организма, т.е. каково эколого-морфологическое объяснение путей достижения биологического прогресса.

Эколого-морфологический подход к этой проблеме дал возможность рассматривать ароморфозы не только как морфологические адаптации, позволяющие подняться на новый уровень организации, но и как приспособления широкого значения, обеспечивающие повышение экологической валентности таксона, расширение его адаптивной зоны. Идиоадаптацию И.И. Шмальгаузен (1939) разделил на два типа приспособлений: *алломорфоз* и *специализацию*. Под алломорфозом он понимал преобразования организации, связанные с дальнейшим приспособлением при сохранении того же, что и у предков, типа отношений со средой. Специализация же рассматривалась как снижение экологической валентности, т.е. как приспособления к узким условиям среды. Таким образом, алломорфоз можно считать продолжением эволюции в адаптивной зоне предков или сменой адаптивной зоны на другую, но не более широкую, чем первичная. Специализация же — сужение адаптивной зоны потомков по сравнению с предками.

Алломорфные приспособления становятся ароморфными, если позволяют расширить адаптивную зону предков, и остаются частными при эволюции в своей адаптивной зоне (напр., трёхкамерное сердце и лёгочное дыхание двоякодышащих рыб). Доказательством того, что ароморфоз формируется как частное приспособление, обеспечивающее биологический прогресс в своей адаптивной зоне, служит тот факт, что ароморфные преобразования организации далеко не сразу обуславливают расширение адаптивной зоны и победу в борьбе за существование в новых условиях. Например, млекопитающие возникли в триасе, а господствующее положение заняли лишь в кайнозое. В течение юрского и мелового периодов все свойственные млекопитающим приспособления — будущие ароморфозы — не помогали им вытеснить господствовавших в это время и очень высоко адаптированных рептилий. После того как ароморфная группа расширит свою адаптивную зону, начинаются освоение новой зоны и адаптивная радиация в ней, т.е. дробление зоны на мелкие подзоны. Это означает, что группа перешла к алломорфозу — выработке частных приспособлений. Следовательно, алломорфоз это причина стабилизации эволюционного процесса и путь достижения биологического прогресса, т.е. это понятие сборное, объединяющее минимум два типа эволюции.

В отличие от ароморфоза, который неизбежно сменяется алломорфозом, сам алломорфоз может продолжаться бесконечно долго, не обязательно переходя в специализацию. Специализация начинается лишь в тех случаях, когда возможно дальнейшее дробление адаптивной зоны. Естественно, что дивергенция в рамках общей адаптивной зоны приводит к сужению адаптивных зон дочерних таксонов по мере увеличения их количества. Сужение адаптивной зоны вызывает повышение стенобионтности организмов, выработку специальных приспособлений, т.е. снижение мультифункциональности органов.

И.И. Шмальгаузен (1939) считал специализацию гетерогенным явлением, выделяя четыре её типа: теломорфоз, гиперморфоз, катаморфоз и гипоморфоз. В действительности, как писал А.С. Северцов (1987), типов специализации гораздо больше. Наиболее распространённый тип специализации, видимо, *теломорфоз*. К теломорфозу относятся специализация по питанию, возникновение особых защитных приспособлений и другие случаи явного сужения адаптивной зоны. Примеры подобных узкоспециализированных групп — муравьеды, колибри, нектарницы, палочники, богомолы, орхидеи и т.д. Теломорфная специализация позволяет группе выйти из конкуренции с параллельными таксонами: группа оказывается приспособленной к очень узкой зоне, но зато приспособленной хорошо, т.е. биологически прогрессивной. В то же время, поскольку биологический прогресс — это увеличение численности, в узкой адаптивной зоне будет усиливаться внутригрупповая конкуренция. В результате пойдёт жёсткий отбор тех уклонений, которые обеспечивают дальнейшее приспособление к этим узким условиям. Все отклонения от этого типа

будут снижать относительную приспособленность и, следовательно, элиминироваться. После того как группа специализировалась, т.е. освоила данную зону, начинает преобладать стабилизирующий отбор, и темпы эволюции этой группы снижаются.

В период специализации при интенсивном движущем отборе происходит обеспечивающая её быстрая перестройка органов и их систем. В результате часть систем оказывается эволюционно продвинутой, часть – отстающей, т.е. возникает гетеробатмия. При последующем замедлении темпов эволюции (преобладании стабилизирующего отбора) после специализации создаётся возможность усовершенствования системы координаций в соответствии со строением специализированных органов, что снижает эволюционную пластичность. Это ставит группу под угрозу вымирания. Ш. Депере (1915; цит. по А.С. Северцову, 1987) считал, что специализация всегда ведёт к вымиранию, что, неверно. Возможны три варианта судьбы теломорфных таксонов.

При резких изменениях условий группа не успевает переспециализироваться и вымирает. Например, если представить себе, что южноамериканская сельва (влажный тропический лес) в результате иссушения климата сменится степью, ленивцы, обитающие в лесу и прекрасно там приспособленные, вымрут. Если же среда практически не меняется, то такая высокоспециализированная группа, как ленивцы, оказывается в своей зоне вне конкуренции и не может быть оттуда вытеснена. Следовательно, второй результат теломорфоза — персистирование (переживание без изменения). Так и сохраняются «живые ископаемые» типа лингулы, гаттерии и т.п. Гаттерия сохранилась в Новой Зеландии благодаря тому, что там не было хищных млекопитающих, но едва не была уничтожена завезёнными домашними кошками. Третьим результатом теломорфоза может быть создание условий для нового ароморфоза. По достижении специализации замедление темпов эволюции группы обеспечивает возможность координированных преобразований организации, в частности, появления и таких систем, которые окажутся адаптивными не только в данной адаптивной зоне.

Гиперморфоз — переразвитие, гигантизм распространён в очень многих группах животного и растительного царств. Хорошо известны огромные рептилии мезозоя, млекопитающие третичного периода, современные усатые киты, а также растения-гиганты — секвойи и баобабы. В карбоне жили *Palaeodyctyoptera* — похожие на стрекоз насекомые с полутораметровым размахом крыльев. В перми встречались пяти-, семиметровые амфибии. В настоящее время существуют глубоководные нематоды длиной до 8 м, на острове Сулавеси водятся почвенные олихеты, достигающие 5-метровой длины. Среди гигантов встречались хищники, травоядные и всеядные формы. Но далеко не во всех случаях огромные размеры обеспечивали защиту. Основной причиной появления гигантизма считают высокую обеспеченность кормом. На бедной или колеблющейся кормовой базе гигантизм невозможен. Следовательно, гигантизм — резкое сужение адаптивной зоны, т.е. стенобионтность по питанию, но не по спектру кормов, а по их количеству. Есть и другие причины гигантизма. У растений — это, возможно, конкуренция за свет при обеспеченности водного и минерального питания, для позвоночных — скорее всего, сопряжённая эволюция хищника и жертвы при обеспеченности последней кормом. Если размеры жертвы достаточно велики, так что находятся на грани недоступности для хищника, хищники переходят на питание молодыми животными. В таком случае отбор идёт в сторону увеличения темпов роста и тем самым на возрастание размеров тела жертвы. Но и у хищников также происходит отбор на увеличение размеров тела и ускорение роста.

К гиперморфозу И.И. Шмальгаузен (1939) относил не только гигантизм, но и переразвитие отдельных органов, напр., клыков у некоторых древних кошек, бивней у мамонтов и т.п.

Некоторые случаи переразвития, напр., бивни мамонта, рога ирландского оленя не вписываются в схему эволюции пары хищник-жертва. Эти гиперморфозы присущи одному полу животных и, видимо, представляют собой результат полового отбора.

Третий тип специализации — *катаморфоз*, или общая дегенерация, связан с утратой потомками ароморфозов, приобретённых предками. Среда обитания седентарных и паразитарных форм необычайно проста, очень небольшое количество факторов влияет на организм. Это наглядно видно на примере эндопаразитов, у которых основные функции обеспечения организма пищей и защиты от внешних воздействий берёт на себя хозяин.

Примеры паразитизма ясно показывают, что катаморфоз — это именно биологический прогресс: несмотря на крайнее упрощение организации, паразиты процветают.

Гипоморфоз — неотения, выпадение взрослой стадии — это экологическая специализация, но в то же время морфологическая деспециализация — выпадение новейших анаболий, утрата специализированных приспособлений.

Такая деспециализация может создать почву для нового ароморфоза. Смена фаз

адаптациоморфоза вполне закономерна: если в основе возникновения таксона лежит ароморфоз, то освоение этим таксоном новой, более широкой адаптивной зоны знаменует собой переход к алломорфозу, алломорфоз же часто сменяется специализацией. А.С. Северцов (1987) считает, что специализация может дать начало новому ароморфозу при условии, что она происходит в адаптивной зоне, граничащей со свободной адаптивной зоной, не занятой другими таксонами, и существуют экологические причины, заставляющие специализирующуюся группу перейти границу этих зон.

Предполагается, что физический смысл прогрессивной эволюции состоит во всё большем удалении организмов от той близкой к равновесию среды, из которой возникли первичные организмы. Это выражается в повышении интенсивности дыхания и теплопродукции организмов по мере прогрессивной эволюции. Для выражения прогрессивной эволюции был введён *критерий упорядоченности*, который характеризует темп и направление эволюционного прогресса. Сопоставление этого критерия у животных разных таксономических групп со временем их возникновения позволило вычислить скорость прогрессивной эволюции в разные геологические периоды. Приводятся различные соображения о возможном механизме прогрессивной эволюции животных: механизм увеличения критерия упорядоченности связан с уменьшением размеров животных, что возможно только при одновременном резком усилении энергетического метаболизма, т.к. сильное уменьшение размеров приводит к увеличению относительной поверхности животных и усилению теплоотдачи, которое необходимо компенсировать усилением интенсивности дыхания; второй возможный путь усиления интенсивности дыхания у возникающей новой, более прогрессивной группы животных — путь через неотению, т.е. переход к активной самостоятельной жизни животных на всё более ранних стадиях постэмбрионального развития. Известно, что интенсивность дыхания на эмбриональных и личиночных стадиях развития животных выше, чем во взрослом состоянии. Поэтому неотения может привести к появлению группы животных с более высоким уровнем стандартного обмена и критерия упорядоченности. Возможность реализации как первого, так и второго пути прогрессивной эволюции целиком и полностью зависит от экологической обстановки. Только в случае, когда открывается свободная, богатая доступной белковой пищей экологическая ниша, где новый вселенец не имеет эффективных врагов, группа может пойти по пути измельчания и последующего прогресса. Измельчение организмов в энергетическом отношении слишком дорого. Возможно, мелкие насекомоядные и мелкие воробьиные смогли возникнуть и получить дальнейшее развитие только тогда, когда в наземных экосистемах появились в большом количестве насекомые, а у растений — семена с большей концентрацией белка и жира. В геологическом прошлом это произошло в кайнозое.

Наконец, возможен ещё один механизм прогрессивной эволюции, не связанный с изменением размера животных. Известно, что увеличение интенсивности дыхания и уровня стандартного обмена происходит при адаптации животных к некоторым условиям среды. Здесь, как и в случае уменьшения размеров тела, возможны два пути изменения энергетического обмена: интенсификация работы митохондрий или увеличение их концентрации в клетках. Во втором случае животные могут стать родоначальниками новой прогрессивной группы, которая, обладая более высоким уровнем метаболизма, легко захватит потерянные их предками ареалы распространения. Прогрессивная эволюция животных сопровождалась всё большим удалением организмов от равновесного состояния, причём этот процесс шёл с нарастающей скоростью. Биологический смысл этого процесса состоял в увеличении уровня основного и стандартного обмена, а значит, и в увеличении общей мощности животных, величины активного обмена, скоростей реакций и т.д.

Термодинамический подход к вопросам эволюции животного мира позволяет поставить на более реальную основу проблемы темпов макроэволюционных преобразований. Как бы ни выделять высшие таксоны животных, нельзя не согласиться с тем фактом, что с течением времени скорость прогрессивной эволюции непрерывно возрастала. Не исключено также, что по мере накопления данных по стандартному обмену животных использование критерия упорядоченности позволит решить и ещё одну проблему, связанную с установлением времени возникновения множества бесклеточных организмов, следов которых не сохранилось в геологической летописи. Наконец, как одну из основных закономерностей эволюционного процесса, необходимо выделить его необратимость (Северцов А.С., 1990).

Анализируя эту проблему, М.А. Шишкин (1981) подчеркнул, что причина необратимости эволюции — системность организации жизни. Действительно, мутация, возвращающая структуру гена к исходному состоянию, проявится в фенотипе на фоне иной, чем у предков, генной среды. Поскольку в эволюции под действием стабилизирующего отбора постоянно происходит перестройка индивидуального развития, генетическая основа которого также непрерывно меняется в процессе

мутирования и комбинирования, возвратные мутации не могут вернуть организм в исходное состояние: они будут лишь перестраивать морфогенез.

Для возвращения организма в исходное состояние необходимо соответствующее направление отбора, что и доказывается успешным восстановлением европейского зубра методами селекции. Однако в природе возникновение такого направления отбора крайне маловероятно, популяция просто не может попасть в условия, тождественные тем, в которых находилась популяция её отдаленных предков. Иными словами, эволюционируют все виды данной экологической системы, и ниша, занимаемая данной популяцией, меняется по мере её эволюции.

Таким образом, потенции изменений генетически обусловленных морфофункциональных систем, эволюционно сложившийся тип онтогенеза и среда, в которой протекает эволюционный процесс, делают невероятным обращение эволюции целостного организма, хотя возврат отдельных признаков к свойственному предкам состоянию в ряде случаев происходит.

3.4. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Для синтетической теории эволюции и морфологический прогресс, и регресс – не более чем частные случаи изменения, повышающего (или не уменьшающего) приспособленность в фишеровском смысле (Суходолец, 1996), поэтому для объяснения прогрессивного развития предлагаются специальные дополнительные генетические механизмы. Совсем другая роль отводится прогрессу в сравнительной анатомии. Как правило, морфологический ряд ориентируется в направлении прогрессивного усложнения, если отсутствуют прямые палеонтологические или иные веские аргументы для нисходящей или дивергентной ориентации ряда. Однако чем выше таксономический уровень членов ряда, тем меньше надежды найти или распознать, даже если оно найдено, древнейшее состояние. Наши знания об эволюции типов и классов представляют собой не прямые палеонтологические свидетельства, а реконструкции, в основе которых наряду с другими аксиомами лежит гипотеза о прогрессивном развитии (Беклемишев В.Н., 1994).

В настоящее время в исследовании отношений между типами и классами большинством учёных молекулярные признаки признаются единственно надёжными филогенетическими маркерами. Разные типы, т.е. разные морфологические сущности, имеют очень мало общих анатомических признаков. Гомология почти любых одноимённых структур у представителей разных типов спорна, будь то голова, целомы, нефридии, рот, мозг, спинная или брюшная стороны тела и т.д., если для установления гомологии использовать традиционный материал сравнительной анатомии и эмбриологии (Беклемишев В.Н., 1964; Беклемишев К.В., 1974). Когда же удаётся сконструировать морфологический ряд, его невозможно ориентировать по правилам кладистики, поскольку внешняя группа для многоклеточных животных одноклеточные, в которой не определено состояние признаков анатомии. Для молекулярных признаков проблема нехватки кажется не такой острой: у любых эукариот, в т.ч. одноклеточных, есть тысячи гомологичных генов. Причём несколько сотен этих генов имеют бесспорные бактериальные гомологи, так что проблема адекватной внешней группы тоже не кажется разрешимой. Поскольку молекулярных признаков много, они становятся основным источником фактического материала для обоснования филогенетических гипотез и генерации новых филогенетических идей. Это обеспечивает экспоненциальный рост числа работ по молекулярной филогенетике в последнее десятилетие (Page, 1999). Пока наиболее обширные сведения, относящиеся к тысячам видов, собраны только для одного гена — малой рибосомной РНК (18S, или SSU, или 16S-подобный рРНК). Ген 18S рРНК при отдалённых сравнениях поставяет несколько сотен информативных признаков. Этого недостаточно, чтобы отметить каждый акт дивергенции, но некоторые монофилетические группы по этим данным могут быть установлены с достаточной точностью. С 2000 г выборка генов 18S рРНК охватывает (с разной представительностью) все типы многоклеточных животных (за исключением лорицифер и *Lobatocerebrida*), и выводы из «рибосомной» филогении активно обсуждаются (Adoutte et al., 2000; Conway Morris, 1998; Garey, Schmidt-Rhaesa, 1998; Peterson, Eernisse, 2001 и др.).

Молекулярные признаки гена рРНК полностью независимы от анатомических признаков, таких, как строение полости тела, организация нервной системы, тип симметрии взрослого животного или эмбриона. Среди молекулярных признаков многие универсальны, связаны с выполнением неизменных клеточных функций, гомологичны у всех типов эукариот и не зависят от экологии вида, которая нередко искажает личиночное развитие. Установленные на их основе филогенетические отношения легко проецировать на морфологические ряды, для которых таким образом появляется относительно универсальный компас, не зависящий от палеонтологических

находок предполагаемых предков и субъективной интерпретации их строения. Ввиду независимости такого способа ориентации ряда от морфологии макроскопического тела, возможна проверка закономерностей морфологической эволюции, в частности вопроса о соотношении регресса и прогресса. Переоценке подлежат даже такие известные закономерности, как деградация паразитических форм. Деградация микроспоридий представляет собой, исходя из прежних представлений, явление из ряда вон выходящее, требующее переосмысления морфологической характеристики высших многоклеточных, к которым до сих пор относили двустороннесимметричных животных, а теперь надо относить и микроспоридий. Мы видим катаморфоз свободноживущего *Trichoplax*, тем не менее, вполне совместимый с процветанием его как вида. При немалом участии молекулярных данных выдвигаются гипотезы о высокой сложности ближайшего общего предка современных радиальных и билатерально-симметричных животных, у которого предполагают наличие двусторонней симметрии, передне-задней и дорсовентральной осей, конечностей, сегментов с зачатками целомических полостей (Dewel, 2000). На новом уровне подняты вопросы о вероятном конструктивном упрощении так называемых «низших» червей, на которых приходится значительная часть биологического разнообразия и некоторые таксоны которых осуществили широкую адаптивную радиацию и играют важную роль в хозяйстве природы, т.е. проявляют все признаки биологического прогресса на фоне предполагаемого морфологического регресса. Не исключено, что многие современные виды с «благополучной» морфологией прошли в своей истории этапы глубокого системного упрощения. Любые органы, включая пищеварительную систему и гонады, любые ткани и даже сама суть *Metazoa* — зародышевые листки могут исчезнуть. Очевидно, регресс представляет собой эволюционную тенденцию, которую нельзя не учитывать. В то же время, эволюционный прогресс оказывается на удивление хрупким и уязвимым, потому что любые прогрессивные приобретения утрачиваются с лёгкостью, казавшейся ранее немыслимой.

Известно, что темпы эволюции варьируют в широких пределах. Персистентные формы не изменяются в течение десятков и даже сотен миллионов лет. Известны и очень высокие темпы эволюции. Многочисленные примеры тому — адаптации насекомых к пестицидам. Резистентность к каждому новому хлорорганическому или пиретроидному яду обеспечивается комплексом адаптивных изменений особей популяции, подвергающейся его действию (Нама, 1990 и др.). Обычно полная резистентность к инсектициду вырабатывается менее чем за 10 лет. В настоящее время резистентны популяции примерно 1000 видов насекомых (Рославцева, 1991; Федоров, Яблоков, 1999). Однако резистентные формы насекомых, несмотря на существенные генетические изменения, не рассматриваются как новые виды.

Быстрое видообразование за немногие поколения и даже за одно поколение происходит при полиплоидизации, путём сетчатого видообразования у животных, ауто- или аллополиплоидии у растений. При таком видообразовании возникает генетическая изоляция от исходного вида (видов) и не происходит существенных изменений признака фенотипа.

Датированных примеров быстрого видообразования, связанного с освоением дочерним видом ниши, отличающейся от ниши исходного вида, и, тем самым, с существенной, таксономически значимой морфофизиологической перестройкой организации составляющих его особей, очень мало. Это обусловлено методическими трудностями надёжного определения времени формирования вида.

Между персистированием, т.е. нулевыми темпами фенотипической эволюции, и быстрым, за десятки лет, формо- и видообразованием существует полный спектр скоростей этого процесса. Многообразие темпов видообразования — один из многочисленных аргументов критики концепции прерывистого равновесия, демонстрирующий отсутствие закономерного чередования периодов быстрой эволюции и эволюционного стазиса (Северцов А.С., 2004 а, б). Однако многообразие темпов видообразования не отрицает существования эволюционного стазиса, того, что новый вид (с какой бы скоростью ни шло его формирование) длительное время существует в фенотипически неизменном состоянии.

Фенотипическая неизменность видов традиционно объясняется действием стабилизирующего отбора. До тех пор, пока тот или иной признак организма сохраняет своё адаптивное значение, на него действует стабилизирующий отбор, препятствующий эволюционным изменениям этого признака. Однако экстраполировать этот механизм с отдельного признака на целостный организм не представляется возможным. Стабилизирующий отбор действует только при сохранении неизменного соотношения самого признака и условий среды, к которым он адаптирован (Шмальгаузен, 1968; Северцов А.С., 1990, 2004 а, б). Предположение, что стабилизирующий отбор действует на все признаки фенотипа, на всех особей данного вида и тем самым сохраняет эволюционный стазис, подразумевает, что условия существования вида остаются неизменными в течение сотен-миллионов

лет. Этому противоречат данные геологии, палеонтологии и палеоклиматологии. Даже предполагая, что ниша сохраняется неизменной в течение этих промежутков времени, не удаётся экстраполировать действие стабилизирующего отбора на целостный организм. При сохранении неизменного соотношения организма и среды обитания элиминируются особи, приспособленность которых нарушена теми или иными генетическими изменениями. Смертность в естественных популяциях животных очень велика. Так, у травяной лягушки, *Rana temporaria*, до половой зрелости доживает 0,0002-0,0006 % от начальной численности генерации (количества икры). С позиции стабилизирующего отбора это означает, что у 99,9994 % особей на разных стадиях онтогенеза проявились генетические отклонения, существенно снизившие приспособленность их носителей. Это предположение, если бы оно было справедливым, свидетельствовало бы, во-первых, о неэффективности стабилизирующего отбора, во-вторых, противоречило бы известному положению генетики, согласно которому норма доминантна, а вновь возникающие мутации, как правило, рецессивны.

Исследования А.С. Северцова (2005) в популяции *Rana temporaria* показали, что в ней существует система векторов движущего отбора, препятствующая отбору на увеличение плодовитости. Действие хищников, вызывающее зависимость от плотности гибель сеголеток, сохраняет эффект группы, вопреки отбору на ускорение личиночного развития, обусловленному хищниками и абиотическими факторами на стадии головастика. Сохранение эффекта группы препятствует отбору на снижение чувствительности к гипоксии и вызывает высокую смертность на всех стадиях предметаморфозного онтогенеза. В результате популяция остаётся неизменной. При колебаниях условий среды, способствующих увеличению того или иного вектора отбора, автоматически усиливается отбор в противоположном направлении (направлениях), что сохраняет соотношение популяции и среды её обитания. Благодаря этому стабильному соотношению, в природе существует и стабилизирующий отбор.

Следующей причиной эволюционной неизменности видов является внутривидовое разнообразие: сбалансированный генетический полиморфизм, экологические расы и, вероятно, подвиды (Северцов А.С., 1990, 2004 а, б).

Третий механизм сохранения эволюционного стазиса — закономерности распределения видов в пространстве по предпочитаемым биотопам и более или менее широкому диапазону субоптимальных местообитаний, т.е. по своим нишам. Вместе с тем, сформировавшиеся виды животных тесно связаны с теми компонентами экосистем, из которых складывается их реализованная ниша. Стабильность этих компонентов является важным фактором, определяющим существование эволюционного стазиса (Северцов А.С., 2005).

Современная молекулярная биология предлагает измерять скорость эволюции количеством нуклеотидных замен за единицу времени, на чём основана общеизвестная гипотеза «молекулярных часов». Однако среди нуклеотидных замен есть как «нейтральные», т.е. не влияющие на приспособленность фенотипа (или влияющие незначительно), так и существенно влияющие на него. Обычно же при изучении скорости эволюции по её результатам неизбежно приходится оперировать изменениями фенотипа. Недавно было показано (на наиболее полно изученных объектах — приматах), что скорости молекулярной и морфологической эволюции неравномерны и не согласованы одна с другой.

Если для оценки времени появления покрытосеменных на Земле по различию в строении их цитохромов использовать средние значения скорости накопления изменений в цитохромах животных, то получается, что эта группа растений появилась 400-450 млн. лет назад, а это категорически не согласуется с представлениями палеоботаников.

Не менее интересные результаты получены американскими исследователями при изучении нуклеотидных последовательностей в индивидуальных генах актинов растений. Известно, что эти белки (и соответствующие гены) у животных в ходе эволюции изменялись медленно. Оказалось, тем не менее, что у растений различия в структуре генов актинов встречаются у довольно близких видов, причём по размаху они соизмеримы с различиями, найденными в белках животных из разных классов (напр., млекопитающих и амфибий).

Таким образом, скорость эволюции макромолекул в разных линиях филогенетического развития не обязательно постоянна и в большинстве линий не вписывается в основные положения гипотезы «молекулярных часов», состоящие в том, что изменения в содержащих биологическую информацию макромолекулах (нуклеиновых кислотах и белках, иначе говоря — семантидах) в ходе эволюции накапливались с постоянной скоростью.

Метод построения филогенетических деревьев макромолекул, позволяющий учитывать при

проведении расчётов различия в скоростях эволюции разных «ветвей», был разработан сотрудниками Института цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск).

На базе этого метода сотрудниками отдела эволюционной биохимии Межфакультетской проблемной лаборатории им. А.Н. Белозерского в МГУ им. М.В. Ломоносова были построены схемы эволюции рРНК растений, которые однозначно говорили о том, что темпы накопления изменений в нуклеотидных последовательностях в линии развития, ведущей к современным покрытосеменным, был чуть ли не в 10 раз выше, чем в линиях, ведущих к мхам, печёночникам, папоротникам и голосеменным (рис. 3.4.1). За относительно короткое время (приблизительно 150 млн. лет) рРНК покрытосеменных дивергировали гораздо сильнее, чем РНК мохообразных, появившихся на Земле приблизительно 400 млн. лет назад.

Для иллюстрации филогенетических отношений между разными группами организмов в молекулярной биологии используют различные методы. Достоинства и недостатки этих методов становятся особенно ясными, если сопоставить получаемые с их помощью схемы эволюции макромолекул с филогенетическими деревьями организмов, построенными традиционными методами. Так, дерево, построенное при помощи метода, основанного на использовании *матрицы сходства* (рис. 3.4.2), не согласуется с данными ботаники, а альтернативное дерево, построенное с учётом возможностей неравности в скорости эволюции РНК (рис. 3.4.3), не может вызвать особых нареканий со стороны ботаников. Цифры у ветвей отражают число нуклеотидных замен, произошедших в ходе эволюции от гипотетической общей предковой РНК. Не составляет труда убедиться, что они особенно быстро накапливались в филогенетической линии, ведущей к современным однодольным и двудольным растениям.

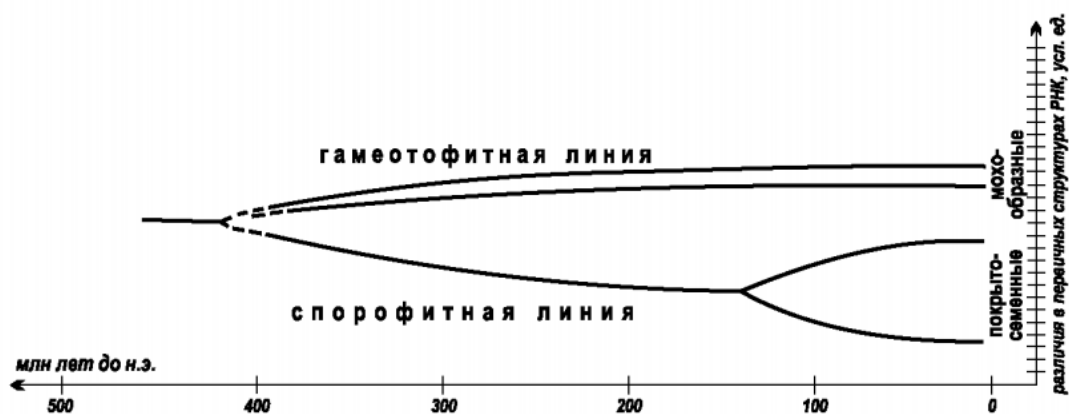


Рис. 3.4.1. Схема эволюции 4,5S рРНК у наземных растений (по А.С. Антонову, 1986)

На схеме видно, что у мохообразных за более продолжительное время эволюции в РНК накопились меньшие различия, чем у покрытосеменных, которые появились на Земле значительно позже.

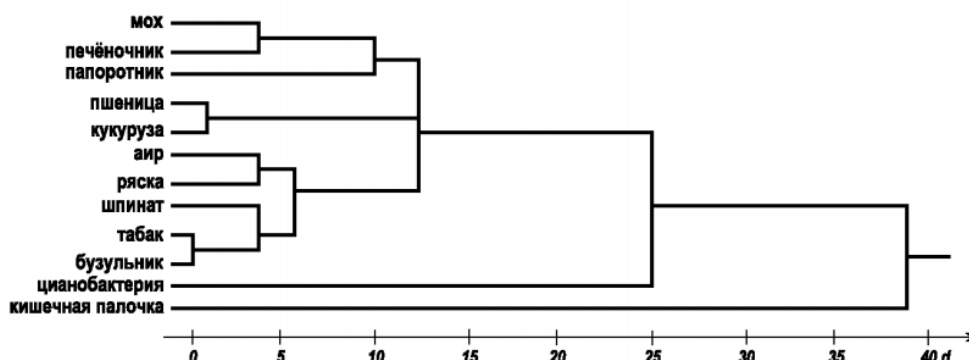


Рис. 3.4.2. Фенограмма, отражающая степень сходства 4,5S рРНК растений (по А.С. Антонову, 1986)

Фенограмма построена на основе матрицы сходства 4,5S рРНК.

Шкала отражает степень сходства в условных единицах *d*. Подобные фенограммы отражают филогенетические связи только при равенстве скоростей эволюции в разных линиях развития.

Чем же может определяться разница в темпах эволюции семантид*? Ответ, видимо, надо

искать, анализируя роль отдельных факторов эволюции. Так, в лабораторных условиях было выяснено, что в ускорении темпов эволюции ДНК у растений определённую роль играет полиплоидизация (кратное увеличение размеров геномов или же образование новых геномов путём слияния геномов родителей разных видов при гибридизации). Поскольку генетические системы у полиплоидов как минимум полностью дублированы, это снижает влияние отбора на нуклеотидные последовательности генов, даёт возможность одному из пары одинаковых или сходных генов эволюционировать быстрее, «без опаски» за свойства нужного клетке генопродукта: его обеспечит другой, парный ген. Кроме того, основой увеличения скорости может быть и выраженная нестабильность геномов растений.

Так в общих чертах выглядят события, происходящие в генах. Но почему же вместе с генами по аналогичным законам эволюционируют и некодирующие последовательности ДНК растений? Ведь принято считать, что они не несут функциональной нагрузки.

Учёные полагают, что, скорее всего, эта, общепринятая, точка зрения на некодирующие последовательности не совсем верна. Например, в книге «Эволюция генома» приводятся довольно весомые аргументы в пользу того, что повторяющиеся, некодирующие последовательности ДНК далеко не всегда представляют собой балласт генома. То, что повторяющиеся последовательности ДНК неоднородны по функциональному назначению, подтверждают исследования эволюционной динамики количественного содержания и сходства последовательностей разных типов у покрытосеменных.

* Семантиды — индивидуальные последовательности ДНК, РНК и белков.



Оказывается, видообразование и дальнейшая дивергентная эволюция лишь на первых этапах сопровождаются резкими изменениями в числе сходных последовательностей в группе и количестве групп. Это говорит о малом давлении отбора на некоторые фракции повторов. На следующем этапе эволюция идёт за счёт не столько количественных, сколько качественных изменений (накопления небольших отличий в первичных структурах участков ДНК). Кинетика процесса отражена на рисунке 3.4.4, на котором хорошо видны перегибы в графиках, характеризующих зависимость между долей сходных последовательностей в паре сравниваемых ДНК (процентное содержание гомологий в них) и качественным их различием (процентное содержание накопленных малых изменений, замен нуклеотидов).

Из этих графиков следует и ещё один вывод: самые общие закономерности эволюции уникальных и повторяющихся последовательностей нуклеотидов имеют много общего. Действительно, сегодня мы знаем, что качественных различий между повторяющимися и уникальными последовательностями нет: значительную часть фракции уникальных последовательностей составляют так называемые «ископаемые», давно дивергировавшие повторяющиеся последовательности. В то же время, обе фракции содержат последовательности генов. Таким образом, обе фракции эволюционируют согласованно, и, по меньшей мере, часть повторов несёт функциональную нагрузку. И повторяющиеся, и уникальные последовательности ДНК совместно формируют «генетическую среду» организма, в которой происходят события эволюции как индивидуальных генов, так и «молчащих» участков ДНК. Сейчас понятно, что интенсивность взаимодействия генов в пределах одного генома или даже между геномами разных видов может сказываться самым непредвиденным образом на средней скорости их эволюции.

Иногда считается (без достаточных на то оснований), что использование молекулярных

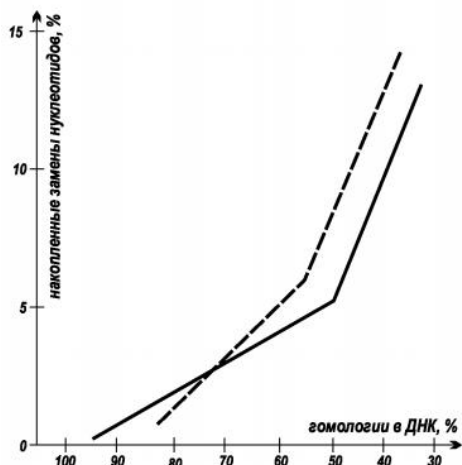


Рис. 3.4.4. Динамика накопления эволюционных изменений в уникальных (пунктирная кривая) и повторяющихся (сплошная кривая)

последовательностях нуклеотидов ДНК растений

По горизонтальной оси — доля гомологичных последовательностей, выявляемых при попарном сопоставлении ДНК. Она уменьшается по мере сопоставления всё менее сходных видов растений. По вертикальной оси — количество изменений (замен нуклеотидов), накопленных во фракциях однотипных, вступающих в реакцию гибридизации последовательностей.

данных позволяет более надёжно реконструировать события филогенеза организмов, т.к. при эволюции молекул, якобы, не может быть конвергентных и параллельных изменений. Сегодня стало ясно, что эти утверждения нуждаются в уточнении: такие события на молекулярном уровне всё же происходят, но редко.

Многие исследователи полагают, что построение филогенетического древа по формальной первичной структуре генов рРНК без учёта разницы в скоростях их эволюции ведёт к неверным выводам (Lake, 1988). Фактически при всех методиках молекулярного филогенеза наследуется лишь малая часть генома организмов (Marchant, 1991). Для реального представления о темпах эволюции организмов необходимо знать скорость хода «молекулярных» часов, которая может различаться в десятки-сотни раз, что может привести к очень большим ошибкам (Ayala, 1996), хотя гипотеза «молекулярных» часов предполагает стохастически постоянную скорость молекулярной эволюции. Для калибровки этих часов необходимы чёткие палеонтологические, биогеографические, метаболические и другие «реперы» (Федонкин, 1998). Ход этих часов зависит от количества истекших лет (Рэфф, Кофмен, 1986). Например, из-за разных скоростей эволюции исследованных локусов у «живых ископаемых» — меченосцев построение их филогенетического древа по 16S рРНК митохондриальным генам и цитохромоксидазе оказалось невозможным (Avice et al., 1994). Характерный пример — происхождение покрытосеменных растений. По данным палеоботаники, покрытосеменные произошли полифилетически и не раньше, чем 150 млн лет назад (Красилов

и др., 1997); по данным же «молекулярной» палеоботаники, эти растения имеют монофилетическую природу и произошли 300 млн. лет назад — по А.С. Антонову (1997); 250 млн. лет назад — по М. Syvanen (1997) или 350 млн. лет назад — по К. Ueda (1993). Высказываются предположения, что причиной полифилии покрытосеменных растений послужил горизонтальный перенос генов (Syvanen, 1997), подтверждающийся наличием у некоторых растений рНК неизвестного происхождения, которая не кодируется собственной ДНК растений (Chela-Flores, 1996).

Горизонтальный перенос генов приводит к сбою молекулярных часов, что ведёт к нестыковке времени происхождения растений по данным палеонтологии и молекулярной «палеонтологии».

Такое же несоответствие существует и между палеонтологическими данными происхождения синезелёных водорослей, грамотрицательных архебактерий и данными «молекулярной» палеонтологии. Как правило, последние существенно занижают геологический возраст — не менее, чем на миллиард лет (Schopf, 1999).

Для млекопитающих построение филогенетического древа на основе молекулярных и биохимических данных также встречает серьёзные трудности, поскольку они находятся в вопиющем противоречии с хорошо изученными свойствами на организменном, морфологическом, экологическом уровнях, а также с палеонтологическими данными (Гладилин, Суворов, 1994). Подчёркивается, что молекулярная филогения абсолютно ничего не дала для хорошо изученной группы протоктистов, а по последним данным — она окончательно запутала систему динофлагеллят (Околотков, 2000). У протистов филогенетические связи между таксонами не всегда коррелируют с модификацией структуры рРНК (Сервин, 1990).

Метод молекулярной палеонтологии иногда приводит к абсурдным выводам. Так, исследование нуклеотидных последовательностей 18S рРНК яиц динозавров выявило гомологию соответствующих структур с высшими растениями, беспозвоночными и грибами, но не выявило никакой корреляции с позвоночными животными (Wang, 1996). На основе анализа аминокислотного состава 57-ми важнейших ферментов у организмов из различных царств сделан вывод, что общий предок эубактерий и эукариот жил не ранее 1,8 млрд. лет назад (Mooers, Redfield, 1996), хотя по всем данным — начало жизни датируется рубежом в 3,8 млрд. лет назад.

Реальность адаптивных мутаций, доказанных Кернсом с коллегами (Cairns et al., 1988), гетерохрония эволюции отдельных макромолекул и различных организмов, а также большая законсервированность рРНК у прокариотных организмов по сравнению с эукариотными — всё это не позволяет считать S рРНК «метрономом» эволюции. Кладогенез, оцениваемый по дивергенции рРНК, не отражает филогению организмов и не может быть основой таксономической системы даже при условии, что эта макромолекула эволюционирует нейтрально (Головлев, 1998).

В настоящее время взоры геносистематиков обратились к изучению не отдельного гена, а целых геномов, и возникло новое направление — геномика. Но в этом направлении успехи пока более чем скромные: полные нуклеотидные последовательности, напр., хлоропластной ДНК, исследованы лишь у нескольких видов высших растений. Может быть, поэтому молекулярные палеонтологи вынуждены всё чаще прибегать к помощи так называемого «пространства логических возможностей» — суммы запрещений

в сфере экологии, физиологии и взаимоотношений различных организмов и т.д., с которой должны сверяться любые построения на молекулярном или генетическом уровнях (Костяев, 2001).

Следует также подчеркнуть, что основной критерий филогении организмов, молекулярной палеонтологии и т.д. — nS рРНК — не всеобщ, он не может быть применен к вирусам, поскольку у них отсутствует рРНК. Поэтому при помощи рРНК невозможно построить глобальную систему всех организмов биосферы. Для этого необходим более универсальный критерий.

Знаменательно, что в последнее время сами молекулярные биологи всё более сознают, что для успешного и более адекватного изучения организмов необходимо изменить парадигму исследований.

Для понимания закономерностей эволюции семантид не менее важно и другое обстоятельство: было показано, что в составе генотипов индивидуальные гены — «индивидуалисты», как правило, редки; они входят в «семейства» сходных нуклеотидных последовательностей («популяции» генов). «Популяции» генов — это группы сходных по первичной структуре участков ДНК, кодирующих обычно сходные, но иногда и весьма различные по функциям белки. В состав таких «популяций» могут входить и «молчащие» гены (псевдогены) — участки ДНК, похожие на последовательности генов, но не участвующие в синтезе белков.

Сегодня можно считать установленным, что в таких «популяциях» генов нередко (естественно, во временных масштабах мутационного процесса) отдельные «особи» — индивидуальные гены — обмениваются частями нуклеотидных последовательностей. По мнению А.С. Антонова (1986), в этом процессе есть много общего (по результату) с процессом изменения аллельного состава генотипов особей в популяциях организмов при половом размножении. Возможности радикального изменения последовательностей в генах этим не исчерпываются. Было показано, что путём объединения кодирующих участков разных генов (их экзонов) могут образовываться гены, кодирующие совсем новые белки.

Если пойти в поисках таких аналогий дальше, то нетрудно заметить, что скорость изменения первичных структур генов связана с их численностью (с размером их «популяции») подобно тому, как интенсивность эволюционных процессов в популяции зависит от их численности («волны жизни» С.С. Четверикова (1905)). Она зависит и от того, расположены ли гены в геноме многочисленными группами (что облегчает их взаимодействие) или же порознь (гены-«орфоны», изгнанники). Здесь уместно вспомнить об особенностях эволюции малочисленных популяций организмов: в них она идёт особенно быстро. Наконец, процесс слияния генов из разных «популяций», приводящий к образованию полифункциональных белков с принципиально иной эффективностью работы (напр., в ферментативном катализе) как аналог процесса симбиогенеза. Список таких примеров можно без труда расширить, однако и приведённых аргументов достаточно для вывода: подобно тому, как организмы эволюционируют в составе популяций, взаимодействующих в биогеоценозах, гены эволюционируют в составе геноценозов. Более того, есть основания считать, что многие другие закономерности эволюции, вскрытые при анализе на уровне организмов, действуют и на молекулярном уровне. Однако это не следует понимать так, будто процессы эволюции на уровне молекул и на уровне организмов идентичны: известно, что тем и другим присущи и специфические эволюционные механизмы.

Сегодня можно считать доказанным, что часть изменений в строении семантид действительно безразлична для отбора. Это очень важное обстоятельство, поскольку такие изменения не «проецируются» на фенотип. В результате, при анализе эволюции геномов организмов или же отдельных генов нередко обнаруживается, что их «филогенетические связи» (и производное «таксономическое положение») не согласуются с выводами, основанными на результатах изучения фенотипов.

Закономерности эволюции имеют больше сходств, чем различий на всех уровнях организации живого. В пользу этого тезиса говорят и данные, свидетельствующие о том, что ключевые события на молекулярном уровне происходят именно по механизмам, имеющим аналоги в процессах эволюции на высших уровнях организации живого. Радикальные изменения в структуре и принципах взаимодействия генов можно уподобить ароморфозам в эволюции организмов.

В самом деле, в условиях нейтральной эволюции (большая часть изменений в макромолекулах, возникающих в ходе эволюции, не сказывается на их свойствах и потому не попадает под действие отбора) молекул новое создаётся медленными темпами. Несравненно быстрее новые типы молекул могут возникать за счёт полиморфизма нуклеотидных последовательностей в «популяциях» генов, а также за счёт взаимодействия отдельных особей в этих «популяциях» и генов из разных «популяций» — подобно тому, как возникает новое в микроэволюционных процессах в популяциях организмов.

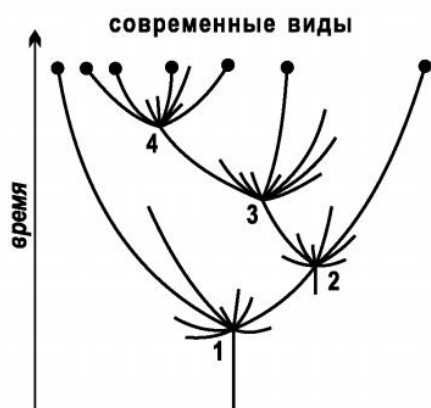


Рис. 3.4.5. Ракетная схема эволюции

Это одна из схем, использующихся для интерпретации результатов изучения эволюционного процесса. Видно, что периоды интенсивного видообразования (1, 2, 3, 4) во времени значительно разнесены.

Концепции классической теории вполне пригодны и для объяснения новых фактов. Так, трактовка феномена «прерывистого равновесия», резких изменений в темпах видообразования находит полное объяснение в терминах и представлениях синтетической теории эволюции. Нужно только не отождествлять биологическое и геологическое время. То, что для геологических процессов — один миг, для видообразования — цепь поколений. Кстати, о прерывистом характере эволюционного процесса говорят не только данные палеонтологии, но и результаты изучения эволюции ДНК. Они согласуются с «ракетной схемой» эволюции организмов, которую можно трактовать и как графическое выражение концепции «прерывистого равновесия», и совсем иначе — в понятиях синтетической теории эволюции (рис. 3.4.5).

Двум фазам эволюции сообществ — их формированию и дальнейшей коадаптации — свойственны разные темпы эволюции. Так, в период формирования новых сообществ темпы эволюции, не сдерживаемой конкуренцией с другими компонентами коадаптивного комплекса, резко возрастают,

происходит некогерентная эволюция, характеризующаяся интенсивным движущим отбором. Когда новое сообщество сформировалось и его компоненты лишь коадаптируются друг к другу, темпы эволюции замедляются, она становится когерентной. Так, согласно В.В. Жерихину (1978), в исследованных фаунах насекомых конца мелового периода обнаружено лишь 4 новых семейства, в палеоцене таких семейств 6, в эоцене — 47, в олигоцене — 81. К началу миоцена число вновь возникающих семейств сокращается до 37, в миоцене падает до 14 и в плиоцене — до 8. Иными словами, в миоцене произошёл переход от некогерентной эволюции, вызванной меловым экологическим кризисом, к когерентной эволюции в сформировавшихся к этому времени экосистемах покрытосеменных.

Представления о когерентной и некогерентной эволюции, возможно, применимы и к эволюции отдельных таксонов в новой для них адаптивной зоне. Быстрая адаптивная радиация в этих условиях свидетельствует о ненасыщенности среды и, тем самым, о некогерентности эволюции таксона. Переход к параллелизму, т.е. канализированной эволюции, видимо, соответствует переходу к когерентной её фазе (Северцов А.С., 1987).

В целом проблема темпов эволюции неизменно привлекает внимание палеонтологов, т.к. изменения организации в филогенетических рядах и изменение числа дочерних таксонов в

последовательно сменяющих друг друга фаунах и флорах представляет собой наиболее употребительные характеристики темпов эволюции. Оба показателя тесно связаны между собой: число дочерних таксонов может быть сведено к числу этапов преобразования организации. Выбор того или иного показателя темпов эволюции определяется, главным образом, удобством обработки имеющегося материала и задачами исследования.

На темпы эволюции влияют очень многие факторы: насыщенность или ненасыщенность экосистем, т.е. наличие свободных ниш, величина популяций данного вида, количество изменчивости и интенсивность отбора по данному признаку, уровень организации особей данного вида, тип онтогенеза, наличие или отсутствие организационных запретов, не позволяющих организму меняться в том или ином направлении, и, видимо, множество других факторов. Поэтому темпы эволюции при рассмотрении их на микро- и макроэволюционном уровнях варьируются в очень

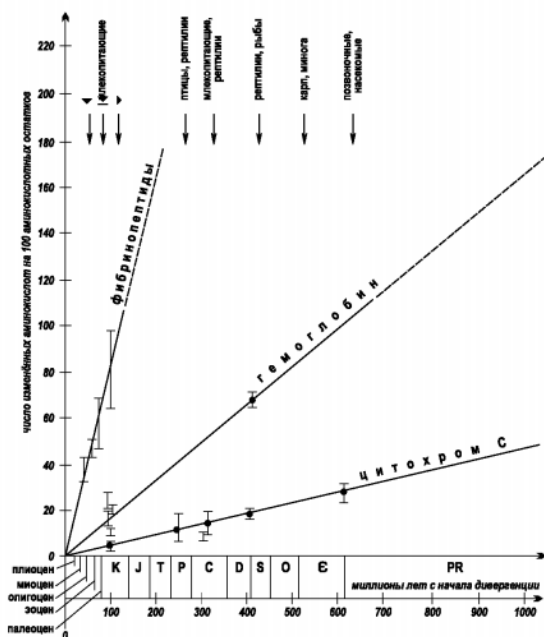


Рис. 3.4.6. Скорости молекулярной эволюции различных белков (по Diskerson, 1971 (из А.С. Северцова, 1987))

широких пределах: от нуля у персистентных форм до видообразования за одно поколение при возникновении новой видовой формы путём ауто- или аллоплоидии. Так, известен случай, когда в Канаде в единственном саду возникла за 60 лет новая раса яблоневой плодовой мушки, паразитирующая на груше. С другой стороны, из балтийского янтаря (эоцен, 40 млн. лет назад) известно более 10 видов насекомых, не отличающихся от современных. Иными словами, темп эволюции — это функция, зависящая от большого числа переменных. Любая из этих переменных может иметь ведущее значение на данном этапе филогенеза и уступить своё ведущее значение на следующем этапе другой переменной. Поэтому наиболее общая характеристика темпов эволюции — их неравномерность и непостоянство. Неравномерно относительно друг друга эволюционируют разные уровни организации и разные системы внутри одного и того же уровня, даже если эволюция каждой из них равномерна (рис. 3.4.6).

С разной скоростью эволюционируют разные популяции одного вида и разные виды данного таксона (рис. 3.4.7).

Видимо, поэтому до сих пор нет ни одной общепринятой теории темпов эволюции. Можно констатировать, что данная структура или данный таксон эволюционировали с той или иной скоростью, но считать темпы эволюции такой же характеристикой таксона или определённого уровня организации как его морфология и экология не представляется возможным.

ФОРМЫ ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП. Существуют две элементарные формы филогенеза: *филетическая* и *дивергентная* эволюция.

Филетическая эволюция — это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе, эволюционирующем во времени как единое целое. Особую форму филетической эволюции, происходящей при переходе конкретной популяции с одной адаптивной вершины на другую (новую или оставшуюся прежде незанятой) представляет собой квантовая эволюция. При таком переходе она должна пересечь определённую адаптивную долину.

Дж. Симпсон (Simpson G.G., 1944) предположил, что переход на новую адаптивную вершину обычно совершают небольшие популяции, эволюционирующие с необычайно высокими скоростями. Переходный период, в течение которого популяция занимает новую вершину, сравнительно короткий. На протяжении этого периода популяция бывает представлена относительно небольшим числом особей по сравнению с их числом в более нормальные периоды истории данной линии. Однако количество фенотипических и генотипических изменений может быть в период перехода гораздо больше, чем в течение несравненно более длительных периодов обычной филетической эволюции.

Продуктом квантовой эволюции может быть новая группа организмов любого таксономического ранга — от вида до рода и до более высоких категорий. Квантовая эволюция не обязательно должна участвовать в видообразовании, но в некоторых случаях такое участие возможно. Зато происхождение новых крупных групп, таких, как семейства и отряды, вероятно, связано обычно с квантовой эволюцией (Simpson G.G., 1944, 1953).

Палеонтологическая история многих семейств и отрядов животных представляет собой длинную запечатлённую в палеонтологической летописи последовательность, на протяжении которой в эволюции преобладали *горотелические* или *брадителические скорости*; этой истории предшествует гораздо более короткий период времени, о котором не сохранилось никаких данных и во время которого, по-видимому, возникла данная группа. Палеонтологическая летопись свидетельствует о том, что в периоды обычной филетической эволюции популяции были большими, а скорости эволюции — горотелическими или брадителическими. И, напротив, отсутствие или редкость ископаемых данных, относящихся к периоду возникновения и основного развития той или иной группы, соответствует допущению о малых размерах популяции при квантовой эволюции. Постулированные особенности квантовой эволюции позволяют объяснить крайнюю редкость так называемых недостающих звеньев в палеонтологической летописи. По самому характеру квантовой эволюции следует ожидать, что прямые палеонтологические данные относительно этого процесса должны быть редкими. Тем не менее, в нескольких благоприятных случаях сохранились палеонтологические данные, свидетельствующие о квантовых сдвигах. Один из них — переход от

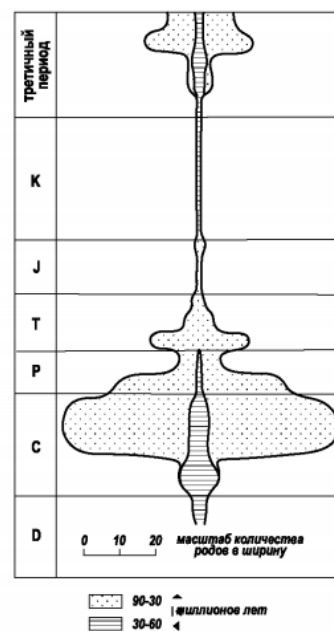


Рис. 3.4.7. Схема распределения во времени 237 родов амфибий (по Мюллеру, 1955 (из А.С. Северцова, 1987))

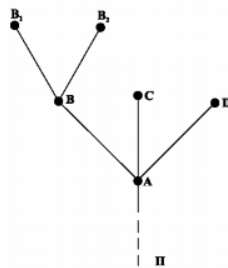
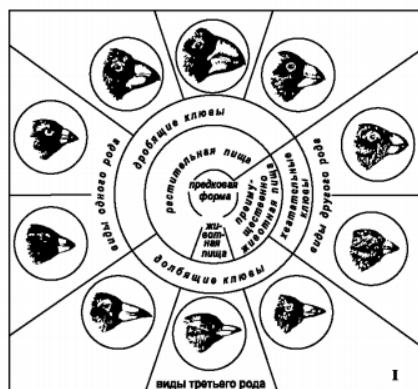


Рис. 3.4.8. Дивергентная эволюция клювов у вьюрковых птиц
I — возникновение разных видов в процессе изменения типов питания; II — схема дивергентной эволюции: A-D — результаты эволюции.

(из А.С. Северцова, 1987).

или менее выраженное генотипическое и морфофункциональное сходство. Представления о том, что филетическая эволюция и эволюционная дивергенция как самостоятельные типы эволюции есть некое упрощение того, что происходит на самом деле, поскольку два названных типа нередко переплетаются друг с другом (Грант, 1980).

Для того чтобы обсуждение этого вопроса стало яснее, В. Грант (1980) предложил различать два широких типа направленной эволюции: 1) филетические направления и 2) видообразовательные направления (speciational trends). Филетическое направление представляет собой постепенное прогрессивное эволюционное изменение в пределах данной филетической линии. Это явление, присущее исключительно филетической эволюции. Отдельные стадии при этом бывают представлены последовательными видами, а не современными друг другу биологическими видами. Хорошими примерами служат разные роды лошадей — *Merychippus* в миоцене и *Pliohippus-Equus* в плиоцене-плейстоцене. Другим примером служит направление эволюции строения коренных зубов в линии ныне вымерших плейстоценовых европейских слонов — от *Elephas planifrons* до *E. Merodionalis* (рис. 3.4.9).

Видообразовательное направление представляет собой ступенчатое продвижение вперед в результате последовательного ряда изменений типа видообразования. Каждый новый вид ряда продвигается дальше в данном направлении эволюции. Это направление представлено биологическими, а не последовательными видами. Как видно из рисунка 3.4.10, преобладающим типом эволюции является видообразование, а не филетическая эволюция. Видообразовательное направление — суммарный результат последовательных видообразований.

При филетической эволюции консервативная предковая форма и происходящая от неё более прогрессивная форма временно сосуществуют как два современных друг другу биологических вида. Линия P-Q (см. рис. 3.4.10) хотя и состоит из последовательности видов, в буквальном смысле не содержит последовательных видов; поэтому в соответствии с принятыми здесь критериями линия P-Q отражает не филетическое, а видообразовательное направление.

В видообразовательных направлениях довольно значительные изменения могут произойти и, вероятно, происходят за более сжатые сроки, чем в филетических направлениях.

Поэтому видообразовательные направления способны развиваться быстрее, чем филетические.

Видообразовательные направления, возможно, весьма обычны. Трудно сказать, однако, сколь велика их частота, поскольку идентифицировать такие направления в тех случаях, когда палеонтологическая летопись неполная, довольно сложно. Видообразовательное направление легко принять за филетическое, и наоборот.

Ископаемые остатки по той или иной группе, поскольку они бывают собраны из различных

стопохождения к пружинящей механике конечности в семействе Equidae, а другой — переход от питания листьями деревьев к питанию травой у того же семейства. Дивергентная эволюция заключается в образовании на основе одной предковой формы двух или нескольких производных (рис. 3.4.8). Она приводит к дифференциации более крупных таксонов на более мелкие, напр., классов на отряды, родов на виды.

Как филетическая, так и дивергентная эволюция протекает на общей генетической базе, поэтому между организмами сохраняется более

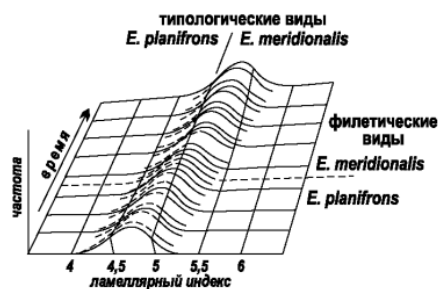


Рис. 3.4.9. Филетические направления в линии ископаемых европейских слонов *Elephas planifrons* — *E. Merodionalis* (по В. Гранту, 1980)

Ламеллярный индекс служит мерой количества эмали на коренных зубах. Филетические виды соответствуют последовательным видам, а типологические виды — таксономическим видам.

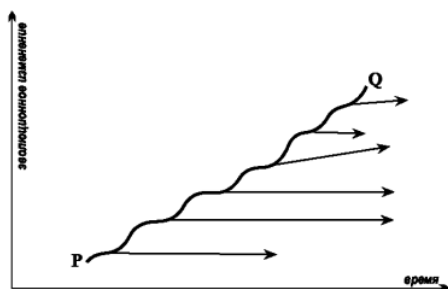


Рис. 3.4.10. Направление видообразовательной эволюции (по В. Гранту, 1980)

Направление (линия P-Q) представляет собой результирующий вектор последовательных видообразовательных изменений в данном направлении.

Рис. 3.4.10. Направление видообразовательной эволюции (по В. Гранту, 1980)

Направление (линия P-Q) представляет собой результирующий вектор последовательных видообразовательных изменений в данном направлении.

отложений, обычно несколько разбросаны по отношению к подлинному филогенетическому дереву. В публикуемом на основании таких данных филогенетическом дереве, т.е. в филогенетической гипотезе, имеются пробелы и неясности. В сущности, на основании одних и тех же неполных ископаемых данных можно построить разные филогении в зависимости от того, как будут соединены боковые линии в тех местах, где в летописи имеются пробелы.

О. Абель (Abel, 1929) и Дж. Симпсон (Simpson G.G., 1953) проводят различие между *Ahnenreihen* (предковыми рядами) и *Stufenreihen* (ступенчатыми рядами); такое различие помогает решить проблему интерпретации данных. Эти два способа эволюции схематически изображены на рисунке 3.4.11, где последовательность a-e соответствует *Ahnenreihe*, а A-E — *Stufenreihe*. Палеонтологические данные по какой-нибудь группе нередко находятся в точках A, B, C, D и E, тогда как точки a, b, c, d и e неизвестны. В таких случаях первым побуждением будет соединить точки A, B, C, D и E в филогенетический ряд. Но это, очевидно,

будет неверно, и если ясно представлять себе все те западни, в которые можно попасть при интерпретации данных, то можно признать A, B, C, D и E за боковые ветви и сделать вывод о том, что эволюция данной группы происходила по линии a-e.

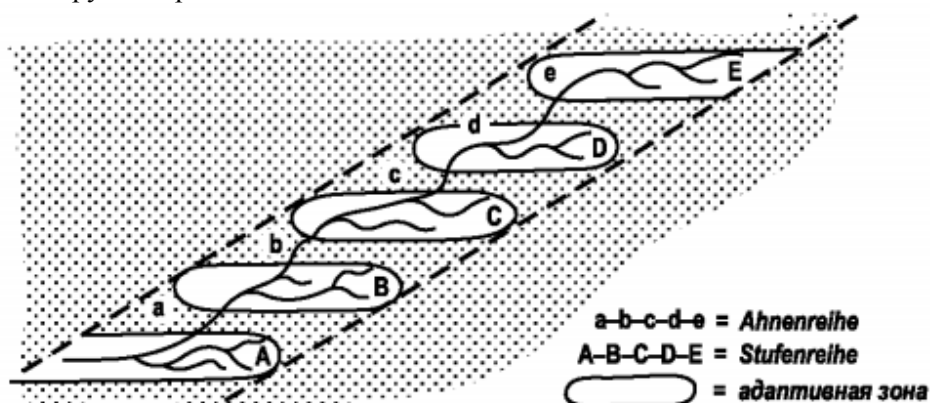


Рис. 3.4.11. *Ahnenreihe* (предковый ряд) и *Stufenreihe* (ступенчатый ряд) в процессе занятия ряда адаптивных зон (по G.G. Simpson, 1953)

Equidae — это та группа, для которой известны и *Stufenreihe* и *Ahnenreihe*. Найденный в Старом Свете палеонтологический ряд, состоящий из *Hyracotherium*, *Anchtherium*, *Hypohippus*, *Hipparion* и *Equus*, сначала считали филогенетической последовательностью, но позднее обнаружилось, что это ряд боковых ветвей. Истинный филогенетический ряд, *Ahnenreihe*, найден в Северной Америке, где и происходила в основном эволюция лошади. Североамериканский ряд *Hyracotherium*, *Miohippus*, *Merychippus*, *Pliohippus* и *Equus* образует *Ahnenreihe* этой группы (Simpson G.G., 1953). Из данных палеонтологии это один из примеров, когда группа, быстро выработавшая поверхностные, односторонние адаптации к какому-то образу жизни, впоследствии вытесняется группой, эволюционировавшей медленнее, но выработавшая более комплексные, «сбалансированные» адаптации.

Другая форма соотносительной эволюции — *параллелизм* — реализуется в двух или нескольких группах, связанных более или менее отдалённым родством, которое основано на дивергенции от общего предка. В связи с общностью части генофондов, унаследованных от предков, у них возникают сходные адаптации в условиях действия факторов отбора в одинаковом направлении. Параллельное филогенетическое развитие двух родственных групп обеспечивается реализацией закона гомологических рядов. Примером параллелизма является эволюция одногорбого и двугорбого верблюдов в Африке и Центральной Азии, имеющих сходные адаптации к жизни в пустынях.

Параллелизм можно наблюдать и в родственных группах организмов, разобщённых временем. Так, во второй половине кайнозойской эры в семействе кошачьих такой признак, как саблезубость (гипертрофия клыков верхней челюсти), возникал по крайней мере четырежды у представителей четырёх разных родов (рис. 3.4.13).

Эволюционные эксперименты на бактериях подтвердили, что эволюция отчасти предсказуема, хотя в ее основе лежат случайные мутации. Это связано с тем, что число возможных эволюционных траекторий ограничено, так как ограничено число жизнеспособных комбинаций мутационных изменений (отсюда параллелизмы), и зависит от степени выраженности эпистаза. Адаптивная ценность конкретных мутаций сильно зависит от того, какие мутации закрепились ранее. Сходные приспособления могут появляться в результате параллельного образования одинаковых мутаций в одном и том же гене и/или гораздо чаще разных наборов мутаций в одном и том же комплексе генов. Параллельные приспособления появляются чаще в результате изменений в регуляторных, а не белок-кодирующих участках генов (Tenaillon et al., 2012 и мн. др.).

При такой соотносительной форме эволюции, как *конвергенция*, генетическое родство и общность генотипов отсутствуют, однако две (или более) группы оказываются вынужденными решать сходные экологические задачи, обитая в одной и той же среде.

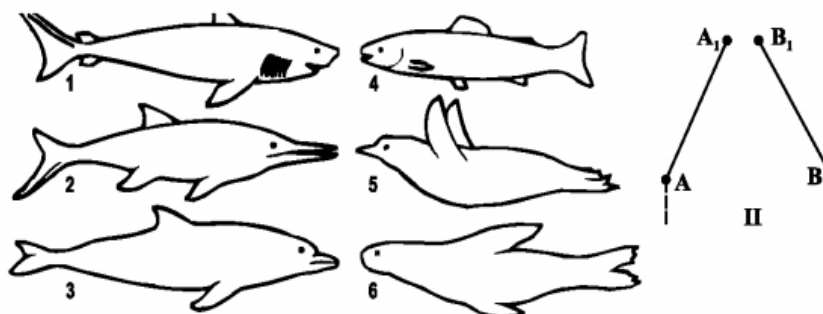


Рис. 3.4.12. Конвергентная эволюция формы тела позвоночных

I - водные животные разного происхождения; II — схема конвергентной эволюции. 1 — акула, 2 — ихтиозавр, 3 — дельфин, 4 — костная рыба, 5 — пингвин, 6 — тюлень; A-A₁, B-B₁ — этапы эволюции (из А.С. Северцова, 1987).

В связи с этим у них возникают и одинаковые адаптации, затрагивающие, однако, лишь некоторые поверхностные и не распространяющиеся на генотип признаки. Примером конвергентной эволюции являются форма тела и особенности локомоции в воде у акул, водных пресмыкающихся — ихтиозавров и китообразных млекопитающих, внутреннее строение которых полностью соответствует особенностям, характерным для классов, к которым они относятся (рис. 3.4.12).

Генетическим механизмом появления эволюционных инноваций (новых признаков), приводящих к тем или иным формам эволюции групп могут являться: мутации в белок-кодирующих областях генов, мутации в регуляторных областях генов, дубликации генов с последующим возможным разделением функций (предположительно является основным механизмом у эукариот), горизонтальный перенос генов (основной механизм заимствования генов или генных комплексов других организмов у прокариот) и симбиогенез - объединение нескольких организмов в единый “сверхорганизм” (при этом может происходить массивный перенос генов одного из симбионтов в геном другого) (Chen et al., 1997; Pudhomme et al., 2006; Kishida, 2008; Werner et al., 2010; Baker et al., 2013 и др.).

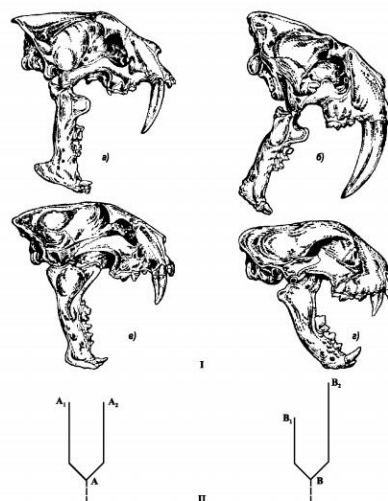


Рис. 3.4.13. Параллельная эволюция саблезубости у кошачьих (из А.С. Северцова, 2005)

I — черепа саблезубых кошек в разные периоды кайнозойской эры; II — схемы параллельной эволюции.

а) — махайрод (олигоцен), б) — смилодон (миоцен), в) — лжесаблезубая кошка (олигоцен), г) — саблезубый тигр (плейстоцен); A-A₂ — этапы синхронного параллелизма, B-B₂ — этапы асинхронного параллелизма.

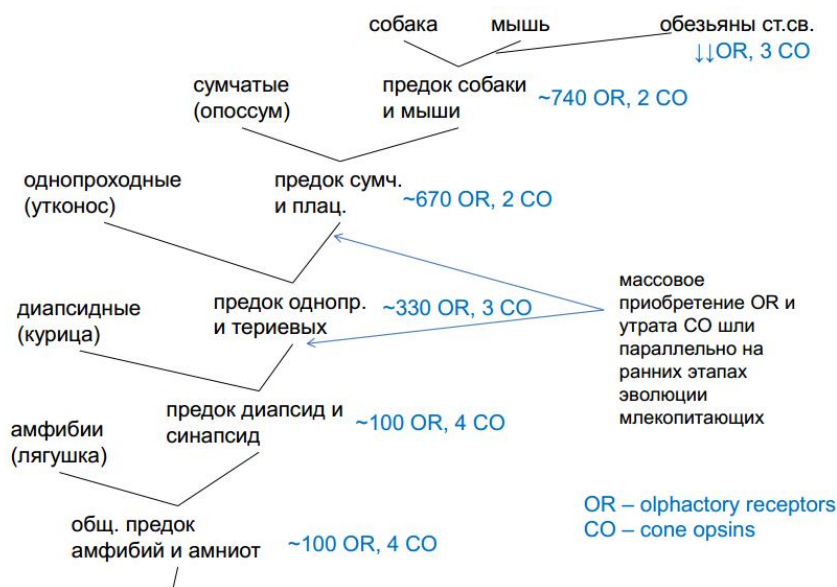


Рис. 3.4.13. Эволюция обонятельных и световоспринимающих рецепторов путем дупликации у наземных позвоночных (по Kishida, 2008)

Согласно рис. 3.4.13 в раннем каменноугольном периоде общий предок наземных позвоночных имелись около 100 обонятельных и 4 светочувствительных рецептора (имели хорошее тетрахроматическое зрение). После разделения линии на диапсиды и синапсиды (поздний каменноугольный период) началась массовая дупликация обонятельных и утрата световоспринимающих рецепторов, которая поддерживалась отбором в течение всей истории синапсид. Это направление было связано с положением синапсид, которые вынуждены были стать в основном ночными формами из-за конкуренции с сильной диапсидной группой (динозавры). После вымирания динозавров и переходом млекопитающих на дневной образ жизни зрение у большинства из них осталось бихроматическим за исключением обезьян Старого света, у которых произошла дупликация и появление трихроматного зрения.

3.5. ДРУГИЕ КОНЦЕПЦИИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

ЭКОЦЕНТРИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ. Микроэволюционные изменения канализированы экосистемами и, в свою очередь, стабилизируют эти экосистемы. Видообразование меняет состав экосистем и функциональные отношения в них (хотя и не всегда приводит к их эволюции). Макроэволюционные же изменения по экоцентрической концепции неразрывно связаны с эволюцией экосистем.

Как может выглядеть превращение филогенетической ветви в макротаксон? Какой-то вид вселяется в новую для него экосистему. Разумеется, лишь в редких случаях для него может найтись неиспользованная экологическая ниша или он может «отобрать» её у какого-либо другого компонента экосистемы. Гораздо чаще вселенец оказывается приуроченным к начальным этапам сукцессии или же к краевой зоне экосистемы, где связи между её компонентами не всегда устойчивы и слаженны. По мере приспособления к экосистеме под действием естественного отбора популяция вида начинает использовать всё большую часть какой-либо экологической ниши экосистемы. Следовательно, её реализованная и фундаментальная ниши принципиально меняются — образуется новый вид. Это означает элементарное эволюционное изменение экосистемы по *интродукционному** типу. Если такой процесс повторится многократно в разных экосистемах, то клада окажется состоящей из заметного числа видов. Пространственное разобщение — необходимое условие видообразования, относящегося к одному из популяционных типов, т.е. таких типов, где основой нового вида становится изменённая популяция, а не несколько особей. Оно происходит в том случае, когда исходно некоторая экосистема занимала обширную территорию, а затем физико-географические условия в её локальных областях или во всей области её распространения изменились. При этом как итог *дивергенционного*** и (или) *анагенетического**** эволюционных процессов образуются новые экосистемы с новыми биотопами, причём возникшие экосистемы становятся максимально приспособленными к тем условиям, в которых они существуют.

* *Интродукция* (от лат. *introducio* — введение) — переселение особей какого-либо вида растений и животных за пределы естественного ареала, в места, где они раньше не жили.

**** Дивергенция** от лат. *divergo* — расхождение признаков и свойств у первоначально близких групп организмов в ходе эволюции.

***** Анагенез** — процесс прогрессивного развития группы, не связанный с распадом её на боковые ветви.

В этой концепции ведущая роль отводится биогеоэкологическому контролю эволюционного процесса. Это допустимо, так как сформировавшиеся виды животных тесно связаны с теми компонентами экосистем, из которых складывается их реализованная ниша. Однако, сведение эволюции популяций видов только к биоэкологическому контролю неправомерно. В геологической истории есть примеры, когда абиотическая (физико-химическая) среда выступала иницирующим фактором системной перестройки жизни, т.е. сильные и долгосрочные экологические изменения физико-химического характера приводят к прогрессивной эволюции.

Современные данные о популяции вида свидетельствуют о существовании динамических процессов, по-разному протекающих в населении одного вида на разных территориях. Так, анализируя структуру динамики рыси в Канаде, исследователи выделяют 3 типа колебаний, связанных с Тихоокеанским морским, Континентальным и Атлантическим морским климатическими регионами. Таких примеров дифференциации популяций относительно физико-химических параметров множество.

Наличие несинхронности динамики численности позволяет предположить, что, по крайней мере, в ряде случаев в пространстве, занимаемом видом, могут быть выделены группировки, характеризующиеся независимостью функционирования.

Для ряда видов популяционная динамика может определяться различным морфофизиологическим качеством животных, находящихся на разных фазах популяционного цикла.

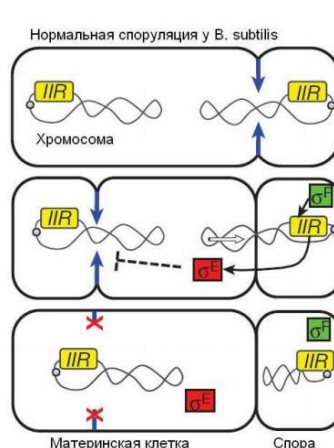
Гетерогенность популяции может определяться не только генетическими различиями в структуре населения определённых территорий, но и негенетическими информационными процессами, определяющими те или иные особенности эксплуатации ресурса, такими как, напр., особенности поведения.

По мнению Дж. Симпсона (1948), если какие-нибудь близкие виды, принадлежащие к одной кладе, оказываются в результате описанных процессов компонентами ряда новых экосистем, то в дальнейшем их эволюция идёт вместе с экосистемами. При этом какие-то виды дивергируют, какие-то сменяют друг друга во времени. Естественно, что одновременно может происходить и вселение в другие экосистемы, и возникновение новых видов за счёт диверсификационных процессов. Это ещё более обогащает состав клады и способствует увеличению разнообразия в ней, но, по-видимому, первые два процесса преобладают. В итоге клада испытывает филетическую эволюцию. Для экосистем, в которых формируются эндемичные виды, типична эволюция по диверсификационному типу; клада в итоге даёт картину квантовой эволюции.

Суммируя изложенное, можно построить следующую схему макроэволюции. Начало процесса макроэволюции, а именно — образование исходных видовых популяций макротаксона с принципиально иными приспособлениями к среде, чаще всего связано с формированием новых экосистем, причём преимущественно с диверсификационным типом их эволюции. Дальнейший расцвет макротаксона, прежде всего, увеличение числа и разнообразия составляющих его видов, обеспечивается эволюцией экосистем по интродукционному, дивергенционному и анагенетическим типам. Это приводит к участию данного таксона (причём в важной роли) во многих экосистемах.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ (ЭТЭ). Основные постулаты теории.

Эволюция — это процесс преобразования таксонов. Биологические таксоны представляют собой в большей или меньшей степени неперекрывающиеся (дискретные) группы фенотипов: каждый фенотип может принадлежать только одному таксону. Благодаря своей дискретности таксоны отличаются друг от друга. Таксоны дискретны, потому что составляющие их фенотипы устойчивы по отношению к изменениям, постоянно происходящим в геноме популяций в среде их обитания (при условии, что эти изменения не превышают определённого порогового значения). Следовательно, теория эволюции должна объяснять, каким



Пример исследования, результаты которого похожи на демонстрацию работоспособности модели ЭТЭ.

Bacillus subtilis. В плохих условиях эти бактерии производят споры; процесс споруляции хорошо изучен.

В норме регуляторный белок σ^F , образующийся в будущей споре, активирует ген *spoIIAB*. Его продукт активирует другой сигнальный белок, σ^E , который блокирует формирование второй септы на противоположном конце материнской клетки.

Синими стрелками показан процесс образования септы, которая отделяет будущую спору от материнской клетки. Кольцевые хромосомы показаны в виде двух перекрученных петель.

Eldar A., Chary V.K., Xenopoulos P., Fontes M.E., Loson O.C., Dworkin J., Piggett P.J., Elowitz M.B.. Partial penetrance facilitates developmental evolution in bacteria // Nature. 2009. V. 460. P. 510-514

образом происходит переход из одного устойчивого фенотипического состояния в другое (Шишкин, 1987, 1988 а, б).

ЭТЭ рассматривает эволюцию как преобразование онтогенеза под контролем экосистемы, в которой обитает популяция. Согласно этой теории, основной механизм формирования эволюционных новшеств отличается от классической схемы и выглядит примерно так: внешнее воздействие (напр., резкое изменение среды) приводит к дестабилизации онтогенеза, что приводит к появлению разнообразных «морфозов» – аномальных фенотипов (реализуются доселе скрытые альтернативные пути развития). Если какой-то из аномальных фенотипов окажется «удачным» (адаптивным в новых условиях), отбор в дальнейшем будет закреплять мутации, повышающие вероятность реализации именно этого альтернативного пути развития. В результате аномалия станет новой нормой. Это называют «генетической ассимиляцией морфозов». В ходе стабилизации новой нормы возникают новые скрытые альтернативные пути развития, которые смогут реализоваться при следующем «кризисе». Особенность этой модели в том, что эволюционное преобразование не начинается с генетических изменений, а заканчивается ими. «Эволюционные изменения начинаются с фенотипа и распространяются по мере их стабилизации в направлении генома, а не наоборот» (М.А. Шишкин). Это не ламаркизм, т.к. «фиксация эволюционных изменений в геноме» происходит на основе дарвиновского механизма, то есть путем закрепления отбором случайных мутаций (см схему, демонстрирующей модель ЭТЭ; источник: <http://www.bio.msu.ru>).

Концепция генетической ассимиляции морфозов, используемая этой теорией, не предполагает непременно скачкообразного формообразования путём превращения онтогенетической аберрации в новый таксон: всё дело в степени различия между морфозом и нормальным фенотипом, и это различие вовсе не обязательно должно быть большим: процесс преобразования таксонов включает длительную последовательность циклов инадаптации и эвадаптации, в ходе которых всё новые морфозы ассимилируются и превращаются отбором в фенотипы, всё более уклоняющиеся от предковой формы (Гродницкий, 2001).

С точки зрения ЭТЭ таксономический ранг определяется ёмкостью ниши, которую может занять новый фенотип, и степенью отличия новой ниши от исходной. Фактически, теория не даёт предсказаний о скорости эволюции и допускает любое её значение, будь то плавное восхождение, пологая или крутая лестница, либо вертикальный взлёт. Поэтому для дальнейшего развития теории особенно необходима разработка представления о закономерностях эволюции экосистем (Жерихин, 1993 а, б, 1994, 1997).

За пределами круга компетенции ЭТЭ лежит также направленность эволюции. Это явление имеет единственное простое объяснение, которое изложено на языке адаптации (Гиляров, 1966) и тесно связано с понятием адаптивного компромисса (Расницын, 1987). Гипотеза М.С. Гилярова (1966) предполагает наличие селективного равновесия между определёнными свойствами организма. Например, в стабильных условиях повышенная плодовитость самок насекомых может быть связана с пониженной приспособленностью, поскольку дополнительное количество яиц, содержащееся в брюшке матери, увеличивает её вес и, соответственно, уменьшает миграционные способности, сокращая количество доступного субстрата, пригодного для развития личинок, и поэтому уменьшая вероятность выживания потомства. Как следствие, рост плодовитости запрещён отбором.

Однако определённое начальное изменение может вывести фенотип из равновесного (компромиссного) состояния. Например, у многих насекомых функция расселения частично переносится на личинок первого возраста. Поскольку личинки могут расселяться только пассивно, то вероятность их попадания в подходящие условия сравнительно невелика. Поэтому для сохранения адаптированности необходимо повышение плодовитости самок. Соответственно, возрастает их масса и сокращаются лётные способности, что вызывает необходимость очередного увеличения числа личинок и, соответственно, плодовитости имаго — и так далее, вплоть до полной потери подвижности самок у некоторых групп насекомых. Фактически, начальное изменение приводит в действие положительную обратную связь, которая обуславливает дальнейшую направленность эволюционного процесса (Гиляров, 1966).

Следствием направленности эволюции является её необратимость. Это достаточно очевидная эмпирическая закономерность, характеризующая эволюцию старших таксонов. По всей видимости, необратимость их изменения связана с необратимыми преобразованиями экосистем. Во всяком случае, трудно объяснить необратимость эволюции, исходя из свойств индивидуального развития организмов: на уровне видов и популяций эволюция представляется вполне обратимой по отношению к отдельным признакам и целым фенотипам.

Наиболее банальные случаи восстановления былого облика отдельных структур —

самопроизвольные и экспериментально индуцированные атавизмы. Например, при контакте с зубной мезенхимой мышцы эпителий челюсти куриного эмбриона образует эмаль — признак, утраченный птицами вскоре после дивергенции от рептилий в меловом периоде, т.е. почти 100 млн. лет назад (Hall, 1983; Гилберт, 1995). Как любой морфоз, атавизм может переходить в наследственное состояние. Это явление, когда в ходе эволюции признак исчезает из фенотипа таксона, а затем вновь появляется у потомков, А.Ф. Емельянов (1987) называет *инстраврацией*, а А.В. Иванов (1998), рассматривающий его на обширном палеонтологическом материале, — «колеблющимися тенденциями».

Судя по всему, к разряду явлений, объясняемых на экосистемном уровне эволюции, также принадлежит отмеченный С.С. Шварцем (1980) факт, что масштабная эволюция и образование старших таксонов происходит на материках, а не на островах. На первый взгляд, это странно, поскольку островное видообразование — предмет множества канонических примеров эволюции: достаточно очевидно, что острова представляют области быстрого образования новых форм. Почему же эти формы редко имеют ранг выше родового?

Одно из возможных объяснений лежит вне ЭТЭ. Видимо, слишком значительно уклоняющиеся морфозы не бывают адаптивны, поэтому сальтационное происхождение старшего таксона — невозможное событие. Комплекс приспособлений, характеризующих старший таксон, может сформироваться только на основе длинной цепи малых направленных изменений. Последнее возможно в достаточно больших, не островных экосистемах, где изменение одной популяции вызывает изменения у других видов: возникает своего рода цепная реакция с положительной обратной связью, которая действует тем дольше, чем большее число популяций входит в экосистему.

Экосистемный контроль над эволюцией, предполагаемый эпигенетической теорией, ставит вопрос о природе внешних воздействий, способных вывести экосистему из состояния эволюционного равновесия.

С точки зрения эпигенетической теории, прямая передача информации от фенотипа к генотипу не нужна. Новое соответствие между фенотипом и генотипом устанавливается в результате отбора среди наиболее жизнеспособных морфозов на повышение устойчивости их морфогенеза. При этом морфологические перестройки, сопровождающие развитие морфозов и их наследственное закрепление, не соответствуют определённым мутациям генов. Один и тот же морфоз может быть ассимилирован благодаря очень большому числу разнообразных генетических изменений, индивидуальность каждого из которых не влияет на характер эволюции. Например, недоразвитие конечности при педоморфозе у хвостатых земноводных может быть вызвано низкой скоростью деления или низкой миграционной способностью клеток (Alberch, Gale, 1985). На каждый из этих параметров влияет огромное число генов, белки которых определяют такие свойства клеток, как подвижность, способность изменять форму, реагировать на определённые химические стимулы, соединяться с другими клетками, выделять межклеточное вещество определённого состава и т.д. (Oster et al., 1988).

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) основана на допущении, согласно которому между генами и дефинитивными признаками фенотипа, так же как между этими признаками и приспособленностью, существует однозначное соответствие (Шишкин, 1988 а, б). При таком подходе можно пренебречь тем, что признаки фенотипа, оцениваемые естественным отбором, формируются в ходе индивидуального развития. Это позволяет рассматривать фенотип (и онтогенез в целом) просто как промежуточную ступень между генами и приспособленностью и приписывать соответствующее значение приспособленности непосредственно генам. Строго говоря, СТЭ приложима к вполне определённому кругу ситуаций, в которых отбор признаков, определяющих приспособленность, равнозначен отбору соответствующих генов. Такие ситуации могут возникать случайно, когда фенотип, оказывающийся под действием отбора, имеет достаточно простое генетическое определение в силу свойств самих определяющих его генов и генных взаимодействий (доминантные, полудоминантные мутации, рецессивные гомозиготы и т.п.). Во всех остальных случаях однозначность соответствия генов и приспособленности подразумевает отбор, направленный непосредственно на механизм генетического определения признака (Шмальгаузен, 1942; Шишкин, 1988 а, б) Между тем, подобного рода отбор связан одним существенным ограничением, а именно — относительной независимостью механизмов генетического и онтогенетического воспроизведения признаков в череде поколений. Признак, имеющий очевидную селективную ценность и хорошо воспроизводимый в онтогенезе, может не иметь собственного генетического определения. Например, изменение социального ранга особи, определяющего успех размножения, может определяться просто её возрастом независимо от генетической конституции. Вообще говоря, всякий признак с широкой

нормой реакции, когда выбор между различными путями развития не контролируется генетически, имеет по определению только онтогенетическую воспроизводимость. Наоборот, признак может быть воспроизводим только на генетическом уровне, безотносительно к своему воспроизведению в онтогенезе. Это, прежде всего, относится к самовоспроизводящимся элементам понимаемой в широком смысле зародышевой плазмы (т.е. включая и соматические структуры с собственным генетическим аппаратом воспроизведения) при условии, что ошибки их воспроизведения не проявляются на уровне фенотипа особи. Например, псевдогены, интроны или любые эгоистические элементы генома. Естественно, что эволюция таких элементов представляет интерес лишь в случае, если она носит направленный характер, о чём говорит неслучайность таксономических различий. Известно, напр., что большинство генов у особей одного и того же вида включает один и тот же набор синонимических кодонов, в то время как в разных таксонах такие наборы различаются. Это нельзя объяснить отбором, т.к. синонимические замены не проявляются в фенотипе (Гродницкий, 2001).

Наиболее же общей причиной автономности генетического и онтогенетического воспроизведения признаков фенотипа является несовпадение объёма генетической и эпигенетической информации. Часть содержащейся в геноме информации о признаке будет по определению утрачиваться, если признак, единый с точки зрения селективной ценности, состоит из компонентов с различным генетическим определением, не связанных при этом каким-либо взаимодействием в онтогенезе. Речь идёт о распространённой ситуации, когда вклад компонентов в фенотипическое значение и приспособленность признака аддитивны при неаддитивности взаимодействия соответствующих генов. Тогда, в частности, случайные колебания отбора могут вести к направленным преобразованиям организации (Креславский, 1987). Наконец, онтогенетической информации может быть больше, чем генетической, не только потому, что часть информации о развитии может поступать из окружающей среды, но и в силу онтогенетической самоорганизации, когда новая информация возникает в связи с пространственной дифференцировкой развивающейся системы. В этом случае отбор оценивает не само по себе фенотипическое проявление генов, но его пространственную локализацию, которая воспроизводима только на онтогенетическом уровне.

В рассмотренных ситуациях коррелированные признаки оказываются связанными косвенными, т.е. не функциональными взаимодействиями. Поэтому во всех случаях отсутствия прямого соответствия между генетическими и онтогенетическими механизмами воспроизведения признака его генетическая детерминация и селективная ценность представляют собой автономно эволюционирующие независимые свойства.

Таким образом, вне рамок СТЭ существует обширный круг эволюционных признаков, объединённых отсутствием однозначного соответствия между генами, фенотипом и приспособленностью. По аналогии с введённым Уоддингтоном (Waddington, 1957) понятием эпигенетических процессов онтогенеза эволюционные процессы, протекающие без непосредственного действия отбора на генетически детерминированные признаки, естественно назвать эписелекционными процессами эволюции. К ним относятся такие эволюционные изменения фенотипа, которые лишь опосредованно связаны с происходящей под действием отбора эволюцией признаков, подобно тому, как организация эпигенетических процессов онтогенеза лишь косвенно связана с информацией, закодированной в геноме. Грань между селекционной и эписелекционной эволюцией проходит между совместным ответом на отбор частей функциональной системы, формообразовательного аппарата или группы сцепления генов, с одной стороны, и, с другой — опосредованными (безотборными) изменениями других функциональных, морфогенетических или генетических систем, взаимодействующих (но не функционально) с системами, меняющимися под действием отбора. Выходя за рамки СТЭ, приходится констатировать невозможность применения к анализу эписелекционных процессов математического аппарата популяционной генетики. Можно лишь наметить предварительную их классификацию.

Типы эписелекционных процессов. 1. Наиболее известен и наиболее очевиден обширный тип адаптивных эписелекционных преобразований организации, связанных с изменениями признаков, обладающих широкой нормой реакции. Так как онтогенетические, физиологические и поведенческие адаптации могут формироваться в пределах одного жизненного цикла без отбора, то дальнейшая их эволюция может происходить в пределах уже существующей, сформировавшейся в ходе предшествующей эволюции адаптивной нормы. Обычно подобные признаки рассматриваются лишь как адаптации, т.е. как способ снижения смертности в нестабильных условиях независимо от природы этих флуктуаций — средовой или генетической (Шмальгаузен, 1968). Важно, однако, что подобные эпигенетические адаптации, среди которых наиболее известны адаптивные модификации,

могут воспроизводиться в череде поколений и служить базой для дальнейшей эволюции — как нормы реакции данного признака, так и других признаков фенотипа.

Например, накопление нейтральных замен — аминокислот в белковых молекулах, обусловлено во многих случаях способностью этих молекул сохранять свои функциональные свойства в широком диапазоне конформационных изменений. Но по мере накопления замен изменения конформации приведут к тому, что селективная нейтральность всей совокупности замен будет утрачена и начнёт действовать естественный отбор, который будет восстанавливать нормальное функционирование молекулы в целом, но на основе уже изменённой последовательности аминокислот.

Аналогично может происходить и адаптация к внешней среде. Согласно данным В.А. Бузуна (1989), около 20 лет назад стали накапливаться сообщения о нападении серебристых чаек (*Larus argentatus*) на других птиц и мелких млекопитающих. Хищничество формировалось на основе некрофагии, т.е. способа добывания корма, изначально свойственного этому виду. Однако само хищничество уже привело к формированию новых стереотипов поведения: возникли приёмы групповой охоты и приёмы умерщвления жертвы ударами клюва, специально направленными в её шею или голову. Новая адаптация, ещё не ставшая нормой поведения всего вида, уже служит основой для дальнейшей перестройки других признаков.

Хищничество серебристых чаек — лишь один из способов добывания пищи особями этого, чрезвычайно пластичного по своей экологии и поведению вида. Сомнительно предположить, что существует отбор, направленный на генетическую ассимиляцию этой формы поведения, которая, вероятно, вообще не может стать признаком с жёсткой генетической детерминацией, поскольку каждое взаимодействие хищника и жертвы неповторимо во многих своих чертах. Известно, что выращенные в неволе хищные птицы и млекопитающие, не обученные своими родителями приёмам охоты, будучи выпущенными на волю, не в состоянии самостоятельно обеспечить себя пищей, хотя все морфологические и частично поведенческие адаптации, необходимые для охоты, у них имеются.

В.А. Бузун (1989) показал, что хищничество постепенно распространяется среди чаек на основе обучения (социальной наследственности), что и обеспечивает воспроизводство этого признака в череде поколений. Нетрудно представить себе, что более или менее постоянное хищничество независимо от степени генотипической обусловленности этого способа добывания пищи приведёт к дальнейшей эволюции связанных с ним и поведенческих, и морфологических признаков, напр., формы клюва.

Итак, обычное соотношение между эволюцией и отбором оказывается инвертированным: эволюция, идущая на основе изначальной и чисто фенотипической пластичности, формирует условия для отбора, направленного на совершенно иные признаки фенотипа. В настоящее время трудно оценить распространённость в природе эписелекционной эволюции, основанной на адаптациях в пределах нормы реакции. Однако сама адаптация на основе пластичных признаков фенотипа встречается, по-видимому, чаще, чем адаптация на основе генетического полиморфизма (Северцов А.С. и др., 1991).

2. Второй тип эписелекционных процессов во многом противоположен первому. К нему относится эволюция признаков, жёстко детерминированных генетически, но слабо или совсем не влияющих на эпигенотип. Это свойственно таким признакам, как структура кариотипа, мобильные элементы генома, «супергены», «эгоистическая ДНК» и т.п. Мейотический дрейф, по-видимому, не относится к эпигенетическим процессам, поскольку, в конечном счёте, речь идёт о дифференциальной выживаемости гамет. Напротив, эволюционная фиксация генной конверсии, неравного кроссинговера и т.п. могут происходить лишь при условии, что части генома, будучи эквивалентными в отношении вклада в приспособленность, различаются способом своего воспроизведения. Самовоспроизводящиеся генетические элементы могут входить в состав самовоспроизводящихся генетических комплексов более высокого порядка. Их перераспределение между подобными комплексами очень слаб? или никак не сказывается на развитии организма (Doolittle, Sapienza, 1980; Orgel, Crick, 1980; Dover, 1981). В то же время, оно может изменять вероятность их воспроизведения в череде поколений. Автономность от фенотипа и обуславливает эписелекционный характер эволюции подобных признаков.

Другая возможность состоит в том, что способ, которым ассоциируются «генетические» элементы, может влиять на точность их воспроизведения. Известно, что СТЭ не способна объяснить наблюдаемую высокую изменчивость и таксономические различия по числу хромосом, по числу их плеч, по распределению гетерохроматиновых локусов, числу и локализации повторов и т.д. Поддержание этой изменчивости посредством отбора подразумевало бы огромный сегрегационный

груз. Поскольку этот груз не выявлен, можно предположить, что основная масса подобных изменений, имеющих таксономическое значение, возникает просто в силу недостаточной точности воспроизведения соответствующих частей генома. Следовательно, эволюция структуры и числа хромосом зависит от дифференциальной стабильности самовоспроизведения ассоциаций генов, причём эта стабильность не может быть оптимизирована отбором. В этом смысле справедливы утверждения, что эволюция кариотипа не является объектом отбора. Таким образом, эволюция самовоспроизводящихся «генетических» структур эписелекционна. Примером может служить «мужской половой фактор» у осы *Nasonia vitripennis* (Godfray, Harvey, 1989). У самцов этого вида обнаружена дополнительная В-хромосома, содержащая многочисленные tandemные повторы, среди которых доминирует последовательность длиной 171 нуклеотид. При первом митотическом делении зиготы действие этой ДНК приводит к тому, что все другие хромосомы самца конденсируются в общую массу и не принимают участия в делении клеток. В результате, из диплоидной зиготы получается гаплоидный самец, передающий свою В-хромосому при следующем спаривании. Концентрация этой хромосомы возрастает в популяции при инбридинге. Таким образом, объединенная при В-хромосоме эгоистическая ДНК воспроизводит сама себя при уничтожении собственного генома.

3. К третьему типу эписелекционных процессов относятся эволюционные преобразования (или фиксация) признаков, общим свойством которых является то, что они представляют собой косвенные и не функциональные следствия отбора, идущего по другим признакам. В этом смысле можно говорить о самоорганизации: рассматриваемые преобразования обусловлены пространственным (или структурным) взаимодействием разных коррелятивных систем.

Если эписелекционный признак не снижает приспособленности и существует механизм, поддерживающий его воспроизведение в ряду поколений, он будет сохраняться и может стать типичным для таксонов высокого ранга. Это важно учитывать при рассмотрении эволюции морфогенеза, которая, возможно, почти целиком основана на косвенных эффектах отбора. Поскольку адаптивность морфогенеза означает лишь возможность его продолжения вплоть до формирования функциональных структур фенотипа, сам морфогенез связан с приспособленностью лишь опосредованно, через функционирование дефинитивных структур. Например, у амфибий нейруляция происходит сворачиванием нервной пластинки в нервную трубку, и нейроцель возникает «автоматически» в результате этого сворачивания. У костистых рыб нервная пластинка не сворачивается. Её клетки агрегируют, формируя плотный тяж, а нейроцель образуется вторично, в результате расхождения клеток внутри этого тяжа. Налицо два разных механизма формирования нервной трубки, каждый из которых присущ таксону высокого ранга. Однако если у амфибий удалить поверхностный слой клеток нервной пластинки, то образования, сворачивания и смыкания нервных валиков не происходит. Нейруляция идёт так же, как у костистых рыб: формируется плотный тяж клеток, в котором вторично образуется канал. Таким образом, способ формирования нервной трубки определяется влиянием поверхностного слоя эктодермы. У Teleostei этот слой преобразовался в наружную клеточную оболочку, служащую для защиты эмбриона и не принимающую участия в нейруляции.

Очевидно, что механизм нейруляции сам по себе никогда не подвергался отбору. Объектом отбора могло быть только формирование защитной оболочки зародыша, и эта эмбриоадаптация была достигнута путём обособления наружного слоя клеток. Тем самым утрачивается морфологический субстрат апикобазальной поляризации клеток презумптивной нейроэктодермы, что делает невозможным изгиб клеточного пласта. Возникает совершенно новая комбинация морфогенетических процессов, в которой два компонента нейруляции — агрегация клеток и формирование нервной трубки — оказываются разобщёнными, причём их разобщение происходит без участия отбора. Возможным это оказывается только именно потому, что изначальная связь этих компонентов была морфологической, но не функциональной. Фиксация этого признака также, по видимому, не может стать объектом генокопирования (генетической ассимиляции) под действием отбора. Эволюционная стабильность поддерживается здесь лишь эпигенетически: покуда у костистых рыб поверхностный слой клеток зародыша формирует защитную оболочку и не участвует в образовании дефинитивных структур, нейруляция будет происходить путём агрегации клеток.

Таким образом, удаётся выделить по крайней мере три типа эписелекционных процессов и, соответственно, три категории признаков, возникающих без непосредственного действия естественного отбора, но, в отличие от индивидуальной изменчивости, закономерно воспроизводящихся от поколения к поколению и являющихся свойством таксонов, а не особей. Это, во-первых, направленное изменение признаков с широкой нормой реакции, воспроизводство которых

зависит от информации, поступающей из внешней среды, включая экологические и этологические внутривидовые взаимодействия. Во-вторых, это эволюция признаков, тесно связанных с геномом, т.е. имеющих собственный механизм генетического воспроизведения, воспроизводство которых не зависит ни от взаимодействия фенотипа с окружающей средой, ни от онтогенеза. К третьей категории относятся признаки, эволюция которых является косвенным следствием отбора, меняющего функциональные или морфогенетические системы, причём ни сам признак, ни его связь с системой, эволюционирующей под действием отбора, отбору не подвергаются (Северцов А.С., 1987). Исходя из этого, общее определение эписелекционной эволюции можно сформулировать следующим образом: это процесс возникновения, фиксации и направленного изменения фенотипических признаков, являющийся косвенным следствием отбора, идущего по другим признакам организации. Важно подчеркнуть, что эписелекционная эволюция принципиально отличается от процесса канализации эволюционных преобразований за счёт сложившейся в ходе предшествующей эволюции структуры морфологических корреляций или, что то же самое, онтогенетических ограничений. Дело в том, что морфогенетические корреляции, ограничивающие множество доступных отбору фенотипов, могут иметь чисто селекционное происхождение. Напротив, косвенные последствия отбора можно интерпретировать как процесс эволюционной самоорганизации — не только в смысле возникновения новых структурных или функциональных элементов системы, но и потому, что отбор не имеет прямого отношения к их возникновению. Признаки, возникающие при эписелекционном процессе по влиянию на приспособленность могут быть адаптивными, и нейтральными, и вредными, но в любом случае их возникновение формирует новую конструктивную основу для дальнейшей эволюции.

Некоторые учёные полагают, что эписелекционные процессы играют ведущую роль в прогрессивной эволюции, в формировании метаболических трансформаций и в порождении пространственно-временной организации биосистем. По мнению А.У. Игамбердиева (1992), возникновение новой информации предваряется затратами энергии. Применительно к биологической системе разделение прямой и обратной реакций, генерация бифуркаций и т.д. являются поначалу «расточительством» и исходно не могут рассматриваться как адаптивный процесс; напротив, они снижают адаптивные возможности системы. Только после закрепления бифуркации (в результате формирования либо нового цикла, либо других систем утилизации новообразующегося вещества) затраты энергии могут окупаться. Для закрепления бифуркации необходима генетическая избыточность, которая обеспечивает закрепление в геноме формирующейся новой структуры в виде программы её реализации. Из этого следует, что не генетические изменения (мутации, рекомбинации) определяют прогрессивную эволюцию: они лишь закрепляют новую структуру, формирование которой оказалось возможным благодаря реорганизации потоков вещества и энергии в биосистеме. Именно метainформация (выраженная в эпигенетических структурах) определяет возможность появления соответствующей информации (генетических структур). Транспозонные взрывы, онкогенез и т.д. в условиях неустойчивости среды и её изменений как бы подтверждают это правило. Эпигенетическое изменение, которое закрепляется генетически иногда только потому, что позволяет по-новому интерпретировать уже имеющийся генетический текст (за счёт изменения функционирования систем генетической регуляции), не является в общем случае адекватным приспособлением к действию внешней среды. Новое свойство, ставшее, напр., предпосылкой для замыкания нового цикла, не есть в тривиальном смысле приспособление, но есть предварение новой эволюционной реализации, новой экологической ниши, т.е. эти ниши возникают вместе (одновременно) с появлением новых признаков, но не предшествуют им.

Центры происхождения новых форм должны быть приурочены к тем местообитаниям, где расходование энергии менее сказывается на выживании. Только появление механизмов, окупающих это расходование энергии, позволяет новообразованным формам мигрировать из центров происхождения. Это является основой фито- и зооспрединга (Мейен, 1987).

Полезна или нет новая структура, определяется не средой, предшествовавшей появлению этого эволюционного изменения, а той изменённой средой, которая сопутствует его появлению и распространению. Предсказать заранее весь комплекс этих изменений в общем случае нельзя, поэтому «истинность» или «сложность» новых структур будет определяться именно через фальсификацию, а не через соответствие заранее заданной косной реальности.

Всё же, видимо, противопоставлять эписелекционную и селекционную эволюцию неправомерно. Если бы не было отбора, не было бы и эписелекционной эволюции. Поскольку эписелекционные процессы оказываются возможными в силу относительной автономности генетических и онтогенетических механизмов наследственного воспроизведения признаков, т.е. в связи с возникновением эпигенотипа, можно предполагать, что роль эписелекционной эволюции

возрастала по мере усложнения организации.

Дестабилизация развития может облегчать формирование новых адаптаций. Она «перекидывает мостик» от одного стабильного состояния к другому, что ценно, когда переход нельзя осуществить за счет одной мутации («перепрыгнуть пропасть одним прыжком»). Исследования, проводимые в наши дни показывают реалистичность сценария, предлагаемого ЭТЭ. Но все же это пока больше похоже на экзотику, чем на магистральный путь эволюции.

Устойчивость траектории развития, ведущей от зиготы к дикому типу, обозначается термином *эквивинальность* и отражает тот факт, что развивающийся организм может достичь одного и того же конечного состояния различными путями и следуя из различных начальных состояний (Webster, Goodwin, 1982). Это же свойство онтогенеза М.А. Шишкин (1987, 1988 а) называет *забуференностью*: развивающаяся система обладает множеством взаимосвязанных регуляторных механизмов, которые возвращают её в прежнее состояние, если какие-либо факторы вызвали отклонение хода развития.

Устойчивая онтогенетическая траектория названа термином *креод*. В общем смысле креод — это траектория, которая притягивает близлежащие траектории (Уоддингтон, 1970). Зрительно креод может быть представлен в виде глубокого жёлоба, по которому скатывается шарик — развивающийся организм; если по какой-либо причине движение шарика отклоняется в сторону от дна жёлоба, то затем шарик вновь возвращается на стандартную траекторию.

Индивидуальное развитие способно создать не один, а множество фенотипов: креодам свойственно ветвиться. Зрительным образом такой системы развития является *эпигенетический ландшафт* (Waddington, 1975) (рис. 3.5.1).

Развитие по основному креоду приводит к стандартному фенотипу, развитие по дополнительным траекториям — к онтогенетическим абберациям, иначе называемым морфозы.

Морфозы — это необычные фенотипы, неустойчиво наследуемые уклонения онтогенеза, выходящие за пределы нормальной изменчивости данной популяции и возникающие в ответ на действие непривычных факторов. Морфозы могут также образовываться в ответ на селективно обусловленное изменение размеров тела (цит. по Д.Л. Гродницкому, 2001).

Морфозы возникают в результате нарушения зародышевых регуляторных механизмов. Признаки каждого морфоза детерминированы характером взаимодействия зародышевых зачатков и не зависят от природы факторов, вызывающих нарушение регуляции. Этот важнейший вывод, что морфологические признаки специфичны по отношению к состоянию зародыша и неспецифичны к характеру возмущений, был впервые сделан Р. Гольдшмидтом (Goldschmidt, 1938, 1940, 1955), который является, таким образом, родоначальником представления об онтогенезе как о системе из множества взаимосвязанных процессов, иначе — об *эпигенетической системе*.

Эпигенетикой называется раздел биологии о причинных взаимодействиях между генами и их продуктами, образующими фенотип (Уоддингтон, 1970), или, иными словами, о механизмах онтогенетического развития (Hall, 1983; Lovtrup, 1988). Так или иначе, эпигенетика — синоним биологии развития или эмбриологии на клеточном уровне. Эпигенетическая система есть нечто находящееся над фенотипом и генотипом и определяющее их изменение в ходе эволюции. Нарушающие факторы могут быть внешними либо внутренними. Внешние факторы — это любые изменения условий существования и развития, настолько сильные, что вызывают переход развития на запасной креод (см. рис. 3.5.1 А). Внутренние факторы — это любые изменения структуры зиготы (в первую очередь — её генотипа), изменяющие соотношение креодов, так что дополнительная траектория становится основной (см. рис. 3.5.1 Б). Можно сказать, что при действии внешнего толчка возникает *фенокопия* морфоза, а при наличии внутренних отклонений — его *генокопия* (на языке

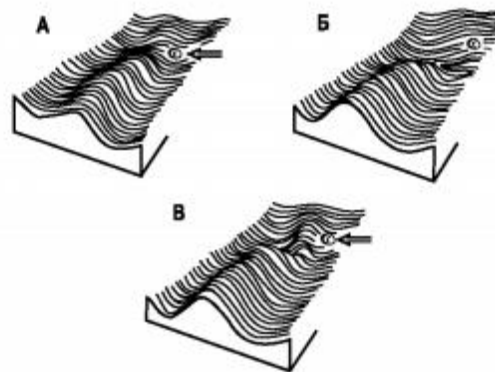


Рис. 3.5.1. Эпигенетический ландшафт и повреждающие воздействия (по Waddington, 1975; М.А. Шишкину, 1987, 1988 а (из Д.Л. Гродницкого, 2001))
А — развитие переходит на дополнительный путь под влиянием внешнего шока (стрелка); Б — то же, под действием мутации, разрушившей стенку креода; в — промежуточное состояние

СТЭ — мутантный фенотип), причём резкой границы между фено- и генокопиями не существует, как не существует и ненаследуемых изменений: облик любого морфоза и вероятность его формирования в онтогенезе определяются структурой эпигенетического ландшафта; соответственно, любой морфоз в большей или меньшей степени наследуем (Шишкин, 1984 б).

С точки зрения различных теорий, фено- и генокопии имеют разное значение для эволюции. Для СТЭ главное — генокопии, возникающие при рекомбинировании скрытых мутаций генов и хромосом. В соответствии с эпигенетической теорией, естественный отбор оперирует преимущественно фенокопиями морфозов.

Эпигенетическая теория рассматривает эволюцию как процесс преобразования онтогенеза под влиянием изменений, происходящих в окружающей среде. Эта теория предполагает, что в ходе эволюционного изменения популяция старого вида утрачивает фенотипическую устойчивость, и затем переходит в новое состояние, сперва очень изменчивое, но обретающее новую устойчивость в ходе последующей эволюции.

Начальная утрата устойчивости происходит под действием запорогового изменения в среде, где происходит индивидуальное развитие организма: смена условий развития нарушает нормальную координацию онтогенетических процессов, приводя к появлению необычных фенотипов (фенокопий морфозов) и, соответственно, к возрастанию внутривидовой изменчивости. Фенокопии наследуются неустойчиво. Вместе с тем, они представляют собой новый материал для естественного отбора. Если какой-либо из вновь появившихся морфозов оказывается способным существовать в изменившихся условиях, то стабилизирующий отбор в пользу нового фенотипа сокращает изменчивость популяции и приводит к генетической ассимиляции этого морфоза (Waddington, 1975), перестраивая популяционный геном таким образом, что в пределах эпигенетического ландшафта происходит углубление одного из бывших запасных креодов. В результате фенокопия морфоза становится новой наследуемой нормой, в соответствии с которой будет впредь проходить онтогенез большинства особей популяции. Последовательные утрата и приобретение фенотипической устойчивости составляют элементарный *эволюционный цикл*.

Таким образом, эволюционное изменение начинается в экосистеме и заканчивается в геноме (Северцов А.Н., 1939; Красилов, 1984; Vermeij, 1987). Это положение делает эпигенетическую теорию альтернативной неodarвинизму, который рассматривает эволюцию как прямо обратную последовательность событий: от нового гена к новой экосистеме.

Только ли изменение экологической среды канализирует эволюционный процесс? Влияние особенностей организмов тоже, несомненно, сказывается канализирующим образом на ходе микро- и макроэволюции. Любой организм, находясь в среде, вынужден для самосохранения выполнять ряд функций. В осуществлении любой функции чаще всего участвует несколько органов, а иногда и весь организм, который является аппаратом, осуществляющим основную функцию живого — жизнедеятельность.

Каждая мутация, проявление которой ведёт к оптимизации приспособленности по какому-то фактору вследствие модификации уже имеющегося аппарата, канализирует последующие эволюционные изменения в этом же направлении и поэтому в общем случае снижает вероятность дальнейшей оптимизации приспособленности к тому же фактору. Когда же вероятность в результате такого процесса становится исчезающе малой, приспособление предстаёт в виде законченного аппарата, вполне стабилизированного в отношении выполнения определённой функции — аппарат либо работает по назначению, либо не работает и редуцируется. Впрочем, он может быть перестроен в дофункциональном состоянии или умножен с тем, чтобы часть одинаковых аппаратов функционировала по прямому назначению, а часть перестраивалась. Наконец, он может быть надстроен новыми приспособлениями. Это показывает, насколько план строения влияет на возможности дальнейшей эволюции. Общий итог из сказанного следующий: макроэволюция неразрывно связана с эволюцией экосистем, а сохранение общего плана строения макротаксона обусловлено морфогенетическими и морфофункциональными ограничениями, что согласуется с представлениями об асимптотическом характере адаптаций.

Экологическое изменение, запускающее эволюционный цикл, можно представить с двух сторон — это либо изменение привычной экосистемы, либо вселение организма в новую экосистему. В обоих случаях организм имеет шанс выжить, если в новых для него условиях имеются подходящие ресурсы, не(неполно)используемые другими изменение видовой комплексы адаптаций начинается с перестройки поведенческого репертуара (Thorpe, 1945; Мейен, 1975). В этом случае естественно предположить, что последующий отбор будет благоприятствовать приобретению морфологических черт, которые наиболее соответствуют выполнению новой функции (Кокшайский, 1980; Северцов

А.С. и др., 1991).

Изменение поведения может быть также спровоцировано спонтанным появлением нового фенотипа: известны примеры уродцев, выживающих благодаря перестройке поведения, позволяющей адекватно использовать необычные морфологические признаки (Carothers, Balda, 1970; Waddington, 1975; Peters, 1991 и др.).

С точки зрения эпигенетической теории, объяснение феномена дестабилизации фенофона не встречает препятствий, поскольку прямо следует из постулатов теории. Согласно ЭТЭ, эквифинальный ход онтогенеза, завершающийся образованием дикого типа, обеспечивается внутренними регуляционными механизмами эпигенетической системы. Значительное отклонение условий от нормальных неизбежно снижает эффективность регуляции и приводит к нарушению эквифинальности, т.е. к увеличению изменчивости (Шмальгаузен, 1946, 1982; Waddington, 1975; Шишкин, 1988 а). Таким образом, новые условия развития влияют на онтогенез независимо от отбора, а новая изменчивость, возникающая на начальном этапе эволюции, имеет негенетическое происхождение. Напомним, что с позиций синтетической теории эволюции (СТЭ), наиболее распространённым объяснением является понятие дестабилизирующего отбора, противоположного стабилизирующему отбору. Можно полагать, что он соответствует ситуации, когда в новой обстановке прежде оптимальный фенотип теряет адаптивное преимущество, стабилизирующий отбор в его пользу прекращается, и выживают и размножаются несколько разных фенотипов либо их непрерывный спектр — фактически отбор идёт на увеличение разнообразия. Скрещивания разных фенотипов дают ещё более разнообразное потомство, в результате общая изменчивость популяции возрастает. В согласии с этой гипотезой, изменчивость велика в начале каждого поколения и затем уменьшается вследствие стабилизирующего отбора.

В природе при автономном развитии зародыш подвергается непосредственному модифицирующему влиянию непривычных физико-химических и биологических средовых факторов, чаще всего — климатических и трофических (Falconer, 1989). Так, присутствие солей кадмия повышает изменчивость ростовых параметров у брюхоногих моллюсков (Forbes et al., 1995), питание необычным кормом вызывает рост изменчивости ферментативной активности в популяции рисового долгоносика (Holloway et al., 1997), переход на новое растение увеличивает фенотипическую изменчивость тлей (Шапошников, 1961, 1965; Сапунов, 1983), а развитие при необычной температуре повышает разнообразие морфологических признаков дрозофилы (Imasheva et al., 1997).

В итоге можно констатировать, что причины дестабилизации фенофона популяции, осваивающей новую среду обитания, по-разному объясняются на языках синтетической и эпигенетической эволюционных теорий. СТЭ предполагает, что дестабилизация вызывается отбором в новой среде, ЭТЭ — что изменчивость возрастает под действием новых условий развития на морфогенез потомства. В свете ЭТЭ понятие дестабилизирующего отбора не нужно, поскольку изменчивости происходит по причинам, не зависящим от адаптивной ценности фенотипов. Понятие дестабилизирующего отбора не нужно и тогда, когда интродуцированный организм находит в новой среде несколько потенциальных экологических ресурсов. Специализация на эксплуатации каждой разновидности ресурса вызовет увеличение разнообразия исходной популяции, однако такие ситуации сводимы к набору частных ниш, в пределах каждой из которых действие стабилизирующего отбора имеет специфический характер.

По мнению А.П. Расницына (1987), начало эволюционного изменения возможно только при повышенной вероятности выживания особей — в среде обитания, которую он назвал *мягкой*. Иными словами, для начальной стадии эволюции необходим не сильный, как это часто считают (Raineu, Travisano, 1998), а, наоборот, слабый отбор, когда необычные новые фенотипы, далёкие от оптимальности, имеют шанс оставить потомство. Последнее возможно только при отсутствии давления со стороны конкурентов и хищников. По этой причине виды легче образуются на островах. По этой же причине в геологической истории земли крупные всплески формообразования происходили одновременно с массовыми вымираниями либо сразу после них (Красилов, 1984; Расницын, 1987, 1988; Грант, 1991; Жерихин, 1992). Процесс наследственного закрепления новых признаков называется *генетической ассимиляцией морфоза* (Waddington, 1975). В качестве примера можно привести один из экспериментов К. Уоддингтона, суть которого заключалась в следующем: куколки дикого типа *Drosophila melanogaster* подвергались 4-часовому тепловому шоку при 40°C через 17-23 часа после образования пупария. Некоторые особи реагировали на тепловое воздействие образованием морфоза: одна из двух поперечных жилок на крыльях имаго была прервана. Этих особей скрещивали между собой, а их потомство снова подвергали шоку и отбору. В течение нескольких поколений в экспериментальной популяции возрастала доля особей, реагирующих на

тепло образованием морфоза, пока через 10-12 генераций не достигла 90 %. По ходу эксперимента часть потомства каждого поколения развивалась без теплового воздействия. Через 14 поколений среди этих особей появились первые имаго с прерванной жилкой, через 16 поколений они составляли 1-2 % популяции. Скрещивание этих особей в течение ещё нескольких поколений дали линии, в некоторых из которых 100 % мух обладали прерванной поперечной жилкой даже при развитии в постоянной температуре 18°C. Таким образом, морфоз стал новой наследственной нормой.

К. Уоддингтон (Waddington, 1975) и его последователи рассматривали генетическую ассимиляцию в ходе полового размножения, однако ассимиляция возможна и в отсутствие рекомбинации. Например, отбор на скорость размножения в вегетативных клонах плевела *Lolium perenne* привёл к наследованно закреплённым изменениям уже через четыре поколения (Breese, Thomas, 1965). Кроме этого, известно много случаев генетической дифференциации партеногенетических клонов. Рекомбинация отсутствует во время партеногенеза. Поэтому генетическая ассимиляция при партеногенезе может происходить только за счёт генных и хромосомных мутаций, причём несогласованные изменения в гомологичных хромосомах приводят к тому, что кариотип становится практически недиплоидным (Blackman, 1981; Sunnucks et al., 1996; Hales et al., 1997). С позиций СТЭ обычно полагают, что для возникновения генетической изменчивости, достаточной для эволюции, необходимы либо высокая численность популяций, либо несколько сотен поколений (цит. по Д.Л. Гродницкому, 2001). Однако, как показывают эксперименты ГХ. Шапошникова (1961, 1965), то и другое излишне: генетическая ассимиляция морфоза при партеногенезе достижима в условиях лабораторного опыта (значит, при сравнительно небольшом числе особей) в течение 10-15 поколений.

Генетически ассимилированный морфоз (генокопия морфоза) отличается от его исходной фенокопии. На это обстоятельство настойчиво указывали И.И. Шмальгаузен (1946) и Г.Ф. Гаузе (1941, 1984). Причина различия заключается в том, что первоначальная фенокопия формируется под действием средового фактора на определённую стадию развития. Ассимиляция заключается в подборе всевозможных аллелей и геносочетаний, которые тем или иным способом способствуют формированию морфоза. Вместе с тем, новый генотип изменяет физико-химические свойства и (или) характер поведения клеток во многих тканях организма на многих стадиях развития, таким образом определяя возникновение многих отличий фенокопии от генокопии. Неспецифичность факторов нарушения онтогенеза объясняет, почему генотип, способный к наследственной передаче экологически адекватного морфоза, может быть подобран очень быстро, причём независимо от способа размножения. Любой морфоз, вызванный внешним воздействием, может быть наследственно закреплён в процессе стабилизирующего отбора: все морфозы встречаются в виде генокопий (Гаузе, 1941). Чтобы сделать последнее утверждение очевидным, не нужны специальные аргументы, поскольку о его справедливости свидетельствует опыт человечества в области практической селекции: огромное число выведенных пород, сортов, линий и рас — не что иное как ассимилированные морфозы. Поэтому, вопреки позиции неодарвинизма, генетическую ассимиляцию морфозов следует рассматривать не как любопытный частный случай, а как одно из основных звеньев эволюционной теории, отражающее неминуемый этап процесса эволюции.

Множество потенциальных генетических способов ассимиляции каждого морфоза делает несущественным наличие или отсутствие каждой отдельной геновариации. В этой связи понятно, почему разнообразие конкретных аллелей и их сочетаний не имеет существенного значения для направления и скорости эволюции. По мнению Д.Л. Гродницкого (2001), изображение эволюции в виде изменения частот отдельных генов, составляющее теоретическую основу любого учебника по эволюционной биологии, по существу почти ничего не сообщает о биологическом (экологическом, функциональном, морфологическом) характере эволюционного процесса.

С позиций представлений А. Вейсмана (Weismann, 1904) о наследственности, также трудно объяснить, почему мутантные фенотипы, будучи в значительной мере или полностью случайны, появляются в популяциях в многократных повторностях. Современная СТЭ обычно ссылается на бесконечно большую численность природных популяций, позволяющую неоднократно мутировать всем потенциально неустойчивым участкам ДНК. Однако мутации точно так же повторяются и в экспериментальных культурах, не обладающих высокой природной численностью. Причина противоречия — неправомерное отождествление понятий «мутация гена» и «мутация фенотипа» (Рейвин, 1967; Шишкин, 1988 а). Для эпигенетической теории это противоречие не существует: генетические мутации действительно более или менее случайны, однако их внешнее проявление ни в коей мере не случайно (Шмальгаузен, 1982; Alberch, 1989), поскольку строго ограничено морфогенетическими процессами, которые формируют один и тот же фенотип в ответ на самые

разные средовые и генетические воздействия. Следовательно, эволюция на своём первом этапе идёт посредством естественного отбора фенотипических вариаций, которые не зависят от требований адаптивности, но отнюдь не случайны по отношению к исходному фенотипу и формирующему его онтогенезу. Неслучайность нового фенотипа относительно новой экониши появляется в ходе дальнейшего стабилизирующего отбора. Неспецифичность генетических изменений, обеспечивающих наследственную фиксацию данного морфоза, ставит вопрос о том, может ли конкретный генотип ассимилировать любой морфоз, формируемый онтогенезом? Иными словами, существует ли генетические ограничения скорости эволюционного процесса? Возможно, ответ должен быть положительным, в особенности учитывая тот факт, что полиморфизм генов далеко не безграничен и обычно не превышает нескольких десятков аллелей по каждому локусу (Глазко, 2000). По крайней мере, многие считают генетическое ограничение эволюции реальностью (Futuyma et al., 1993, 1994, 1995; Rose et al., 1996 и др.) и в подтверждение приводят, напр., сообщение К. Уоддингтона (Waddington, 1961, 1975) о неэффективности отбора на ассимиляцию морфоза в инбредных линиях плодовой мушки. Вместе с тем, ассимиляция морфоза *Bithorax* у дрозофилы возможна на фоне инбридинга (Ho et al., 1983). Очевидно, что проблема генетических ограничений эволюции требует дальнейших исследований.

В связи с тем, что формирование морфозов является необходимой стадией эволюционного процесса, нормальные признаки одних видов часто сходны с морфозами других, близких видов. Вместе с тем, достаточно очевидно, что природные виды не являются только лишь ассимилированными морфозами друг друга. Уродцы отличны от нормальных фенотипов иными, более изменчивыми пропорциями. Несогласованность размеров органов обуславливает их функционирование, менее совершенное по сравнению с родственными видами: морфозы *инадаптивны* (Расницын, 1986). Поэтому вслед за генетической ассимиляцией нового морфоза отбор сокращает популяционную изменчивость, приводя к становлению нового стандартного фенотипа, соответствующего общим геометрическим зависимостям старшего таксона и локально оптимального по отношению к занимаемой эконише, или иначе, *эвадаптивного* (Расницын, 1986).

Наиболее ясную иллюстрацию процесса эвадаптации дают работы С.С. Шварца (1980) и его коллег по исследованию морфофункциональных аспектов приспособления животных к гипоксии (низкому содержанию кислорода) в горах. Первая реакция организма на недостаток кислорода интенсификация кровообращения. Поэтому низогорные популяции равнинных видов полёвок *Clethrionomus rutilus* и *C. glareolus* характеризуются увеличенным размером сердца. Однако типичные высокогорные виды *C. frater* и *Alticola argentatus* имеют сердце обычной величины. Такие же сравнительные данные получены по домовым мышам, а также другим грызунам и птицам (Шварц, 1980). Аналогично, рыбы, адаптированные к гипоксии, в отличие от мелководных форм, не увеличивают вентиляцию жабр при наступлении дефицита кислорода (Steffensen et al., 1982). В общую картину укладываются и медицинские исследования: у человека — неспециализированного существа — при подъёме в горы возрастает концентрация кислорода в крови, интенсифицируется кровообращение и дыхание (Buskirk, 1978; Dempsey et al., 1982; Houston, 1983; Bouverot, 1985).

Результаты, казалось бы, парадоксальны: популяции видов-генералистов обнаруживают очевидные приспособления к экстремальным условиям, а специализированные виды — нет. Однако, по С.С. Шварцу (1980), горные популяции генералистов — лишь первая стадия эволюции. Интенсивное кровообращение и частое дыхание поначалу адаптивно выгодны, поскольку позволяют проникнуть в новую нишу, однако они требуют увеличенных энергозатрат. Точно так же и высокая концентрация гемоглобина, делая кровь более вязкой, требует совершения большей работы по её циркуляции. Поэтому отбор, медленно превращая ассимилированный морфоз в специализированный горный организм, возвращает ему нормальные морфологические параметры, одновременно вызывая становление типичной черты горных видов — высокого сродства гемоглобина к кислороду (Butler, 1991; Saunders, Fedde, 1994). Например, гемоглобины яков и некоторых высоко летающих птиц состоят из четырёх молекулярных фрагментов с разным сродством к кислороду; каждый фрагмент работает в определённом диапазоне условий (Weber, 1992). Сходным образом, глубоководные животные имеют запасные энергосберегающие метаболические пути, на которые их обмен веществ переключается при понижении концентрации кислорода (De Swaan, Putzer, 1985).

Таким образом, отбор на минимальную энергоёмкость приводит к замене морфофункциональных адаптаций на молекулярно-биохимические, не требующие для своего осуществления дополнительной траты энергии.

Процесс эвадaptации может состоять из множества элементарных эволюционных циклов дестабилизации и стабилизации фенотондов. Изменение одного вида может повлечь изменения других компонентов данной и других экосистем. Поэтому эволюция, раз начавшись, может продолжаться неопределённо долго. Полная событий история природных видов не позволила эволюции остановиться на инадаптивном состоянии и обусловила большую конкурентную способность диких видов по сравнению с домашними животными и культурными растениями (Гродницкий, 2001).

С точки зрения синтетической теории, изменчивость фенотипа — то же, что изменчивость генотипа, которая возникает случайно, вне зависимости от состояния внешней среды и самого



Рис. 3.5.2. Теория пангенезиса Ч. Дарвина (1868; из Э. Стил и др., 2002)

Теория пангенезиса предложена Ч. Дарвином для объяснения причин биологической изменчивости, на которую действует естественный отбор. Основная идея его теории — «упражнения и неупражнения» — заключается в повышении активности органа-мишени, вызванной стимулами внешней среды (напр., токсинами в изменившейся пище). Изменённая метаболическая активность ткани-мишени (в данном случае — печени) приводит к приспособлению, далее, согласно теории, из этого органа выделяются «геммулы», или «пангены», которые попадают в кровеносную систему и из неё в половые клетки. Таким образом, изменённая функция органа фиксируется в половых клетках и наследуется потомками. Следовательно, Ч. Дарвин предположил ламаркистский механизм генетической передачи приобретённых признаков.

приводить к появлению новых генов антител в В-лимфоцитах. Со временем такие соматические мутации могли бы встроиться в ДНК половых клеток. А это расширило бы репертуар наследственной изменчивости, на которую затем действует естественный отбор, сохраняющий «наиболее приспособленных» и приводящий к распространению адаптивных вариаций. Такая последовательность событий есть ни что иное, как проницаемость барьера Вейсмана (концепция А. Вейсмана (Weismann, 1904), которая касается главным образом непрерывности зародышевой плазмы и отсутствия передачи потомкам приобретённых признаков).

Чарльз Дарвин (1868; см. Дарвин, 1991) придерживался именно этой точки зрения в своей теории пангенезиса (рис. 3.5.2).

Наследование приобретённых свойств. Наследование приобретённых признаков оказалось достаточно устойчивой гипотезой, которая в конце прошлого столетия начала приобретать подтверждающий эмпирический материал, одновременно принимая новые очертания.

В наши дни наследование приобретённых свойств является популярным объектом исследований. Схема опытов, подтверждающих возможность наследования приобретённых свойств, такова: особи или культуры клеток, обитающие в специфической среде, подвергаются кратковременному воздействию химического или физического фактора. После возвращения в прежние условия все особи и клетки (или большая их часть) обнаруживают новые признаки, которые

генотипа. Напротив, для эпигенетической теории фенотипические вариации не случайны. Эпигенетическая система обладает ограниченным числом креодов и, как следствие, ограниченной способностью отвечать на внешние воздействия: одни и те же реакции происходят в ответ на принципиально различные влияния. Тем вернее одни и те же изменения среды развития вызывают образование одних и тех же морфозов. Это положение ставит эпигенетическую теорию в непосредственную близость со взглядами Ж.Б. Ламарка (1955). Эволюция по Ж.Б. Ламарку, не отвергая дарвиновского естественного отбора, требует следующей причинно-следственной связи для «запоминания» приобретённого признака клетками в зародышевой линии животных.

Исходная гипотеза Ламарка предполагала: 1) первичность средовых изменений по отношению к морфологическим; 2) адаптивность и 3) наследуемость вновь возникающих признаков. Изменение условия внешней среды могут приводить к изменениям поведения, строения тела, физиологических функций. Новые иммунологические воздействия могут

передаются потомкам (Landman, 1991).

Один из примеров связан с временным блокированием активности генов путём их метилирования (Jablonka, Lamb, 1989). В дифференцированных тканях эукариот многие гены находятся в неактивном метилированном состоянии: метиловый радикал, присоединённый к цитозину, изменяет конформацию молекулы ДНК, делая ген недоступным для регуляторных белков; при репликации ген копируется вместе с метиловой группой (Landman, 1991). Экспериментальное деметилирование приводит к тому, что в тканевых культурах появляются клетки других тканей, причём тканевая специфичность индуцированных клеток сохраняется на протяжении нескольких сотен поколений (Maynard Smith, Szathmary, 1995). Метилирование генов может иметь эффект также на уровне целых организмов большей части растений (Jablonka, Lamb, 1989).

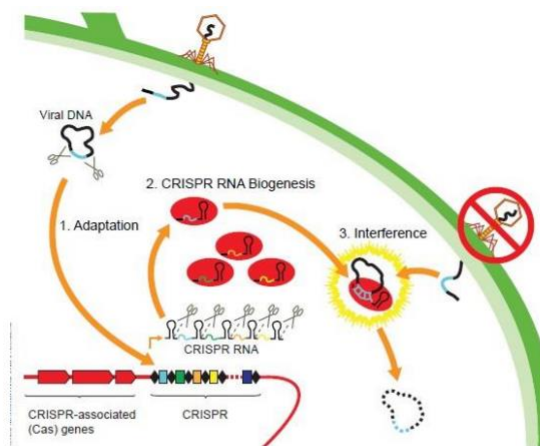
Пример, когда результат более всего соответствует прямому наследованию является открытая в 2005 г. система CRISPR – система иммунной защиты у бактерий – короткие палиндромные повторы, регулярно расположенные группами (CRISPR — Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats).

Другой аналогичный пример — так называемое цитоплазматическое наследование, связанное с передачей потомству какого-либо индуктора — вещества, запускающего экспрессию отдельных генов. Скажем, колонию бактерий, не проявляющих специфической ферментативной активности, помещают в среду с высоким содержанием вещества-индуктора. После того как бактерии начинают синтезировать соответствующий фермент, их переносят обратно в среду, бедную индуктором. Тем не менее, бактерии продолжают проявлять высокую ферментативную активность в течение 100-200 поколений под влиянием индуктора, сохраняющегося и передающегося в цитоплазме (Maynard Smith, Szathmary, 1995).

Цитоплазматическое наследование как способ передачи приобретённых свойств сыграло важную роль в ранней эволюции эукариот: на такой основе возник симбиоз с прокариотическими предшественниками хлоропласта и митохондрий. Вместе с тем, приведённые примеры относятся скорее к разряду модификаций (определённой изменчивости по Дарвину), чем к эволюции, поскольку большинство признаков, приобретаемых и передаваемых через цитоплазму, не ново и связано с активацией ранее сложившихся креодов, ведущих к формированию также не новых приспособительных механизмов.

Поэтому эпигенетическая теория включает только один из возможных механизмов наследования приобретённых свойств — генетическую ассимиляцию морфозов (Waddington, 1942, 1952, 1953). Последовательность эволюционных событий, рассматриваемая теорией, совпадает с ходом эволюции, как её предполагал Ж.Б. Ламарк (1955): признак, появившийся под влиянием средового изменения, со временем становится наследственно закреплённым. Так или иначе, все признаки всех организмов являются приобретёнными в том смысле, что среда развития сыграла определённую роль в их происхождении. С другой стороны, все признаки в какой-то степени наследственны, поскольку отражают определённые потенциальные возможности формообразования, перешедшие от предков (Waddington, 1975).

Приведённые данные позволяют предполагать, что граница между адаптивными и нейтральными морфозами в действительности не существует: эти две категории являются предельными случаями, между которыми располагается спектр признаков различной степени адаптивности. Средовые изменения вызывают ответные онтогенетические реакции, порождающие новые признаки. Использование этих признаков при функционировании организма вызывает компенсаторные реакции других органов, включая изменение поведения. Например, млекопитающие



Иммунный ответ CRISPR/Cas. Три этапа: 1) фрагменты вирусной ДНК вставляются в CRISPR-кластер («адаптация»), 2) CRISPR РНК синтезируются, процессируются, объединяются с белками («биогенез»), 3) Комплементарные участки вирусной ДНК атакуются и уничтожаются («интерференция»).

Credit: Asako Miyakawa and Sam Sternberg. <http://sciencereview.berkeley.edu/read/fall-2012/germ-warfare/>

Рис. 3.5.3. Система иммунной защиты у бактерий (<http://www.bio.msu.ru>).

с врождённым недоразвитием передних конечностей способны научиться ходить на задних ногах; при этом морфология конечностей, таза и осевого скелета оказывается существенно изменённой (Шмальгаузен, 1982). Компенсация нейтрализует функциональные недостатки нового признака и даже может сделать его в какой-то степени адаптивным. Тогда дальнейший стабилизирующий отбор приводит к закреплению нового признака вместе со всем компенсирующим комплексом черт, включая новый поведенческий репертуар. Иными словами, в общем случае экологическая адекватность преобразующегося организма обеспечивается не столько самим эмбриональным морфозом, сколько морфофункциональными изменениями, сопровождающими функционирование организма в новой среде. Очень может быть, что ускорение эволюции по мере усложнения организмов связано с прогрессивным развитием нервной системы: чем она сложнее, тем легче организмы находят функциональное применение морфозам, возникающим при смене условий, тем меньше вероятность вымирания и больше шансов на образование нового таксона. При этом сами морфозы являются не адаптивными, а скорее *протоадаптивными* (Gans, 1974) и являются первой стадией на пути становления нового фенотипа, эвадантированного по отношению к новой экологической нише. В итоге, в отличие от неодарвинизма, эпигенетическая теория представляет эволюцию как в значительной мере целесообразное изменение.

Модель миграции В-лимфоцитов памяти: приложения для генов «домашнего хозяйства». Могут ли соматические клетки проникать в репродуктивные органы и, таким образом, вступать в тесный физический контакт с половыми клетками? По мнению Г. Ротенфлу (Rothenfluh, 1995) роль такого «связника» могут играть В-лимфоциты*. Они способны мигрировать в репродуктивные ткани самцов и самок, доставляя возникшие в соме мутантные информационные ДНК-последовательности вариабельных областей к мужским и женским гаметам (сперматозоидам и яйцеклеткам). Для этого, возможно, требуются в качестве генного вектора или источника обратной транскриптазы эндогенные ретровирусы.

Эндогенная ретровирусная обратная транскриптаза могла бы продуцировать кДНК** копии клеточных генов, которые ещё содержат интроны (некодирующие последовательности). Это может быть кДНК других, не имеющих отношения к антителам генов, экспрессирующихся в В-клетке. Их может быть сотни. Это могут быть гены, принадлежащие и к семействам тканеспецифичных генов, которые определяют функции лимфоцитов, и гены «домашнего хозяйства», обеспечивающие жизнедеятельность клетки. Белковые продукты большинства генов «домашнего хозяйства» высоко консервативны. Многие из этих генов эволюционно очень древние, они необходимы для функционирования клетки (к ним относятся, напр., гены, контролирующие энергетические пути, синтез новых мембран, репликацию хромосомной ДНК, а также упаковку молекул ДНК в хромосомах).

По определению, пока не появится редкая полезная для генов «домашнего хозяйства» мутация, такие гены должны иметь ДНК-последовательность, которая *сохраняет функцию* генного продукта (обычно белка). Ожидается, что в ретротранскриптах (кДНК) должны часто встречаться замены оснований вследствие ошибок процесса копирования от ДНК к РНК и обратно. Часть таких замен оснований в кДНК должна быть молчащей, и не влиять на аминокислотную последовательность белка. Обычно они оказывают вредное влияние на функцию белка (Chen et al., 1995). Вероятнее всего, такие замены уменьшают приспособленность любого организма, несущего мутантный ген, и естественный отбор будет элиминировать такие мутации. Однако гены с молчащими заменами должны сохраняться. Итак, тот факт, что функция генов «домашнего хозяйства» должна сохраняться, приводит к очевидному предсказанию, что в таких генах доля молчащих замен будет больше, чем ожидается из предположения об отсутствии отбора среди мутаций. Такая картина согласуется с кДНК, построенной по матрице про-мРНК, включенной в ходе эволюции в зародышевую линию (однако повышенный уровень молчащих замен можно объяснить также с неодарвинистских позиций, предполагающих отбор против мутаций в зародышевой линии, приводящих к замене аминокислоты).

*В-лимфоциты — развивающиеся в костном мозге белые кровяные клетки, продуцирующие антитела — Ig. Они подвижны и циркулируют в лимфе и крови.

В-клетки связываются и отбираются антигеном, но для активации их к секреции антитела и пролиферации требуется ещё и антигенспецифическая хелперная Т-клетка. Каждая В-клетка экспрессирует антитело одной специфичности.

**кДНК (комплементарная ДНК) — последовательность, синтезированная обратной транскриптазой по матрице РНК.

Сейчас необходим детальный анализ генов «домашнего хозяйства» в свете идеи обратной связи соматических и половых клеток. Можно сделать несколько интересных предсказаний, предварительный анализ которых показывает, что они подтверждаются. Например, модель передачи генов от сомы к зародышевой линии, основанная на мобильных клетках, предсказывает, что уровень замен оснований в генах «домашнего хозяйства» и в тканеспецифичных генах, экспрессирующихся в

В-лимфоцитах (а их много), должен быть выше, чем в генах, экспрессирующихся в немобильных клетках. Богатым источником данных могли бы быть тканеспецифичные гены, которые кодируют цитокины и поверхностные белки только лимфоцитов. В этих генах участки ДНК, которые транскрибируются в РНК и транслируются в белок, должны иметь более высокую эволюционную скорость замен оснований, чем нетранскрибируемые/нетранслируемые участки. Есть свидетельства того, что переход генов от сомы в зародышевую линию, основанный на обратной транскрипции, происходил за эволюционное время для многих генов «домашнего хозяйства». Следовательно, общая теория обратной связи сомы и зародышевой линии утверждает, что за эволюционное время в соматических клетках возникают кДНК-последовательности (и функциональные гены с интронами, и нефункциональные ретротранспозоны) и что они способны встраиваться в ДНК зародышевой линии. Она предполагает также, что случайная интеграция сомы в зародышевую линию (гомологичная рекомбинация) — это событие, которое в ходе эволюции поддерживает функционально консервативное состояние генов «домашнего хозяйства» (так как последовательность сразу проверяется на приспособленность в жизнеспособной соматической клетке) и, следовательно, создаёт новые функциональные аллели. Но нефункциональные кДНК-последовательности, возможно, встраиваются в разные места генома, увеличивая число ретротранспозонов.

Ретротранскрипты характерны не только для геномов животных и растений. В вирусных геномах обнаружены функциональные гены с высокой степенью сходства с последовательностями клеточных генов. При этом вирусные гены не имеют интронов, это чёткий показатель того, что в какой-то момент эволюции они возникли в клетке хозяина из зрелой мРНК в результате обратной транскрипции. Эти гены используются вирусом в клетке животного-хозяина. Возможно, они кодируют аналоги исходного животного белка, которые действуют в пользу вируса, снижая эффективность иммунного ответа. Существование таких генов приводит к предположению о межвидовом (горизонтальном) переносе генов вирусами. Поэтому, вероятно, каждая внутриклеточная органелла сначала вела независимую жизнь, но потом стала полностью зависимым симбионтом для блага клетки. Вполне возможно, что явление независимой конвергенции форм или физиологических характеристик у неродственных видов (и даже у разных родов) может быть объяснено передачей информации от сомы к зародышевой линии. Но опять-таки, такая реконструкция должна была бы рассматриваться вместе с взаимодействием (горизонтальные «перекрёстные инфекции») генов и клеток, как это только что было описано. Для установившегося вида чувствительная к окружающей среде обратная связь сомы и зародышевой линии может иметь большую эволюционную значимость, потому что она позволяет геному быстро и эффективно «отслеживать среду». Другими словами, в долгие периоды покоя ламарковская обратная связь сомы и зародышевой линии может приводить к адаптивной настройке, позволяя видам занять свою нишу.

НОМОГЕНЕЗ. Центральная гипотеза «Номогенеза ...» предполагает, что каждая популяция располагает ограниченным числом вариаций, идущих по определённым направлениям. Поэтому эволюция происходит на основе изменений, захватывающих одновременно массы особей, а не уникальных индивидов (Берг, 1922). С точки зрения эпигенетической теории, дело обстоит именно так.

Действительно, в природных популяциях морфозы возникают не по одиночке, а сразу у значительных групп особей. Несмотря на то, что морфозы после возникновения трансформируются отбором, они часто оставляют свой след в фенотипах потомков. Поэтому закономерность морфологической эволюции, определяемая ограниченным спектром морфогенетических возможностей организма, отчётливо иллюстрируется правилом *тератологического параллелизма*: ненормальные признаки одних видов являются нормой для других. Много подобных случаев приводит ван Стинис (Steenis, van Valen L., 1969) для растений.

Номогенетическая компонента эпигенетической теории снимает часть проблем, трудных для синтетической эволюции. Так, для ЭТЭ не представляет сложности объяснение повторного видообразования. Поскольку одинаковые морфозы формируются в сходных условиях, то естественно ожидать, что одна и та же форма независимо возникает в разных местах или в разное время в ответ на однотипное внешнее воздействие, как, напр., возникает пегая окраска у млекопитающих самых различных отрядов в ответ на одомашнивание (Трут, 2000). Затем, принято считать, что СТЭ преодолевает «кошмар Дженкина»* с помощью представления о корпускулярной наследственности: новая генетическая изменчивость не усредняется со старой, а пребывает в популяции в скрытом рецессивном состоянии. Однако, в соответствии с теорией, фенотипическое проявление каждого генного изменения зависит от генотипа, который формируется рекомбинацией — полностью стохастическим процессом. Это означает, что появление генотипа, допускающего фенотипическое

проявление нового аллеля, — чисто случайное событие. Следовательно, чтобы новый фенотипический признак был передан потомству, необходимо, чтобы на одной небольшой территории одновременно появились два сходных разнополых генотипа — событие не более вероятное, чем одновременное появление двух одинаковых ошибок репликации ДНК. Обычно сторонники СТЭ говорят, что вероятность повтора случайных событий достаточно велика в очень больших популяциях. Однако это объяснение едва ли можно принять: чем больше численность, тем меньше вероятность встречи самца и самки, обладающих сходными генотипами. Поэтому геносочетание, допускающее селективно выгодное проявление скрытой рецессивной мутации, будет разрушено в первом же поколении потомства: новые адаптивные признаки должны исчезать, едва появившись. В итоге, «кошмар Дженкина» остаётся неразрешённой проблемой для синтетической теории эволюции (Красилов, 1984), но не для ЭТЭ: встреча разнополых особей, обладающих одним морфозом, не является маловероятным событием, поскольку морфоз формируется не случайно и поэтому одновременно присутствует у многих особей популяции.

*В соответствии с представлениями Ф. Дженкина (Jenkin, 1867) о наследственности, признаки родителей смешиваются и усредняются в потомстве. Следовательно, особь, отличающаяся от своих сородичей, сможет передать своим детям только половину от каждого из выгодных признаков, внукам — четверть и так далее. Таким образом, эволюционное изменение затухает, не распространяясь: эволюция невозможна.

САЛЬТАЦИОННАЯ ТЕОРИЯ НА ОСНОВЕ МАКРОМУТАЦИЙ. Л. И. Корочкин (2002) представил оригинальную гипотезу молекулярно-генетических основ эволюционного развития, которая предполагает, что эволюционные события развёртываются на основе временных рассогласований во взаимодействии тканевых закладок в ходе индивидуального развития. Эти рассогласования обусловлены перераспределением сателлитной ДНК в результате макромутаций, связанных с внедрением в геном мобильных генетических элементов.

По мнению автора гипотезы, как индивидуальное, так и эволюционное развитие основывается на одном и том же материале, а именно на ДНК, и потому им должны быть присущи общие закономерности, а экстраполяция точных данных генетики развития на филогенетические процессы должны опираться на следующие факты:

1. Индивидуальное развитие подчинено реализации развивающимся организмом определённой «цели» — преобразованию во взрослый, дефинитивный организм. Следовательно, оно целесообразно. Отсюда выводится предположение о целесообразности эволюционного процесса, коль скоро его осуществление зависит от того же самого материала — ДНК.

2. Процесс онтогенеза не случаен, он протекает направленно от стадии к стадии, так что прохождение одной стадии с необходимостью влечёт за собой переход на следующую, точно запрограммированную стадию развития. Отчего же эволюция должна основываться на случайных мутациях и идти неведомо куда по «ненаправленному» пути? Собственно, посмотрев внимательно на различные эволюционные ряды, на появление в этих рядах сходных структурных образований (крыльев у птиц, у летучих мышей, насекомых, древних рептилий, подобие крыльев у некоторых рыб), поневоле начинаешь подозревать наличие как бы предопределённого генетически, закономерного, «запрограммированного» в самой структуре ДНК (как и в случае индивидуального развития) филогенеза, как бы направленного по некоему «преформированному» каналу, о чём высказывался Л.С. Берг (1977) в своей теории номогенеза.

3. В ходе онтогенеза фазы относительно «спокойного» развития сменяются так называемыми критическими периодами, характеризующимися морфогенетической активностью ядер и активацией формообразовательных процессов. Очевидно (и это подтверждается), и в эволюции длительные фазы стазиса, покоя должны сменяться взрывами видообразования. Иными словами, эволюция носит не градуалистский, а пунктуалистский, скачкообразный характер.

Такие представления об эволюции появились давно. Е. Рабо (Rabaud, 1908; цит. по Л.И. Корочкину, 2002) допускал, что видообразование может быть сопряжено с мутациями большой амплитуды, проявляющимися на ранних этапах морфогенеза и нарушающими сложную систему онтогенетических корреляций. Е. Гийено (Guyennot, 1921; цит. по В.И. Назарову, 1991) отметил, что Бюффон был близок к истине, когда, описывая нелепое строение и форму клюва, характерного для некоторых видов птиц, причислял их к тератологическим уклонениям, едва совместимым с жизнью. Он предположил, что некоторые катастрофические уродства являются очевидными следствиями макромутаций, изменяющих ход онтогенеза. Это — исчезновение способности к полёту у многих птиц открытых пространств (страусов, казуаров, эмигрантов), которое отнюдь не является следствием приспособления к бегу, но принадлежит к числу уродств, обрекающих его носителей на единственный образ жизни в ограниченном биотопе. По его мнению, организация человека уродлива по сравнению с его предками. Таковы, напр., анатомические особенности, связанные с вертикальным

положением тела, отсутствие хвоста, сплошного волосяного покрова и т.д.

Бельгийский эмбриолог Альберт Дальк (Dalcq, 1951) предположил, что со времени кембрия посредством радикальных трансформаций самых ранних стадий эмбриогенеза должны были установиться 2-3 десятка основных планов строения (архетипов). Резкие преобразования строения, случись они у взрослого, обернулись бы для него катастрофой и были бы обречены на гибель. А. Дальк отмечает, что они могут переноситься зародышем в силу его чрезвычайной пластичности и присущей ему высокой регуляционной способности. Он полагал, что основой эволюционного процесса является событие, которое он обозначил как онтомутация и которое заключается в резких, глубоких, радикальных и, в то же время, жизнеспособных трансформациях в цитоплазме яйцеклетки как морфогенетической системе.

Особенно отчётливо положения о филогенетической роли резких уклонений эмбрионального развития были сформулированы Р. Гольдшмидтом (Goldschmidt, 1938). Он разработал стройную концепцию макроэволюции, основываясь на принципах генетики развития. Его взгляды выражены в следующих постулатах:

1) макроэволюция не может быть понята на основе гипотезы о накоплении микромутаций. Она сопровождается реорганизацией генома, реорганизацией хромосом;

2) изменения хромосомного «паттерна» могут вызывать значительный фенотипический эффект независимо от точковых мутаций;

3) этот фенотипический эффект основывается на преобразовании систем межтканевых взаимодействий в процессе индивидуального развития и может иметь эволюционное значение, обуславливая появление так называемых «многообещающих уродов», значительно отклоняющихся с своим строением от нормы. Они могут быть преадаптированы к существованию в определённых условиях среды и, попав в эти условия, дать начало новым таксономическим единицам;

4) системная реорганизация онтогенеза реализуется либо через эффекты генов-модификаторов, либо благодаря макромутациям, существенно изменяющим функционирование структур типа эндокринных желез, продуцирующих различные гормоны и оказывающих влияние на развитие организма в целом.

В качестве примера Р. Гольдшмидт (Goldschmidt, 1940) приводит такие фенотипические эффекты, основывающиеся на действии гормонов, как акромегалия и гигантизм, карликовость, ахандроплазия. Он также сделал вывод о значительном фенотипическом эффекте тех изменений генома, которые отражаются на состоянии механизмов гормонального контроля. Они могут быть ответственны за инициацию серии изменений преадаптивного характера. Н.Н. Воронцов (1999) представил два бесспорных факта макромутационного возникновения безволосых видов млекопитающих за счёт единственной макромутации типа *hairless*, противоречащих концепции облигатного градуализма. Он полагал, что одним из ведущих факторов, индуцирующих макромутации, является сейсмическая активность.

Другим примером макромутаций могут служить гомеозисные мутации, выводящие признак на уровень нового таксономического ранга. Таким образом, постулируется существование такого рода адаптаций, возникновение которых не требует ни ламарковского, ни селектогенетического пути.

Задавшись вопросом, каковы, однако, те конкретные события и процессы, которые могут обуславливать преобразование типов онтогенеза, Л.И. Корочкин (1999), предположил, что есть особый вид мутаций, точкой приложения которых являются временные параметры созревания взаимодействующих систем в развитии. В сущности, весь процесс онтогенеза представляет собой цепь эмбриональных индукций, взаимодействий индуктор - взаимодействующая ткань. Рассогласования во времени созревания индуктора и компетентной ткани ведут к нарушению соответствующих морфогенетических процессов. Мутации, вызывающие такие рассогласования, по-видимому, распространены достаточно широко.

Детальный биохимический анализ развития личиночных и имагинальных тканей у разных видов *Drosophila* группы *virilis* позволил выявить видовую специфичность времени биохимического становления исследованных тканей. Межлинейные различия в поведении лабораторных животных в ряде случаев являются результатом различных скоростей накопления нейробиохимических субстратов в ходе развития. Каковы же возможные фенотипические основы выраженной вариабельности формообразования, обусловленной сдвигами временных параметров созревания взаимодействующих тканей?

Л.И. Корочкин (1999) предположил, что в развивающейся системе имеется два гена — A_1 и A_2 (которые могут быть аллельными и неаллельными, что в общем не принципиально для данного случая), осуществляющие контроль соответствующих морфогенетических реакций через синтез специфических веществ a_1 и a_2 (рис. 3.5.3а). Очевидно, при многоуровневом контроле осуществления признака сам факт транскрипции данного локуса ещё не означает, что контролируемый им признак будет выражен в фенотипе.

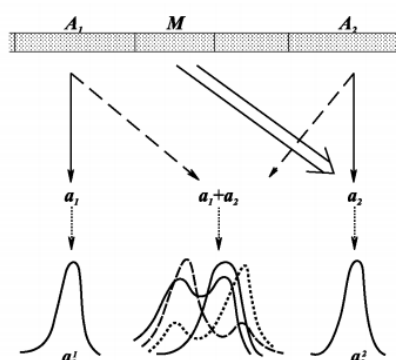


Рис. 3.5.3а. Гипотетическая схема макромутации (M), влияющей на морфогенетические процессы (по Л.И. Корочкину, 1999)

a_1 — продукт кодируется геном A_1 и детерминирует реализацию морфогенетической реакции a_1^i ; a_2 — продукт кодируется геном A_2 и принимает участие в функции только под влиянием гена-модификатора (M). В этом случае он детерминирует реализацию морфогенетической реакции a_2^i , взаимодействие продуктов обеспечивает вариации в морфогенетических событиях, контролируемых каждым из них

Существуют многочисленные генетические контролирующие элементы, которые способны подавить проявление признака на том или ином этапе его осуществления.

Допустим, что морфогенетическая реакция, контролируемая геном A не имеет выхода в фенотип вследствие блока на том или ином уровне регуляции, напр., торможения синтеза вещества или рассогласования времени его синтеза со временем созревания реагирующей системы. В таком случае осуществится лишь один морфогенетический процесс. Допустим теперь, что в одном из генов-модификаторов (M) произошла мутация, результатом которой является совмещение времени синтеза вещества a_2 и созревание реагирующей системы, а следовательно, и выход в фенотип признака, контролируемого геном A . В таком случае осуществляется также событие. Если между реакциями и имеет место взаимодействие, то возможны различные

дополнительные, «промежуточные» формообразовательные процессы. Поскольку на относительную выраженность каждой из этих реакций в фенотипе будут влиять многочисленные гены-модификаторы, количество различных возникающих при этом фенотипических вариантов практически безгранично. Следует также учитывать возможность того, что ген M контролирует уровень того или иного гормона в развивающемся организме. Это, в свою очередь, существенно отразится на общем гормональном балансе. Последний же играет важную роль в регуляции особенностей, в т.ч. и временных, фенотипического выражения целого комплекса различных признаков и осуществления разнообразных морфогенетических реакций.

Изменения временных характеристик, напр., преждевременная или задержанная пролиферация определённых групп клеток способны преобразить фенотипический облик организма. На основе различных морфогенетических процессов формируются, напр., конвергентное развитие признаков у филогенетически неродственных организмов (рис. 3.5.4). В основе событий, последовательно строящих данную структуру, лежит, очевидно, генетически запрограммированный план развития. Последовательное развёртывание этих событий регулируется сложным и точно настроенным генетическим механизмом, начало которому может положить одноразовая макромутация Гольдшмидта. Что же, однако, заставляет гены изменять время экспрессии? Есть основания предполагать, что существенная роль в этом принадлежит гетерохроматиновым участкам хромосом, которые могут составлять от 20 до 80 % генома.

У дрозофилы гены, необходимые для обеспечения жизнеспособности и плодовитости самцов, локализованы в Y-хромосоме и центромерном гетерохроматине хромосомы 2. Гетерохроматиновые области оказывают эффект на компенсацию дозы рДНК, экспрессию кластера генов, тесно сцепленных в хромосоме 2, мейотическое поведение хромосом, рекомбинацию, супрессию* эффекта положения. Более того, специфические области Y-хромосомы подавляют экспрессию X-сцепленных генов в семенниках.

*Супрессия (от лат. *suppressio*—давление) — полное или частичное восстановление у наследственно изменённых форм организма (мутантов) нормального проявления признака в результате новой мутации.

Фенотипический эффект изменения количества гетерохроматина часто проявляется в раннем эмбриогенезе, обуславливая, напр., снижение количества клеток на орган или сохранение фетальных характеристик после рождения. Именно гетерохроматину, и, в первую очередь, входящей в его состав сателлитной ДНК, приписывают роль регулятора скорости клеточного деления и роста и, следовательно, временных параметров индивидуального развития.

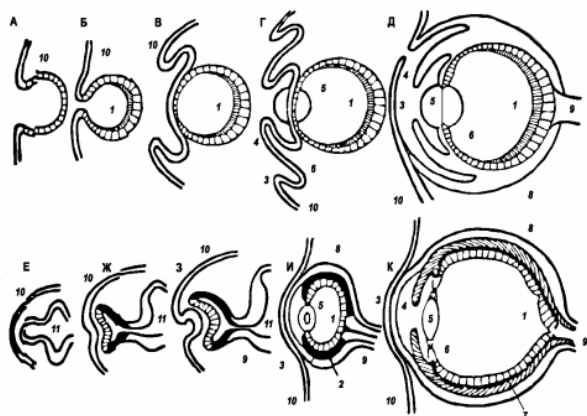


Рис. 3.5.4. Схема эмбрионального развития и строения глаза головоногих моллюсков (А-Д) и позвоночных (Е-К) (по Л.И. Корочкину, 1999)

1 — сетчатка, 2 — пигментная оболочка, 3 — роговица, 4 — радужина, 5 — хрусталик, 6 — ресничное (эпителиальное) тело, 7 — сосудистая оболочка, 8 — склера, 9 — зрительный нерв, 10 — покровная эктодерма, 11 — головной мозг.

локализуется вблизи района G5 хромосомы 2 *D. littoralis*, содержащего гены, кодирующие три изофермента бета-эстеразы, в т.ч. эстеразы, расщепляющей ювенильный гормон (ЮГ-эстеразы).

В этом случае особи, гомозиготные по гетерохроматиновому блоку, погибают на стадии куколки. Характерно также и то, что не только задерживается время появления изоферментов ЮГ-эстеразы, но тормозится и свойственный нормальному развитию рост их активности. Предполагается, что сохранение низкого уровня активности ЮГ-эстеразы обуславливает дисбаланс в соотношении *экдизон/ювенильный гормон*, так что сложившийся гормональный статус развивающейся дрозифилы не позволяет завершить метаморфоз. И.Ю. Раушенбах (1990) выдвинула гипотезу, согласно которой этот изофермент, являясь органо- и тканеспецифичным, составляет целостную систему вместе с нейроэндокринными органами. Эта система регулирует адаптивную реакцию дрозифилы. В результате селекции в данной фенотипической системе отбираются комплексы генов-модификаторов, контролирующих экспрессию ЮГ-эстеразы в критические моменты развития особей, способствуя сохранению или элиминации сложившихся генотипов в определённых условиях среды. В соответствии с этими представлениями, колебания активности ЮГ-эстеразы являются частью реакции онтогенетической системы, принимающей участие в регуляции процесса индивидуального развития и, возможно, играющей исключительную роль в этой регуляции. Внезапные и глубокие наследственные перестройки функционирования именно таких систем могут произвести на свет «многообещающих уродов» с эволюционным будущим.

Таким образом, можно представить, что перераспределение гетерохроматина вызывает функциональную реорганизацию генома в целом, порою затрагивающую лишь отдельные признаки, а порою достаточно глубоко преобразующую фенотипическое становление систем таких признаков.

Особый интерес в связи с этим представляет организация кариотипа у разных видов *Drosophila* группы *virilis*, обнаруживающих отчётливые различия в количестве гетерохроматина на геном и, отчасти, в его распределении по хромосомам. Эта группа дрозифил включает по крайней мере 12 видов, объединяемых в филადы по степени морфологического, биохимического сходства, а

Гетерохроматин и сателлитная ДНК, возможно, оказывают эффект на время экспрессии генов двояким образом: они могут ассоциироваться с определённым классом белков, которые влияют на структуру хроматина, они могут также влиять на трёхмерную организацию интерфазного ядра. Так, у *Drosophila littoralis* получены лабораторные сублинии, отличающиеся наличием или отсутствием гетерохроматинового блока в районе G4 хромосомы 2, прилежащего к кластеру генов, кодирующих изоферменты эстеразы. Оказалось, что присутствие гетерохроматинового блока сдвигает время эспрессии изоферментов эстеразы в различных органах дрозифилы в ходе онтогенеза. Особенно интересны случаи, когда гетерохроматиновый блок

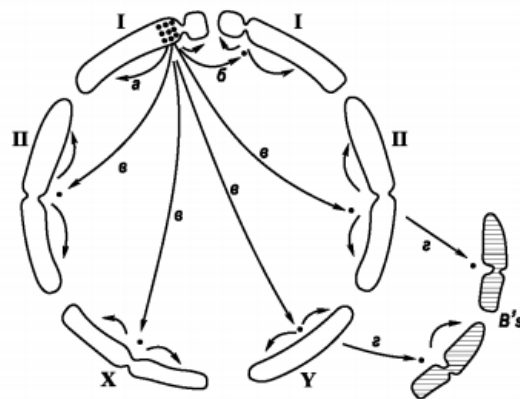


Рис. 3.5.5. Предложенная Довером схема внутригенной миграции последовательности ДНК с исходной хромосомы I на гомологичные и негомологичные хромосомы (по Л.И. Корочкину, 1999)

Это распространение может быть связано либо с транспозицией элемента, либо с асимметричной конверсией в диспергированном семействе членов дикого типа членами варианта. a-g — пути распространения мобильных элементов.

также скрещиваемости между собой. Различные филады очень чётко отличаются по количеству сателлитной ДНК, собранной преимущественно в гетерохроматиновых районах хромосом.

Так, у *D. virilis* количество сателлитной ДНК составляет почти 50 % генома. Филада *texana* (*D. texana*, *D. americana*, *D. novamexicana*, *D. lummei*) характеризуется значительным уменьшением количества гетерохроматина по сравнению с *D. virilis*. В филадах *littoralis* и *Montana* наблюдается дальнейшее снижение количества гетерохроматина, так что значительная часть блока альфа-гетерохроматина полностью выпадает.

Распределение небольших количеств сателлитной ДНК, содержащихся в эухроматиновых районах, также различается у разных видов *Drosophila* группы *virilis*.

В.Н. Стегний (1991) показал, что различия в количестве сателлитной ДНК сопровождаются видоспецифическими различиями в трёхмерной организации хроматина ядра, в спецификации точек прикрепления хромосом к ядерному матриксу.

Но что за факторы вызывают в ходе эволюции перераспределение гетерохроматина? Л.И. Корочкин (1983) и М.Б. Евгеньев и др. (Evgeniev et al., 1983) предположили, что такого рода события происходят благодаря мобильным генетическим элементам (МГЭ), как бы «растаскивающим» кусочки гетерохроматиновой ДНК по разным ячейкам генома, результатом чего и являются гольдшмидтовские макромутации. Подвижные генетические элементы могут, по крайней мере, двояким способом влиять на реализацию наследственной информации в развитии. Во-первых, внедряясь в область структурного гена, они изменяют скорость транскрипции, в результате чего концентрация кодируемого этим геном белка изменяется в несколько раз. Так, в лаборатории американского генетика Кэти Лаури было показано, что инсерция МГЭ в зону гена, который кодирует алкогольдегидрогеназу, вызывает снижение активности фермента примерно в 4 раза. Если в подобной ситуации окажется ген, кодирующий тот или иной фактор, формирующий полярный градиент, это существенно скажется на развитии эмбриона. Во-вторых, МГЭ способны изменять временной паттерн экспрессии генов, что точно так же оказывает влияние на взаимодействие тканей в развитии и, соответственно, на морфогенетические процессы.

Как показал английский генетик Г. Довер (Dover, 1982), перемещения МГЭ носят «массовый» характер и связаны с увеличением их количества на геном, что могло бы являться молекулярно-генетическим механизмом сальтационного видообразования (рис. 3.5.6). Большое значение в происхождении видообразовательных «взрывов» придаёт ПГЭ и современный палеонтолог Дж. Валентайн (Valentine, Campbell, 1975 (цит. по В.И. Назарову, 1991)).

ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ. На популяционном уровне оценка состояния популяций проводится по демографическим параметрам, среди которых можно назвать численность, возрастной и половой состав, успех размножения (как отношение числа потомков к числу размножающихся особей). В популяционно-онтогенетической концепции считается очевидным, что специальный анализ особи как онтогенеза необходим не только для корректной оценки популяций и их динамики во времени и пространстве, но и для понимания механизмов популяционных процессов. С онтогенетических позиций оценка состояния популяций может быть дана по состоянию особей, характеризующему стабильностью развития. Задача при этом сводится к оценке нормальности, совершенства процессов развития, основными показателями которых являются нарушения развития и онтогенетический шум. Если собственно нарушения развития, фенотипические отклонения, представляющие собой существенные изменения морфологии, обычно встречаются в природных популяциях с частотой не выше нескольких процентов, то онтогенетический шум оказывается операционным критерием оценки в природных популяциях (Захаров, 1987). Онтогенетический шум (Waddington, 1957), случайная спонтанная изменчивость развития (Астауров, 1978), или реализованная изменчивость (Струнников, Вышинский, 1991), наиболее чётко и просто может быть оценен по флуктуирующей асимметрии билатеральных структур.

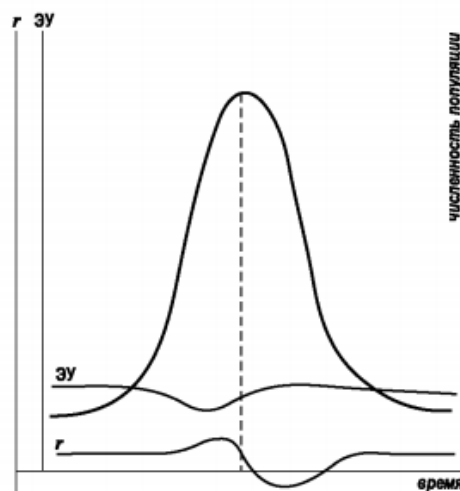


Рис. 3.5.6. Изменение показателей приспособленности (r) и экологической устойчивости ($эу$) популяции в микроэволюционном «цикле» (пунктирная линия — время достижения максимальной численности популяции) (из В.И. Назарова, 1991)

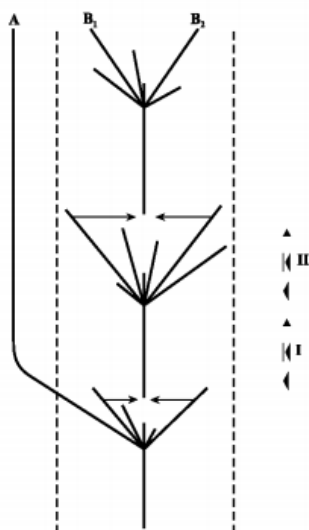


Рис. 3.5.7. Схематическое представление процесса вертикальной эволюции (по В.В. Суходольцу, 1982, 1995, 1996)

A — вид; V_1 и V_2 — подвиды вида v.

Пунктирной линией обозначены границы дивергенции в рамках вида v. A — вид, образовавшийся в результате горизонтальной эволюции. Фигурными скобками отмечены 2 последних этапа эволюционного цикла: I — этап повышения приспособленности у гибридной формы, инициировавшей эволюцию; II — этап дивергенции в условиях кризиса перенаселения, завершившийся образованием гибридной формы с повышенной экологической устойчивостью. Стрелки, направленные друг к другу, изображают генетическое взаимодействие дивергирующих внутривидовых рас.

Преимущество подхода состоит в том, что при этом известна заданная норма, т.е. то, что должно быть при отсутствии возмущающих воздействий, — симметрия, отклонения от которой в ходе развития и представляют собой онтогенетический шум. Практически идентичный эффект справа и слева, достигаемый в ходе индивидуального развития независимо, — едва ли не наиболее впечатляющее свидетельство мощи и точности генотипической детерминации реализации фенотипа.

Характеристика онтогенетического шума позволяет дать оценку того, что происходит с организмом при популяционных процессах, в т.ч. и эволюционных. Показать значимость подхода можно на примере результатов, полученных при экспериментальной оценке воздействия полихлорбифенилов на американских норок *Mustela vison* (Borisov et al., 1997). Если в контроле стабильность развития у мёртворождённых норок была существенно ниже (высокая асимметрия), чем у живорождённых, то в опыте при интоксикации и те и другие имели сходный уровень нарушений развития. Таким образом, нарушение стабильности развития имеет место при ухудшении состояния организма в силу различных причин, но не является причиной его гибели. Это открывает возможность для использования этой характеристики в качестве тонкого показателя состояния организма. Ниже рассмотрены его возможности для решения некоторых задач популяционной биологии.

Динамика популяций. Исследования в этом направлении были проведены на обыкновенной бурозубке *Sorex araneus* (Zakharov et al., 1991). В циклической популяции Центральной Сибири, для которой предполагается авторегуляторный механизм регуляции численности, обнаружена отрицательная связь стабильности развития с численностью. Это означает, что на пике численности вследствие переуплотнения имеет место нарушение стабильности развития (свидетельствующее о существенном изменении состояния организма), ведущее к последующему сокращению численности. Для нециклической популяции Южной Финляндии были обнаружены свидетельства наличия положительной связи стабильности развития с численностью. Здесь наблюдается обратный эффект — при снижении численности вследствие климатических условий наблюдается снижение стабильности развития. Повышение численности при неблагоприятных условиях сопровождается высокой стабильностью развития. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности этого подхода для выявления механизмов динамики численности: положительная связь стабильности развития с плотностью свидетельствует о большей роли факторов внешней среды, отрицательная связь говорит в пользу авторегуляторной цикличности, стрессирующем воздействии переуплотнения.

Межпопуляционные различия. Одной из наиболее интересных задач при исследовании межпопуляционной изменчивости является оценка периферии ареала, причём не столько географической, сколько экологической. Снижение стабильности развития является индикатором ухудшения состояния организма на экологической периферии ареала. Например, при исследовании прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) нарушение стабильности развития было обнаружено на южной периферии ареала (Захаров, 1987). Надо иметь в виду, что сейчас условия экологической периферии имеют место повсеместно за счёт антропогенного воздействия. Важно отметить, что условия экологической периферии ареала могут возникать в его разных частях и в силу естественных причин.

Важно, что многие популяции, в т.ч. и пространственно удалённые друг от друга, характеризуются сходным уровнем стабильности развития. В то же время, его отклонения наблюдаются при существенном изменении среды и на незначительном пространстве. Это приводит к выводу о том, что многие популяции вида, несмотря на некоторые различия, имеют сходный

оптимум по стабильности развития, что позволяет выделять популяции, существующие и при неоптимальных условиях. Каждый вид рассчитан на определённые условия, и на периферии ареала могут быть выявлены те популяции, где «что-то началось», и нарушение стабильности развития здесь является платой за существование в новых условиях.

Природа наблюдаемого разнообразия. При популяционных исследованиях крайне важна ориентировочная оценка природы наблюдаемого фенотипического разнообразия. Получение даже такой ориентировочной оценки в природных популяциях обычно затруднительно. В качестве основной причины фенотипического разнообразия обычно подразумевается генотипическое разнообразие. Это лишь отчасти верно, а в ряде случаев неверно вообще. Оказалось, что значительная доля общей фенотипической изменчивости (до 50 % и более) в природных популяциях может происходить от онтогенетического шума. Эта изменчивость во многом может определять и наблюдаемую в природных популяциях динамику уровня фенотипического разнообразия. В качестве примера можно назвать упоминавшиеся выше данные по динамике численности обыкновенной бурозубки в разных регионах. Если в циклической популяции Южной Финляндии уровень шумовой онтогенетической изменчивости изменяется параллельно уровню общего фенотипического разнообразия, то в циклической популяции Центральной Сибири шумовая изменчивость, резко возрастающая при стрессе, во многом определяет фенотипическое разнообразие на пике численности (Zakharov et al., 1997).

Механизмы эволюции. При популяционно-онтогенетическом подходе появляется возможность провести анализ того, как возникают различия между разными формами. Такая оценка проведена на ряде моделей. Приведём лишь один пример. При исследовании барбусов (принятое в аквариумном рыбоводстве название рыб рода пунтиус) оз. Тана в Эфиопии выделено более 10 форм, которые рассматриваются либо как отдельные виды, либо как внутривидовые формы. Все они сходны по размерам, но представляют собой существенно различные жизненные формы. Степень морфологических различий между ними выше, чем между родами. Оценка по комплексу морфологических признаков – промеров — позволила выявить, как эти формы возникают в онтогенезе, расходясь по разным креодам. Оказалось, что некоторые из них возникают и на поздних стадиях онтогенеза (Mina et al., 1996).

Кроме того, при этом могут быть получены и ответы на вопросы о том, почему и за счёт чего возникают обнаруживаемые фенотипические различия между разными формами. Например, оценка онтогенеза двух форм ленка *Brachymystax lenok* — тупорылой и острорылой — вновь показала расхождение по креодам. Одна из форм оказалась пedomорфной, другая — акселерированной. При этом основной причиной изменений оказались гетерохронии (Алексеев, 1994). Ещё один пример — это быстро растущая и медленно растущая формы гольцов (*Salvelinus alpinus*). За счёт анализа регистрирующих структур, в этом случае лучше плавника есть возможность проследивать ход онтогенеза. Такая оценка позволила определить темп роста и его возможные изменения в онтогенезе для разных особей в популяции (Alekseyev et al., 1998). На других объектах было показано, что быстро растущие формы имеют более высокую стабильность развития (Захаров, 1987).

Таким образом, механизм эволюционного преобразования начинается не с мутаций, а с онтогенетических изменений. Согласно популяционно-генетическим моделям, при этом вообще ничего не происходит. Основные этапы эволюционного преобразования в этом случае можно представить в следующем виде.

Изначальная ситуация характеризуется высокой стабильностью развития при существовании популяции в оптимальных условиях и при высокой генетической коадаптации (первый этап). В случае стрессирующего воздействия новых условий наблюдается снижение стабильности развития, причём уже в первом поколении на основе того же генотипа в виде прямой реакции организма на воздействие среды (второй этап). При длительном, в течение большого числа поколений, существовании популяции в этих условиях обычно наблюдаются адаптивные генотипические изменения, которые позволяют не только выживать, но и приспосабливаться к новым условиям, в результате стрессирующее воздействие среды существенно снижается. Но улучшения гомеостаза не происходит, видимо, в большей степени за счёт генетического стресса. Причина этого в том, что генотипические изменения, которые позволяют выживать в новых условиях, приводят к нарушению прежней генетической коадаптации и восстановлению высокого гомеостаза, что знаменует собой превращение неоптимальных условий в оптимальные (четвёртый этап) (Захаров, 2001).

Весь процесс, включающий описанные четыре этапа, представляет собой микроэволюционное преобразование на пути адаптации к новым условиям. При этом происходит смена оптимума, т.е. изначально неоптимальные условия становятся оптимальными. Этот процесс, видимо, далеко не

всегда проходит до конца и может стабилизироваться на любой из описанных стадий. Такие ситуации обычно характеризуют как экологическую периферию ареала. Пониженный гомеостаз в этих популяциях является платой за выживание в новых условиях, на пределе возможностей вида.

ТЕОРИЯ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ. Синтетическая теория эволюции утверждает, что действие элементарных эволюционных факторов приводит к дивергенции популяций и образованию новых видов. Многообразные виды связаны друг с другом разной степенью родства. Виды, дивергировавшие от общих предков относительно недавно, сохраняют нередко значительное фено- и генотипическое сходство. Дивергенция, произошедшая в отдалённое время, в результате оставляет меньшее количество общих фенотипических признаков и особенностей геномов. Виды, практически не связанные родством, характеризуются серьёзными различиями.

Благодаря тому, что процесс микроэволюции, завершающийся видообразованием, протекает постепенно на протяжении всего существования жизни на Земле, в живой природе образовались естественные группировки видов разного ранга родства, называемые *таксонами*. Тип—это наиболее крупный таксон, объединяющий виды, которые имеют сходный общий план строения благодаря отдалённому родству. Типы подразделяются на классы, далее следуют отряды, семейства и роды. Дивергенция видов, входящих в состав одного рода, произошла относительно недавно.

Эволюция групп организмов. Уровень организации. Говоря о прогрессивности эволюции природы в целом и жизни в частности, следует определить понятие *уровень морфофизиологической организации*. Это понятие прямо не связано со степенью сложности строения живого организма. Действительно, не только степень сложности морфофизиологической организации, но и генома человека и современных человекообразных обезьян практически совпадает, но уровень организации человека, несомненно, выше.

Предложено несколько вариантов оценки уровня морфофизиологической организации животных. Наиболее приемлемым из них является, вероятно, определение уровня организации характером *взаимоотношения организмов данной группы со средой обитания*. Прimitивные организмы проявляют себя в среде пассивно. Выживание и дальнейшая эволюция их обеспечиваются, в первую очередь, интенсивным процессом размножения, благодаря которому компенсируются огромные потери, возникающие в процессе естественного отбора. В противоположность им высокоорганизованные организмы более активно проявляют себя в среде обитания и не только противостоят ей, но и способны преобразовывать её, приспособляя для своих нужд.

Рассмотренный критерий уровня морфофизиологической организации может применяться только по отношению к группам организмов, связанных более или менее отдалённым родством. Так, пресмыкающиеся более высоко организованы, чем земноводные потому, что они активнее ведут себя в среде обитания (размножение их может происходить в разнообразных условиях), при более низкой плодовитости выживаемость их потомства значительно выше. Уровень организации млекопитающих ещё более высок благодаря постоянной температуре тела, сложному поведению, внутриутробному эмбриональному развитию и заботе о потомстве.

В традиционном понимании уровень морфофизиологической организации зависит от эволюционного потенциала исходных популяций разного типа.

Эволюционный потенциал популяций разного типа. С позиций метафоры «адаптивный ландшафт» (см. рисунки 2.3 и 3.5.1), её можно расширить, с тем чтобы распространить её на группы видов, роды и более крупные филетические категории. Вершины распределяются по адаптивному ландшафту не случайным образом, а собраны, во всяком случае, до некоторой степени, в отдельные цепи. При этом цепь холмов соответствует адаптивной зоне того или иного рода. Пути, ведущими к адаптивным вершинам и цепям, служат направления эволюции. А скорость восхождения соответствует скоростям эволюции. Адаптивные вершины разной высоты достигаются в результате разных сочетаний направлений эволюции и её скорости. Адаптивный ландшафт не всегда остаётся статичным и неизменным. Подобно настоящему ландшафту он подвержен действию сил, вызывающих эрозию и горообразование. Эти силы могут действовать медленно и быстро. Изменения ландшафта отражают роль изменений среды в эволюции. Адаптивная вершина может размещаться с той или иной скоростью, и популяция, которая её занимает, должна стараться не отставать от неё.

Основная идея, касающаяся роли структуры популяций в восхождении на адаптивные вершины, была изложена в классической работе С. Райта (Wright, 1931). Райт сформулировал эволюционные характеристики популяций разного типа. Для нас здесь особый интерес представляют популяции трёх типов: 1) маленькие изолированные популяции; 2) большие непрерывные свободно скрещивающиеся популяции; 3) особое промежуточное состояние, которое Райт назвал

подразделённой популяцией. Третий тип — это система небольших полуизолированных популяций или популяций колониального или островного типа.

Ниже рассмотрено ожидаемое поведение популяции каждого типа в условиях среды трёх модальных типов: а) стабильная среда; б) медленно изменяющаяся среда; в) быстро изменяющаяся среда.

1. Маленькая изолированная популяция. В такой популяции большая часть полиморфных генов быстро закрепляется под действием дрейфа или отбора и дрейфа. В результате запас генетической изменчивости, который обеспечивал бы возможность приспосабливаться к тем или иным ситуациям в будущем, оказывается очень небольшим.

А — в стабильной среде такая популяция быстро достигает наилучшей приспособленности, возможной при имеющемся запасе изменчивости, после чего наступает эволюционный застой.

Б и В — в медленно или быстро изменяющейся среде популяция оказывается неспособной к адекватной эволюционной реакции, т.к. этому препятствует недостаток изменчивости. Она может мигрировать в какое-либо убежище или же будет обречена на вымирание.

2. Большая непрерывная свободно скрещивающаяся популяция. Здесь отбор относительно слабо действует на рецессивные аллели, встречающиеся с низкой частотой, в т.ч. на большинство новых мутаций, а сочетание сил отбора и дрейфа совершенно неэффективно. Новые сочетания генов не сохраняются, а затопляются в результате широкого свободного скрещивания. Кроме того, развиваются генные системы, создающие гомеостатические буферные свойства, и эти гомеостатические системы устойчивы к изменениям.

А. В стабильной среде такая популяция сохраняет существующие адаптации, но не изменяется (напр., латимерия).

Б. В медленно изменяющейся среде популяция, однако, не поспевает за изменениями среды. По ряду причин большая непрерывная популяция не способна успешно реагировать на интенсивный отбор. Она при этом распадается на мелкие реликтовые популяции (как, напр., секвойя) или вымирает.

Таким образом, как в очень маленьких, так и в очень больших популяциях условия неблагоприятны для поддержания высоких скоростей эволюции.

Популяционная система колониального типа лишена недостатков, присущих мелкой изолированной и большой непрерывной популяциям, а кроме того, имеет некоторые достоинства.

3. Популяционная система колониального типа. В такой системе отдельные колонии могут быть мономорфными или почти мономорфными, но популяция в целом обладает децентрализованным запасом генетической изменчивости, распределённой между разными колониями. Эта изменчивость может распространяться от колонии к колонии путём возникающего время от времени междомового обмена генами. Каждая колония способна быстро реагировать на локальные условия среды благодаря взаимодействию между имеющейся в данный момент изменчивостью, с одной стороны, и отбором и дрейфом генов — с другой. Благоприятные новые сочетания генов, так же как и отдельные аллели, могут закрепляться в той или иной колонии благодаря защите от широкого свободного скрещивания, которую создаёт полуизоляция.

А. В стабильной среде популяционная система колониального типа дифференцируется на локальные расы под действием отбора или отбора и дрейфа генов.

Б. В медленно изменяющейся среде отбор, по всей вероятности, будет благоприятствовать некоторым локальным расам, которые будут расширяться, тогда как другие расы будут сокращаться. Было постулировано, что при этом происходит некоторый междомовый отбор.

В. Быстро изменяющаяся среда вызывает такую же реакцию. В ней могут также происходить и другие реакции. Некоторые колонии, расширяясь, теснее сближаются друг с другом, что приводит к более интенсивному обмену генами между ними, а возможно, и к межрасовой гибридизации с последующим выщеплением новых типов. В некоторых популяциях, которым благоприятствует отбор, могут произойти быстрые эволюционные изменения в результате совместного действия отбора и дрейфа генов и возможности избежать ограничения, налагаемого на скорость эволюции платой за отбор.

Таким образом, популяционная система колониального типа представляет собой наиболее благоприятную основу для быстрых и резких эволюционных изменений (Wright, 1931, 1949, 1960). Многие эволюционисты, основываясь на теоретических соображениях, полагают, что великие исторические эволюционные взрывы, приводившие к образованию новых крупных групп, напр., млекопитающих и покрытосеменных, происходили в популяциях именно такого типа.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОБЪЯСНЕНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ. Основной

генетический показатель, характеризующий действие отбора, — это приспособленность, которая представляет собой относительную (в расчёте на особь) скорость увеличения численности популяции (N) в уравнениях $dN/dt=rN$ или $R=e^{rt}$, где R — показатель прироста числа особей за время t . Значение $R= N/N_0$ (Fisher, 1958; Холден Дж., 1935; Wright, 1931). Но ещё Добжанским (Dobzhansky, 1937) отмечалось, что эта теория естественного отбора не пригодна для объяснения вертикальной эволюции, а нужна она, в первую очередь, для объяснения адаптации (приспособленности), и только во вторую очередь — для объяснения крупномасштабной эволюции.

Для более точного описания в качестве меры выживания организма в окружающей среде, независимо от его способности к размножению, В.В. Суходолец (2000) предложил понятие «экологическая устойчивость» (S), определяемое как вероятность (P) достижения им репродуктивной стадии, умноженную на среднее время его жизни (T), т.е. $S=PT$.

Экологическая устойчивость характеризует способность организма преодолеть действие неблагоприятных факторов внешней среды безотносительно к его способности к размножению. Так, организмы с большим продолжительным временем индивидуального существования, во-видимому, должны иметь высокую экологическую устойчивость.

Экологическая устойчивость — качественная характеристика организма, отражающая нечто более существенное по сравнению с приспособленностью исходя из современных представлений об организации генома. В то же время, в полном соответствии с представлениями Р. Фишера, точно определившего содержание понятия приспособленности, последняя фактически достигается в процессе отбора «отлаживанием» уже имевшихся в наличии регуляторных механизмов.

Способность организма к существованию в различных условиях внешней среды, т.е. его экологический потенциал зависит, с одной стороны, от его экологической устойчивости, с другой — от его приспособленности.

Существование каждого вида имеет как бы две основы: во-первых, это экологическая устойчивость, т.е. выживание безотносительно к способности организмов к размножению; во-вторых — саморазмножение с высокой скоростью, достигнутой для того, чтобы продлить ограниченный по времени период существования.

Изменения приспособленности и экологической устойчивости в микроэволюционном процессе происходят у отдельных особей популяции и, как правило, не приводят к изменениям соответствующих свойств у популяции в целом.

Естественный отбор, ведущий к повышению приспособленности и экологической устойчивости организмов, происходит в принципиально различных условиях. Организмы с повышенной приспособленностью отбираются в условиях нормального воспроизведения численности популяции как формы, имеющие преимущество в скорости размножения в данных условиях внешней среды. В этом случае даже небольшие приращения приспособленности, которым соответствуют очень малые значения коэффициента отбора, могут иметь реальное преимущество и соответствующие мутации могут зафиксироваться в популяции.

То, что большинство приспособлений обычно происходят малыми «шагами», следует из адаптивной модели Р. Фишера (Fisher, 1958), т.е. адаптация — результат относительно небольших усовершенствований биологической организации и, во-видимому, затрагивают преимущественно различные системы регуляции активности генов. Такой отбор В.В. Суходолец (2000) предложил называть *регуляторным* отбором.

Иначе осуществляется отбор, ведущий к повышению экологической устойчивости организмов. Фактически — это отбор на преимущественное выживание в изменяющихся условиях внешней среды. Такой отбор происходит, когда численность популяции не растёт, а сокращается, т.е. происходит гибель организмов. В этом случае небольшие изменения в их физиологии обычно не дают эффекта, т.к. практически не имеет значения, наступит гибель организма немного раньше или немного позже. Если происходит гибель организмов, то этому процессу может противостоять только какое-то крупное изменение исходной биологической организации, преобразующее саму основу организма — его экологическую устойчивость.

Так, уменьшение экологической устойчивости может быть следствием утраты (из-за выщепления гомозигот по рецессивным аллелям) ценного адаптационного гена, а повышение экологической устойчивости, напротив, следствием приобретения адаптационного гена путём рекомбинации.

Таким образом, успех в размножении и выживание качественно различные биологические явления, ведущие, соответственно, к изменению разных свойств организма.

Периодические изменения численности популяции позволяют проиллюстрировать различия в

действию отбора на приспособленность и экологическую устойчивость (рис. 3.5.6).

По мере приближения популяции к пику численности условия, в которых осуществляется размножение организмов, постепенно меняются. Размножение в условиях высокой плотности требует совершенствования особых приспособительных механизмов. Поэтому повышение приспособленности популяции ко времени достижения пика численности всё-таки должно быть довольно разносторонней в контексте существования различных направлений адаптаций. В это же время, из-за усиления отбора в «заданном направлении» происходит интенсивная утрата адаптивных генов, важная в новой экологической обстановке и приводящая к повышению средней приспособленности популяции в данное время, но ведёт к снижению экологической устойчивости.

Процесс антиселекции форм, утративших более широкую экологическую устойчивость, развивается затем ещё более эффективно в условиях спада численности. В этом случае приспособленность популяции выражается в отрицательных значениях r , т.к. происходит не размножение, а сокращение числа особей.

У грызунов и других животных резкое снижение численности может быть следствием развития эпизоотий, неблагоприятных климатических воздействий, а также нехватки питательных ресурсов. Поэтому в результате спада происходит восстановление экологической устойчивости.

Не исключено, что в микроэволюционном процессе формы с относительно высокой экологической устойчивостью по сравнению с исходной популяцией становятся родоначальниками новых таксономических единиц с иной морфофизиологической организацией. Опыты на дрозофиле (Mueller, 1988) показали, что повышение плотности инициирует отбор форм, способных к более эффективной утилизации питательных ресурсов.

В этом случае микроэволюционный процесс обнаруживает прямую связь с макроэволюцией, т.к. последствия по существу сводятся к изменениям экологической устойчивости организмов. Но практически в каждом отдельно взятом микроэволюционном процессе естественный отбор способствует появлению форм с более высокой жизнеспособностью, как правило, завершающемуся всего лишь восстановлением исходного уровня экологической устойчивости. Отбор, действительно ведущий к повышению экологической устойчивости организма, требует некоторых важных предпосылок и, прежде всего, условий для генетического взаимодействия между популяциями, имеющими разное происхождение.

С позиций макроэволюции, экологическая устойчивость—это первое, что определяет ход эволюции и изменение экологической устойчивости — первичное, основное, а изменение приспособленности — вторичное, дополняющее (Суходолец, 2001).

Согласно модели, показанной на рисунке 3.5.7 (Суходолец, 1982, 1995, 1996) в эволюции имеет место чередование двух различных форм естественного отбора, приводящее к изменению приспособленности либо экологического потенциала организмов, где подвергается изменению экологическая устойчивость организма.

На первом этапе эволюционного цикла у преуспевающего вида происходит постепенное повышение приспособленности в результате действия «стандартного» регулирующего отбора по Р. Фишеру. Повышение приспособленности ведёт к перенаселению, которое инициирует дивергенцию, завершающемуся образованием более узко специализированных форм в рамках вида. Следствием этого является редукция исходного уровня экологической устойчивости. Доказательством тому может быть тот факт, что дивергенция очень часто сопряжена с вымиранием дивергирующих форм. Например, в так называемом цикле таксона периодически повторяющаяся колонизация материковыми видами отдельных островов в составе архипелагов (Wilson, 1961; Ricklefs, Cox, 1972). Такие повторяющиеся расселения материковых видов происходят из-за того, что каждый раз островные популяции быстро дивергируют, достигая статуса отдельных подвидов, но затем почти полностью вымирают. То есть, в основе повышения экологической устойчивости, по-видимому, лежит генное разнообразие, накопленное материнскими формами путём рекомбинаций.

Инициация дивергенции в рамках вида в условиях перенаселения связана с преимущественным выживанием в этих условиях форм с изменённой экологической устойчивостью. Такие формы подвергаются действию направленного отбора, включающего попеременно этапы изменения экологической устойчивости и восстановления приспособленности (Суходолец, 2001). Но ещё более важно то, что формирующиеся специальные расы периодически могут вступать в генетическое взаимодействие, вследствие чего появляется шанс не только на восстановление, но и на повышение экологической устойчивости, и в этом случае инициируется очередной эволюционный цикл.

Нет сомнения в том, что отбор обычно направлен против гибридных форм (Barton, Hewitt,

1989). Причиной этого является то, что у гибридов нарушаются системы регуляторно взаимосвязанных генов. Тем не менее, если имеется хотя бы малая вероятность соединения в одной гибридной форме новых элементов организации и воссоздания таким путём широкого экологического потенциала исходной формы, то такая возможность рано или поздно будет реализована. Реализация такого рода маловероятных с биологической точки зрения событий и порождает вертикальную эволюцию, состоящую в постепенном усложнении органических форм.

Таким образом, вертикальная эволюция фактически основывается на комбинировании генов и элементов организации в процессе дивергентной, или горизонтальной, эволюции.

Представленная схема на первый взгляд близка к концепции *прерывистого равновесия* (Eldridge, Gould, 1972; Gould, Eldridge, 1993). Но в модели вертикальной эволюции есть существенное отличие: если в концепции прерывистого равновесия наиболее важные макроэволюционные события сводятся к соревнованию между разными видами, то в рамках *генетической теории эволюции* — видообразование не считается центральным, основополагающим событием.

С точки зрения этой теории, видообразование — побочный продукт анагенетического процесса, совершающегося в ареале политипичного вида. Родительский вид чаще «удерживает» специфические внутривидовые таксоны как исходный материал для периодически происходящей реконструкции в процессе вертикальной эволюции вида путём генетической рекомбинации.

Не подлежит сомнению, что начало процесса дивергенции в рамках вида связано с изменением внешних условий. Однако для полной репродуктивной изоляции дивергирующих внутривидовых таксонов и образования на их основе самостоятельных видов нередко требуется особое условия.

Так, у двустворчатых ракообразных остракод, обитающих в морях Карибского бассейна, в среднем плиоцене (3–4 млн. лет назад) одновременно появились 6 новых видов, что было вызвано изменением морских течений в результате образования Панамского перешейка (Cronin, 1985). Но последовательные оледенения никак не повлияли на дальнейшую морфологическую эволюцию остракод. Автор приходит к выводу, что для образования новых видов более важное значение имели долговременные климатические изменения, которые позволили закрепиться репродуктивной изоляции новых видов.

В основе вертикальной эволюции и биологического прогресса в целом лежит постепенное повышение экологической устойчивости организмов. Это достигается, во-первых, через повышение устойчивости организмов к действию (или активного избегания) вредных внешних факторов и, во-вторых, через развитие у организмов способности к более эффективному использованию ресурсов экологической ниши вида. Повышение экологической устойчивости по этим двум направлениям и приводит к повышению уровня биологической организации. Повышение экологической устойчивости практически равнозначно повышению эффективности размножения. Последнее, само по себе, предполагает большие энергетические затраты на производство семян, яиц или живого потомства. Поэтому виды, характеризующиеся меньшим уровнем экологической устойчивости, вынуждены тратить (фактически впустую) большую часть пищевых ресурсов в своих экологических нишах.

Организмы таких видов (напр., многих растений, ракообразных, насекомых, рыб), несмотря на высокие показатели приспособленности, часто должны выполнять роль первых звеньев в пищевых цепях. Таким образом, повышение приспособленности организмов приводит к увеличению нерациональных энергетических затрат на производство потомства, тогда как повышение экологической устойчивости, напротив, открывает возможность для более эффективного, энергетически экономного размножения.

Участие в вертикальной эволюции очень часто исключается также для многих видов растений и животных, если они не могут достигнуть состояния избыточной численности (и вызванной этим состоянием дивергенции) по каким-то причинам. У видов, находящихся на более низких ступенях вертикальной эволюции, часто развивается способность к вегетативному размножению как подспорье к увеличению численности. Так, виды растений, способные к вегетативному размножению, преобладали в периоды климатических стрессов (сильно выраженная сезонность в позднем палеозое и раннем мезозое, а также континентальный климат в позднем третичном периоде) (Tiffney, Niklas, 1985).

Феномен вертикальной эволюции не исключает возможности активного обособления вновь образовавшихся видов как уникальных ансамблей и коадаптивных генов, согласно теории видообразования Добжанского (Dobzhansky, 1937, 1940, 1970), а также возможности случайного пассивного расхождения таксонов в результате накопления в них мутаций (Vrba, 1984).

Конференция по проблемам макроэволюции в Чикаго (1980) показала, что в настоящее время отмечается некоторая поляризация взглядов эволюционистов — сторонников и противников синтетической теории эволюции. Но, вместе с тем, сейчас споры начинают спадать, и возникает сближение позиций противников, т.е. создаются предпосылки для нового в истории эволюционизма синтеза.

Как видно из сопоставления, современная эволюционная биология далеко ушла от той синтетической теории эволюции, которая сформировалась к началу 1940-х гг. Синтез эволюционизма с молекулярной биологией привёл в 1970-х гг. к возникновению такого направления, как молекулярная эволюция. Выйдя за пределы изучения наследственности только лишь гибридными методами, эволюционизм подошёл к возникновению эволюционной и сравнительной генетики. Сегодняшняя эволюционная биология накопила огромный арсенал фактов и идей, не вошедших в синтетическую теорию эволюции. Однако новейший синтез, создание целостной концепции эволюции, которая сможет дополнить синтетическую теорию эволюции, происходит в наше время.

ЧАСТЬ II. БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ

Историю Земли удобно разделить на 4 главные стадии в соответствии с преобладающим на каждой из них способом осуществления процесса развития:

- 1) атомная эволюция, в процессе которой происходили ядерные реакции, приводившие к образованию водорода, а затем к построению из него других атомов;
- 2) химическая эволюция, в процессе которой атомы объединялись с образованием химических соединений различной степени сложности, в т.ч. неживых органических молекул;
- 3) органическая эволюция, к которой относятся все события, начиная с возникновения жизни и до появления высших животных;
- 4) культурная эволюция, т.е. накопление и передача из поколения в поколение культурного наследия, начавшаяся после того, как человек поднялся в своём развитии выше животного.

Можно установить приблизительный возраст всех стадий. Образование Земли как твёрдого тела произошло 4,5-5 млрд. лет назад. Возраст Земли установлен по количественному соотношению между ураном и свинцом и между различными изотопами свинца в земной коре; эти соотношения создаются в процессах радиоактивного распада, скорость которого известна.

Самые древние вулканические породы образовались 3,0-3,5 млрд. лет назад, а самые древние осадочные породы — 3,4-3,8 млрд. лет назад (рис. 3.1.1; табл. 3.1.1). Время возникновения жизни может быть уточнена. По крайней мере, в кристаллах циркона возрастом 4,25 млрд. лет найдены графитовые и алмазные включения с облегченным изотопом углерода (возможный признак присутствия жизни уже в то время).

Абсолютная геохронология: радиометрическое датирование

Изотопы, используемые для определения абсолютного возраста

Материнский изотоп	Конечный продукт	Период полураспада, млрд лет
^{147}Sm	$^{143}\text{Nd} + \text{He}$	106,00
^{238}U	$^{206}\text{Pb} + 8\text{He}$	4,46
^{235}U	$^{207}\text{Pb} + 7\text{He}$	0,70
^{232}Th	$^{208}\text{Pb} + 6\text{He}$	14,00
^{87}Rb	^{87}Sr	48,80
^{40}K	$^{40}\text{Ar} + ^{40}\text{Ca}$	1,30
^{14}C	^{14}N	5730 лет

Кристаллы циркона возрастом до 4400 млн. лет свидетельствуют в пользу того, что:

- 1) Земля имела твердую (не расплавленную) литосферу уже в катархее,
- 2) В катархее уже существовала гидросфера (мелководный океан?), т.к. эти кристаллы, по мнению большинства геологов, формировались в водной среде (об этом судят по изотопному составу кислорода).

Рубеж катархей и архей: «Поздняя тяжелая бомбардировка» (ок. 4.1 – 3.8 млрд. лет назад, пик 3.85). Теория основана на датировках проб из лунных кратеров (impact melts): все импактные расплавы застыли в интервале от ~ 4.1 до 3.8 млрд. лет. Если на Луну (а также Марс, Венеру, Меркурий) сыпались астероиды, то и Земле должно было достаться (хотя прямых свидетельств пока не нашли). Переплавилась

почти вся древняя (катархейская) кора. До появления теории «поздней тяжелой бомбардировки» думали, что Земля пребывала в расплавленном состоянии с самого начала и до 3.8 млрд. лет. Теперь склоняются к версии, что в катархее (до бомбардировки) условия на планете были более гостеприимными, была твердая литосфера и мелководные океаны.

Жизнь могла:

1. Зародиться в катархее, погибнуть в бомбардировке и зародиться снова уже в архее;
2. Зародиться в катархее и пережить бомбардировку;
3. Впервые зародиться в архее, вскоре после бомбардировки;
4. Зародиться на какой-то другой (прото)планете и попасть на Землю с метеоритами в какой-то момент ближе к концу бомбардировки. Тот факт, что протоорганизм был приспособлен к невысоким температурам, а предковые бактерии и археи были термофилами, согласуется со второй версией. Впрочем, и с четвертой тоже.

Рубеж архей и протерозоя (2500 млн. лет назад) по косвенным свидетельствам характеризуется завершением гравитационной стратификации недр, формированием континентов (континентальной коры), которое ускорялось в конце архей.

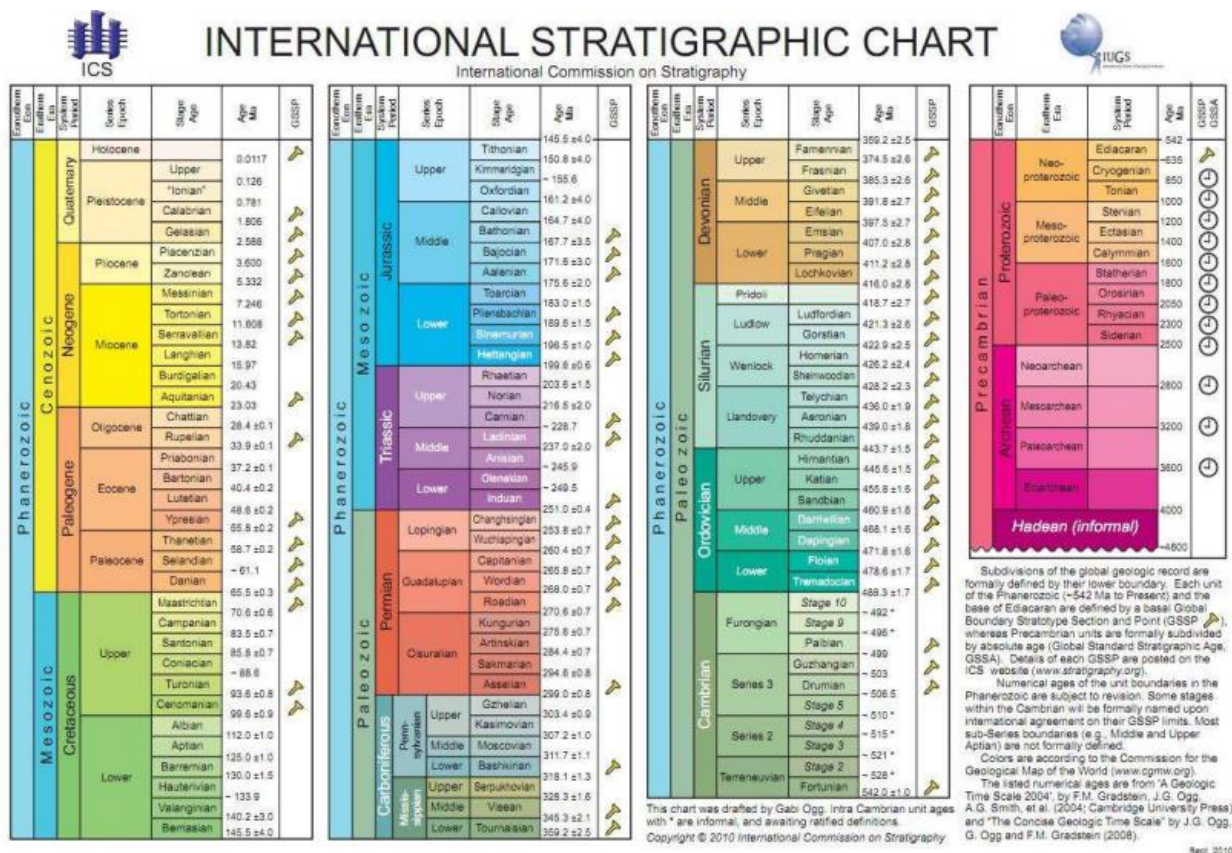
Атомная эволюция преобладала в формообразовательном периоде истории Земли, а затем она постепенно перешла в химическую эволюцию.

Теория большого взрыва описывает происхождение Вселенной по следующей схеме: 13,7 млрд. лет назад произошел Большой взрыв, который инициировал через 400000 лет образование атомов (водород, гелий, литий). Еще через 1 млрд. лет образовались звезды первого поколения, галактики. В



недрах звезд начался синтез тяжелых элементов, в том числе С, N, O и других, необходимых для жизни. Взрывы сверхновых звезд были источником синтеза тяжелых элементов и рассеивания их в пространстве. Через 3 млрд. лет после взрыва сформировались звезды второго поколения, содержащие тяжелые элементы. Около 4,6 млрд. лет назад образовалась наша Солнечная система, где создались условия для синтеза органики в протопланетном облаке звезд 2-го поколения.

Большой взрыв на точке сингулярности (<http://www.bio.msu.ru>)



Международная стратиграфическая шкала (<http://www.bio.msu.ru>)

Таким образом, физические параметры среды заложили направления эволюции (химической, биологической), предопределили направления химических, биохимических процессов, вещественно-энергетические параметры биологических систем разного уровня организации. Эти направления были прогрессивными, т.е. в сторону усиления системы обратных связей, логическим следствием которой стал системогенез.

Химическая эволюция в конечном счёте достигла стадии, на которой происходило образование сложных органических молекул. Такие неживые органические соединения подготовили почву для возникновения жизни.

Стадия культурной эволюции относится к последней фазе эволюции человека и представляет собой весьма недавнее явление на планете Земля. Родоначальник *Номо* появился примерно 6 млн. лет назад и эволюция рода представляет собой смесь органической и культурной эволюции, причём соотношение этих двух её компонентов варьировало во времени.

Глава 4. ФАКТОРЫ СИСТЕМОГЕНЕЗА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ ДОКЕМБРИЯ

Предполагается, что в докембрии существовал единый суперконтинент, окружённый единым Мировым океаном (рис. 4.1, 4.2).

Начиная с раннего рифея, древние платформы (Восточно-Европейская, Китайская, Сибирская, Таримская, Индостанская, Африкано-Аравийская, Восточно-Австралийская, Северо- и Южно-Американские) и особенно щиты (Балтийский, Украинский, Алданский, Канадский, Гвианский, Бразильский, Аравийский) становятся наиболее устойчивыми во времени и в пространстве структурными элементами земной коры. Позднее в пределах платформ возникли области плавного и сравнительно небольшого прогибания — *синеклизы*, которые раскалывались вдоль систем глубинных разломов, проходивших в пределах консолидированных древних подвижных поясов. Так появились крупные грабенообразные прогибы — *авлакогены*.

На протяжении последующих после раннего рифея тектономагматических эпох древние платформы либо продолжали наращиваться за счёт подвижных поясов, образующихся на их периферии, либо раскалывались на части и впоследствии испытывали разнонаправленные перемещения с различной скоростью. Тектономагматические эпохи характеризовались высоким стоянием континентов над уровнем моря (с преобладанием воздымания), развитием магматизма* и значительными тектоническими движениями, которые называются *геократическими фазами*, в противоположность продолжительным во времени фазам активного прогибания платформ, сопровождавшимся развитием трансгрессий, т.е. наступлением моря на сушу, и мощным осадконакоплением, которые называются *талассократическими фазами*.

Магматизм — процесс выплавления магмы, её дальнейшего развития, перемещения, взаимодействия с твёрдыми горными породами и застывания; это проявление глубинной активности Земли, тесно связанное с её развитием, тепловой историей и тектонической эволюцией; выделяется магматизм геосинклинальный, платформенный, океанический и магматизм областей активизации; по глубине проявления — абиссальный, гипабиссальный, поверхностный (вулканизм); по составу магмы — ультраосновной, основной, кислый, щелочной.

В составе тектономагматических эпох в результате столкновения континентов формировались горно-складчатые системы — *каледониды*, сохранившиеся на западе Северо-Американской платформы (Аппалачи), в Центральной Азии (Центральный Казахстан, Алтай, Саяны, Монголия), Восточной Австралии, на острове Тасмания и в Антарктиде (0,41 млрд. лет назад); *герцинид*, располагавшихся на перифериях древних платформ (Тибет, Гиндикуш, Каракорум, Алтай, Тянь-Шань, Урал, горные системы Центральной и Северной Европы, Южной Америки, Северной Америки (Аппалачи, Кордильеры)), Северо-Западной Африки и Восточной Австралии; *эпигерцинских плит* — молодых платформ (Туранской, Скифской, Западно-Сибирской и др. (0,26 млрд. лет назад)). *Альпийская тектоно-магматическая эпоха*, начавшаяся в конце мелового периода, продолжается до сих пор. С ней связано возникновение величайших горных систем — Гималаев, Альп, Динарид, Кавказа, Анд, Кордильер (0,05 млрд. лет назад). Вместе с тем, в рифее и последующие эпохи происходило постепенное угасание магматизма и одновременно увеличивалась неоднородность строения земной коры.

Только в раннем протерозое, по мнению Ю.П. Казанского (цит. по Н.А. Ясаманову, 1985), атмосфера стала кислородно-азотно-углекислой. Подтверждением этого является наличие не только мощных толщ *джеспилитов* (*железистых кварцитов*), т.е. пород, состоящих из кварца и окисного железа — гематита, но и разнообразных красноцветных пород, пигментирующее вещество которых состоит из окисленного железа. Эти породы могли появиться только при наличии в атмосфере свободного кислорода. Однако, наряду с окислительными обстановками в протерозое существовали, и, по-видимому, доминировали восстановительные условия.

Главнейшими газами атмосферы были углекислый газ, аммиак, азот, а сопутствующими — кислород, сернистый ангидрид, сероводород, пары соляной и фтористой кислот, метан. По сравнению с археем общее количество кислот, метана, аммиака, и соединений серы уменьшилось и продолжало уменьшаться на протяжении всего протерозоя.

По расчётам ученых, содержание свободного кислорода в атмосфере в одну тысячную долю от современного (*так называемая точка Юри*) было достигнуто примерно 1,2 млрд. лет назад, т.е. в середине рифея. С этим выводом хорошо согласуются многие палеонтологические и геохимические материалы.

Критическим уровнем содержания свободного кислорода в биологическом отношении является *точка Пастера*, когда количество кислорода в атмосфере составляло одну сотую от современного, и организмы взамен анаэробного брожения стали пользоваться более эффективным потреблением энергии — окислением при дыхании. Такой уровень был достигнут в архее ~600 млн. лет назад, который сопровождался массовым появлением почти всех известных в настоящее время типов.

С изменением содержания кислорода в древней атмосфере тесно связано количество углекислоты. Углекислый газ попал в атмосферу и гидросферу как продукт дегазации мантийного вещества и в результате взаимодействия гранита с водой при высоких температурах, разложении карбидов, высокотемпературной диссоциации карбонатитов, а также путём окисления метана и, главное, как продукт, выделяющийся при вулканических извержениях (*рис. 4.3*).

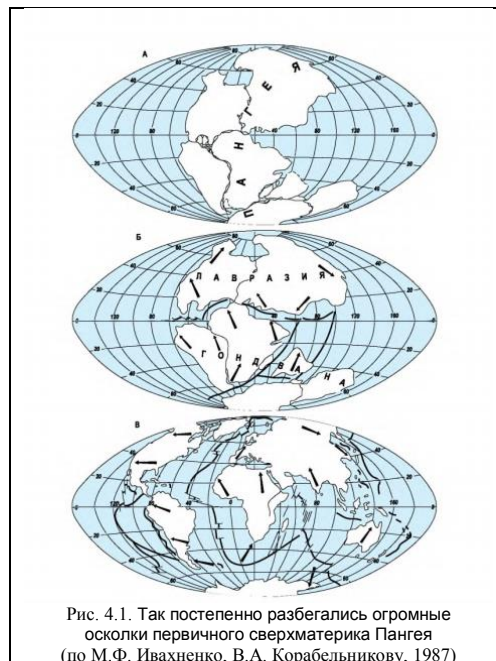


Рис. 4.1. Так постепенно разбегались огромные осколки первичного сверхматерика Пангея (по М.Ф. Ивахненко, В.А. Корабельникову, 1987)

Развитие атмосферы тесно связано с геологическими и геохимическими процессами, а также с деятельностью живых организмов. Атмосфера, в свою очередь, оказывала большое влияние на эволюцию литосферы: на протяжении всей истории развития литосферы атмосфера была мощным фактором процесса физического выветривания, формировавшего поверхность континентов. В этом процессе участвовали атмосферные осадки и ветер, переносивший мелкие фракции горных пород на большие расстояния. Существенно влияли на разрушение горных пород колебания температуры и другие атмосферные факторы.

Ещё большее влияние на эволюцию литосферы имело химическое выветривание, в особенности действие атмосферного кислорода и поступающей из атмосферы воды на горные породы.

Эволюция атмосферы во многом определяла эволюцию гидросферы, так как водный баланс водоёмов непосредственно зависел от режима осадков и испарения. С другой стороны, атмосферные процессы находились под влиянием гидросферы, в особенности состояния океанов. В целом эволюция атмосферы и гидросферы была по существу единым процессом.

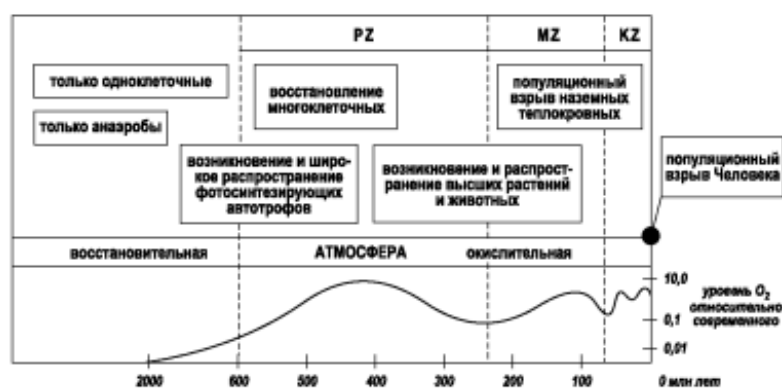


Рис. 4.3. Эволюция биосферы и её кислородной атмосферы (по Ю. Одуму, 1975 (из А.Б. Яблокова, А.Г. Юсуфова, 1981, с. 62))

Так, в катархее и архее карбонатных пород известно очень мало, а их распространение носит мозаичный характер, что позволяет предполагать о существовании в это время относительно самостоятельных геохимических ниш. Только в раннем протерозое океаническая вода стала хлоридно-карбонатной и объём карбонатных пород стал увеличиваться. Большое содержание углекислого газа в океане и высокий щелочной резерв последнего обеспечивали образование мощных известково-доломитовых и доломитовых толщ.

В конце протерозоя количество растворённого в морской воде углекислого газа и его концентрация в атмосфере уменьшились, однако всё это было связано с усилением поглощения углекислого газа водорослями в процессе фотосинтеза. Морская вода приобрела хлоридно-сульфатный характер и среда стала нейтральной, что, по-видимому, привело к появлению твёрдого скелета у организмов.



Рис. 4.4а, б. Возможные точки локализации реакций абиогенного синтеза органического вещества: а) черные и белые курильщики; б) третий тип подводных вулканических источников (<http://www.bio.msu.ru>)

Установлен приблизительный возраст всех стадий в истории Земли (см. табл. 3.1.1).

Первичная Земля имела тонкую земную кору, что предопределяло активный выход раскалённого вещества из глубин Земли. Эти грандиозные извержения выбрасывали на холодную околоземную поверхность огромное количество пепла и газов из недр. Вместе с газами выходил на поверхность свободный кислород, появившийся на границе ядро-мантия, первое время весь расходовавшийся на окисление железа и его соединений.

При извержении современных вулканов выделяется большое количество водяного пара (напр., при извержении вулканов гавайского типа в газах при температуре 1000-1200°C содержится около 80 % воды, около 6 % углекислого газа), хлора (до 40 %), метана (до 3-5 %), аммиака, а также таких соединений как борная, соляная и фтористая кислоты, сероводорода и др.

Исследования газовых пузырьков в кварцитах катархейского и архейского возраста показали, что в первичной, довольно разреженной атмосфере с низкими температурами (азотно-аммиачно-углекислой), преобладали углекислый газ (до 60 %), азот, сероводород, аммиак, серный газ, пары соляной и фтористой кислот. Низкая температура способствовала конденсации водяного пара из вулканических газов и образованию первичных водоёмов на пониженных участках. Как уже говорилось, в составе вулканических газов присутствуют кислоты (борная, соляная, фтористая, угольная и др.), что определило высокую кислотность и агрессивность древней гидросферы. В ней происходило интенсивное разложение обнажённых на земной поверхности вулканических горных пород и усиленному извлечению из них щелочей и щелочноземельных элементов и соединений. Это обстоятельство должно было привести к снижению кислотности древних вод и

установлению в них кислотно-щелочного равновесия.

«Все анионы морской воды возникли в результате дегазации мантии, т.е. удаления из неё газов, а катионы — при выветривании горных пород», — таков один из основных тезисов известного геохимика, академика А.П. Виноградова (1967). Действительно, содержание в морской воде таких анионов, как хлор и бром в десятки и сотни раз превышает их количество в горных породах. Следовательно, они могли возникнуть только в результате дегазации мантийного вещества. Об отсутствии свободного кислорода в древней атмосфере и океане свидетельствует наличие в большом количестве не только в изверженных, но и в осадочных горных породах элементов и соединений, не подвергшихся окислению.

В отсутствие кислорода и озона, первичная атмосфера легко пропускала ультрафиолетовое излучение Солнца, что не допускало возможности существования жизни. Но в таких условиях мог происходить активный абиотический синтез органического вещества вплоть до amino- и нуклеиновых кислот. Этому способствовало и высокие значения проявления «парникового эффекта» в атмосфере с довольно высокими температурными показателями. Впрочем, и на этот счёт нет единого мнения. По крайней мере, некоторые эксперименты по возможностям абиогенного синтеза органики ставят определённые температурные пределы устойчивого сохранения абиогенного протобелка — не выше 60°C.

Свободный кислород первоначально расходовался на окисление аммиака с выделением азота, метана и оксида углерода до угольной кислоты, основная часть которой уходила в океан, серы и сероводорода — до сернистого и серного ангидрита. В океане осаждались карбонатные и сульфатно-карбонатные осадки, а морская вода становилась хлоридно-карбонатно-сульфатной.

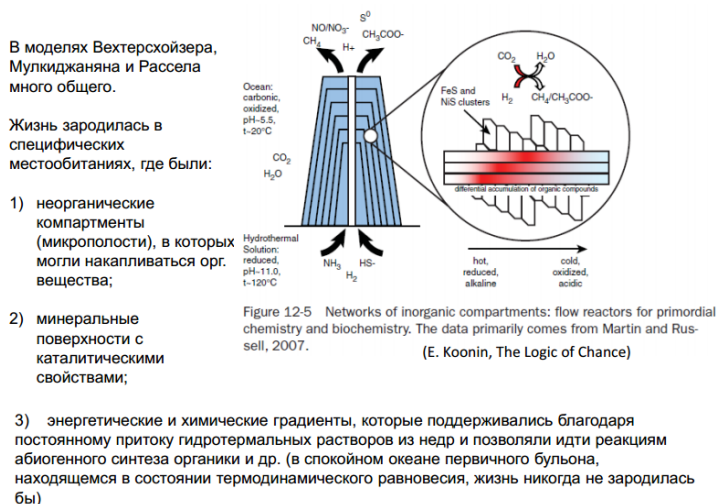


Рис. 4.5. Условия, необходимые для начала абиогенного синтеза (<http://www.bio.msu.ru>)

макромолекул, обладавших теми свойствами, которые мы сейчас находим у генов. К этим свойствам относятся способность направлять синтез белков и других веществ, дающих генам возможность сохраняться в виде самостоятельных единиц, по крайней мере, в течение какого-то времени, а также другая важнейшая способность — способность к репликации.

Для выполнения всех этих процессов необходима пища, служащая источником энергии. Накопление богатых энергией соединений углерода, происходившее в предшествующий период химической эволюции, создало запасы веществ, пригодных в качестве потенциальной пищи.

Накоплению органических соединений в процессе химической эволюции благоприятствовали два условия, существовавшие на этой стадии, но нарушившиеся впоследствии. Этими двумя условиями были отсутствие живых организмов и отсутствие в атмосфере свободного кислорода. Именно наличием живых организмов и свободного кислорода обусловлен распад органических соединений, происходящий в современном мире. Отсутствие этих факторов в предбиологическом мире означало, что органические молекулы, образовавшиеся в результате спонтанных химических реакций, будут сохраняться и накапливаться.

Химические реакции, в процессе

Катархей (4,5-3 млрд. лет назад) предположительно характеризуется синтезом органического вещества вне жизни в агрессивной первичной среде Земли в условиях свободно проникающих на поверхность планеты видов космического излучения, сильных электрических разрядов и т.п. Синтезировались аминокислоты, пептиды, пурины, пиримидины, нуклеиды, порфирины, которые в последующие этапы эволюции были вовлечены в микросферы и предклетки — древние высокомолекулярные соединения и комплексы, которые приобрели такие основные свойства жизни, как возможность обмена веществ, способность размножения и другие.

Важнейшим шагом для возникновения простой формы жизни было образование ДНК или ДНК-подобных



Но каталитический цикл — еще не жизнь. Чтобы стартовала эволюция, должны появиться катализаторы, обладающие наследственной изменчивостью. Такие как, например, молекулы РНК.

Рис. 4.7. Формование биогеохимического круговорота в ходе конкуренции между реакциями с вовлечением катализаторов (<http://www.bio.msu.ru>)

которых образуются молекулы органических веществ, действительно происходят спонтанно, что было доказано экспериментально. Поэтому логично предположить, что в течение стадии химической эволюции могло происходить образование и накопление «органического бульона», содержащего запасённую энергию. А в какой-то момент в процессе химической эволюции, очевидно, возникли молекулы нуклеиновых кислот, обладавшие генетической активностью. Эти первые частицы живого представляли собой, вероятно, «голые гены», жившие за счёт энергии, запасённой в органическом бульоне.

Вспомним две ключевые функции живых организмов: 1) хранение, размножение и передача наследственной информации, 2) активная работа по получению энергии, синтезу необходимых молекул, построению и поддержанию всех структур организма. Эти функции выполняются тремя основными биополимерами: белки, ДНК, РНК. Белки выполняют почти всю «работу», но не могут хранить наследственную информацию, а ДНК хранит наследственную информацию, но не может выполнять всю «работу». Только РНК может выполнять обе ключевые функции в одиночку. Именно с нее могла начаться жизнь. В 1967-1968 гг. Ф. Крик, Л. Оргел, К. Вёзе предполагали, что РНК была «первой молекулой жизни». Открытие рибозимов (включая каталитическую функцию рРНК)

немедленно привело к появлению и быстрому развитию теории РНК-мира (в середине 1980-х). Как могут быть синтезированы абиогенно нуклеотиды. Азотистые основания и рибоза могут синтезироваться из простейшей органики в реалистичных условиях, но взаимодействовать друг с другом как у ДНК не очень получается (точнее, А и Г синтезируются, хоть и с низкой эффективностью, а Ц и У не получаются совсем). Трудно получить рибозу и «правильные» азотистые основания в достаточно чистом виде. В 2011 вышла статья группы Джейсона Хейна из Калифорнии, где они, добавляя к системе Сазерленда различные аминокислоты, получили стереоспецифический синтез рибонуклеотидов. Фосфат присутствует в смеси с самого начала. Выполняет роль буфера, резко повышает выход «нужных» продуктов. В смеси сразу присутствуют и азотистые соединения, и простейшие углеводы. Побочный продукт (мочевина) играет роль катализатора на последующих этапах.

Ультрафиолет превращает часть Ц в У и «отбирает» из всей массы получившихся разнообразных пиримидиновых нуклеотидов именно Ц и У (только они устойчивы к УФ). Более того, достаточно было небольшого избытка одного из стереоизомеров аминокислоты, чтобы в конце концов получились хирально чистые рибонуклеотиды! (Hein et al., 2011).

Солнечный ультрафиолет на заре «мира РНК» мог служить фактором отбора: самых УФ-стойких азотистых оснований, образующих комплементарные пары (а это как раз А, Г, У, Ц); хирально чистых олигонуклеотидов среди рацемических.

Синтез коротких РНК из нуклеотидов идет на поверхности минералов (алюмосиликатные глины, сульфиды металлов) в присутствии пиррофосфатов при упаривании воды и нагревании до 100-120 градусов. Хирально чистые олигонуклеотиды устойчивее к УФ.

Манфред Эйген (р. 1927) показал, что для устойчивого воспроизводства репликатора необходима достаточно высокая точность репликации (не более 1-10 мутаций на геном, в зав. от параметров) (Eigen threshold). Но чтобы обеспечить такую точность, геном должен быть большим, а для большого генома нужна еще большая точность.

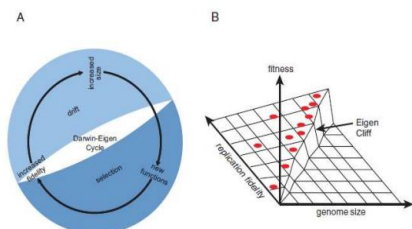


Figure 12-1. Replication fidelity and evolution: (A) The Darwin-Eigen cycle; (B) Evolution at the edge of the Eigen cliff.

4.8. Условия старта «дарвиновской» эволюции по Эйгену (<http://www.bio.msu.ru>)

Хиральное обогащение аминокислот может быть обеспечено фотохимическими процессами с участием поляризованного УФ-света.



Рис. 4.6. Типичная картина архейского мира (4000-2500 млн. л.н.: бескислородный мир прокариот и прокариотных сообществ (<http://www.bio.msu.ru>)

Олигонуклеотиды из 3-5 звеньев достаточно коротки, чтобы даже из рацемической смеси нуклеотидов случайно получались хирально чистые молекулы, и при этом достаточно длинны, чтобы стэкинг-взаимодействие (взаимная защита нуклеотидов от УФ) давало заметный бонус к защите. Присоединение к такой цепочке нуклеотида другой хиральности неустойчиво, т.к. он хуже вступает в стэкинг-взаимодействие и станет слабым звеном молекулы. По мере роста цепи этот эффект только усиливается. Длинных молекул РНК из более коротких. Молекул РНК, содержащих локальные двуспиральные участки (шпильки), из молекул со случайными последовательностями. Это повышает вероятность возникновения активных рибозимов, обеспечивающих возможность абиогенного фотосинтеза на ZnS.

Хиральное обогащение аминокислот может быть обеспечено фотохимическими процессами с участием поляризованного УФ-света.



Путь абиогенного синтеза нуклеотидов, открытый Сазерлендом и его коллегами, хорошо идет при температурах и pH, встречающихся в небольших водоемах.

В письме своему другу Джозефу Хукеру Дарвин осторожно предположил, что жизнь могла зародиться из неживой материи в «маленьком теплом пруду». Вполне возможно, что он и на этот раз оказался прав.

"It is often said that all the conditions for the first production of a living organism are now present, which could ever have been present. But if (and oh what a big if) we could conceive in some warm little pond with all sorts of ammonia and phosphoric salts, - light, heat, electricity etc. present, that a protein compound was chemically formed, ready to undergo still more complex changes, at the present day such matter wd be instantly devoured, or absorbed, which would not have been the case before living creatures were formed." Darwin, 1871

Рис. 4.9. Возможные участки материковой части древней планеты, где был возможен абиогенный синтез (<http://www.bio.msu.ru>)

физическими факторами среды.

В результате между генами или их носителями рано или поздно возникает конкуренция за ресурсы среды, имеющиеся в ограниченном количестве, и в этой конкуренции некоторые виды будут размножаться более успешно, чем другие. Таким образом, тенденция к эволюции — один из основных атрибутов жизни в мире ограниченных ресурсов, интегрирующий и регулирующий потоки информации, вещества и энергии в иерархически организованных системных структурах.

«... Траектория биологической эволюции на первых этапах жёстко детерминирована физико-химическими факторами, в дальнейшем же естественный отбор идёт по специфическим биологическим факторам» (Шноль, 1990).

По-видимому, уже 3 млрд. лет назад большая часть биохимической эволюции (прокариот) была позади и к этому времени сформировалось всё, что было достигнуто всей жизнью в области биосинтеза (Маргулис, 1983). На древней Земле геохимические ниши никогда и нигде не были однородными (Фокс, Дозе, 1975), т.е. существовала сеть гетерогенных геохимических ниш. В этих нишах сначала происходила биохимическая эволюция, а затем — возникновение и эволюция прокариотных организмов. Вероятно, одновременно с формированием ферментативных структур протекали и неферментативные реакции, по скорости и специфичности несопоставимые с ферментативными, но приводящие к образованию сходных продуктов (Попов и др., 1994). При этом биологические макромолекулы не «учились» взаимодействовать друг с другом, а, как и неорганические соединения, вступали между собой в разнообразные химические реакции на основе химического сродства.

Первые клетки, вероятно, возникли из неорганических и органических молекул вследствие неизбежного выполнения законов физики и химии. По мнению А.А. Баева (1971), в основе формирования биологических макромолекул лежат простые механические силы межмолекулярных взаимодействий. Они не возникали в ходе эволюции живой природы, не запрограммированы в наследственном аппарате клеток, а унаследованы в готовом виде от абиотических предшественников (см. также гл. 2.1).

Общепризнанной является дата 3,8 млрд. лет назад как время появления первых водоёмов — первых земных морей, в которых начали отлагаться осадочные породы: конгломераты, алевролиты, железистые кварциты, кремнезём., а также легкий углерод, как в виде различных соединений, так и в чистом виде (рис. 4.10).

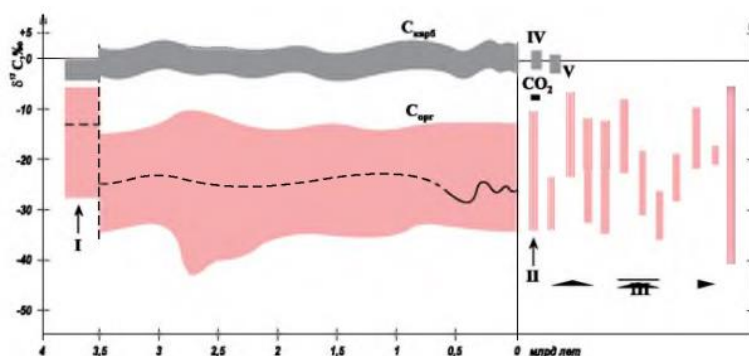


Рис. 4.10. Эволюция изотопного состава углерода, входящего в состав осадочного карбоната (C_{carb}) и органического углерода (C_{org}) в течение геологического времени

(по М. Шидловски, 1985 (из И.Н. Крылова, 1985))

Для сравнения на схеме приведён изотопный состав углерода: I — древнейших осадочных пород Земли (формации Исуа, возраст ~3,8 млрд. лет), II — современных морских осадков, III — различных автотрофных организмов, IV — современных морских карбонатов, V — морских бикарбонатов.

Полученные результаты позволяют предполагать о зарождении почти наверняка на мелководье, например, в континентальных гидротермальных водоемах, где ионный состав ближе к характерному для живых клеток.

Ключевым компонентом РНК-мира предположительно были молекулы РНК с РНК-полимеразной активностью (рибозимы, катализирующие репликацию молекул РНК). Появление таких рибозимов обеспечило бы наследственность и старт «дарвиновской» эволюции.

У современных организмов таких рибозимов нет (они были вытеснены более эффективными белковыми ферментами-полимеразами).

Гены обладают способностью к репликации, размножению и мутированию. Репликация создаёт фракцию мутантных форм. Размножение продолжается до пределов, устанавливаемых

Древнейшие беспорные микрофоссилии:
~ 3.465 млрд лет, зап. Австралия

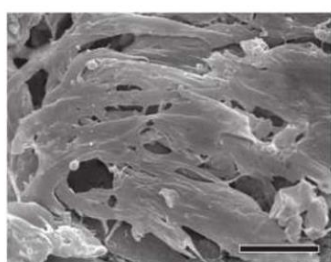


FIGURE 2.9 Parallel and overturned filaments in a microbial mat (Warrawoona Group). Bar = 10µm. (From Westall et al., 2006b.)

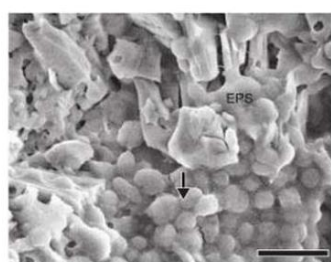
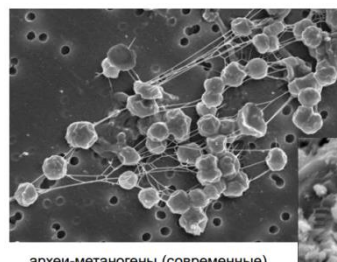
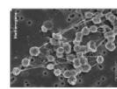


FIGURE 2.8 Colony of coccoidal microfossils and extracellular polymeric substances (EPS). Arrow indicates small coccoid (Warrawoona Group). Bar = 2µm. (From Westall et al., 2006a.)



археи-метаногены (современные)



в том же масштабе



Позднеархейские (2700 млн лет) ископаемые прокариоты

По внешнему виду ископаемого микроба трудно понять, что это за микроб. Один из самых информативных признаков — размер.

E.L.Taylor, T.N.Taylor, M. Krings. 2009. Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants

Рис. 4.11а, б. Следы беспорной жизни: а) древнейшие беспорные микрофоссилии (~3465 млн. лет, зап. Австралия; б) позднеархейские (2700 млн. лет) ископаемые прокариоты

Из рисунка видно, что жизнь появилась на Земле одновременно с появлением на поверхности нашей планеты первых осадочных пород и первых значительных количеств жидкой воды. Произошло это довольно быстро: 4,6 млрд. лет назад ещё только заканчивалось формирование Земли и заведомо не было никаких условий для существования живых существ, а 3,8 млрд. лет назад жизнь уже полностью контролировала земной цикл углерода. Области распространения современных форм жизни поражают своей громадной силой и пределами существования. «Жизнь покрывает сушу почти сплошной плёнкой. Мы находим её проявления на ледниках, в снегах, в пустынях, на высоте гор» — писал акад. В.И. Вернадский (1967). Первые живые клетки, несомненные остатки бактерий, найдены в осадочных породах, датированных возрастом 3,1-3,4 млрд. лет (архей и ранний протерозой). Они представлены изолированными палочками длиной 0,45-0,7 мкм и диаметром 0,18-0,22 мкм, нитеподобными образованиями, шаровидными, многоугольными и дисковидными оболочками короткоживущих цианобактерий (синезелёных водорослей). Их объединяют под названием микрофоссилий, а продукты их жизнедеятельности — рифоподобные постройки — называются строматолитами. Микрофоссилии — это минерализованные остатки микроорганизмов или их точные копии — псевдоморфозы, образовавшиеся в результате замещения клеток водорослей и бактерий кремнезёмом или другими минералами. В породах возрастом 2,9 млрд. лет встречены продукты жизнедеятельности сообществ (биоценозов) цианофитов (синезелёных водорослей) и бактерий (строматолитов и онколитов).

Миллиарды лет назад на дне докембрийского моря высились остроконечные пирамиды, высотой до 15 м. Им были утыканы огромные площади. Эти удивительные сооружения (строматолиты) сотворены микроскопическими синезелёными водорослями. Если человечеству не более трёх миллионов лет, то им — по меньшей мере в 1000 раз больше. Они совсем не изменились за эти миллиардолетия, как бы не поддаваясь власти всепоглощающего времени. Может, они не подвержены эволюции? Может, существуя автономно, они оказались в стороне от бурного процесса биологического развития.

Весь свободный кислород атмосферы и гидросферы произведен
цианобактериями!

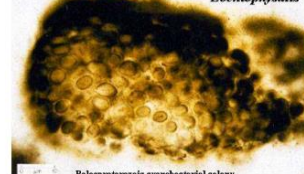


Современные цианобактерии

Цианобактерии — «изобретатели» оксигенного фотосинтеза и единственные организмы, способные его осуществлять (поскольку пластиды растений — это симбиотические цианобактерии)



Ископаемые архейские и протерозойские цианобактерии
Eoentophysalis



Paleoproterozoic cyanobacterial colony.

4.12. Следы появления цианобактерий и биогенного фотосинтеза (<http://www.bio.msu.ru>)

Устроены эти организмы так просто, что даже возникают сомнения в правомерности отнесения их к царству растений, и нередко их называют цианобактериями. Как и у бактерий, в их клетках отсутствует ядро, но так же, как все растения, они обладают механизмом фотосинтеза, поглощая энергию солнечного света, усваивают углерод, содержащийся в углекислом газе, разлагают воду на водород и кислород. Некоторые из них усваивают азот прямо из воздуха. Автотрофное питание цианобактерии реализовали ещё в те времена, когда жизнь на нашей планете едва только

затеplилась. Они поражают способностью приспосабливаться к любым условиям. Для них не существует препятствий ни во времени, ни в пространстве. Они жили всегда на Земле и сейчас живут практически везде — на ледниках, в горячих источниках на склонах действующих вулканов, на «цветущей» поверхности водохранилищ и под арктическими айсбергами, в солончаковой пустыне и даже ... в атомном реакторе. В лабораториях создавали условия, существующие на Марсе, и синезелёные водоросли их выдерживали! Если обстановка становится очень уж неблагоприятной, клетки перестают размножаться. В этом случае они покрываются защитной шарообразной оболочкой удивительной прочности. Цианобактерии или синезелёные водоросли — это целый мир, который образуют более 1500 видов.

Свет — главное для синезелёных водорослей. Набор пигментов позволяет «играть» на спектре солнечного света, используя в широком диапазоне электромагнитных волн всякий раз тот его участок, который наиболее выгоден. Также чувствительны синезелёные водоросли к химическому составу окружающей среды, и, прежде всего, атмосферы. Углекислоту они энергичнее поглощают, когда её не очень много. Избыток углекислоты действует на них угнетающе. Многие синезелёные водоросли при недостатке углекислого газа способны использовать углерод различных органических соединений, когда, к тому же, ослаблена освещённость. Недостаток света компенсируется более интенсивным поглощением кислорода, к которому вообще-то водоросли относятся скорее отрицательно.

Нелюбовь синезелёных водорослей — доминирующей группы в докембрии — к кислороду оказалась мощнейшим созидательным фактором. Именно благодаря этим водорослям Земля получила кислородную атмосферу. Мельчайшие клеточки кропотливо, молекула за молекулой, накапливали кислород, который выбрасывали в окружающую среду. В созданной ими атмосфере сформировалась современная биосфера, а сами они сохранили докислородный образ жизни. Растения — возможные потомки синезелёных — утратили универсальность каждого организма, независимость от внешней среды. Малейшее изменение условий существования может привести к их гибели. Для синезелёных водорослей же ухудшение условий жизни — ничего не значит. Напротив, препятствия как бы служат стимулом к их активизации. Современные исследования синезелёных водорослей показывают, что все цианеи — исключительно окислительные организмы, у которых отсутствуют нефототрофные «родственники». Среди прокариот только синезелёные водоросли являются единственными и бесспорными продуцентами органического вещества. Только у цианей возможно протекание в одной клетке процессов анаэробной азотфиксации и окислительного фотосинтеза, что является вершиной клеточного метаболизма среди про- и эукариот (Костяев, 2001).

- Залив Шарк-Бей (Австралия), Багамские острова



Живые строматолиты в заливе Шарк-Бей



Строматолит в разрезе

4.13. Современные строматолиты (<http://www.bio.msu.ru>)

Палеонтологические находки цианей относятся к самому началу геологической летописи, что определённо говорит не в пользу происхождения водорослей от бактерий. Эти находки однозначно указывают на облигатное существование цианобактериального автотрофно-гетеротрофного сообщества, которое в принципе должно быть полифилетическим, а его устойчивое функционирование возможно лишь при строгой сбалансированности по углероду продукционно-деструкционных процессов (Заварзин, 1992, 1995).

Намечаются интересные закономерности в распределении строматолитов на различных уровнях докембрийского геологического разреза. Есть много описаний очень древних, архейских и нижнепротерозойских строматолитов (древнейшие из них встречены в Западной Австралии в породах возрастом около 3,5 млрд. лет). Но важно, что с начала рифея каждый район, каждое местонахождение имеет свой собственный набор, свой эндемичный комплекс строматолитов, и лишь немногие формы распространены более широко и могут быть встречены в разных регионах. Это говорит о существовании в древности самостоятельных, относительно изолированных друг от друга островков существования жизни. Возможно, что в этот период определяющим фактором системогенеза являлись физико-химические параметры среды, обусловившие единые закономерности взаимодействия протомолекул, завершившегося оформлением относительно самостоятельных островков системной организации жизни.

Уже в нижнем рифее, в слоях возрастом 1,7-1,6 млрд. лет, появляется характерный саткинский комплекс строматолитов, включающий кустиселы, омехитины, тиссагитиды и другие группы и формы, одинаково легко узнаваемые и на Урале, и на Анабарском поднятии, и в Восточной Сибири, и в далёкой Австралии. В том времени большая площадь области распространения жизни была охвачена жизнью, организованной по единому плану системной организации, что было связано, по-видимому, с оформлением направленного биогеохимического потока вещества и энергии.

Для среднерифейского времени очень характерен лахандинский строматолитовый комплекс, который приурочен к слоям возрастом около 1,2-1,0 млрд. лет. Он включает чрезвычайно своеобразные постройки — якутофитоны, конофитоны, байкалии и другие, целиком слагающие пласты большой мощности. Этот комплекс распространён ещё шире — по всей периферии Сибирской платформы, на Урале, в Канаде, Африке и Мексике.

Наконец, в верхнем рифее, в слоях возрастом ~800 млн. лет широко распространены гимносолены,

миньярии, катавии и другие характерные строматолиты, отмечаемые повсеместно на всей планете. Жизнь стала глобальной биогеохимической силой на основе единого плана системной организации.

Все современные живые организмы подразделяются на неклеточные (вирусы) и клеточные (все остальные). Несмотря на то, что филогенетические взаимоотношения между ними неясны, вирусы как облигатно-паразитические формы, возможно, возникли от более высокоорганизованных организмов за счёт упрощения в процессе адаптаций к паразитизму. В то же время, не исключена возможность существования вирусов как фрагментов нуклеиновых кислот ещё на предбиологическом этапе эволюции и приобретения ими основных свойств живых организмов позже, при попадании в клетки.

Наличие свободного кислорода, пусть даже в небольших количествах, благоприятствовало появлению организмов, потребляющих кислород, остатки которых найдены в породах протерозоя. Считается, что благодаря жизнедеятельности фотосинтезирующих организмов в последующие эпохи в атмосферу выделилось не менее 26-52 квадриллионов тонн кислорода, что в несколько десятков больше, чем содержится сейчас в атмосфере.

С появления свободного кислорода качественно иной стала атмосфера Земли, положившая начало возможности построения прогрессивной системной организации жизни, основанной на использовании внеземной энергии и уникальной окислительной способности кислорода для совершения потенциально высокоэнергетических биохимических реакций. Переход от брожения к кислородному дыханию у многоклеточных организмов сопровождался выигрышем энергии в 15 раз и более, что ещё более усилило биогеохимические возможности жизни, и привело к усилению интеграции и иерархичности системной организации.



Рис. 4.14. Бактериальные маты (<http://www.bio.msu.ru>)

Только с появлением в геохимических нишах прокариотных организмов можно обоснованно говорить об экологических нишах, рассматривая их как результат взаимодействия физико-химических условий среды с продуктами метаболизма населяющих эту нишу организмов, в результате чего среда обитания становится для них более оптимальной. Всё это привело и приводит к биогеохимической мозаичности биосферы. При этом естественный отбор действует не в направлении отбора между конкурирующими видами, а в сторону заполнения системной вакансии — экологической ниши в пределах пространства логических возможностей (Заварзин, 1987, 1997).

Именно разнообразие гетерогенных мозаичных геохимических ниш с определённым набором субстратов и окислительно-восстановительных условий определило различный набор прокариотных метаболизмов с широким анаэробно-аэробным спектром микроорганизмов. По этой причине должен был возникнуть комплекс, совокупность организмов не в виде отдельных особей, а в виде популяций. Сторонники геносистематики исходят из предположения наличия единого общего предка всех живых организмов — протобионта (прогенота). Предполагается, что протобионт имел определённую последовательность нуклеотидов и аминокислот, которая постепенно менялась в нисходящих, дивергирующих ветвях посредством единичных замен или маленьких инсерций и делеций. Согласно синтетической теории эволюции, эволюционируют не особи, а популяции. Отсюда следует, что прогенот (гипотетический прапредок всех организмов) не мог эволюционировать, в противном случае необходимо постулировать популяцию прогенотов. Несомненно, что древние субклеточные организмы были уже генетически разнородны.

С возникновением Земли солнечный свет всегда был на ней постоянно действующим индуцирующим и определяющим фактором жизни.

На какой стадии клеточной (протоклеточной) организации шло формирование в геохимических нишах прокариотных метаболизмов? Можно предположить, что это происходило на уровне «минимальной клетки» Моровица (Morowitz, Wallace, 1973) — простейшей самореплицирующейся системы с неконсервативной наследственностью; или на стадии «спящей протоклетки» Меклера (1978), у которой часть белков ещё не кодировалась геномом; или, наконец, на стадии отдельных генов (Кернс-Смит, 1985) или «геноподобных частиц» (Грант, 1991), которые первоначально не были связаны с биологическим уровнем организации. Об этом может свидетельствовать, напр., наличие так называемых немых генов, не связанных с признаками в организме. Отмечается, что совершенствование возникшей на заре эволюции дискретной генетической структуры не было связано с естественным отбором (Рапопорт, 1996). В условиях малой эффективности отбора и преимущественного влияния среды формирование перечисленных структур должно протекать с высокой скоростью (Грант, 1991).

М. Кальвин (1971) и Г. Гаффон (1962) полагали, что пигмент-белковый комплекс, освобождённый от всех ферментов углеводного обмена, образовался раньше организованной клетки и существовал некоторое время как таковой, а затем каким-то образом инкорпорировался в саму систему. С учётом неразрывности структуры и функции молекул и, несомненно, первичности возникновения нуклеотидов и аминокислот, формирование молекулярного преобразователя энергии должно было начаться с возникновением этих молекул (Меклер, 1978). Формирование биохимических уровней также должно было быть одновременным и взаимосвязанным (Любарев, Курганов, 1994). Несомненно, фотоавтотрофия у прокариот непрерывна и преемственно связана с первичными механизмами абиогенного фотосинтеза. Из этого может следовать, что фотоавтотрофия прокариот формировалась независимо от других метаболизмов и, по-видимому, должна быть первичной (Шноль, 1979).

По мнению Г. Гаффрона (1962), первичные организмы использовали энергию ультрафиолетового света. У некоторых цианей эти атавистические механизмы, вероятно, сохранились до настоящего времени. Например, освещение цианей (*Anabaena spiroides*, *Gloeotrichia pismus*), а также некоторых эукариотных зелёных водорослей ультрафиолетовым светом ($\lambda = 260-380$ нм) вызывает выделение у них кислорода (Костяев, Ягодка, 1977). Экологический ультрафиолетовый

свет ($\lambda=300-380$ нм) у цианей индуцирует также восстановление молекулярного азота (Костяев, 1979).

Можно подумать, что синтез АТФ в системе аденина за счёт У-Ф-фотонов представлял собой первичную фотохимическую реакцию, обеспечившую круговорот органического вещества в протобиоценозах. Возможно, что адениновый остаток аденозиндифосфата использовался в качестве хромофора, что было показано сначала в опытах при облучении ультрафиолетовым светом бесцветных жгутиконосцев (Камшилов, 1965), а затем и в модельных экспериментах (Северина, Скулачев, 1998).

Есть все основания полагать, что первые очаги жизни на Земле возникали в разных местах в виде изолированных протобиоценозов с принципиально сходной биохимической организацией.

В верхнем протерозое (в рифее — 1,6-0,57 млрд. лет назад) появились первые *эукариоты* — организмы

Предковое сообщество эукариот и происхождение эукариотической клетки (возможный сценарий)

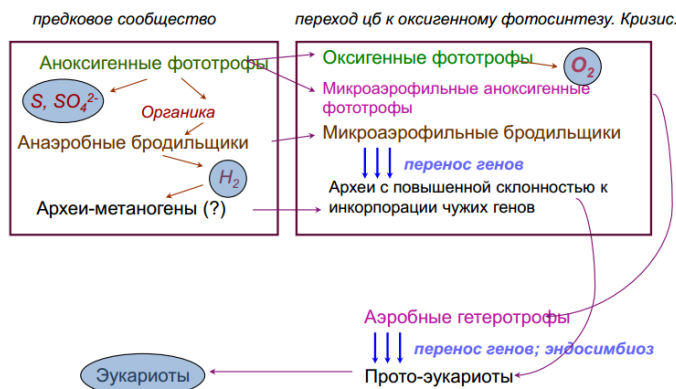


Рис. 4.15. Первое сообщество эукариот и происхождение эукариотической клетки (возможный сценарий) (<http://www.bio.msu.ru>)

Прокариоты — организмы, имеющие компактную оперонную структуру генома, большая часть которого состоит из структурных генов и регуляторных последовательностей; часто не клеточную организацию и не способную к везикуляции цитоплазму; продуценты, редуценты, многие восстанавливают молекулярный азот. *Эукариоты* — организмы, имеющие мозаичную экзон-интронную структуру генома, клеточную организацию, способную к везикуляции цитоплазмы и эндоплазматический ретикулум. Геном характеризуется повышенными размерами и избыточностью ДНК, большая часть которой не несёт кодирующих и регуляторных функций. Продуценты, консументы, редуценты не имеют собственного (эукариотного) механизма азотфиксации.

По мнению некоторых исследователей, разорванные гены эукариот и зависимость от сплайсинга РНК являются примитивными признаками, и по этим признакам, возможно, находятся гораздо ближе к гипотетическому предшественнику всех живых существ, чем древние прокариотные организмы (Дарнелл, 1985).

В отличие от экзон-интронной структуры генома эукариот, организация генома прокариот — оперонного типа и содержит в основном структурные кодирующие гены, а родственные гены организованы в опероны, куда входят также и регуляторные гены. Оперонная модель регуляции экспрессии генов обуславливает единую систему регуляции структурных генов в одном опероне с общим промотором и оператором. Благодаря координированной регуляции экспрессии структурных генов, в опероне синтезируются белки, которые участвуют в единой цепи биохимических преобразований (Ярыгин и др., 1999). Таким образом, геном прокариот (как и вирусов), в отличие от эукариот, организован более компактно, рационально и «не загромождён» некодирующими повторами, что позволяет более оптимально кодировать белковый синтез, когда

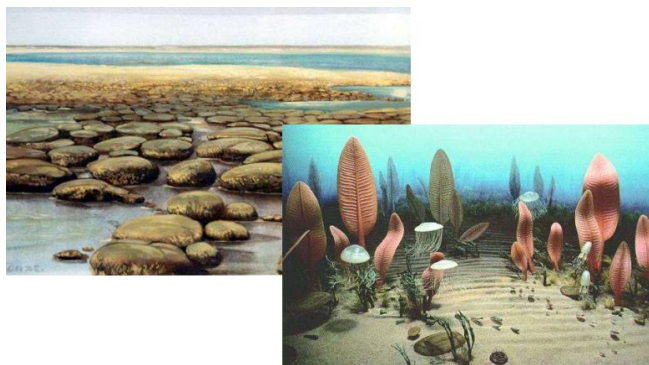


Рис. 4.16. Типичная картина протерозоя (2500-542 млн. лет): от бескислородного мира прокариот — к кислородному миру эукариот

в прокариотной «клетке» одновременно считывается до 80-100 % геномной информации.

Прокариотные организмы можно отнести и к не клеточным, поскольку ни один из компонентов прокариотной «клетки» (бактериомембрана, бактериоплазма и нуклеотид) не является прямым гомологом трёх основных частей эукариотной клетки: плазмолеммы, цитоплазмы и оформленного ядра, т.е., несмотря на биохимическое единство двух групп организмов, они, несомненно, имеют различную структурную организацию.

Поскольку большинство закономерностей в наследственности, мутационном процессе и т.д. у про- и эукариот было установлено в основном при исследовании генома вирусов, следует рассмотреть в сравнительном плане структуру генетического аппарата вирусов и его взаимодействие с геномами про- и эукариотных организмов.

Прежде всего, необходимо подчеркнуть универсальность и всеобщность распространения вирусов в биосфере. Некоторые из них имеют широкий круг хозяев из про- и эукариотных организмов (Тихоненко, 1979).

У вирусов отсутствуют рибосомы; генетический аппарат представлен всеми возможными формами нуклеиновых кислот.

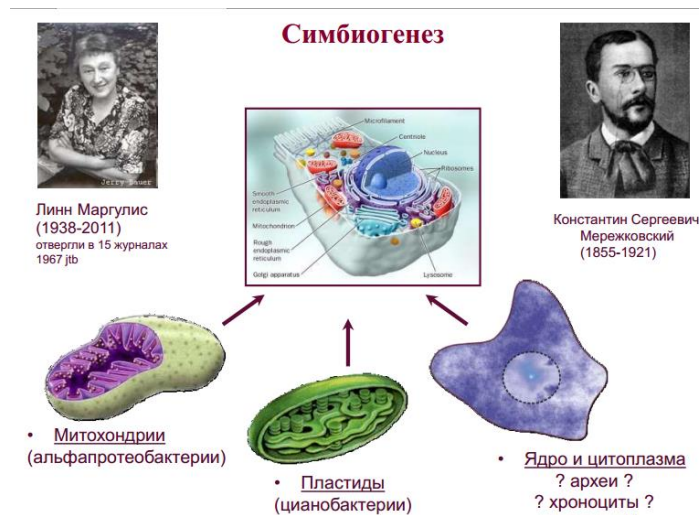


Рис. 4.17. Происхождение эукариотической клетки путем симбиогенеза (<http://www.bio.msu.ru>)

На воспроизведение своего потомства вирус использует лишь около 20 % генетической информации, а её 80 % содержат сведения, нужные для «руководства» клеткой хозяина (Жданов, 1973). РНК-содержащие вирусы, к которым относятся ретровирусы (они вызывают СПИД) и онковирусы (которые вызывают рак) имеют фермент — обратную транскриптазу, которая способна синтезировать ДНК на матрице РНК. Помимо этого, у РНК-содержащих вирусов найдено ещё одно удивительное свойство РНК — аутосплайсинг: у бактериофага в *Escherichia coli* РНК катализирует разрезание и сплайсинг самой себя (Чек, 1987). Следовательно, механизмом сплайсинга обладают не только высшие организмы (эукариоты), но и РНК-содержащие вирусы.

Способность РНК, ДНК-содержащего генома вирусов, линейного или кольцевого, без всяких препятствий взаимодействовать с ДНК геномом, кольцевым у прокариот и линейным у эукариот, свидетельствует, прежде всего, о принципиальном единстве и комплементарности геномов всех организмов биосферы. Из этого также следует, что наша абсолютизация структуры генома, оформленного или неоформленного в ядро, кольцевого или линейного, сильно преувеличена и, по-видимому, для организмов несущественна.

Именно благодаря этому единству принципиальные закономерности, полученные на вирусах (принципы регуляции действия генов, поведение различных генетических элементов — плазмид, транспозонов и т.д.; формы неканонической наследственности и изменчивости; основные стадии синтеза мРНК и т.д.), свойственны также и остальным организмам.

Вирусы необходимо рассматривать не только как возбудителей заболеваний различных организмов, но и как переносчиков генетической информации на основе матричных структур, посредников генетического обмена в биосфере, тасующих генофонд биосферы. Вирусы в биосфере выступают как доноры и переносчики мобильных генетических элементов, а вирусный мутагенез является частью общего инсерционного мутагенеза (Гершензон, 1996 и др.). Поэтому, наряду с мутациями и рекомбинациями, прямой внеполовой обмен фрагментами ДНК посредством вирусов в биосфере представляет собой третий эволюционный фактор (Жданов, 1990).

Таким образом, качественных различий между организмами разного эволюционного возраста на самом деле гораздо меньше, чем это представляется при делении всех организмов на прокариотные и эукариотные.

В биосфере одновременно существуют «нижние» и «высшие» формы живого; наблюдается переход от одного уровня организации к другому — «снизу-вверх» и «сверху-вниз». Следовательно, основной акцент должен быть сделан не на структурном уровне организации геномов, а на иерархии организмов в биосфере, где между ними существует чёткая трофическая кооперация. Конструкция биосферы — двублочная с «прокариотным» основанием и сужающимся эукариотным конусом. Иная «конструкция» биосферы невозможна, иначе будут нарушены фундаментальные биогеохимические циклы (Костяев, 2001). Облигатная иерархичность структурных уровней биосферы является, своего рода, одной из основных линий «обороны» (Шварц, 1976), обеспечивающей её стабильность на протяжении миллиардов лет. Новейшие данные склоняют исследователей к выводу, что царства, типы и классы организмов имеют полифилетическое происхождение. Более того, само происхождение жизни предпочтительнее рассматривать с полифилетической точки зрения (Gordon, 1999).

Более высокий уровень организации и энергетических возможностей у эукариот обусловлен исключительно облигатной зависимостью их метаболизма от кислорода.

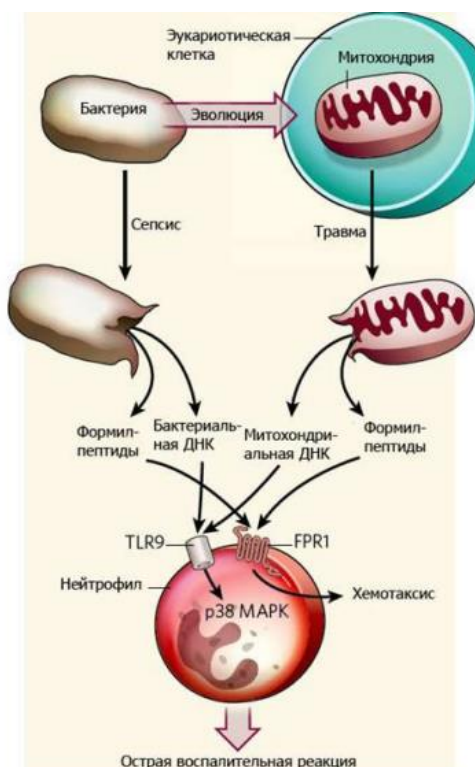


Рис. 4.18. Иммунная система до сих пор принимает митохондрии за бактерии: у митохондрий сохранились кольцевые хромосомы, как у бактерий, и бактериальный аппарат синтеза белка — поэтому образуются пептиды с формилметионином в конце (Zhang et al., 2010) (<http://www.bio.msu.ru>).

В ходе эукариогенеза должны были возникнуть предпосылки для перехода к интенсивному генетическому обмену. Симбиогенез привел к резкому увеличению генома (его функционально важной части), что повышает риск вырождения. Скорее всего, эукариоты появились в условиях быстрого роста содержания кислорода, но озонового экрана еще не было. Поэтому под действием УФ на мелководье должна была вырасти концентрация активных форм кислорода – сильных мутагенов. Инвазия мобильных генетических элементов из генома митохондриального симбионта тоже повысила темп мутагенеза и риск вырождения. Таким образом, риск вырождения у прото-эукариот должен был вырасти, а адаптивный потенциал – снизиться. В таких условиях отбор должен был способствовать росту интенсивности межорганизменной рекомбинации, которая является мощным средством защиты от вырождения. «Чтобы» справиться с суицидальным эффектом, не позволяющим горизонтальному переносу генов достичь оптимальной интенсивности, прото-эукариоты, вероятно, перешли к полногеномной взаимной рекомбинации, то есть к примитивным формам «полового размножения». Вероятное промежуточное звено на пути от горизонтального переноса генов к «половому размножению» была реципрокная конъюгация. У галофильных архей *Haloferax* (*Halobacterium*) *volcanii* описана конъюгация с образованием цитоплазматических мостиков, передачей геномной ДНК и с возможностью каждой клетки быть как донором, так и реципиентом (Rosenshine et al., 1989; Ortenberg et al., 1998). Переход к амфимиксису мог быть естественным итогом эволюции горизонтального переноса генов в условиях, когда отбор благоприятствовал росту интенсивности межорганизменной рекомбинации. Такие условия могли сложиться на заре эукариогенеза в связи с увеличением генома, ростом концентрации активных

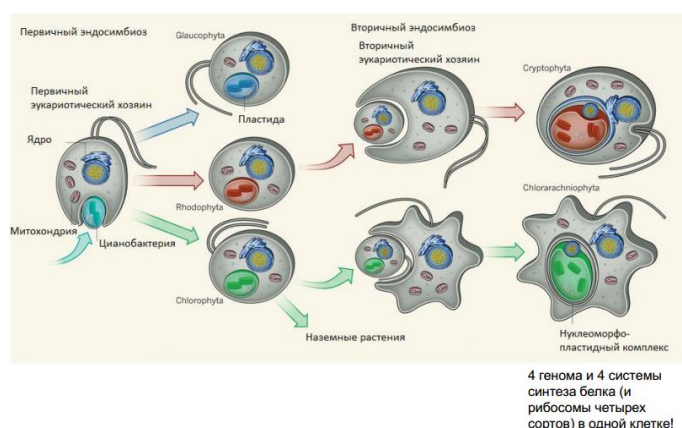


Рис. 4.19. Происхождение фотосинтезирующих эукариот (водорослей и высших растений): первые одноклеточные водоросли – не ранее 2.0, не позднее 1.2 млрд лет назад (<http://www.bio.msu.ru>).

форм кислорода и инвазией мобильных генетических элементов (МГЭ), что повысило риск вырождения. Интенсивная рекомбинация нейтрализовала эту опасность.

Препятствием на пути интенсификации механизмов горизонтального переноса генов (ГПГ) является «суицидальный эффект» аллелей, повышающих частоту ГПГ. Обойти это препятствие можно путем перехода к полногеномной взаимной рекомбинации – ранним формам эукариотического полового процесса. При полногеномной рекомбинации никто из генов-участников не уничтожается, устраняются причины для распространения эгоистичных модификаторов, что делает интенсивную межорганизменную рекомбинацию эволюционно стабильной.

Последующая эволюция системной организации связана с всё более прогрессивной эволюцией регулирующих структур, направленных, в первую очередь, на обособление индивидуальности и упорядочение биосистемной роли форм. Итогом этого стало появление огромного разнообразия форм жизни, чему способствовало и появление полового способа размножения на основе мейоза, с одной стороны, расширившего возможности носителей комбинативной изменчивости в освоении новых ниш, с другой — усилившего наследственную индивидуальность каждого.

Приблизительно 900 млн. лет назад произошло разделение эволюционного ствола древнейших эукариот на ряд ветвей — зелёные, бурые и красные водоросли, грибы, и одноклеточные животные — простейшие.

Одноклеточные эукариоты по характеру питания специализировались на группы с голозойным типом (активно добывающих пищу путём её поиска и захвата) и формы с голофитным типом питания (добывающие продукты питания за счёт их всасывания из среды). Прогрессивная эволюция первого способа питания сопровождается возникновением царства Животные — *Animalia* и весь их последующий филогенез. Поэтому главными чертами животного организма являются способность к перемещению, активному захвату и переработке пищи.

Второй способ питания, наоборот, предусматривает приобретение клетками дополнительных защитных оболочек, усложняющих их захват и переваривание и, следовательно, неподвижность. Клетки части организмов, эволюционирующих по этому пути, приобрели клеточную стенку из полисахаридов — хитина, позволяющую всасывание высокомолекулярных органических веществ. Такие организмы перешли к *сапрофитному питанию*, т.е. к потреблению разлагающихся органических веществ, и дали начало филогенезу царства Грибы — *Fungi*.

Клеточная стенка других организмов построена из целлюлозы, позволяющей всасывать из среды лишь воду, углекислый газ и неорганические ионы. Приобретение ими способности к фотосинтезу явилось ключевым моментом в прогрессивной эволюции царства Растения — *Plantae*. В растительном царстве рифея господствовали водоросли. Животное царство было гораздо менее обильным, но характеризовалось довольно значительным разнообразием в таксономическом отношении.

Наиболее многочисленной группой организмов в течение всего протерозоя были бактерии, принимавшие активное участие в процессах разложения, окисления и аккумуляции разнообразных веществ. Вероятно, не последняя роль в процессе выветривания горных пород принадлежала микроорганизмам.

В течение протерозойской эры развивались основные группы водорослей — от примитивных синезелёных до более высокоорганизованных. Они играли ведущую роль в постепенном удалении из атмосферы углекислого газа и увеличении свободного кислорода. Велика их породообразующая роль, особенно в рифее, когда широким распространением пользовались разнообразные водорослевые известняки и доломиты.

По современным данным, в комплексах позднего рифея были обнаружены остатки древнейших *многоклеточных организмов*. Уникальность этой фауны состоит в том, что она, обладая значительным разнообразием, была представлена организмами, у которых отсутствовали минеральные скелетные образования.

От архей эукариоты унаследовали многие компоненты информационных систем ядра и цитоплазмы. Бактериальные симбионты внесли вклад в формирование метаболических и сигнально-регуляторных систем не только в органеллах, но и в цитоплазме.

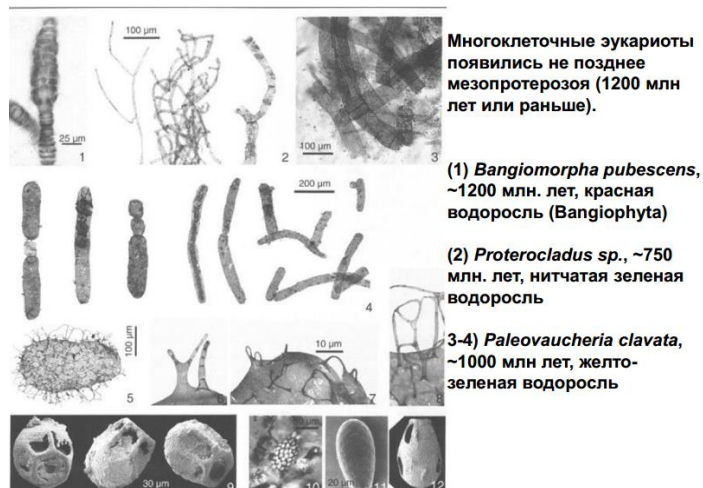


Рис. 4.20. Палеонтологические находки многоклеточных организмов в пластах разного возраста (<http://www.bio.msu.ru>).

Еще до приобретения симбионтов прото-эукариоты заимствовали у разных бактерий ряд генных комплексов с метаболическими и сигнально-регуляторными функциями. По-видимому, в эволюции прото-эукариот был период активной инкорпорации чужих генов. В роли «спускового крючка» цепочки событий, приведших к появлению эукариот, выступил кризис микробных сообществ, вызванный переходом цианобактерий к кислородному фотосинтезу.

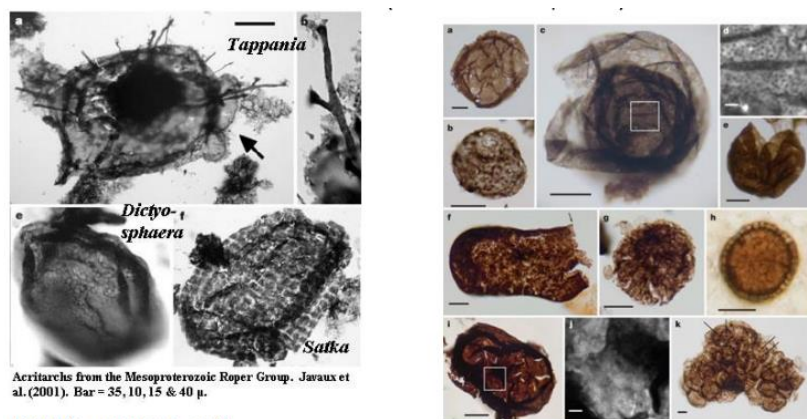
Свойства гигантских вирусов, наводящие на мысль, что от них могло произойти ядро. Свидетельством тому является внешняя мембрана вируса, способная сливаться с мембраной клетки при заражении (это свойство потом передалось мембранам эукариот), образуя подобие ядерных пор. Предполагается, что механизм кэпирования мРНК эукариот также приобретен от вирусов.

Чтобы аккуратно распределять свои геномы по дочерним клеткам, вирусы выработали специальные белки, напоминающие белки митоза (сократимые нити, прикрепляющиеся к центромерам, и сами центромеры). Эти особенности вирусов лежат в основе происхождения митоза, имевшее в последующем в обеспечении процессов роста организма.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ. В промежутки между 1000-1200 млн. лет назад появились первые многоклеточные животные и растения.

Важнейшими чертами многоклеточности являются: 1) тело животного состоит из большого количества клеток; 2) клетки дифференцированы на половые и соматические, а последние различаются также по структуре и функциям; 3) клетки расположены в организме в несколько слоёв; 4) клетки интегрированы в целостную систему благодаря существованию жидкостной внутренней среды и нервной системы.

Вероятно, многоклеточная организация происходила разными способами и на этот счёт существует несколько теорий (рис. 4.22). *Теория гастрей* (Геккель, 1866) основана на сформулированном им биогенетическом законе, согласно которому *онтогенез* рассматривается как краткое повторение *филогенеза*. Геккель видел предками многоклеточных организмы, подобные современным колониальным формам, состоящим из однослойной сферической стенки, подобной однослойному зародышу — *бластуле*, образующиеся на начальных стадиях онтогенеза современных животных. Подобно механизму инвагинационной гастрюляции, в онтогенезе некоторых современных многоклеточных мог появиться многоклеточный организм — *гастрея*, стенка тела которого состоит из двух слоёв — *эктодермы* и *энтодермы*. *Фагоцитарная теория* И.И. Мечникова (1943) предполагает несколько иной путь образования двуслойного организма из колониальных форм. Он обратил внимание на миграцию части клеток в сфероидной колонии жгутиконосцев, захвативших пищу для переваривания внутрь колонии. Они образовывали внутреннее рыхлое скопление клеток — фагоцитопласт, функцией которого стало обеспечение всего организма пищей.



Tappania – возможно, гриб

Рис. 4.21. Актиархи – ископаемые оболочки планктонных прокариот и одноклеточных эукариот (водорослей и, возможно грибов, встречающихся начиная с 3200 млн. лет назад). С 2000-1800 – крупные (эукариотические) с 1200-1000 – резкий рост размеров и появление шипов (появились хищники?). Справа – пресноводные мезопротерозойские (1200-1000 млн. лет назад) акритархи и колониальные формы из Шотландии (<http://www.bio.msu.ru>).

Согласно этим теориям, в процессе эволюции первая характеристика многоклеточности достигается наиболее просто: среди простейших и даже прокариот уже имеется огромное количество видов колониальных организмов. Остальные черты многоклеточности связаны с возникновением многослойности, обеспечивающей как различные условия существования клеткам, расположенным на поверхности и внутри тела, так и появление внутренней среды, объединяющей их воедино.

Родоначальником многоклеточных считают шаровидную колонию жгутиковых, половые клетки которых перемещались вглубь колонии, а соматические первично выполняли как функции перемещения всей колонии в пространстве, так и пищеварения за счёт переваривания фагоцитированных пищевых частиц, захваченных вне воды.

Осуществление одной и той же клеткой функций движения и пищеварения малоэффективно. С этим связана последующая специализация клеток в направлении преимущественно пищеварения или обеспечения движения. Результатом этого стало возникновение *фагоцитобласта* (внутреннего слоя амёбовидных клеток, занимающихся пищеварением) и *кинобласта* (наружного слоя клеток со жгутиками, обеспечивающими движение).

Стойкая дифференцировка соматических клеток по функциям и строению, возникшая первоначально на фоне выделения двух клеточных слоёв, легших в основу оформления дифференцировки на *экто*- и *энтодермы*, явилась ключевым моментом в происхождении многоклеточных. Именно с двуслойностью связано появление жидкой внутренней среды, через которую клетки обмениваются химическими сигналами, а также дальнейшее обособление и специализация части поверхностных клеток в направлении восприятия внешних раздражителей и передача возбуждения на другие клетки, располагающиеся в отдалении от них. Таким образом, возникают предпосылки к формированию нервной системы.

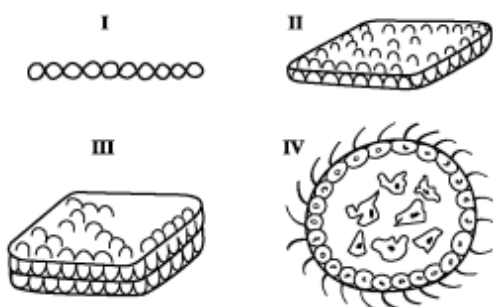


Рис. 4.22. Варианты объединения клеток в надклеточные образования (из В.Н. Ярыгина и др., 1999)

I — нитевидная колония клеток, II — колония в виде однослойного пласта клеток, III — двуслойная колония клеток, IV — сферический многоклеточный организм с клетками разных типов.

формирование двусторонней (билатеральной) симметрии. В результате возникло огромное многообразие форм многоклеточных животных.

Теория целлюлеризации Хаджи (цит. по В.Н. Ярыгину и др., 1999) или неколониального происхождения многоклеточных предполагает разделение на отдельные клетки сложно устроенного многоядерного тела каких-либо инфузорий.

В настоящее время наиболее распространённой гипотезой, объясняющей происхождение

Гипотетический предок многоклеточных животных назван *фагоцителлой*. Он плавал в толще воды за счёт биения ресничек *кинобласта*, а питался, захватывая взвешенные в среде частички пищи, переваривая их клетками *фагоцитобласта*. На более поздних этапах эволюции происходили многочисленные адаптации потомков фагоцителлы к многообразным условиям существования при оседании их на дно или при перемещении к поверхности, а также при изменении источников питания.

Большое значение в эволюции потомков фагоцителлы имели также изменения характера движения: пассивное движение или прикреплённый образ жизни обуславливает лучевой тип симметрии, в то время как активное перемещение в определённом направлении предусматривает

многоклеточности, является теория симбиогенеза. Стадия сложных многоклеточных организмов занимает последние 700 млн. лет истории Земли. Такие организмы редко встречаются среди ископаемых остатков позднего докембрия, но становятся весьма обильными и разнообразными в кембрии (рис. 4.23.).

Так или иначе, в позднем докембрии (протерозое) — 600-650 млн. лет назад уже существовали сложные сообщества, многие группы животных, возможно даже такие группы многоклеточных животных, как губки, кишечнополостные, плоские и кольчатые черви и даже, возможно, предки членистоногих (*относительно названных групп многоклеточных достоверно известно, что они появились в раннем кембрии*). В связи с увеличением разнообразия жизни и усовершенствованием метаболических путей и механизмов энергонасыщения произошла глубокая многомерная дифференциация пространства, расширение вертикального распределения вплоть до мелководий.

По составу докембрийских многоклеточных животных ясно, что к тому времени уже появились основные признаки прогрессивной эволюции многоклеточных. Важным шагом в эволюции многоклеточных явилось возникновение третьего зародышевого листка — *мезодермы*, которая обеспечила возможность дифференцировки мышечной, соединительной тканей и скелета, а также многоклеточных половых желез, в которых созревающие гаметы оказываются надёжно защищены от неблагоприятных средовых воздействий. Практически все трёхслойные животные ведут активно подвижный образ жизни с двусторонней симметрией тела. Вместе с тем, у трёхслойных животных с интенсивным обменом вещества, активно перемещающихся с помощью мышц, возникают проблемы с выведением большого количества продуктов диссимиляции из тканей — производных мезодермы, в то время как эктодермальные и энтодермальные клетки выделяют их за счёт диффузии соответственно либо наружу, либо в просвет пищеварительной полости. Поэтому именно у трёхслойных впервые появляется и прогрессивно эволюционирует *выделительная система*.

На этот этап эволюции животных приходится и возникновение *вторичной полости тела*, или *целома*, первоначально функционирующего как гидростатический скелет, а также выполняющего половую и выделительную функции в связи с тем, что продукты диссимиляции и половые клетки попадают в целом и только потом выделяются наружу (рис. 4.23).

Вендская фауна включала многоклеточные формы, напоминающие личинок более поздних беспозвоночных — трилобитов, иглокожих и многоклеточных водорослей (вендотенид), близких к бурым водорослям и являющихся возможными предками будущей наземной флоры.

В настоящее время почти нет сомнений в том, что возникновение жизни произошло в водной среде, хотя бы из-за относительного её постоянства по физико-химическим параметрам на начальных этапах становления области распространения жизни на древней планете, а также из-за исключительных химических и физических свойств воды, позволяющих использовать её как информационную матрицу в построении сложных протомолекул.

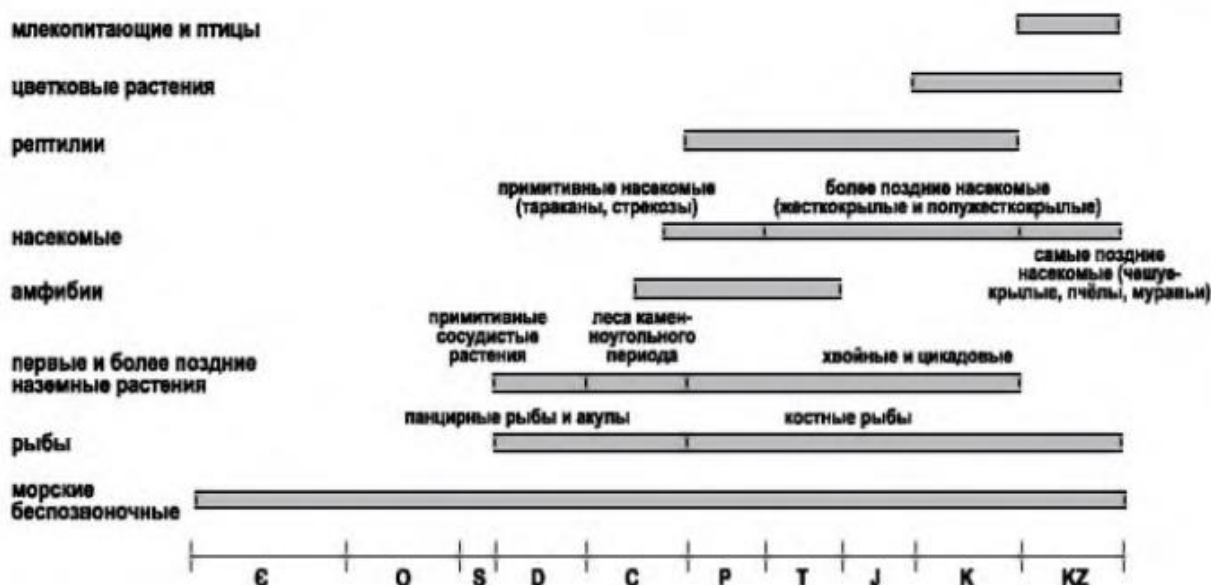
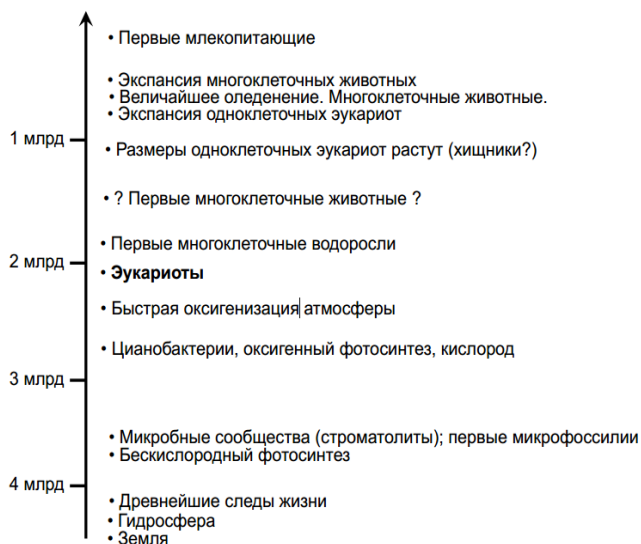


Рис. 4.22. Периоды расцвета и господства разных групп крупных организмов (по V. Grant, 1963)



Echinodermata (иглокожие)	Chordata (хордовые)	преимущество приобретённых рефлексов над врождёнными; хрящевой или костный скелет; высокая активность
Protostomia (первичноротые)	Deuterostomia (вторичноротые)	регуляторный тип развития
Acoela (бесцеломные)	Coelomata (целомические)	вторичная полость тела — целом
Diploblastica, Radialia (двуслойные, радиально-симметричные)	Triploblastica, Bilateria (трёхслойные, двусторонне-симметричные)	три зародышевых листка; органы и системы органов; активный образ жизни
Parazoa (губки)	Eumetazoa (истинные многоклеточные)	стойкие клеточные специализации; ткани; нервная система
колониальные организмы	фагоцителла	нестойкая двуслойность; функциональная специализация клеток; внутренняя среда отличается от внешней
одиночные простейшие		колониальность

Рис. 4.23. Главные направления эволюции групп в животном царстве (по В.Н. Ярыгину и др., 1999)

1 — прогрессивное направление, 2 — адаптивное направление, 3 — узловые моменты в прогрессивной эволюции; каждому узловому моменту соответствует его характеристика в правом столбце.

Поскольку фиксируемая эволюция большинства типов животных была неразрывно связана с океаном, то концентрация в нём солей могла иметь решающее значение для формирования водно-солевого состава живых существ, т.е. в обособлении прожизни от среды исключительную роль сыграло оформление механизмов водно-солевого обмена древних организмов, инициировавших появление многих других прогрессивных новообразований в системной организации жизни разных уровней. Сопоставив ряд физико-химических характеристик воды океана на протяжении всей биологической эволюции с ионным составом клеток животных различных типов, можно судить о причинах, определивших наиболее важные, наиболее строго и точно регулируемые показатели водно-солевого гомеостаза, таких как осмотическое давление, обусловленное всеми растворёнными веществами, и концентрация каждого из ионов в клетках и окружающей их внеклеточной жидкости. По мысли выдающегося французского физиолога Клода Бернара (цит. по Н.Н. Воронцову, 1999, с. 239), именно постоянство состава внутренней среды — гомеостаз, обеспечило свободу и независимость живых существ от изменений условий окружающей среды.

Переход к многоклеточным животным ставил новые проблемы — необходимо было создать жидкую внутреннюю среду и специальную систему для её непрерывного обновления. Возникла кровеносная система, которая обеспечила быстрый обмен различных веществ между кровью и внеклеточной жидкостью — той средой, в которую непосредственно погружены клетки различных органов и тканей. Это, по-видимому, произошло в конце венда - начале кембрия.

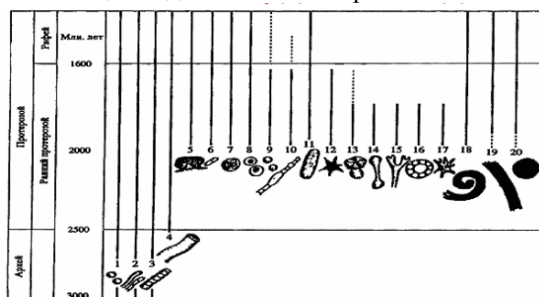


Схема распределения основных типов микрофоссилий в архее и раннем протерозое, по М.А. Семихатову и др. (1999). В архее были распространены в основном одиночные сферические и нитчатые нанобактерии (1, 2), трихомы (3) и, возможно, нити цианобактерий (4). Разнообразие раннепротерозойских микрофоссилий простирается от цианобактерий (5–7), коккоидных форм (8, 9), трихом (10) до отпечатков крупных морфологически сложных (11–17) спиральных (18), лентовидных (19), круглых и сферических (20) форм.

Рис. 4.24. Резкий рост разнообразия микрофоссилий около 2 млрд лет назад (<http://www.bio.msu.ru>).

Ионный состав внутриклеточной жидкости качественно отличается от внеклеточных жидкостей, которые образуют внутреннюю среду — кровь или гемолимфу, собственно межклеточную жидкость, некоторые специализированные жидкости, напр., спинномозговую. Возникновение жидкостей внутренней среды послужило важным этапом прогрессивного развития многоклеточных животных, создало более благоприятные условия для стабилизации состава жидкости, окружающей клетки. В результате эволюции у организмов появилась способность к поддержанию относительного постоянства водно-солевого состава внутренней среды. У многих современных морских беспозвоночных гемолимфа почти не отличается по

содержанию солей от окружающей морской воды. Совсем иная концентрация ионов в крови и внеклеточной жидкости у позвоночных животных, в т.ч. и морских — костистых рыб, морских черепах и млекопитающих. Концентрация натрия в крови морских беспозвоночных, как и в океане, составляет около 460 ммоль/л, а в плазме перечисленных выше позвоночных — 150-200 ммоль/л. Концентрация калия в океане равна 11 ммоль/л, а в крови беспозвоночных на 2-3 ммоль/л выше, в плазме крови морских позвоночных содержится около 5

ммоль/л калия, т.е. разница концентраций ионов натрия в крови морских беспозвоночных и позвоночных, кроме миксин, может достигать 300 ммоль/л, а концентрация калия в морской воде и крови довольно близка. Соответственно, при большей концентрации солей в морской воде и в крови беспозвоночных осмотическое давление равно 22 атм., а в крови морских костистых рыб, морских рептилий и млекопитающих оно в три раза ниже (Наточин, 1989).

Таким образом, если признать под влиянием новых фактов, что на протяжении многих сотен миллионов лет в течение всей эволюции биосферы, во всяком случае, многоклеточных животных и, несомненно, позвоночных, солевой состав океана практически оставался постоянным, то необходимо найти иное объяснение особенностям солевого состава крови позвоночных.

Почему сотни миллионов лет с удивительным консерватизмом сохраняется значительно меньшая суммарная концентрация ионов в крови позвоночных и клетках беспозвоночных и позвоночных, чем в океанической среде? Клетки находятся в осмотическом равновесии с окружающей их средой, осмотическое давление внутри и вне клеток животных практически одинаково, и в них, несмотря на разный состав солей, общая концентрация растворённых органических и неорганических компонентов должна быть равной по обеим сторонам мембраны. Так как вне клетки преобладает натрий, то для осмотического равновесия клетки могли, казалось бы, накапливать такую же концентрацию калия. Но этого не наблюдается, внутриклеточная концентрация калия примерно одинакова у животных самых различных групп и прямо зависит от содержания натрия во внеклеточной жидкости.

Если сравнить только морских животных, кровь которых гипер-, изо-, или гипоосмотична по отношению к океанической среде, то у каждого из них суммарная концентрация всех ионов в клетках будет ниже, чем в воде океана. Следовательно, для работы клеток в их содержимом необходима меньшая суммарная концентрация солей, чем имеется в океане. Это заключение касается живых организмов самого разного уровня развития — простейших и моллюсков, членистоногих и позвоночных.

Водно-солевой обмен должен обеспечивать постоянство четырёх основных показателей — концентрацию отдельных ионов, суммарную (осмотическую) концентрацию растворённых веществ, объём клеток и их кислотно-основное равновесие. Очевидно, что для сохранения осмотического равновесия с окружающей средой при меньшей внутриклеточной концентрации солей необходимо добавить какие-то относительно химически инертные, неядовитые органические низкомолекулярные вещества, для которых мембрана плохо проницаема. Только в этом случае можно сохранить постоянный объём клеточной жидкости и меньшую концентрацию в ней солей, чем в среде. Именно по такому пути и пошли живые существа.

При экспериментальном повышении солёности окружающей среды в крови и внеклеточной жидкости у морских моллюсков, червей, иглокожих увеличивалась концентрация солей, за счёт которых возрастала солёность среды, внутри клеток повышалась концентрация низкомолекулярных органических веществ, главным образом аминокислот и таурина. В результате осмотическое давление повышалось в одинаковой степени как в клетках, так и в крови, но за счёт разных веществ — во внеклеточной жидкости (и в крови) увеличивалась концентрация тех же солей, что и в окружающей морской воде, а внутри клеток возрастало содержание органических веществ.

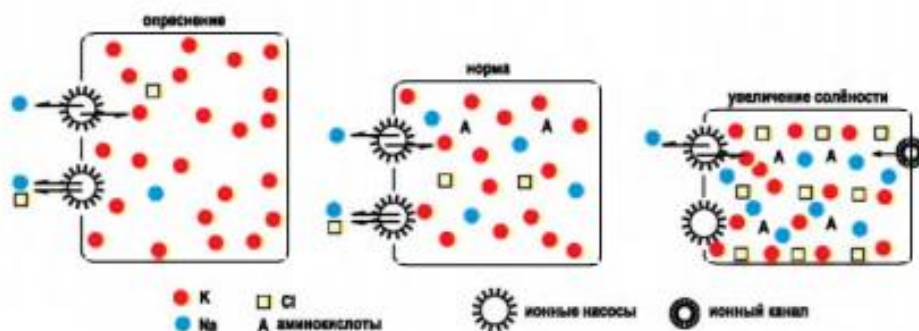
В отличие от морских беспозвоночных, морские позвоночные, кроме миксин, обладают весьма совершенным механизмом водно-солевого гомеостаза. Это позволяет им всегда сохранять более низкую концентрацию солей в крови, чем в морской воде. Механизм этого процесса основан на том, что костистые рыбы, рептилии, птицы пьют морскую воду, а избыток солей в виде концентрированных растворов хлористого натрия удаляют солевыми железами или хлоридными клетками в жабрах и тем самым опресняют солёную воду и поддерживают в крови меньшую концентрацию солей. Хрящевые рыбы (акулы, скаты), подобно беспозвоночным, используют для осморегуляции низкомолекулярные азотсодержащие вещества, но накапливают их в крови в большей концентрации и благодаря этому имеют почти такую же низкую концентрацию электролитов в крови, как и у костистых рыб, а осмотическая концентрация крови у них намного больше и превышает осмотическое давление морской воды. Это обусловлено накоплением в крови органических веществ, в частности мочевины. В последнее время было показано, что подобный механизм приспособления к высокой солёности среды имеется и у других животных, способных к регуляции осмотического давления жидкостей внутренней среды. Например, у лягушек и жаб, которые могут питаться и некоторое время жить на берегу океана, добывая в морской воде пищу. Для осморегуляции используется мочевина, поскольку именно это вещество у многих животных является конечным продуктом обмена; оно не ядовито и свободно проникает через мембраны большинства клеток.

Таким образом, у морских животных клетки могут иметь две линии защиты от высокого осмотического давления морской воды. В одном случае линия защиты находится лишь на клеточной мембране и обеспечивает разный ионный состав содержимого клетки и внеклеточной среды, но не в состоянии противостоять разнице осмотических концентраций. В цитоплазме этих клеток высокое осмотическое давление обусловлено аккумуляцией помимо ионов ещё и органических осмотически активных веществ. Другой вариант защиты клеток выработался на более поздних этапах эволюции у морских костистых рыб, обитающих в море рептилий, птиц и млекопитающих; он находится на уровне организма, который с помощью специальных осморегулирующих органов поддерживает в несколько раз меньшее осмотическое давление в крови, а для клеток создаются оптимальные, «тепличные», условия при равенстве осмотических давлений вне- и внутриклеточных жидкостей с разным ионным составом.

Почему же именно калий стал доминирующим внутриклеточным катионом, не вполне ясно.

По мнению В.А. Твердислова (цит. по А.И. Кононскому, 1984), калий был использован не из-за своих свойств, а потому, что с его помощью можно увеличить концентрацию в клетке одного из ионов и создать электрохимический потенциал на мембране. При нарушении целостности мембраны изменение потенциала могло бы иметь сигнальное значение. Но это не значит, что калий может быть заменён другим катионом. Эксперименты на мидиях, живущих в различных условиях солёности показали, что пируваткиназа, один из ферментов участвующих в образовании АТФ в процессе гликолиза, активируется при той концентрации калия, которая присуща клеткам животных данного вида.

Концентрация калия в клетках животных самого различного уровня поддерживается в сравнительно ограниченных пределах. В океане первично морские животные имели равное с морской водой осмотическое давление крови и не нуждались в системе осморегуляции. Когда позвоночные стали проникать в пресные воды, у них появилась система осморегуляции, которая обеспечивает постоянство осмотического давления крови и других жидкостей внутренней среды, возникла необходимость в специальных органах для удаления избытка воды и накопления солей. На каком же уровне должна была установиться концентрация осмотически активных веществ в крови у позвоночных животных, когда около полумиллиарда лет назад они заселяли пресные воды? Коль скоро состав, солёность и осмотическое давление вод океана были близкими современным, а в крови у предшественников позвоночных эти физико-химические параметры были в основном подобны среде их обитания, то при переходе животных в пресные воды концентрация солей в крови могла либо сохраниться прежней, либо снизиться, если это было возможно для биологических систем. Имеющиеся данные показывают, что у морских беспозвоночных осмотическое давление внутриклеточной жидкости создаётся ионами калия, натрия, хлора и аминокислотами. Многие исследователи полагают, что важнейшим условием нормальной активности клеток является оптимальная концентрация в клетке калия. Тем самым осмотическое давление крови могло быть снижено до уровня осмотического давления ионов калия в клетке. У пресноводных позвоночных осмотическое давление крови в 3-4 раза меньше, чем у морских беспозвоночных; внутриклеточная концентрация калия у них осмотически уравнивается концентрацией натрия во внеклеточной жидкости. Так как для пресноводных животных необходимы большие энергетические траты на поддержание более высокой по сравнению с окружающей средой концентрации солей, то очевидно, что чем меньше будет разница осмотического давления между организмом и средой, тем это энергетически выгоднее. Переход позвоночных в пресные воды сопровождался уменьшением осмотического давления солей в крови. Эта особенность сохранилась у всех последующих поколений позвоночных, независимо от того, продолжали ли они жить в пресной воде, мигрировали в море или перешли к жизни на суше. Если принять, что солевой состав океана был стабильным в течение всей эволюции клеток и многоклеточных живых существ, можно прийти к заключению, что был найден оптимальный уровень клеточного калия, который клетки стремились удерживать при условиях разной солёности среды. Таким образом, анализ альтернативы — является ли осмотическое давление и состав крови позвоночных отражением соответствующих показателей океана в переходном периоде палеозоя или меньшая концентрация солей в крови позвоночных обусловлена оптимальной для клеточной активности концентрацией ионов, прежде всего, калия, в клетке — свидетельствует в пользу второй возможности (рис. 4.25).



4.25. Принцип адаптации клеток к повышению солёности среды (по Ю.В. Наточину, 1981)

В нормальной клетке для поддержания определённой концентрации ионов имеются ионные насосы и ионные каналы. Однако эти элементы работают не всегда одинаково. В случае опреснения насос, выкачивающий натрий вместе с хлором, начинает работать значительно интенсивнее (на что указывает длина стрелок). Когда солёность среды увеличивается, в клетке усиливается работа ионных каналов, пропускающих ионы натрия и хлора пассивно.

Таким путём в ходе системной организации организма была решена проблема поддержания относительного гомеостаза водно-солевого обмена организма.

Г.А. Заварзин и Т.Н. Жилина (2002) пришли к выводу, что жизнь вполне могла зародиться не в океане, а в континентальных содовых озёрах, причём такие озёра до сих пор существуют на Земле.

В качестве природной модели учёные выбрали экстремально щелочные с pH 9-10 высокоминерализованные водоёмы Восточно-Африканского рифта, прежде всего экваториальное оз. Магади, находящееся в области недавней вулканической деятельности, и низкоминерализованные озёра Центральной Азии и Прибайкалья, расположенные в восточносибирских степях вдоль Енисея (южнее Кызыла), Селенги, Онона. В этих озёрах могут жить только микроорганизмы, в них «трава не растёт и скот не пьёт», вокруг практически нет пастбищ. Такие водоёмы достаточно точно воспроизводят условия, существовавшие на Земле 3 млрд. лет назад. Однако, чтобы такое озеро могло стать местом

зарождения первичной жизни, его микрофлора должна быть не только обильной, но ещё и разнообразной, т.е. включать различные систематические группы микроорганизмов. Вся микрофлора содовых озёр подверглась многолетнему пристальному изучению. Оказалось, что число видов бактерий в содовых озёрах не уступает разнообразию обычных водоёмов.

Эти микробные сообщества представляют собой сбалансированную трофическую цепь: продукты жизнедеятельности или распада одних микроорганизмов служат источником питания для других, а в основании этой пищевой системы находятся фотосинтезирующие цианобактерии. Исследованные солёные озера населяют зелёные одноклеточные водоросли (часть из них выдерживает концентрацию соды до 260 г/л) и один вид почвенных водорослей. Присутствие этих водорослей указывает на связь микрофлоры содовых озёр с микрофлорой окружающей почвы: таким образом жизнь могла выйти на сушу.

По мнению учёных, полученные ими результаты позволяют рассматривать природные сообщества содовых озёр как аналог наземных сообществ раннего протерозоя.

СИСТЕМНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЖИЗНИ В ДОКЕМБРИИ

Тонский период (1000-850 млн. лет назад), является первым периодом протезоройской эры, характеризуется бурным развитием эукариотического фитопланктона, а также многочисленными крупными акритархами, служащими индикаторами периода. Интересно, что некоторые из акритархов имели шипы, что может свидетельствовать о появлении хищников, питающихся ими, т.е. трофическая структура сформировалась уже в те далекие времена. Биологическая продуктивность тонских экосистем была чрезвычайно высокая, что подтверждается повышенным соотношением $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в осадочных породах. Это соотношение указывает на высокие уровни изъятия легкого углерода, что отразилось на уменьшении парниковых газов в атмосфере и увеличении его прозрачности. Подобная картина также свидетельствует о несовершенстве биологического круговорота – не вся органика перерабатывается гетеротрофами, часть её захоранивается. Эта органика явилась причиной появления месторождений природных углеводородов – нефти, угля. Некоторая часть углерода входила в состав наружного скелета и осаждалась в виде карбонатов (CaCO_3). Также в около 750 млн. лет назад суша, представленная единым суперконтинентом Родиния, располагавшаяся в основном на южном полушарии, начала распадаться.

Эти особенности тонской экосистемы и физико-химической среды вызвало серию величайших оледенений в криогеновом периоде (850-635 млн. лет). Оледенения в основном коснулись низких широт. Индикатором оледенений криогенового периода являются тиллиты, находящиеся в осадочных породах экваториальной зоны.

Криогеновый период характеризуется присутствием в криогеновых породах бесспорных следов животных (Metazoa). Новейшие молекулярно-филогенетические реконструкции палеонтологических находок животных криогенового периода, указывают на то, что ранняя дивергенция (в т.ч. билатерий) на первичноротых и вторичноротых.

Позднем криогеновом периоде биогенный цикл углерода почти прекратился. Углекислый газ стал накапливаться в атмосфере из-за замедления, местами прекращения выведения его фотосинтезирующими организмами. Этому способствовал также активный вулканизм – еще один мощный фактор поступления углекислого газа в атмосферу. Следствием этих процессов стало потепление климата и следующий период – вендский (эдиакарский), который длился от 635 до 541 млн. лет был теплым периодом.

Вендский период характеризуется бурной эволюцией многоклеточных животных.

Структура экосистем стало перестраиваться. Вместо доминировавших микробных сообществ повсеместно стали преобладать экосистемы с крупными многоклеточными формами, которые оставили много палеонтологического материала в виде разнообразных эмбрионов на ранних стадиях дробления в плотных оболочках, отпечаток мягкотелых вендобионтов, следов перемещения животных и других следов жизнедеятельности.

В конце венда произошло массовое вымирание вендобионтов. Вновь активизировались факторы, определяющие соотношения углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) ближе к концу венда и началу кембрия. Усилились процессы захоронания органического вещества. В атмосфере и гидросфере увеличилось содержание кислорода.

Эволюционный процесс в нестабильных условиях первичного докембрийского моря, видимо, характеризовался высокими скоростями. Нестабильность среды определялась бурными физико-химическими процессами (прогрессивным изменением газового состава атмосферы и литосферы, активным тектогенезом и др.), а также биологическими факторами (обособленностью очагов жизни, слабой интегрированностью биологических систем и др.). Эволюционный процесс, вероятно, имел характер макроэволюции. По крайней мере, в докембрии появилось большинство современных крупных таксонов животных.

На протяжении примерно двух миллиардов лет органической эволюции было сделано несколько крупных шагов вперёд в отношении питания и структурной организации; эти шаги имели важное значение для последующей эволюции многоклеточных организмов. Такими шагами явились, как мы уже знаем, – автотрофное питание, в частности фотосинтез; аэробное дыхание; эукариотическая клеточная организация; половое размножение. Точно указать на временной шкале (см. рис. 3.1.1) момент возникновения этих свойств невозможно; по всей вероятности, они появились где-то между 3,5 и 1,3 млрд. лет назад и в той последовательности, как это показано на рисунке.

Непрерывный рост примитивных гетеротрофных частиц неизбежно должен был привести к постепенному истощению первичного «органического бульона». А в условиях истощения запасов пищи способность организмов самостоятельно синтезировать себе пищу из неорганического сырья — воды и

двуокиси углерода — давала огромное преимущество. Развитие способности к фотосинтезу и хемосинтезу у примитивных прокариот было крупным успехом, достигнутым на ранних стадиях эволюции. Оно проложило путь для второго важного шага — развития аэробного дыхания.

В первичной восстановительной среде примитивным гетеротрофным частицам и клеткам приходилось, вероятно, добывать энергию из органического бульона путём брожения. А брожение — процесс, в метаболическом смысле неэффективный, поскольку при этом большая часть энергии углеродных соединений остаётся неиспользованной. В процессе аэробного дыхания, обеспечивающего более полный распад углеродных соединений, освобождается гораздо больше энергии. Организмы, получающие необходимую им энергию за счёт клеточного дыхания, могут функционировать при гораздо более высокой скорости метаболизма, чем организмы, получающие её за счёт брожения.

Для аэробного дыхания необходима атмосфера, содержащая кислород. Кислород образуется при фотосинтезе в качестве побочного продукта. По мнению тех, кто изучает ранние стадии истории Земли, переход от первоначальной бескислородной атмосферы к атмосфере, содержащей кислород, произошёл в результате активности примитивных фотосинтезирующих организмов. Возникновение окислительной атмосферы, делающей возможным дыхание, было постепенным и очень медленным. Именно медленность этого процесса могла быть причиной длительной задержки — на 2 млрд. лет или более — между возникновением жизни и появлением эукариот и Metazoa.

В тонском и криогеновом периодах архея жизнь в Мировом океане была представлена цианобактериальными сообществами, дошедшими до нас в виде строматолитов. Строматолиты, как уже говорилось, образуются в результате жизнедеятельности синезелёных водорослей — цианобактерий, составляющих закономерные водорослево-бактериальные сообщества. Особенности системной организации жизни можно реконструировать на основе закономерностей функционирования их современных аналогов, хотя и редко, но встречающихся на различных частях Земли.

Закономерные сочетания или экосистемы синезелёных водорослей и бактерий обладали поразительной устойчивостью на протяжении всей истории Земли. В цианобактериальных сообществах закономерно уживаются различные организмы — от продуцирующих кислород синезелёных водорослей до строго анаэробных метанообразующих бактерий. На протяжении большей части докембрия они были единственными обитателями Земли. Итог деятельности таких экосистем оказался грандиозным. Ведь именно они в значительной степени формировали геохимические условия на поверхности Земли на разных её этапах, создали отложения оксидов металлов, регулировали солевой режим морей и океанов, сыграли важную роль в образовании осадочных пород. Но наиболее существенный вклад внесли микроорганизмы в создание атмосферы. Они разгрузили первичную атмосферу планеты от углекислого газа, осадив часть его в виде мощных толщ карбонатов, а часть заменив кислородом. Именно микроорганизмы создали условия для появления высокоорганизованных живых существ, постепенно входивших как новые компоненты в сбалансированные экосистемы водорослево-бактериальных сообществ. И чтобы понять историю таких систем, необходимо разобраться в деятельности их современных аналогов.

Как известно, в любой экосистеме можно выделить три группы организмов: продуценты, консументы и деструкторы. Продуценты, представленные почти исключительно фототрофными организмами, образуют из неорганического материала органическое вещество. Консументы перерабатывают потом этот продукт в сложных пищевых (трофических) цепях. Завершают цикл деструкторы, которым принадлежит решающая роль в разрушении биомассы. Именно от соотношения деятельности продуцентов и деструкторов зависит общий итог планетарной деятельности биосферы. Если бы работа продуцентов и деструкторов была полностью сбалансирована, общее количество и соотношение солей, газов и минералов оставалось бы неизменным. Животные-консументы с их сложной организацией могут быть хорошими индикаторами условий, существовавших в том или ином месте Земли в разное время. Но для круговорота веществ все высокоорганизованные животные играют роль несравнимо менее значительную, чем микроорганизмы, особенно микробы-деструкторы. Так, в современной глобальной экосистеме участие микроорганизмов в образовании углекислоты из продукции фототрофов более чем в 10 раз превышает деятельность животных.

Для истории жизни на Земле характерна постоянная смена экосистем. Каждая экосистема уступает своё место последующей, причём ведущим процессом в таких изменениях оказывается замена доминирующего продуцента — группы фототрофных организмов. Так, главенствующие в наши дни покрытосеменные растения вытеснили голосеменные, а те, в свою очередь, — древовидные криптогамные растения. Перед выходом растительности на сушу среди продуцентов преобладали многоклеточные эукариотные водоросли, оставившие массу обугленных остатков лентовидного облика, так называемые вендотениды. Наконец, ещё раньше хозяевами планеты были синезелёные водоросли. Важно подчеркнуть, что все эти замены происходили не при полном уничтожении предшественников, а путём мозаичного вкрапления новых организмов в уже существующие экосистемы.

Менялись и консументы: эту функцию, слабо развитую в древнейших экосистемах, переняли у бактерий животные. Но все эти замены принципиально не изменяли системы, а только удлинляли или усложняли тот или иной трофический маршрут, т.е. модифицировали её. Прокариотная экосистема, возникшая на заре жизни, не только оставалась непрерывной во времени, но послужила и служит той основой, на которой возникают надстройки более высокоорганизованных групп. До сих пор микроорганизмы — связующее звено всех круговоротов органического вещества, а их деструктивные функции имеют первостепенное значение, особенно

для наземных условий.

Следовательно, чтобы понять происхождение биосферы и её роль, скажем, в истории современной атмосферы, необходимо изучить прокариотную водорослево-бактериальную экосистему, по возможности в чистом виде, без помех со стороны высокоорганизованных представителей жизни.

Когда-то цианобактериальные сообщества жили повсюду. В докембрии практически нет сколько-нибудь значительных по мощности карбонатных толщ, где не присутствовали бы строматолиты. Но со временем эти сообщества постепенно вытеснялись менее универсальными, но более приспособленными к конкретным обстановкам конкурентами в своеобразные экологические ниши. В наши дни цианобактериальные сообщества встречаются только в экстремальных ситуациях, которых не выдерживают конкурирующие или питающиеся синезелёными водорослями эукариоты. Это могут быть горячие источники вулканических областей или лагуны и озёра с необычной, как правило, сильно изменчивой солёностью. Именно в таких местах и живут современные потомки бывших властелинов планеты без помех со стороны более высокоорганизованных организмов, и именно там их можно сейчас изучать.

Поскольку морфология микроорганизмов весьма однообразна, а функционально они крайне различны, основным методом их изучения стало исследование обмена, возможное лишь в чистых культурах. А как же быть с сообществами? Как оценить роль каждого из их компонентов, если по-настоящему они действуют лишь совместно?

Лишь очень немногие бактерии удаётся определить непосредственно в месте обитания. Но и в естественных условиях тоже можно наблюдать и изучать продукцию их химической деятельности. Так, для некоторых микроорганизмов характерно образование определённых минералов. Особенно выделяются в этом отношении так называемые литотрофные микроорганизмы, обмен которых связан с окислительно-восстановительными превращениями неорганических веществ. Исследование образующихся минералов позволяет не только определять организмы, но и понять их роль в экосистеме. Изучение как современных, так и ископаемых цианобактериальных плёнок позволяет узнать о морфологических особенностях организмов и получить ключ к расшифровке древних кремниевых микрофоссилий.

Существует и другой подход к изучению этих сообществ. Выделив организмы, слагающие цианобактериальные плёнки, можно вырастить их в культуре и смоделировать процесс в строго контролируемых лабораторных условиях. Исходным материалом служат организмы, взятые из термальных полей Камчатки и в заливе Шарк Бей, Австралия.

Один из таких экспериментов проводился в Институте микробиологии СССР под руководством акад. Г.А. Заварзина с 1983 г. в кальдере вулкана Узон (Кроноцкий заповедник, Камчатка). Кальдера* имеет диаметр ~10 км и похожа на чашу, заполненную озёрными отложениями и покрытую сейчас тундровой растительностью (*рис. 4.11*). В кальдере расположено несколько участков, где среди торфяных отложений бьют горячие минерализованные источники. Значительные участки болота вокруг источников покрыты мощными плёнками, в которых преобладают синезелёные гормогониевые водоросли формидиум, а по краям некоторых выходов термальных вод образовалось около десятка куполоподобных построек, сложенных пластинчатыми слоями, частично обызвестлёнными и окремнёнными. Плёнки, и минерализованные, и лишённые твёрдых частиц представляют собой скопления остатков синезелёных водорослей, в разной степени переработанные микроорганизмами-консументами и деструкторами, в результате чего значительно изменился и их химический состав, и морфология остатков водорослей. Под плёнками водорослей в мелкой воде и в осадках развиваются сульфат-восстанавливающие бактерии.

В лаборатории были созданы модели гидротермальных источников. Установки были засеяны кусочками природных плёнок, и, несмотря на различные в химическом составе среды непрерывность освещения, в них развивались плёнки, вполне сходные с теми, которые существуют на Камчатке. Состав организмов, строение плёнок оказались такими же, как и в термальных источниках Узона (Заварзин, Крылов, 1983).

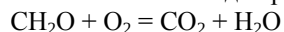
В Западной Австралии изучавшиеся плёнки были собраны в лагуне Хамелин Пул залива Шарк Бей на побережье Индийского океана к северу от Перта. Это мелководная часть залива длиной около 50 км и шириной 25-30 км, отгороженная, словно порогом, поднятием дна, густо заросшего морской травой, что резко затрудняет циркуляцию воды. Район расположен в полосе Великих австралийских пустынь (~26° ю.ш.). Здесь выпадает ~225 мм в год осадков, а испарение ровно в 10 раз больше — 2250 мм. Концентрация солей в лагуне Хамелин составляет 55-70 г/л, что в 1,5-2 раза превышает нормальную морскую солёность, но особенно важно, что солёность не постоянная: в сухое и жаркое время при устойчивых южных ветрах, препятствующих приливам, солёность резко возрастает, а при северных ветрах или после сильных дождей — снижается. Поэтому в лагуне могут жить только немногие приспособившиеся к такой обстановке животные, такие как пелениподы, фораминиферы, некоторые рыбы и морские змеи, но отсутствуют гастроподы и другие животные, питающиеся водорослями.



Рис. 4.11. Фото кальдера Узон. Камчатка, Россия

Изучение современных экосистем позволяет делать выводы, которые затем сравниваются с данными по изучению древнейших цианобактериальных сообществ.

Принято считать, что кислород докембрийской атмосферы был создан синезелёными водорослями. Это верно лишь отчасти, потому что цианобактерии были в этой сложной системе лишь основными продуцентами, а суммарный итог, как известно, зависит от деятельности всей системы. Образование кислорода из углекислого газа по схеме $\text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 = \text{O}_2 + \text{CH}_2\text{O}$ может дать поступление в атмосферу сколько-нибудь значительных количеств кислорода при условии, что оставшийся восстановленный углерод будет выведен из круговорота, т.е. не будет снова окислен. Ведь при дыхании, гниении, разложении остатков происходит следующая реакция:



Вышедший из круговорота углерод сначала образует ткани растений, затем переходит в геополимеры — гумус, кероген. Конечной стадией его изменения может стать углистое или (при метаморфизме) графитистое вещество в осадочных и метаморфических породах.

Деятельность цианобактериальных сообществ докембрия, обеспечивших насыщение атмосферы кислородом, была явлением исключительным, поскольку происходило длительное и существенное нарушение нормального замкнутого цикла. Однако процесс ещё более сложен, поскольку изменялся и исходный газовый состав атмосферы. Земля непрерывно «дышит» через свои трещины и вулканические аппараты, и в круговорот, помимо углекислого газа, постоянно вовлекаются водород, углеводороды, соединения серы и других элементов.

- **Верхний слой – зелёный.** Цианобактерии: кислородный фотосинтез ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{свет} \rightarrow \text{CH}_2\text{O}$ (органика) + O_2). Аэробные гетеротрофы ($\text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{энергия в форме АТФ}$).
- **Средний слой – розовый.** Пурпурные бактерии: бескислородный фотосинтез ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S} + \text{свет} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{S}$, SO_4^{2-}).
- **Нижний слой – черный (анаэробный).** Гетеротрофы – бройдильщики ($\text{CH}_2\text{O} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2 + \text{АТФ}$), автотрофы – сульфат-редукторы ($\text{SO}_4^{2-} + \text{H}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{S} + \text{H}_2\text{O} + \text{АТФ}$), автотрофы – метаногены ($\text{CO}_2 + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O} + \text{АТФ}$).

Рис. 4.12. Структура типичного современного цианобактериального мата (<http://www.bio.msu.ru>)

Цианобактериальные плёнки оказались сложными микробными системами (см. рис. 4.12), состоящими из разнородных компонентов. Их строение и состав зависят от освещения, химического состава воды и её температуры. Самый верхний слой с интенсивной голубовато-зелёной окраской сложен осцилляториевыми цианобактериями, длинные подвижные нити которых обычно создают плотную кожистую ткань. Ближе к грифону в естественных условиях и к месту поступления нагретой воды в лабораторной

модели располагается зона более устойчивых к температуре синехококков и маститоклаудов. Рыхлые скопления этих водорослей прочно связываются длинными тонкими упругими нитями зелёных фотосинтезирующих бактерий хлорофлексус, особенно многочисленными в самых горячих участках. Местами можно видеть, как нити хлорофлексусов обсажены единичными клетками синехококков. По филогенетическому положению, установленному методами молекулярной биологии, хлорофлексус далёк от синезелёных водорослей, хотя внешне от них практически не отличается. По-иному протекает и газовый обмен хлорофлексуса: он не выделяет кислорода, использует органические вещества и способен расти анаэробно. В отличие от синезелёных водорослей фотосинтетический аппарат у него содержит хлоросомы, а не ламеллы, а также имеет иной набор пигментов. В последние годы был описан ряд аналогичных организмов, ранее тоже принимавшихся за синезелёные водоросли, но оказавшихся при изучении совсем иными организмами.

Однако и сами синезелёные водоросли по своему обмену не столь однородны, как считалось ранее. Наряду с нормальным обменом и выделением кислорода, некоторые из них способны окислять сероводород до

серы. В ночное время они переходят на хемолитотрофный тип питания. Водоросли из термальных источников Камчатки используют и молекулярный водород для фотоассимиляции углекислоты, не прекращая в то же время выделения кислорода. Таким образом, организмы, входящие в цианобактериальные сообщества камчатских термальных источников, приспособлены для достаточно полной переработки вулканических газов в «нормальный» воздух: углекислота частично перерабатывается в кислород, частично осаждается в виде карбонатов; усваивается и удаляется сероводород и водород.

Но что же происходит с выведенным из круговорота углеродом? Частично биомасса, образованная водорослями продуцентами, накапливается в виде плотных кожистых плёнок. Другая часть углерода уходит в атмосферу в виде метана. Характерным компонентом изученных систем, как на Камчатке, так и в заливе Шарк Бей, оказались метанообразующие бактерии, так называемые археобактерии. Их можно легко обнаружить при посевах на питательные среды по характерному газообмену и, отчасти, по собственной зелёной люминесценции. Они используют лишь крайне ограниченный набор питательных субстратов: ацетат, смесь водорода с углекислотой, одноуглеродные соединения. Следовательно, находки археобактерий свидетельствуют о достаточно сложной цепи превращений, которые должна претерпеть первичная биомасса под воздействием различных микробов, преимущественно (как и сами метанообразующие бактерии) в анаэробных условиях, чтобы дать питательный субстрат метанообразующим организмам. И действительно, оказалось, что на Камчатке на термальных площадках присутствуют также строго анаэробные термофильные организмы, образующие из углеводов водород и ацетат. Любопытно, что в чистой культуре они образуют этиловый спирт, а в сообществе с метанобактериями — метан и ацетат. Кроме того, описаны микроорганизмы, синтезирующие ацетат из водорода и углекислоты. Ученым удалось открыть и термофильную метанообразующую бактерию, использующую ацетат. Очевидно, ещё более интересной является галофильная метанобактерия, выделенная из образцов Шарк Бея. Важно, что биомасса, созданная водорослями-продуцентами, разлагается анаэробно, и, следовательно, такая система выделяет в атмосферу значительное количество кислорода. По-видимому, это мог быть один из вполне вероятных механизмов образования кислорода в докембрии.

Однако совместное существование в единой системе строгих анаэробных и кислородпродуцирующих водорослей требует специального механизма защиты анаэробов от производимого этой же системой кислорода. Такую функцию осуществляют организмы, образующие буферный слой между водорослями и бактериями-анаэробами. На термальных полях — это аэробные термофильные бактерии, энергично поглощающие кислород. До последнего времени такие постоянные спутники синезелёных водорослей представлялись чем-то настолько обычным, что их, по существу, и не изучали. Большой интерес вызывали так называемые кальдерные, или кальдоактивные, аэробные бактерии, живущие при очень высоких температурах 80°C и выше. Из термальных цианобактериальных плёнок были выделены также бактерии, удаляющие кислород за счёт реакции с водородом (см. рис. 4.12).

Этот краткий и упрощённый обзор механизма газообмена в прокариотных плёнках показывает тем не менее, что цианобактериальные сообщества не только активно участвуют в газообмене с атмосферным воздухом, но и существенно изменяют состав глубинных вулканических газов, поступающих по трещинам вместе с термальными водами, играя роль своеобразных биологических фильтров.

Не менее важной проблемой является образование этими сообществами минеральных, прежде всего, карбонатных корок, из которых сложены постройки-строматолиты. В обширной литературе по этому вопросу можно встретить весьма противоречивые и не всегда достаточно обоснованные утверждения от полного отрицания активной роли синезелёных водорослей в карбонатоосаждении до утверждений о частичном или даже ведущем значении водорослей в этом процессе.

У альгологов существует единодушное мнение, что образование карбоната непосредственно не связано с внутренними биохимическими процессами, протекающими внутри клеток синезелёных водорослей. Может быть, водоросли просто извлекали из воды углекислый газ, при этом растворимость солей в воде уменьшалась и карбонат выпадал в осадок? Однако прямых доказательств этой гипотезы нет. Многие специалисты высказывали мнение, что карбонат просто оседает на поверхности водорослевых плёнок, подобно тому, как пыль оседает на поверхности предметов. Но такому предположению противоречит то обстоятельство, что на водорослевых плёнках и куполах в конечном итоге карбоната накапливается значительно больше, чем в прилегающих участках дна. Сейчас разгадка явления близка. В водорослево-бактериальных плёнках карбонат осаждается как в виде отдельных зёрен, так и в виде агрегатов таких зёрен. Биохимическая природа этого явления ещё не вполне ясна, но некоторые особенности уже видны достаточно чётко.

Характерной особенностью является то, что кристаллы карбоната очень редко оседают на верхних поверхностях плёнок. И в природных сообществах, и в лабораторных условиях они всегда оказываются на некоторой глубине под поверхностью активного фотосинтезирующего слоя. В то же время, для активного осаждения карбоната явно необходим свет, потому что в темноте процесс этот резко замедляется или вовсе прекращается. Осаждение карбоната идёт в слабощелочной среде и связано не только с высоким содержанием в воде растворённых солей кальция, но и с присутствием других солей. Так, строматолиты приурочены к осолонённым участкам водоёмов или к источникам минерализованных вод. Хлористый натрий непосредственно не участвует в осаждении карбонатов кальция, но его присутствие почему-то важно для организмов, образующих карбонатные корки. Считалось, что повышенная или переменчивая солёность воды отпугивает животных, поедавших водоросли, и тем самым давала возможность развития микроорганизмам-строматолитообразователям. Но дело, очевидно, не только в этом. В некоторых районах Южной Австралии

(лагуна Куронг, оз. Марион) прекрасные современные строматолитовые желваки растут вокруг выходов восходящих осолонённых вод. Да и в районе залива Шарк Бей восходящие артезианские солоноватые воды располагаются на небольших глубинах и вполне вероятно их подток в лагуну. Впрочем, солей там достаточно и без таких довесков.

С процессами, происходящими в цианобактериальном сообществе, связаны превращения соединений азота и фосфора. В составе синезелёных водорослей имеется довольно много азотфиксирующих организмов, а освобождение аммиака часто приводит к осаждению кальция аммонифицирующими бактериями. Динамика фосфора также весьма существенна для микроорганизмов.

Наконец, очень важен вопрос о форме строматолитовых построек. Карбонаты отлагаются в виде тонких прожилок внутри водорослевых плёнок и повторяют их форму, а форма плёнок, в свою очередь, связана с составом слагающих их водорослей. Таким образом, форма карбонатных строматолитовых слоёв отражает состав строивших их водорослей.

В цианобактериальных плёнках в источниках, богатых кремнезёмом, нередко наблюдается замещение кремнием отдельных их участков. При таком процессе прекрасно сохраняются морфологические особенности слагающих плёнку микроорганизмов. Закономерности этого явления пока не выяснены. Вероятно, можно предположить, что окремнение не имеет никакой связи с жизнедеятельностью микроорганизмов из цианобактериальных сообществ. Кремнезём, поступающий в бассейн с термальными вулканическими водами, играет роль фиксатора, замещая как плёнки на разных стадиях их деградации, так и мало изменённые живые организмы. В итоге, среди современных кремнистых микрофоссилий встречаются остатки самой разной сохранности. Это имеет существенное значение для понимания природы ископаемых микрофоссилий.

В кремнистых микрофоссилиях органическое вещество, слагавшее бактерии, полностью замещено микрокристаллическим кремнием или халцедоном. Попытки выделить остатки органического вещества пока не увенчались успехом, зато морфология микроорганизмов отлично видна, и можно помещать рядом практически неотличимые фотографии или рисунки древних микрофоссилий и современных синезелёных водорослей. Именно так обычно проводят их определение. Однако изучение современных плёнок, образованных цианобактериальными сообществами, заставляет вносить в такой подход значительные коррективы.

Дело в том, что кремнезём, как уже упоминалось, фиксирует плёнки разной степени сохранности. Наряду с их остатками в прижизненном виде, в «препарат» попадают и остатки, претерпевшие существенные изменения, которые могут быть похожими на какие-то другие организмы.

У осцилляторных синезелёных водорослей изменения идут по двум направлениям. В живом состоянии это нитчатые водоросли с отчётливыми перегородками внутри нитей, чёткими стенками, нередко с толстым слизистым чехлом вокруг нитей. В одном случае при деградации перегородки внутри нитей разрушаются и остаются только пустые трубчатые чехлы различного диаметра, похожие и на водоросли, и на бактерии, и на грибы. Иногда такие трубки сохраняют эластичность, они могут быть изогнуты, сплюснены, смяты, иногда становятся хрупкими и разламываются на обломки разной длины, тогда их сходство с гифами грибов усиливается. Контуры трубок часто подчёркиваются осаждением на их внешних и внутренних поверхностях мельчайших зёрен тёмноокрашенного, возможно, углистого вещества. Иногда сами трубки бесцветные (зелёная окраска живых водорослей не сохраняется никогда), иногда они приобретают желтоватый или коричневый цвет, причём и окраска, и её интенсивность могут отличаться на разных участках одной и той же нити. В других случаях разрушаются именно водорослевые чехлы, но сохраняются клетки, и бывшая нить приобретает вид цепочки продолговатых или укороченных цилиндров. У разновидностей мастигокладус, имеющей клетки сферической формы, после разрушения оболочек нитей получается либо цепочка сферических клеток с чёткими внутренними тёмными пятнышками — «ядрами», либо просто россыпь не связанных между собой шариков. Тогда их трудно отличить от одноклеточных прокариот или эукариот многих видов. Не помогают и замеры клеток, поскольку их диаметр у мастигокладуса может меняться по меньшей мере вдвое. Таким образом, только вследствие различной сохранности из очень небольшого числа видов синезелёных водорослей может получаться довольно разнообразный набор микрофоссилий, похожих совсем на другие организмы. К этому нужно добавить и большую изменчивость формы самих синезелёных водорослей, которые меняют её довольно существенно в зависимости от условий роста и стадии развития (Костяев, 2001).

Микробы-деструкторы могут разрушать оболочки клеток не полностью, а, скажем, выедать на их поверхности углубления или канавки. В этом случае на поверхности микрофоссилий появляется своеобразный рельеф с выемками, шагреновой поверхностью с сеткой, редкой или частой, с продольными или поперечными бороздами. Все эти признаки, особенно у сферических микрофоссилий, иногда используются для выделения родов и видов.

Итак, цианобактериальные плёнки, преобладавшая форма жизни в большей части докембрия, существуют как сложная система, включающая разнородные компоненты, приспособляющаяся к изменяющимся условиям. Именно наличие и взаимосвязь этих компонентов обеспечивают устойчивость системы во времени.

Выше показано значение прокариотных сообществ в газообмене прошлых эпох, сделана попытка объяснить, каким образом эти сообщества могли служить продуцентами больших масс свободного кислорода и как могло происходить карбонатообразование при их участии. По косвенным свидетельствам можно сделать вывод о том, что докембрийская системная организация жизни занимала обширный промежуток этого периода, протоорганизмы были, вероятно, гетеротрофными формами, питавшимися готовыми высокомолекулярными

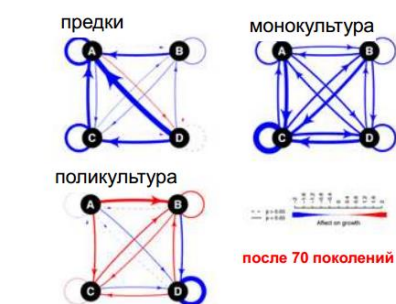
органическими соединениями абиогенного происхождения в условиях бескислородной восстановительной атмосферы.

В промежутке между 3 и 3,5 млрд. лет назад какие-то формы приобрели способность к фотосинтезу что привело к дивергенции прокариот на два главных ствола их эволюции: 1) бактерии, в большинстве сохранившие в той или иной степени и форме гетеротрофное питание и совершенствовавшие его применительно к новым условиям существования; 2) синезелёные водоросли, развившие автотрофное питание посредством фотосинтеза. Современные бактерии обладают чрезвычайно разнообразными формами метаболизма и питания, вплоть до автотрофности на основе фото- и хемосинтеза. Эта группа испробовала «серию эволюционных экспериментов» на примитивном прокариотном уровне организации. Вероятно, по мере истощения абиогенной органики вследствие окисления свободным кислородом — во многом продуктом деятельности фотосинтезирующих организмов, она всё в большей степени переходила к питанию биогенным органическим веществом, синтезированным водорослями. На эту перестройку системной организации ушло почти 2 млрд. лет.

Своеобразие вещественно-энергетических особенностей биосистем докембрия связано с деятельностью синезелёных водорослей, приведшей к появлению свободного кислорода, первоначально использовавшегося в химических реакциях, в частности в процессах отложения осадочных железных руд при участии ферробактерий, как окислитель и глобальным образом изменившего геохимическую обстановку. С этим временем в основном связано и образование огромных толщ осадочных карбонатных толщ. Эти процессы позволяют заключить о произошедших глобальных изменениях в обменных процессах в земной коре, о появлении глобальной силы в определении направлений геохимических процессов на планете.

Этот период связан с установлением кислородной атмосферы, с установлением наиболее эффективного способа энергетического обеспечения жизненных процессов, что сказалось в усилении прогрессивной эволюции и определении её основных направлений вообще на Земле.

Таким образом, можно заключить, что с самого начала жизнь стала контролировать весь углеродный цикл на Земле. Изначально существовали относительно изолированные метаболизмы в обособленных геохимических нишах, о чём свидетельствуют своеобразие строматолитовых комплексов и неравномерность



Взаимодействие четырех видов бактерий (A, B, C, D). Синие стрелки — отрицательное влияние (вид, на который указывает стрелка, лучше растет в неиспользованной среде, чем в той, где раньше жил другой вид), красные — положительное (вид, на который указывает стрелка, быстрее размножается в среде, где есть продукты жизнедеятельности другого вида). Предки — предковые штаммы; Монокультура — штаммы, эволюционировавшие в монокультуре; Поликкультура — штаммы, эволюционировавшие в смешанной культуре.

Lawrence et al., 2012. Species Interactions Alter Evolutionary Responses to a Novel Environment

Рис. 4.13. Эксперименты по эволюции бактериальных сообществ (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

- В сообществе бактерии эволюционируют иначе, чем в монокультуре.
- При совместной эволюции бактерии приспосабливаются друг к другу, делят ниши и начинают использовать продукты жизнедеятельности друг друга, формируя замкнутые биохимические циклы
- Взаимосвязанное микробное сообщество — первый шаг на пути становления живых систем более высокого уровня (таких как эукариотическая клетка)

распределения этих органогенных пород докембрия. Хотя эти островки жизни и были относительно самостоятельными, принципиальные биохимические процессы в них были едины. Это объясняется закономерностями взаимодействия химических молекул, определившими принципиальные схемы биохимической эволюции.

Можно также заключить, что уже первые формы жизни были объединены в системные структуры — протоэкосистемы. Об этом свидетельствуют эксперименты, проведенные в бактериальных сообществах (рис. 4.13) Для активации биохимических процессов в качестве источника энергии с самого начала служило Солнце, что даёт основание предполагать появление фототрофии на ранних этапах эволюции.

Если признать, что изначально системность жизни была организована по принципу передачи энергии по трофическим уровням, то следует признать и раннее появление кислородной атмосферы планеты — 2,5-3 млрд. лет назад, по крайней мере, на локальных участках Земли.

Однозначно, жизнь могла возникнуть в водной среде, как наиболее подходящей с точки зрения безопасности и универсальности среды для первичных химических (биохимических) реакций.

Глава 5. ФАКТОРЫ СИСТЕМОГЕНЕЗА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ ПАЛЕОЗОЙСКОЙ ЭРЫ

Эра, следующая за протерозоем, продолжалась с ~350 млн. лет. Она подразделяется на шесть периодов. За это время существенно изменились очертания суши, морей, возникли некоторые хребты, и соответственно менялся глобальный климат. Судя по косвенным свидетельствам, климат на планете в основном был очень теплым. В то же время, по мнению ученых, на планете устанавливается заметная зональность климата. Причиной установления зональности явилась серия оледенений, проявившихся в криогеновом периоде палеозоя.

В палеозое же проявились крупнейшие ароморфозы в растительном и животном царствах: осевой скелет в виде хорды, ароморфозы и адаптивная радиация морфофизиологической организации в связи с освоением новых ниш суши. С ароморфозами в растительном царстве, связанными с их выходом на сушу, и заселением внутриконтинентальных областей был заложен начало сопряженной с биологическими системами эволюции биокосной среды – почвы, с которой связана будущая зональность природно-территориальных комплексов (биоклиматических зон — поясов, фаций, провинций) суши. Факторами, определяющими эволюцию почв, явились – геологические (характер материнской породы), физико-химические (климат) и биологические (структура сообществ растительного покрова, комплекса животного населения).

Освоение суши представителями растительного царства шло поэтапно: обширные эпиконтинентальные моря, прибрежные мелководные водоемы и береговая линия силур-девон), далее берега водоемов уход в внутриконтинентальную сушу (начиная с карбона). Дальнейшее освоение суши шло уже на основе специальных морфофизиологических адаптаций (идиоадаптаций), открывших возможность освоения и сухих местообитаний.

Животный мир (беспозвоночные) завоевывал сушу через почву и сырых околородных биотопов, скорее всего без обязательной смены типа органов дыхания и водного обмена. Мы и сегодня встречаем в почве, нередко и на суше, формы как с водным, так и в воздушным типом дыхания и с покровами различного строения.

В настоящее время накоплен обширный материал по ископаемым водным насекомым. Трупы насекомых легко разрушаются при переносе течением и плохо сохраняются в грубых осадках, поэтому наибольшим числом остатков хорошей сохранности и представлены обитатели озёр.

Возможно, наиболее древние палеозойские находки насекомых отмечаются в пермских озёрных отложениях Восточного Казахстана. В местонахождении Караунгир обнаружены остатки нимф подёнок и веснянок, достаточно многочисленные для того, чтобы считать их тафономически автохтонными. В триасе находки лимнических насекомых ещё более многочисленны. В составе этого комплекса найдены также многочисленные фрагменты имаго схизофороидных жуков. По-видимому, эти насекомые составляли часть населения прибрежной зоны обширного озера; наличие веснянок позволяет предполагать хорошую обеспеченность кислородом, другие особенности экосистемы неясны.

Позвоночные животные осваивали наземную среду в конце девона - начале карбона, когда условия влажности и температуры были уже благоприятными, а водоёмы, поблизости от которых обитали первые наземные позвоночные — амфибии, занимали большие пространства с громадной протяжённостью береговой линии. Первые шаги к освоению воздушной среды у позвоночных были связаны с перестройкой системы органов дыхания и основывались на исходных преобразованиях в этом направлении, предопределённых неблагоприятными условиями водного дыхания в мелких, богатых органическими веществами и дефицитом кислорода, водоёмах.

Таким образом, объединяющим условием освоения наземной среды было, по крайней мере, для зукариот, обитание во влажных биотопах.

5.1. КЕМБРИЙСКИЙ ПЕРИОД (570-500 млн. лет назад).

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. Большинство известных континентов располагались ближе к приэкваториальной зоне, которые окружались палео-Атлантическим и палео-Азиатским океанами, в центральных частях которых находились срединно-океанические хребты (рис. 5.1.1).

При этом морской режим существовал на протяжении всего кембрия лишь на Сибирском и Китайском континентах, характеризующиеся как места локализации островных систем с многочисленными лагунами и дельтами рек с периодической солёностью, способствовавшей формированию крупнейших месторождений соли (хлорида натрия), залежей фосфоритов, а в подвижных областях с интенсивным вулканизмом – марганца, ванадия, асбеста и железа.

По различным оценкам содержание углекислого газа достигло 0,3 %, что явилось причиной доминирования в кембрии теплого климата и установления жарких тропических условий. Впрочем аридные (скорее субтропические) условия также присутствовали (сибирский, южно-американский, австралийский и африканский континенты), которые выделяются осадочными породами, содержащими гипс, ангидриты, доломиты, карбонатные гипсоносные красноцветы, месторождения поваренной соли.

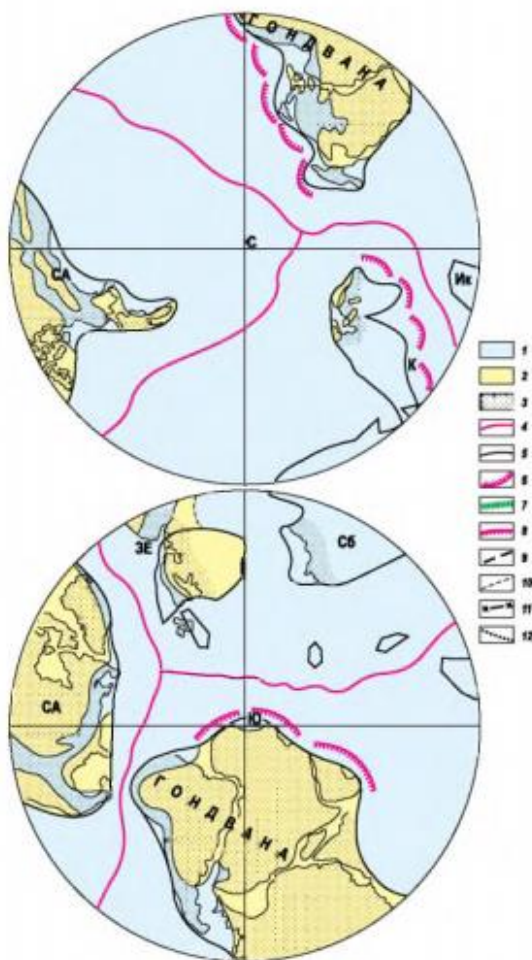


Рис. 5.1.1. Положение литосферных плит и срединно-океанических хребтов в кембрийском периоде (по Н.А. Ясаманову, 1985)
1 — моря и океаны; 2 — области древней суши; 3 — области современной суши; 4 — срединно-океанические хребты; 5 — контуры древних континентов и микроконтинентов; 6 — системы островных дуг; 7 — активные континентальные окраины; 8 — зоны столкновения континентальных окраин с островными дугами; 9 — границы тропического пояса; 10 — границы субтропического пояса; 11 — границы умеренного пояса; 12 — границы нивального климата. Континенты и микроконтиненты: ЗЕ — Западно-Европейский; Ик — Индокитайский; К — Китайский; СА — Северо-Американский; СБ — Сибирский.

Разнообразие сочетания режима тепла и влаги в третьем широтном поясе соответствуют различным типам растительного покрова или экосистем — *тундре, лесотундре, хвойным, смешанным и лиственным лесам, лесостепи, степи, полупустыне, пустыне*. Величина коэффициента стока** в зависимости от условий увлажнения изменяется от значений близких к единице, до нуля (**Коэффициент стока — отношение нормы стока к годовой сумме осадков, а норма стока характеризует суммарное перераспределение воды по горизонтали за рассматриваемый период времени как в самом водоёме, так и в нижележащих слоях грунта). Процесс выветривания в течение года сильно изменяется под влиянием годового хода температуры. Четвёртый широтный пояс суши северного полушария, названный А.А. Григорьевым (1970) арктическим, расположен в высоких широтах, где в течение всего года преобладают низкие температуры. В этой зоне скудная растительность встречается только в периферийных районах, окружающих область постоянного снега и льда — ледяную пустыню. На пространствах, свободных ото льда, преобладают условия избыточного увлажнения с высоким коэффициентом стока.

Для изучения влияния климатических факторов на географическую зональность используют *радиационный индекс сухости* (Будыко, 1977), рассчитываемый как R/Lr , где R — радиационный баланс, L — скрытая теплота испарения, r — количество осадков.

Наиболее влажные условия, соответствующие наименьшим величинам индекса сухости, отмечаются главным образом в высоких широтах, где испаряемость очень мала. Наибольшие величины индекса сухости относятся к условиям полупустынь и пустынь. Наименьшим значениям индекса сухости (до 1/3) соответствует тундра, значениям от 1/3 до 1 — лесная зона, от 1 до 2 — степная, >2 — полупустынная и >3 — пустынная зона.

Принимая во внимание особенности климатического режима различных сезонов, можно более отчётливо представить влияние климатических факторов на географическую зональность (Григорьев, Будыко, 1962).

1. Арктический климатический режим, характеризующийся наличием снежного покрова, отрицательными температурами воздуха и отрицательным или близким к нулю радиационным балансом.

2. Климатический режим тундры со средними месячными температурами от нуля до 10°C при небольшом положительном радиационном балансе.

3. Климатический режим лесных зон со средними месячными температурами более 10°C при положительном

Обычно выделяются четыре типа географической среды, относящиеся к различным широтным поясам. Первый из них — *экваториальный пояс*, в котором в течение всего года наблюдаются высокие температуры воздуха и обилие выпадающих осадков. Для этого пояса характерны развитие влажного тропического леса, высокий коэффициент стока, интенсивная эрозия.

Второй пояс — *тропический*, расположен в широтах, где при высоком положении солнца летом высота его в зимние месяцы заметно понижается, что создаёт отчётливый годовой ход воздуха. В этом поясе, так же как и в предыдущем, радиационный баланс системы «Земля-атмосфера»* положителен (*Разность поглощённой радиации и излучения в мировое пространство). Количество осадков в тропическом поясе изменяется в широких пределах, что способствует формированию на его территории трёх различных зон.

Во *внешнетропической* зоне сумма выпадающих осадков мала, в связи с чем здесь размещены полупустыни и пустыни со скудной ксерофитной растительностью, ничтожным коэффициентом стока, интенсивным физическим выветриванием. В *приэкваториальной* зоне, примыкающей к экваториальному поясу, природные условия в летнее время сходны с условиями экваториальной зоны, тогда как в зимнее время они приближаются к условиям внешнетропической зоны. Поэтому для этой зоны характерно резкое изменение условий увлажнения в течение года, причём в ряде районов в середине летнего полугодия наблюдается второй, менее выраженный сухой период (*о механизме и факторах этой закономерности см. гл. 2*). Растительный покров приэкваториальной зоны разнообразен, в его состав входят светлые тропические и саванные леса, включающие листопадные и вечнозелёные деревья, а также открытые саванны. Речной сток в приэкваториальной зоне в течение года изменяется в соответствии с изменениями осадков, процесс выветривания имеет сезонный характер, причём в дождливые сезоны главную роль играет химическое, а в сухие сезоны — физическое выветривание.

Третья зона тропического пояса, названная А.А. Григорьевым (1970) *промежуточной*, характеризуется преобладанием в течение года засушливых условий со сравнительно коротким влажным периодом, когда выпадает ограниченное количество осадков. Эта зона в ряде отношений сходна с внешнетропической зоной, хотя условия для развития растительности здесь значительно более благоприятны. Следующий широтный пояс, по А.А. Григорьеву (1970), включает *умеренные* и *субтропические* широты, где годовые величины радиационного баланса системы «Земля-атмосфера» отрицательны, но температура воздуха в наиболее тёплые месяцы не опускается ниже 5°C. Количество осадков, выпадающих в этом широтном поясе, из-за различий атмосферной циркуляции изменяется от очень значительных до близких к нулю величин. Этот пояс А.А. Григорьев (1970) разделил на Субарктику и пояс умеренных широт, состоящий из нескольких зон.

радиационном балансе и достаточном увлажнении, когда испарение составляет не менее половины величины испаряемости.

4. Климатический режим засушливых зон (степей и сухих саванн), где при положительном радиационном балансе испарение составляет от 1/10 до половины величины испаряемости.

5. Климатический режим пустынь, где при положительном радиационном балансе испарение меньше 1/10 испаряемости.

Общая характеристика изменений климатических условий в годовом ходе для различных широт северного полушария даётся на *рисунке 5.1.2 А*. Он характеризует равнинные районы в зоне 20–40° в.д., расположенные в Европе и Африке. На *рисунке 5.1.2 Б* представлены изменения климатических условий для восточной периферии Азии, на *рисунке 5.1.2 В* — для восточных областей Северной Америки и для Южной Америки.

Данные, представленные на этих рисунках, обнаруживают существенные различия в сезонных изменениях климатического режима на различных долготах. Эти различия особенно заметны в умеренных и низких широтах, где типы режима зависят от условий увлажнения.

В Европе и Африке режим с пониженной влажностью наблюдается в широком широтном поясе, который в летнее время смещается к северу, а зимой сдвигается к югу. Это соответствует наиболее благоприятным условиям увлажнения в субтропиках зимой и весной, в тропических широтах — летом.

На востоке Азии и в Северной Америке структура режима увлажнения резко отличается от первой схемы, что соответствует существенным различиям циркуляционных процессов.

Из *рисунка 5.1.2* видно, что в большинстве районов на всех долготах значительную часть года наблюдаются либо условия недостаточного увлажнения (режимы 4, 5), либо условия недостатка тепла (режимы 1, 2). Только в узкой полосе вблизи экватора в течение года наблюдаются условия, соответствующие режиму 3.

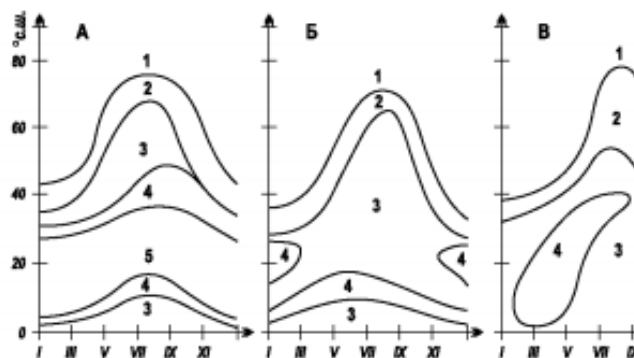


Рис. 5.1.2. Сезонные изменения климатических факторов географической зональности (1-5 — климатические режимы; (по М.И. Будыко, 1977))

Очевидно, что при режимах 2 и 4, и особенно 1 и 5, продуктивность естественного растительного покрова понижена. При этом наблюдается следующая закономерность. В условиях недостатка тепла тип географической (природной) зоны определяется климатическим режимом того периода, когда продуктивность естественного растительного покрова наибольшая, даже если этот период сравнительно непродолжителен. Так, зональный ландшафт тундры определяется условиями тёплого сезона, который может при этом не превышать 1/5–1/4 длительности года. В этом случае климатический режим холодного сезона, охватывающего основную часть года, не определяет зонального характера ландшафта.

Аналогичная закономерность обычно отмечается также в условиях недостатка влаги, когда определяющими для типа зоны оказывается более влажный период, хотя он может быть короче периода с недостатком влаги.

Следует, однако, отметить, что в условиях природных зон недостаточного увлажнения могут наблюдаться короткие периоды с достаточным или избыточным увлажнением, которые не обеспечивают развития типичной лесной растительности, требующей более или менее длительного увлажнения почвы.

Перечисленные закономерности, связывающие тип современной географической (природной) зоны с сезонными изменениями климатических факторов зональности, дополняют концепцию влияния климатических факторов на географическую (природную) зональность (см. гл. 2). Эти закономерности определяют также закономерности распределения растительного покрова земного шара (Арманд, 1967; Базилевич и др., 1970 и др.), а также зональность геоморфологических процессов (Будыко и др., 1970).

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ БИОСИСТЕМ. Все биологические системы находятся в условиях постоянных колебаний количественных параметров составляющих их подсистем. Такие колебания могут происходить как из-за изменчивости факторов внешней среды, так и при постоянных внешних условиях (автоколебательные процессы). Например, малоустойчивые экологические системы будут менее долговечны, причём при их разрушении входящие в них популяции столкнутся с угрозой вымирания, и, наоборот, обладающие большой устойчивостью, имеют больше шансов сохранить входящие в них популяции в длительное время.

Поэтому естественный отбор имеет тенденцию к сохранению биологических систем разного уровня, эволюция которых повышает устойчивость экологических систем. В то же время, естественный отбор поддерживает существование более устойчивых систем и элиминирует менее устойчивые, которые в этом случае выступают как надорганизмы, также участвующие в борьбе за существование.

Численное моделирование энергетических связей в экологических системах приводит к выводу, что многие системы достигли высокой устойчивости на ранних стадиях их существования, после чего стимулы для их дальнейшего развития оказались сильно ограниченными. Особенно много таких систем, включающих представителей древних форм организмов, в открытом море, где условия внешней среды всегда были более постоянными.

Тем не менее, даже наиболее устойчивые экологические системы, как, напр., древние кембрийские моря,

где была сосредоточена жизнь, эволюционировали бурно. Ведущими эволюционными факторами, по-видимому, были как физико-химические (прогрессивное изменение газового состава атмосферы) условия, так и действия чисто биологических факторов.

Стабилизирующий отбор препятствует эволюционным изменениям признаков, сохраняющих своё адаптивное значение при неизменности тех условий среды, к которым адаптивны эти признаки. Однако на протяжении сотен тысяч-миллионов лет существования видов в природе среда не остаётся неизменной. Поэтому стабилизирующим отбором можно объяснить сохранение отдельных признаков, но не неизменность видов.

Эволюционный стазис — длительное существование видов в фенотипически неизменном состоянии — обусловлен комплексом взаимодействия между собой внутривидовыми, межвидовыми и биогеоценотическими процессами. Наиболее важным среди них является контрбаланс векторов движущего отбора — ситуация, при которой отбору в каком-либо направлении противодействует отбор в противоположном направлении. В результате новые признаки не могут сформироваться. Сбалансированный полиморфизм, существование экологических рас и, вероятно, подвидов с разными адаптивными стратегиями, обеспечивающими их приспособленность в разных субнишах реализованной ниши вида, повышают устойчивость вида при колебаниях и направленных изменениях экологических условий. Сокращение численности или вымирание какой-либо морфы или расы при ухудшении условий её существования компенсируется выживанием других рас или морф. В результате вид продолжает существовать. Смещение границ биомов, обусловленное изменением климата, вызывает смещение ареалов видов при сохранении свойственных им экологических связей, что обеспечивает эффективность контрбаланса векторов отбора и динамики внутривидовых и внутривидовых структур. Внутривидовые механизмы поддержания эволюционного стазиса автономны от биогеоценотических факторов. Они действуют и при сохранении биогеоценотического окружения и при его изменениях (Северцов А.С., 2004 а, б).

Органический мир кембрия хотя и являлся в некотором роде архаичным, но, тем не менее, поража́л обилием сообществ. В связи с освоением эпиконтинентальных морей, связанная с повышением кислорода в атмосфере, оформлением озонового экрана, началась активная адаптивная радиация водных организмов (трилобиты, брахиоподы, гастроподы, губки, археоциаты, радиолярии и др.), усовершенствование их защитных механизмов в виде наружного твердого скелета вначале хитиново-фосфатного, а затем и известкового, увеличение их размеров (см. гл. 1, рис. 1.1 и 5.1.3, 5.1.4, 5.1.5).

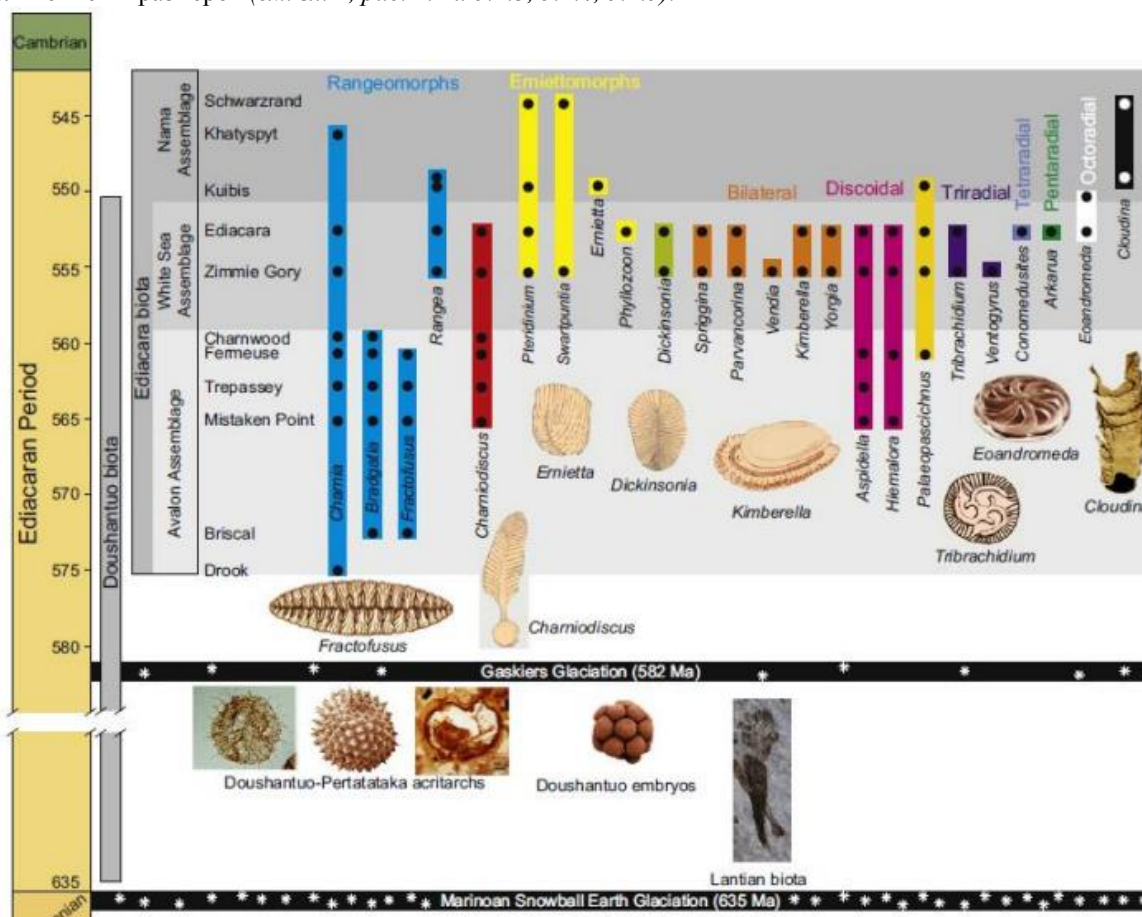


Рис. 5.1.3. Кембрийское биоразнообразие (<http://www.bio.msu.ru>)

Доминировали малоподвижные прикрепленные формы, формирующие колонии, подобно кораллам, строили крупные рифовые сооружения, наиболее известные из них археоциаты. Прожили недолго и почти все в кембрии вымерли. Интересной группой были трилобиты — достигшие наибольшего расцвета в кембрии, — древние членистоногие, в основном входившие в состав придонных сообществ, но были и планктонные формы. характеризовались первично-личиночным типом развития (анаморфоз) с вылупляющимся из яйца слабо дифференцированной личинкой, у которой обособились лишь ларвальные сегменты тела, число которых

увеличивалась в ходе постэмбрионального развития. Так, по данным палеонтологии у силурийских трилобитов из яйца вылуплялась личинка-протаспис с четырьмя ларвальными сегментами. При последовательных линьках у развивающегося трилобита появились новые, постларвальные сегменты. Боковые ветви линии в будущем заложили начало процветающему ныне типу Членистоногие (рис. 5.1.3).

- «Small shelly fossils» (по последним данным, появляются **чуть раньше** начала кембрия)
- Брахиоподы
- Трилобиты
- Археоциаты
- Брюхоногие моллюски
- Двустворчатые моллюски
- Все это появляется не совсем одновременно, а на протяжении пары десятков миллионов лет



Кембрий
542-488



Рис. 5.1.4. Важнейшие группы скелетных организмов, появившихся в раннем кембрии (<http://www.bio.msu.ru>)

Такое прямое развитие, характеризующееся плавными преобразованиями организации, возможно лишь в том случае, если личинка и имаго обитают в сходных экологических условиях. Это обстоятельство в онтогенезе доминирующей формы жизни позволяет предполагать, что условия жизни палеозоя были стабильными.

В кембрии же появились и первые представители головоногих моллюсков — *наутилоидеи*. Они были морскими хищниками до 4-х метров в длину, имевшими наружные раковины в виде прямого вытянутого рога.

В целом же моллюски были представлены довольно разнообразными представителями

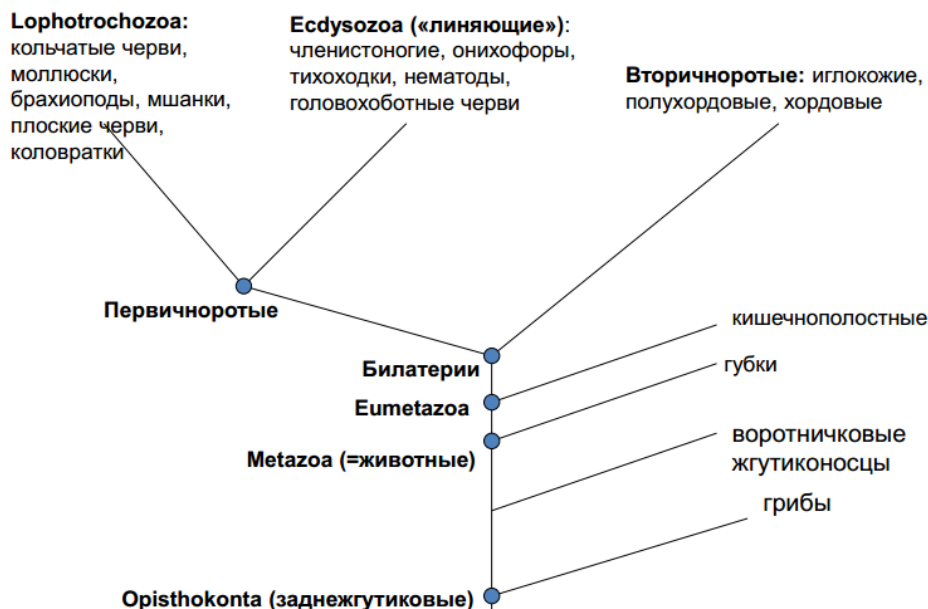


Рис. 5.1.3. Родословное древо животных (Metazoa) (<http://www.bio.msu.ru>)

Брахиоподы, или плеченогие, представляли собой тип морских беспозвоночных, прикрепляющихся к донному грунту с помощью ножки. Мягкое тело имело наружную раковину, в которой спинные и брюшные створки были разного размера.

В конце кембрия появились своеобразные споровые земноводные растения — *риниофиты*, похожие на небольшие кустарники, лишённые листьев — обитатели прибрежных мелководий приливно-отливной зоны.

Вероятно, в кембрии основные проявления жизни, как и в докембрии, были сосредоточены в морях.

Однако организмы уже заселили всё разнообразие доступных в море местообитаний, вплоть до прибрежного мелководья, и, возможно, проникли и в пресные водоёмы. Или возможна, обратная схема – сначала материковые водоёмы, затем уже море. Но то, что вода явилась «колыбелью жизни», видимо, сомневаться не приходится по требованиям взаимодействия физических и химических процессов, приведших к элементарным биохимическим процессам.

Тёплые моря кембрийского периода характеризовались большим таксономическим разнообразием. Несомненно, более высоким разнообразием обладали донная флора неглубоких морей, прибрежных отмелей, заливов и лагун, которые были широко распространены во время морской кембрийской трансгрессии. Да и с соображений безопасности от физических факторов условия уже стали подходящими. Структуру донной фауны составляли прикрепленные животные – фильтраторы (губки, археоциаты, кишечнополостные – одиночные и колониальные представители различных групп полипов, стебельчатые иглокожие, плеченогие и др.), которые питались планктонными микроорганизмами (простейшими, одноклеточными водорослями и т.п.). Некоторые колониальные животные (строматопоры, табуляты, археоциаты), обладавшие известковым скелетом, возводили на дне моря рифы, подобно современным коралловым полипам, что, по мнению многих учёных, явилось причиной связывания большей части углекислого газа. Многие представители этой фауны дожили до наших дней (напр., стебельчатые иглокожие, представленные только морскими лилиями).

С морским дном были связаны и многие роющие формы (различные черви, в т.ч. полухордовые; эти животные не имели твёрдого скелета и в палеонтологической летописи сохранились только следы их деятельности), а также роющие группы, известные с начала кембрия свободноживущие иглокожие (морские звёзды, офиуры, голотурии и др.) и моллюски. Вероятно, они возникли из прикрепленных предков, на что указывает их радиальная симметрия тела. Из малоподвижных донных с массивной и прочной раковиной предков в кембрии одна группа освоила свободное плавание. Это были первые головоногие – наутилоидеи с дожившим до наших дней родом наutilus, дожившие в лице единственного рода *Nautilus* до наших дней.



В кембрийских морях обитали и высокоорганизованные членистоногие, представленные уже тремя обособленными подтипами: жабродышащими, хелицеровыми и трилобитами. Таким образом, и одно из главных направлений эволюционного процесса связано с увеличением подвижности биоразнообразия и, следовательно, «кембрийский взрыв» знаменует увеличением миграционных показателей вещественно-энергетической структуры экосистем.

Одно из таких предположений связано с изменением гидрохимического режима водоёмов, благоприятствующих скелетообразованию на химической основе, в частности на усиленном отложении фосфатов в морских осадках раннего кембрия. Но оно не объясняет, как повышение содержания фосфатов в воде могло благоприятствовать образованию, напр., кремниевой раковины или хитина, который представляет собой комплекс азотсодержащих полисахаридов.

Было высказано предположение о значительном возрастании по сравнению с обычным средним уровнем частоты и пределов изменений аппарата наследственности, вызванным какими-то внешними факторами и затронувшим одновременно многие виды организмов. По мнению О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1950), таким фактором могло быть повышение уровня космической радиации вследствие вспышки Сверхновой звезды близкой к Солнечной системе. Однако это мнение несостоятельно по нескольким причинам: во-первых, если вспышка случилась, то почему она действовала избирательно (до сих пор живут организмы того периода), и, по современным расчётам, повышения космической радиации такого масштаба просто не могло быть из-за удалённости* звёзд; во-вторых, по современным представлениям синтетической теории эволюции, основой эволюционного процесса являются малые мутации, и эволюционные перестройки большого масштаба складываются под контролем естественного отбора из серии малых мутаций. Крупные мутации приводят к резкому нарушению функционирования аппарата наследственности, к разладу сложнейших, тонко скоординированных систем морфогенеза и, в итоге, к гибели мутантного организма. Шансы на выживание таких мутантов, безусловно, крайне малы, но они могут дать начало новой линии развития. По крайней мере, многие современные учёные сходятся в том, что эволюция происходит не столько путём отбора постепенных изменений, сколько за счёт фиксации внезапных, резких перестроек морфогенеза, которые могут дать так называемых «многообещающих монстров» Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940). Они вновь подняли проблему о роли макромутаций и системных мутаций (мутаций, изменяющих ход индивидуального развития — онтогенеза) в процессе возникновения высших таксонов (Уголев, 1985; Воронцов, 1988; Kogochkin, 1993 и др.).

Более предпочтительным объяснением причины увеличения разнообразия и особенностей системной организации жизни являются события, происходящие на Земле и, особенно в закономерностях формирования самих систем.

Достижение пастеровской точки в атмосфере ознаменовалась не только появлением возможности аэробной диссимилиации организмов, но и формированием озонового экрана, позволившего организмам занять верхние горизонты водоёмов, что усилило показатели фотосинтеза, увеличило биопroduкцию, расширило арену жизни, что, в свою очередь, привело к оформлению новых экологических ниш. Все эти обстоятельства инициировали подлинный взрыв формообразования.

Этот этап был пройден на границе позднего протерозоя и раннего кембрия. Правда, когда появилась аэробная диссимилиация, на это нет однозначного ответа. Многие факты указывают на очень раннее появление

аэробных метаболизмов. По крайней мере, нельзя исключать присутствия локальных участков с повышенной концентрацией кислорода на ранней Земле. Косвенным свидетельством тому является неравномерность распределения докембрийских органогенных окисленных пород, свидетельствующих о существовании относительно изолированных геохимических ниш.

* Ближайшая к нам звезда — Проксима Центавра находится на расстоянии 1,3 пс. 1 парсек (пс) равен 3,26 световых лет. Световой год — это расстояние, которое свет, двигаясь со скоростью 300 тыс. км/с проходит за земной год, около 10000 млрд км.

Итак, в кембрии происходило устойчивое прогрессивное оформление системной организации жизни, связанное с увеличением разнообразия местообитаний. Увеличение биоразнообразия во многом определялось также обширной морской трансгрессией, сформировавшей многопараметрные микроместообитания (экологические ниши), способствовавшей чёткому вертикальному и горизонтальному пространственному распределению жизни. Более интенсивное и равномерное распределение жизни в тогдашней основной среде обитания — море (рис 5.1.4), позволило интенсифицировать вещественно-энергетические потоки в биосистемах, а высокое разнообразие вновь образованных экологических ниш — высокие скорости эволюции форм. Возможно, одной из причин этого было увеличение содержания кислорода в воде. Можно предположить, что этот период системогенеза характеризовался ещё не вполне оформленной системой обратных связей, не вполне «замкнутым» круговоротом вещества, свидетельством которого служат огромные неутраченные запасы биогенного вещества, датируемого кембрием.

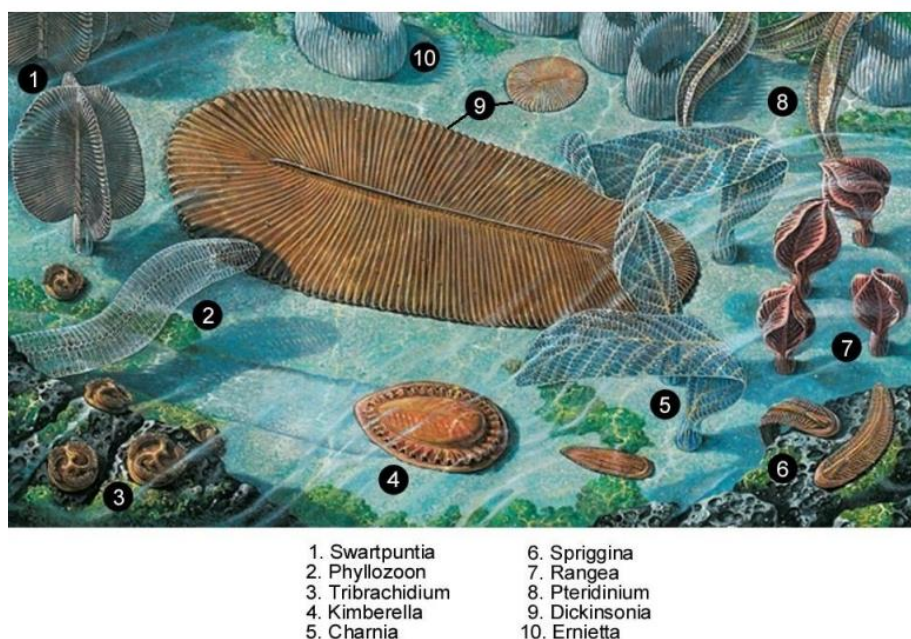


Рис. 5.1.4. Позднекембрийское море (<http://www.bio.msu.ru>)

Протерозойское похолодание привело к появлению типичных животных и их ранней дивергенции. Но полного расцвета они достигли уже в кембрии через 150-200 млн. лет. Вообще нужно сказать, что новообразования в эволюции групп достигают максимального проявления всегда позже. В это время появились консументы второго порядка — хищники в виде некоторых билатеральных животных. Свидетельством их появления являются появление и консументов первого порядка многих защитных приспособлений (первые раковинки, трубки, спикулы, а также следы сверления). На рубеже кембрия произошла перестройка донных экосистем, обусловленная сопряженной эволюцией хищников и их жертв, а также появлением роющих грунтоедов, которые впервые стали копать в грунте вертикальные ходы, что вело к обогащению кислородом верхнего слоя осадка и открывало новые возможности для других донных обитателей.

Так была запущена эволюционная «цепная реакция»: положительная обратная связь между появлением новых видов животных (хищников, роющих грунтоедов, организмов со скелетом) и новых экологических ниш, которые этими животными невольно создавались для следующих «поколений» новых видов.

К факторам, предопределившим кембрийский взрыв, возможно было огромное разнообразие и биомасса планктонных фильтраторов, расширивших области жизни в достаточно большие глубины. Из-за увеличения прозрачности воды толщина слоя фитопланктона увеличилась, соответственно и биопродукционные показатели экосистем. Животные, большинство из которых уже можно отнести к тому или иному современному типу, начинают обзаводиться минеральными скелетами — и попадать в палеонтологическую летопись.

Традиционно считалось, что большинство типов животных появляется в кембрии «в готовом виде», причем переходы между типами отсутствуют. Сейчас в кембрии уже найдено много переходных форм, сочетающих признаки разных типов.

Общие предки не всегда выглядят так, как предполагалось на основе данных сравнительной анатомии и эмбриологии.

Предковая группа может быть давно и хорошо известна, просто никто не догадывается, что это и есть предковая группа. К ним можно отнести клады Ecdysozoa (переходные формы между аннелидами и головохоботными – предки членистоногих, онихофор, тихоходок, головохоботных, нематод) и Lophotrochozoa, которые были выделены на основе молекулярно-генетических реконструкций.

К важнейшим группам скелетных организмов, появляющиеся в раннем кембрии, относятся брахиоподы, трилобиты, археоциаты, брюхоногие моллюски, двустворчатые моллюски, которые появлялись в палеонтологической летописи на протяжении пары десятков миллионов лет. Кембрийские группы, с остатками целых особей, иногда с мягкими тканями, в которых просматриваются тонкие структуры вплоть до клеточного строения, приурочены в большинстве случаев к морским, относительно глубоководным отложениям средней части кембрия (520-500 млн. лет назад) и озерным отложениям юры и мела (180-90 млн. лет назад), названы кембрийскими лагерштетты (Gámez V., Zhuravlev, 2011).

5.2. ОРДОВИКСКИЙ ПЕРИОД (500-440 млн. лет назад)

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. В течение ордовика изменялись координаты континентов. Лишь Гондвана сохранила свои прежние размеры и примерное местоположение. Существовали два прежних суперокеана — палео-Атлантический и палео-Азиатский.

В северном полушарии происходило сближение Сибирского и Китайского континентов, временное замыкание южной части палео-Атлантического океана и формирование океана *палео-Тетис*, который отделял Лавразию от Гондваны (рис. 5.2.1).

В позднем ордовике морские бассейны, расположенные на окраинах континентов, исчезли, и в результате регрессии сильно увеличилась площадь суши. Южный полюс в это время располагался на суше на южной окраине Гондваны (Ясаманов, 1985).

В эпиконтинентальных морях с периодической соленостью постоянными обитателями стали эвригалинные (организмы, способные переносить без вреда для себя значительные колебания в степени солености воды) гигантские раки и панцирные рыбы.

При сильном возрастании солёности в лагунах, изолированных почти полностью от моря, шло интенсивное соленакопление к северу современной Канады и некоторым районам США.

Характерной особенностью ордовика и силура является резкое возрастание тектонической и вулканической активности. В результате тектонических движений, вызванных столкновением литосферных плит, на окраинах платформ возникли горно-складчатые сооружения — так называемые *эпикаледонские горные сооружения* (горные массивы Скандинавии, севера Британских островов, Шпицбергена, Северной Гренландии, Ньюфаундленда, приатлантической части Северной Америки, на Новой Земле, Северном Тянь-Шане, Салаиро-Саянская, Центрально-Казахстанская, Северо-Таймырская горные области).

Тектонические движения приводили к крупнейшим трансгрессиям и регрессиям моря. Если в начале ордовика наблюдалось наступление морей на сушу и площадь их увеличилась по сравнению с кембрием на 20 %, то с середины силура стала развиваться регрессия и свыше 20 % суши освободилась от моря, что отразилось в климатических показателях планеты.

По сравнению с раннекембрийской атмосферой общее количество углекислого газа уменьшилось почти в два раза, и это несмотря на довольно интенсивный вулканизм в течение

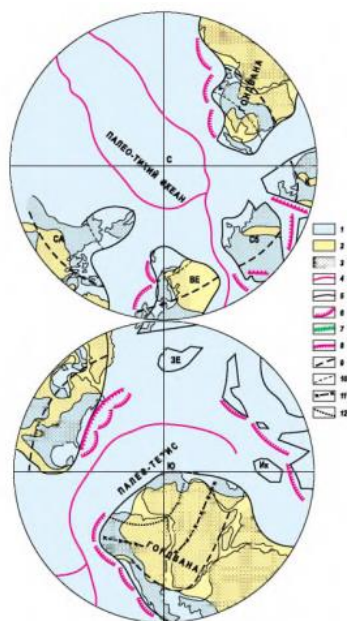


Рис. 5.2.1. Положение литосферных плит и срединно-океанических хребтов в ордовикском периоде (по Н.А. Ясаманову, 1985)

1 — моря и океаны; 2 — области древней суши; 3 — области современной суши; 4 — срединно-океанические хребты; 5 — контуры древних континентов и микроконтинентов; 6 — системы островных дуг; 7 — активные континентальные окраины; 8 — зоны столкновения континентальных окраин с островными дугами; 9 — границы тропического пояса; 10 — границы субтропического пояса; 11 — границы умеренного пояса; 12 — границы нивального климата. Континенты и микроконтиненты: ВЕ — Восточно-Европейский континент; ЗЕ — Западно-Европейский; Ик — Индокитайский; К — Китайский; СА — Северо-Американский; Сб — Сибирский.

ордовика. Основная причина — кембрийский взрыв биоразнообразия, связывавшая углекислый газ в скелетных образованиях (осадочные известняковые породы) и поглощение огромных масс фитопланктоном.

В ордовике выделялись климатические зоны — экваториальный (юг Канады, европейская часть России, Урал, Западная Сибирь, Центральный Казахстан, Прибалтика, Забайкалье, центральные области Северной Америки), тропический, субтропический, умеренный и нивальный.

Тропическая область подразделялась на области аридного и гумидного климата. Северная область в ордовике располагалась на Аляске, в пределах современного Канадского Арктического архипелага, Восточной Сибири, Южного Китая и Индостана, а южный — на территории США, Прибалтики, на юге Скандинавии и в Австралии.

По мнению Н.А. Ясаманова (1985) в начале позднего ордовика, а возможно, и несколько ранее, сильно похолодало. В тропических областях среднегодовые температуры снизились на 3-5°C, а в субтропических — на 10-15°C.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ. Ордовик характеризуется бурной эволюцией биоразнообразия и биологических систем высших уровней. Существенное значение для ускорения эволюционного процесса имели изменения окружающей среды, которые нарушали устойчивость системы связей в биологических системах разного уровня организации. Эти нарушения были достаточно велики, появились новые разномасштабные вертикальные и горизонтальные водные экологические ниши.

В морях и океанах все ещё господствующей группой оставались беспозвоночные, а в растительном царстве – водоросли — одноклеточные и многоклеточные – зелёные, бурые, красные (рис. 5.2.2). Возросла роль прибрежной *риниофитовой* флоры, возможно, появились первые *мхи* и *плауновые*. Основным местообитанием растительности служили обширные участки морского мелководья, приморские низменности, периодически подверженные затоплению. Пустынная прибрежная суша была заселена только бактериями, а в пресноводных бассейнах развивались планктонные одноклеточные водоросли. Основу ландшафта материковой суши представляли островершинные горы вперемешку с мощными песчаными дюнами – как следствия мощных эрозионных процессов.



Ордовикское море

Гигантские головоногие с прямыми наружными раковинами. Кораллы. Трилобиты. Стебельчатые иглокожие (морские лилии + несколько вымерших классов)



Рис. 5.2.2. Типичные формы жизни ордовикского моря (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

Роль малоподвижных форм была велика. Ведущая роль принадлежала граптолитам (кустистоподобные полухордовые колониальные подвижные и прикреплённые морские организмы с наружным хитиновым покровом), кишечнополостным (*строматопоры*, или *гидроидные полипы*, примитивные четырёхлучевые *кораллы*, а к концу периода также табуляты), брахиоподам и трилобитам.

В отличие от кембрия брахиоподы представлены как безрамковыми с хитино-фосфатной раковиной, так и многочисленными замковыми формами с известковой раковиной. Замковые брахиоподы совместно с иглокожими принимали участие в бентосных сообществах. Иглокожие состояли преимущественно из морских пузырей (*цистоидей*) и морских лилий (*криноидей*). Среди беспозвоночных ведущая роль принадлежала наутилоидеям — крупным хищникам древних морей с размером многокамерных раковин 2-3 м. Кроме них в морях жили и другие организмы — свободноплавающие и донные фораминиферы, радиолярии, губки, черви, остракоды, двусторчатые моллюски и мшанки, участвовавшие вместе с кораллами и брахиоподами в построении рифов, морские ежи и морские звёзды (Ясаманов, 1985).

В морях с нормальной солёностью появились первые бесчелюстные панцирные рыбы со специальными, выбрасывающими электрические заряды органами для защиты и нападения, предки позвоночных (рис. 5.2.2, 5.2.3).

Согласно расчётам Л. Беркера и Л. Маршалла (из Н.А. Ясаманова, 1985), освоение организмами суши как среды обитания могло начаться во второй половине ордовикского периода, когда содержание кислорода достигло 0,1 от современного и озоновый экран был уже в состоянии полностью защитить организмы от действия жёсткой ультрафиолетовой радиации. Действительно, первые вполне достоверные остатки наземных организмов известны, начиная из силура. Вероятно, заселение безжизненных прежде материков было

длительным процессом, развивавшимся в течение нескольких десятков миллионов лет, на протяжении ордовика, силура и девона.

Некоторые учёные (Жерихин, 2003; Красилов, 2006; и др.) считают, что состояние экосистем во многом определяет характер эволюционных процессов. В сбалансированных насыщенных экосистемах позднего кембрия и ордовика, где происходила когерентная эволюция — плавная, относительно медленная, осуществляющаяся путём конкурентного замещения видов в рамках прежней экологической структуры и прогрессирующего сужения экологических ниш, начали проявляться тенденции к началу некогерентной эволюции. Такая перестройка качественной основы эволюционного процесса во многом, по-видимому, была инициирована изменениями физико-химической основы среды, появлением больших площадей эпиконтинентальных водоёмов, изменением газового состава атмосферы и смягчением жёстких видов физическое космического воздействия, что должно было вести к крупным эволюционным новообразованиям.

Некогерентная эволюция начинается при разрушении биоценологических структур, когда регулирующее воздействие ценоза на филогенез слабеет. Появление новых экологических (геохимических) ниш должно было привести к существенным перестройкам экосистемных (ценотических) связей, потере устойчивости или когерентности экосистем.



Pikaia – возможно, самое примитивное («базальное») из известных хордовых. 505 млн лет, средний кембрий, сланцы Бёрджесс, Западная Канада

- До 6 см длиной, напоминает ланцетника.
- Признаки хордовых: миомеры, хорда, глоточные поры. Фильтратор. Плавало, изгибая тело.
- Необычные признаки: голова с парой усиков-антенн, 9 пар ветвистых придатков в передней части тела (наружные жабры?)
- Возможно, первые хордовые произошли от форм, близких к *Yunnanzoon* и *Haikouella*, в результате совершенствования локомоторного аппарата: плавание при помощи волнообразных изгибов тела; редукция сегментированной упругой кутикулы, развитие миомеров и «внутренней пружины» - хорды.

Simon Conway Morris, Jean-Bernard Caron. *Pikaia gracilens* Walcott, a stem-group chordate from the Middle Cambrian of British Columbia // *Biological Reviews*. 2012.

Рис. 5.2.3. Примитивное позвоночное Pikaia из среднего кембрия (505 млн. лет назад) (<http://www.bio.msu.ru>).

Когерентность эволюции является тем самым механизмом, который предотвращает развал ценоза, обеспечивает преемственность его структуры в пространстве и во времени при каждом эволюционном изменении любого из его компонентов. Таким образом, когерентность эволюции регулирует воздействие ценоза на эволюцию, определяет устойчивую ценотическую структуру и направляет эволюционный процесс. В сбалансированном сообществе эволюция встречает множество препятствий, прежде всего потому, что в нём действует преимущественно стабилизирующий отбор и контрбаланс векторов движущего отбора. Вероятность перехода в новую адаптивную зону очень низка, поскольку экологические ниши тонко дифференцированы и заняты высоко коадаптированными видами. Этим определяется общая направленность к

растущей специализации и низкие темпы когерентного филогенеза. Можно предположить, что раннепалеозойские морские экосистемы были именно такими, т.к. этот тип ценотической структуры существовал длительное время. Чем дольше существует данный тип ценотической организации, тем он сложнее и тем менее вероятно его эндогенное разрушение.

К концу ордовика физико-химические основы среды изменились настолько, что можно было ожидать существенных перестроек системной организации жизни. Палеонтологическая летопись оставила свидетельства массового вымирания на рубеже ордовика и силура (440 млн. лет назад), свидетельства системной перестройки ценотической организации.

Параллельно с вымиранием этот период характеризуется, как показано выше, ускорением скорости эволюционного процесса, что характерно при смене когерентной эволюции некогерентной. Исчезновение ряда звеньев предыдущей ценотической организации вызывает каскадный характер процесса дезорганизации, что, собственно, и означает наступление критической фазы. Но деструкция ценотических связей автоматически приводит к снятию части эволюционных ограничений. Включается компенсаторный механизм некогерентной эволюции, позволяющий выжить в нестабильной биотической среде за счёт резкого роста скорости эволюционных реакций и ослабления ограничений их направленности. Предельные возможности некогерентной эволюции определяются уже не прессом надпопуляционных систем, а, во многом, популяционно-генетическими механизмами. Не последнюю роль в такие периоды играют установившиеся и сохранившиеся из прежней организации ресурсные потоки и преадаптации к возможным изменениям физико-химической основы биологической эволюции.

В заключении можно сказать следующее: в начале периода произошла «великая ордовикская радиация», с которой связано появление многих классов и отрядов брахиопод, иглокожих, мшанок, кораллов. Появляются обширные участки твёрдого дна (хардграунды), в формировании которых важную роль играют карбонатные скелеты вышеперечисленных животных, создавших ниши для разнообразных прикрепленных и подвижных форм. Эти ниши и явились в силу положительных обратных связей механизмом взрывной адаптивной радиации.

Структуру ордовикской морской экосистемы можно представить следующим образом: группа фильтраторов приподнимаются надо дном на стебельках (морские лилии и др. сидячие иглокожие),

свидетельствуют о богатом планктоне (планктонные граптолиты) в верхних слоях, который стал более ценным пищевым ресурсом. Кембрийские «трилобитовые» сообщества с низким родовым разнообразием сменяются «брахиоподовыми» сообществами с более высоким альфа-разнообразием. Появились хищные эвриптериды, панцирные бесчелюстные рыбы - остракодермы. В начале периода появились первые наземные растения (найлены споры мохообразных). В конце периода появились первые сосудистые растения (найлены только их споры).

В конце ордовика произошло ещё одно оледенение, ставшее причиной крупного вымирания.

5.3. Силурийский период (440-410 млн. лет назад)

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. Как результат деятельности каледонского горообразования усложнился рельеф. В это же время сформировались устойчивые, но небольшие по размерам массивы (срединные массивы, микроконтиненты или микроплиты), площадь платформ увеличивалась за счёт присоединения новых областей, испытывавших складчатость.

Наиболее сильное похолодание произошло в высоких широтах. В южном полярном районе в это время находилась возвышенная суша Гондваны, в пределах которой сначала возникли горные, а позднее и обширные материковые ледники. В настоящее время в Южной Америке и на северо-западе Африки довольно широко развиты отложения донных и конечных морен позднеордовикского и раннесилурийского возраста. Ледниковые отложения и следы воздействия движущихся льдов на земную поверхность в виде долин вспахивания, ледниковых шрамов и штриховок обнаруживаются на Аравийском полуострове, в Испании и Южной Франции. Древние центры покровного оледенения существовали в Бразилии и Западной Сахаре, Боливии, на севере Аргентины. Во второй половине силурийского периода в высоких широтах климат вновь стал умеренно тёплым, близким к субтропическому. В течение силурийского периода тропические условия были характерны

- Силур (443-419)
- Появление челюстноротых (хрящевые и костные рыбы)
- На суше – экспансия сосудистых растений (риниофиты). Микориза!



Рис. 5.3.2. Силурийские формы жизни (источник: (<http://www.bio.msu.ru>)).

для значительной части Северо-Американского и Евразийского континентов (Ясаманов, 1985) (см. рис. 2.3.2 а).

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ.

Силур можно рассматривать как период, в котором начиналась глобальная перестройка организации биологических систем разного уровня, связанная с освоением новой среды обитания. Многие физико-химические параметры среды того периода вынудили формы жизни находить новые прогрессивные интеграционные системы, позволившие их носителям завоевать сушу. Процесс был постепенным. Как уже говорилось, во второй половине периода ярко проявились морские регрессии, что создавало высокодинамические условия традиционной среды не только по пространственной ориентации, но и по качественному составу (температурным показателям, солёности и др.).

Вероятно, освоение суши животными началось уже в раннем силуре, хотя из силура пока почти неизвестно ископаемых остатков наземных животных, за исключением скорпиона *Palaeophonus* из силурийских отложений. Вероятно, кроме скорпиона с наземно-воздушной средой были связаны древние многоножки и пауки.

В конце силура растения, возможно, уже распространились «на значительные поверхности суши и поднялись к водоразделам». Сырые низины сплошь покрывали зелёные ковры мхов. Но большинство учёных придерживается мнения, что в верхнем силуре на богатых влагой местах зеленели лишь первые сухопутные растения — псилофиты и/или риниофиты (рис. 5.3.2)



Рис. 5.3.1. Ландшафт дна силурийского моря (по З. Шпиняру и З. Буриану (из Н.А. Ясаманова, 1985))

с вильчато-ветвящимся стеблем до 25 см высотой, покрытым чешуйчатыми «листочками», без настоящих корней, функцию которой выполняли корневища с ризоидами, горизонтально располагающиеся по поверхности. Органы плодоношения их помещались на концах ветвей и больше всего напоминали спороносные коробочки мхов. Предположительно псилофиты стояли у основания линии всех наземных растений последующих эпох, но только не мхов, которые, как полагают, тоже произошли от водорослей, но своим путём.

В их стволах уже имелись примитивные сосудистые образования — трахеиды.

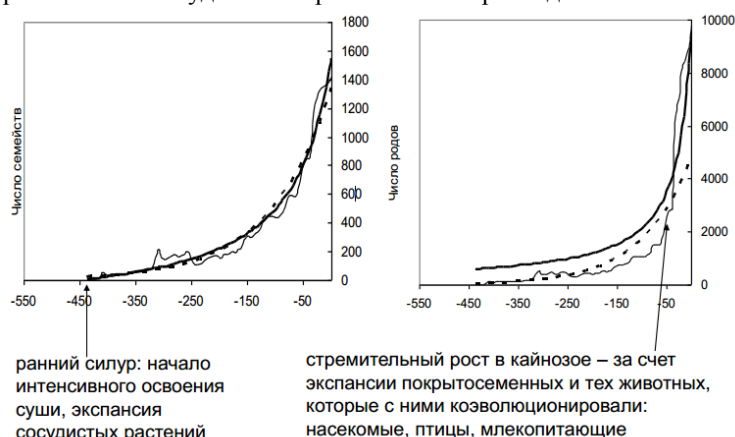


Рис. 5.3.3. Динамика разнообразия континентальной биоты хорошо описывается экспоненциальной или гиперболической моделью (на уровне семейств и родов) (пунктир — экспоненциальный тренд, сплошная линия — гиперболический тренд) (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

Заселение суши растениями положило начало почвообразованию с обогащением минеральных субстратов органическими веществами. Таким образом, с силура начинается старт фундаментальных ароморфозов в растительном царстве, их бурная эволюция, освоение доселе не заполненных всевозможных экологических ниш. Вместе с ними и предстояло пройти сложнейшие эволюционные преобразования и представителям животного царства.



Рис. 5.3.4. Разнообразие фанерозойских морских животных (число родов) (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

К тому времени относится и возникновение наиболее древних толщ горючих ископаемых, образующихся при неполном разложении скоплений растительных остатков — свидетельств неполноты, прерывистости круговорота вещества.

В конце силура из состава костных рыб выделились самостоятельные группы — двоякодышащие и кистепёрые, оказавшиеся в сходной среде обитания — в мелких тёплых пресных водоёмах, бедных кислородом из-за массы гниющих водорослей. Обе группы приспосабливались к постоянному дефициту кислорода. В результате у двоякодышащих и кистепёрых рыб сохранились унаследованные от общего предка лёгкие, которые, однако, эволюционировали в этих двух группах независимо и параллельно. Сохранение лёгких в обеих группах повлекло за собой развитие малого круга кровообращения и образование трёхкамерного сердца. Крупные ароморфозы, закладываемые в силуре, свидетельствуют о крупнейших событиях, начавшихся и в морской биоте (см. рис. 5.3.4), которое проявилось как вымирание в конце девона.

5.4. ДЕВОНСКИЙ ПЕРИОД (410-350 млн. лет назад).

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. На протяжении всего девонского периода сильному взаимодействию подвергались не только морские, но и континентальные ландшафтно-климатические области и зоны. В течение девонского периода Гондвана медленно смещалась на юго-запад, и её значительная часть перешла на западное полушарие.

В раннем девоне, около 390 млн. лет назад, южная часть палео-Атлантического океана вновь раскрылась и через затопленный участок Западно-Европейского континента соединилась с палео-Тетисом. Северная часть палео-Атлантического океана временно прекратила своё существование. Сильно уменьшился в размерах палео-Азиатский океан, в пределах которого появилась крупная система островных дуг.

Гондвана перемещалась в юго-западном направлении и соприкоснулась с Западно-Европейским континентом.

Продолжавшееся смещение в юго-восточном направлении Восточно-Европейского континента привело к его соединению с Северо-Американским и образованию нового материка в северном полушарии — Евроамерики (Ясаманов, 1985).

Раннедевонские отложения характеризуются преобладанием красноцветных континентальных, соленосных, карбонатных, обломочных и вулканогенных отложений как свидетельство геократической эпохи (эпоха регрессии моря, активного воздымания и вулканизма), в которой завершились каледонские тектонические движения. В среднем девоне проявилась эпоха морской трансгрессии. Увеличилось разнообразие морских ландшафтов. Можно было выделить лагуны, заливы, эстуарии, часто отгороженные от моря песчаными косами или цепочками береговых рифов. Тектоническая активность земной коры не снизилась и сопровождалась интенсивным подводным вулканизмом. Наряду с поднятиями на отдельных участках суши происходили и прогибания, и только Китайский, Индостанский, Южно-Американский и Африканский континенты в течение всего девонского периода были вовлечены в общее поднятие, в результате чего возникли крупные разломы земной коры (Ясаманов, 1985).

Преобладание континентальных условий развития на многих материках предопределило интенсивную денудацию и постепенное выравнивание контрастного рельефа, возникшего в результате каледонского горообразования.

Девон характеризуется повсеместным широким распространением в палеонтологической летописи представителей теплолюбивой фауны. На основании соотношения изотопов кислорода и магнезиальности кальцитовых раковин и скелетов беспозвоночных, которые накапливались в равновесии с температурами среды обитания, были установлены значения абсолютных температур, и эта величина составляет 23-30°C (на северном Урале – 26°C-30°C, в Закавказье ~ 30°C, где располагался тропический пояс южного полушария. В позднем девоне температурный режим снизился на 2-5°C.

Более аридные условия существовали на большей части Североамериканского, Евразийского и Гондванского континентов и связаны с образованием мелководных морей с повышенной солёностью, которые во второй половине девона стала снижаться.

Гумидные (равномерно-влажные) условия господствовали на значительной части Евразии, на севере Северо-Американского, Южно-Американского и северо-западе Австралийского континентов (Ясаманов, 1985). Эти условия в среднем девоне инициировали появление обширных пойм и дельт рек, а также крупных озёрно-болотных систем, где шло интенсивное углекислотное накопление.

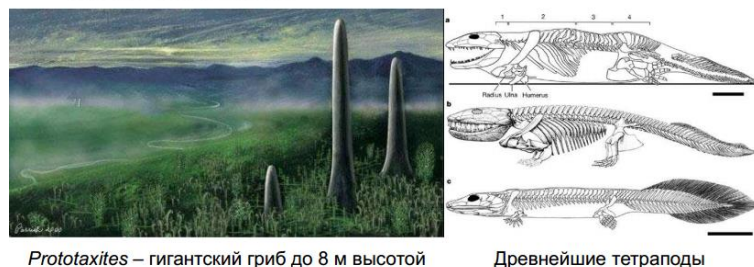
ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ. Характерная и важнейшая особенность эволюционных преобразований в девоне связано с появлением приспособлений, способствовавших освоению обширных континентальных пространств (рис. 5.4.1).

Водная флора в девоне была представлена бактериями и водорослями, а наземная флора раннего и среднего девона — преимущественно риниофитами, которые произрастали на сильно заболоченных участках приморских низменностей. Позже во внутриконтинентальной суше девона появились первые хвощи, мхи, папоротники и сагиллярии. Вообще девон называют царством риниофитов.

Преобразовались они в самые разнообразные формы и достигали до метра в высоту. А в конце девона получили распространения и древовидные растения, напр., циклостигмы до 8 метров высотой. Палеореконструкции свидетельствуют о появлении лепидодендронов и кордаит.

Вероятно, в самом раннем девоне от риниофитов (псилофитов) возникли другие группы наземных сосудистых растений: плаунообразные (*Lycopsidea*), членистостебельные или хвощовые (*Sphenopsida*), папоротникообразные (*Pteropsida*), которые и сформировали первую настоящую наземную «археоптерисовую» флору, по названию широко представленным в ней видам папоротников *Archaeopteris* (рис. 5.4.2). В это время появились и первые голосеменные (*Gymnospermae*), возникшие от древних разнospоровых папоротников и ещё сохранивших внешний облик древовидных папоротникообразных (птеридосперм, или семенных папоротников — *Pteridospermae*).

В процессе приспособления к жизни на суше у растений совершенствовались вегетативные органы, в которых дифференцировались различные ткани: покровные, защищавшие растение от избыточного испарения и повреждений; механические (опорные), особенно важные в условиях возросшей в воздушной среде силы тяжести, и проводящие, обеспечивавшие транспорт веществ между разными органами. Особо сложной для растений на суше стала проблема осуществления полового процесса: в воде подвижные мужские гаметы легко достигали яйцеклеток, тогда как в воздушной среде при неподвижности растений встреча гамет невозможна без специальных приспособлений, обеспечивающих их перенос от одного растения к другому. У высших наземных



Prototaxites – гигантский гриб до 8 м высотой

Древнейшие тетраподы

Рис. 5.4.1. Девонские наземные формы жизни (<http://www.bio.msu.ru>).

растений такие приспособления сформировались из гаплоидного поколения (гаметофита), которое редуцируется до одной-нескольких клеток (пыльца семенных растений). Диплоидное поколение (спорофит) становится основным в жизненном цикле. Противоположное соотношение этих поколений в жизненном цикле (с преобладанием гаметофита) имеется лишь у мхов, что, вероятно, решающим образом ограничило эволюционные возможности этой группы в освоении суши: мхи выживают в условиях достаточно высокой влажности и тесно связаны с субстратом. Но время этих новообразований ещё не наступило.

Но освоение суши растениями предопределило появление почвенного покрова сначала у береговой линии, затем в глубине материков.

Берега современных морей заселены растениями в несколько ярусов. Однако одни из них (напр., водоросли) живут только в воде, другие заселяют приливно-отливную зону, третьи довольствуются брызгами волн и водяными парами воздуха. Низменные берега заняты высшими растениями. Так, исходя из экологического разнообразия и условий жизни современных растений, можно представить процесс выхода растений на сушу и возникновение высших растений. Превращение водорослей в высшие растения сопровождалось появлением у них способностей образовывать стебли, корни, распространять споры по воздуху и размножаться в воздушной среде.

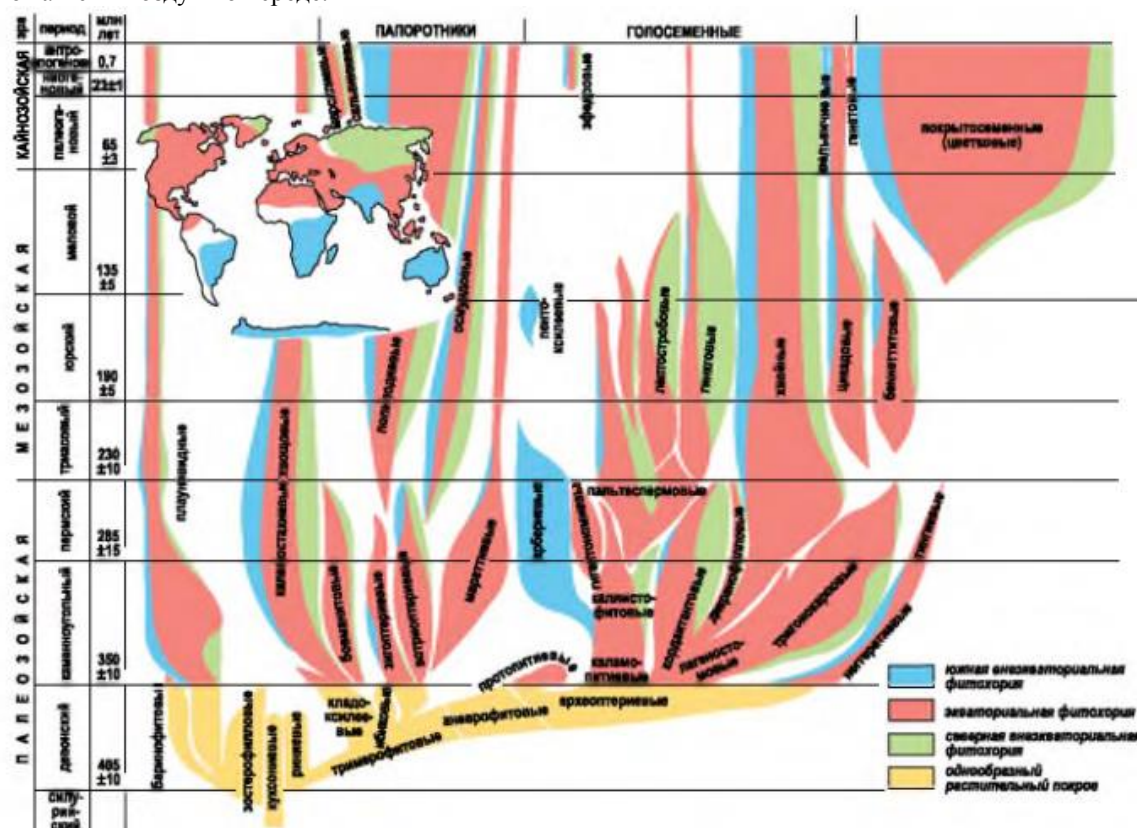


Рис. 5.4.2. Филогенетическое древо высших растений (по С.В. Мейену, 1986)

На рисунке показано происхождение порядков и классов, их распространение во времени и по наиболее крупным ботанико-географическим подразделениям суши — фитохориям. Ширина филогенетических ветвей примерно отражает долю участия соответствующих растений в растительном царстве.

Видно, что многие порядки и классы растений появились в девонском периоде, в каменноугольном их число ещё более увеличилось и в пермском достигло максимума. К этому времени — концу палеозойской эры — многие порядки вымерли, а в мезозойской эре возникли новые. В начале мезозойского периода появились процветающие ныне покрытосеменные, предки которых до сих пор точно не определены.

Растительный покров в девоне — начальном периоде дифференцировки таксонов — был однообразным, т.е. во флоре тех времён нельзя различить чётких ботанико-географических зон. В дальнейшем новые таксоны (в т.ч. главная группа современных растений — покрытосеменные) появлялись сначала в экваториальной фитохории. Типы наиболее крупных фитохорий начала каменноугольного периода — середины юрского периода показаны на карте с современным расположением материков (вверху слева).

С.В. Мейен (1986) считает, что заселение суши водорослями произошло не в девоне, а ещё в досилурийское время, однако преобразование водорослей в высшие растения осуществлялось в наземных условиях (см. рис. 5.4.2).

Палеоботанические данные свидетельствуют о том, что уже с середины девона появилась определённая зональность в распределении растительного покрова на земном шаре, вызванная главным образом климатическими условиями в пределах их местообитания. Так, флора Сибири и севера Европы отличалась от средневропейской и особенно от флоры Южной Африки и Южной Америки, что было вызвано, главным образом, климатическими условиями в пределах их местообитания.

Девон также нередко называют периодом рыб. В море жили гигантские рыбы, некоторые из которых достигали 10 м длины. Передняя часть их была покрыта мощным костным панцирем, которые в основном были придонными формами. Многие из них так и не пережили девонский период (рис. 5.4.3).

Морская фауна изобиловала хрящевыми рыбами — акулами, скатами, акантодами и палеонидеями.

Древние кистепёрые обитали в мелководных девонских водоёмах, подверженных периодическим обмелениям и пересыханиям. Из-за наличия внутренних носовых отверстий для дыхания атмосферным воздухом, кистепёрые могли определённое время находиться в наземно-воздушных условиях и с помощью конечностей совершать переходы из водоёма в водоём. До наших дней дожил единственный вид древних кистепёрых — латимерия, вторично перешедшая в океан.

Морская фауна беспозвоночных девона временами была разнообразной и дифференцированной географически. Это определялось в основном изоляцией эпиконтинентальных морей и различными климатическими условиями.

Палеонтологическая летопись показывает, что расцвет пресноводных ракообразных, а также первично пресноводных рыб — двоякодышащих и кистепёрых наступил в нижнем девоне.

По мнению акад. Л.С. Берга (1922), позвоночные животные проходили ранние этапы своей эволюции в реках и озёрах. И.И. Шмальгаузен (1982) писал, что костные рыбы появились в пресноводных отложениях девона сразу в виде многочисленных форм. Эти рыбы, жившие 400-350 млн. лет назад в бедных кислородом реках и озёрах, дышали жабрами и лёгкими. Позднее кистепёрые рыбы из группы целакантов переселились опять в море (первоначально — в морские лагуны), но большинство из них вымерло, за исключением латимерии.

Кистепёрым суждено было дать начало линии *ихтиостегов* (первых стегоцефалов) — прямых предков всех наземных позвоночных. Кистепёрые рыбы, обитавшие в пересыхающих пресных водоёмах, умели неплохо ползать по дну, используя свои плавники. Так, благодаря суровому отбору рыбы, искавшие воду, обрели новую среду обитания и в конце девона появились первые амфибии.

Из наземной фауны девона известны представители уже нескольких групп наземных членистоногих: группа панцирных пауков (*Soluta*), клещей (*Acaromorpha*) и низших первичнобескрылых насекомых (*Apterygota*). Несомненно, разнообразие наземных беспозвоночных в девонском периоде было значительно большим, чем это представляется по дошедшим до нас скудным ископаемым остаткам. Среди наземных беспозвоночных животных в это время существовали паукообразные (крупные скорпионы), многоножки и насекомые, а в позднем девоне появились первые земноводные — стегоцефалы.

Выровненные материка с многочисленными мелкими водоёмами с неустойчивым гидрологическим режимом, с неустойчивыми береговыми линиями, связанных с густой сетью речных протоков, с богатой прибрежной растительностью, имевших богатую фауну растительных пресноводных беспозвоночных привлекли позвоночных — будущих предков наземных позвоночных.

Первые тетраподы имели по 7-8 пальцев на ногах. В плавниках родственных тетраподам лопастеперых рыб обычно четко выражена метаптериговая ось состоящая из нескольких или многих элементов — мезомеров. В 1986 году вышла статья Нила Шубина и Пьера Ольберча, в которой авторы предположили, что продолжением метаптериговой оси в автоподии тетрапод является дугообразно изогнутый ряд дистальных элементов мезоподия, который они назвали, вслед за И.И. Шмальгаузенем, пальцевой дугой — “digital arch”. Но если пальцевая дуга — метаптериговая ось, то в результате тетраподизации она должна была изогнуться. Следы этого процесса могут сохраняться в развитии самых примитивных современных четвероногих (см. рис.

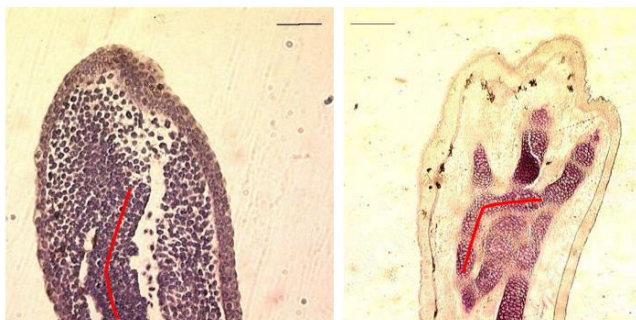


Рис. 5.4.3. К более поздним стадиям развития пальцевая дуга семиреченского лягушкозуба постепенно загибается преаксиально (источник: <http://www.bio.msu.ru>)



В 1987 году в Гренландии были найдены новые фрагменты скелетов ихтиостеги, один из которых включал почти полностью сохранившуюся заднюю конечность



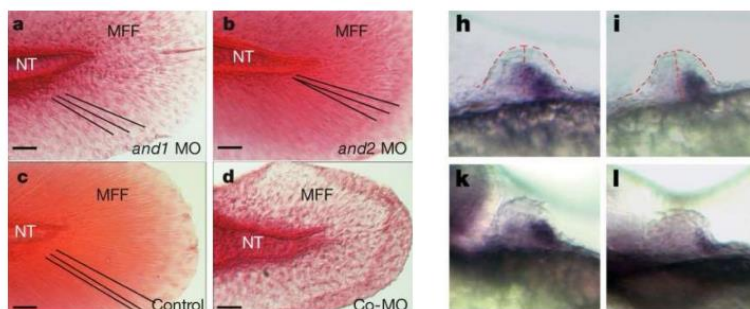
Рис. 5.4.4. Задние конечности девонской амфибии ихтиостеги (источник: <http://www.bio.msu.ru>).

5.4.3; 5.4.5; 5.4.6). Поскольку из гипотезы гомологии пальцевой дуги и метаптериговой оси вытекает, что предковым для тетраподной конечности был бисериальный плавник, возможно, существовала фаза бисериальной переходной лапы с двумя группами пальцев — преаксиальной и постаксиальной.

Таким строением пальцев обладали девонские амфибии — ихтиостеги. Задняя лапа ихтиостеги обладает бисериальным строением (рис. 5.4.4).

Наряду с расцветом определённых групп поздний девон знаменуется и исчезновением древних

форм жизни — трилобитов, граптолитов, многих иглокожих и наутилоидей.



Отключение генов *actinodin* (*and1*, *and2*) у рыбы *Danio rerio*:

- 1) блокирует формирование актиотрихий – зачатков плавниковых лучей (a, b, d),
- 2) «сглаживает» передне-заднюю полярность зачатков конечностей, расширяя области экспрессии генов *hoxd13a* (h по сравнению с i) и *sonic hedgehog* (k по сравнению с l). У современных тетрапод такие изменения ведут к полидактилии.

Zhang et al., 2010. Loss of fish actinotrichia proteins and the fin-to-limb transition.

Рис. 5.4.5. Многопалость ранних тетрапод и последующий быстрый переход к пятипалости – возможно, побочные эффекты утраты плавниковых лучей (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

Столь существенные изменения в составе органического мира явились отражением не только эволюционного развития жизни на Земле вообще, но и, в частности, были связаны с преобразованием лика Земли в завершающую фазу проявления каледонских тектонических движений и возникновением областей, весьма благоприятствовавших в ландшафтно-климатическом отношении развитию и расселению жизни.

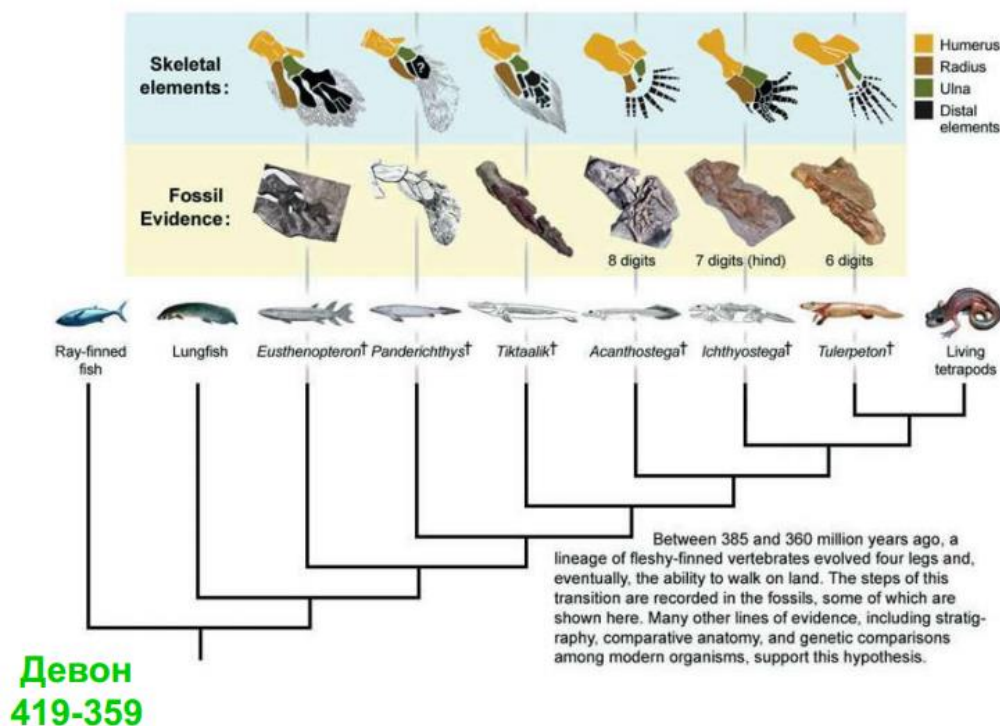


Рис. 5.4.6. Эволюция пятипалой конечности (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

Таким образом, наиболее вероятной предковой группой наземных позвоночных были кистепёрые рыбы — хищники девонских пресноводных водоёмов. Многие черты поведения охотника, подстерегавшего добычу из засады, привели к появлению приспособлений, имевших принципиальное значение для жизни на суше. Первое из них — возможный кинетизм черепа (подвижность передней части черепа, которая могла поворачиваться вместе с верхней челюстью относительно задней части мозговой коробки), второе — парные конечности с прочным и одновременно гибким внутренним скелетом с поясом конечностей. К нему прилеплялась одна крупная проксимальная кость, затем следовал второй отдел из двух параллельных костей, а далее располагались многочисленные мелкие косточки. Мощная мускулатура конечностей обеспечивала передвижения по густым зарослям мелководий, по дну водоёма, позволяла выбираться на мелководье, проползать по протокам на другие водоёмы. В дальнейшем появление органов наземного дыхания и некоторые анатомо-морфологические и физиологические перестройки позволили им перейти к новой нише, где бурно

развивалась своя фауна и флора, в составе которой не было крупных хищников.

ТИПИЧНЫЕ ДЕВОНСКИЕ МОРСКИЕ ЭКОСИСТЕМЫ ЕВРАЗИИ.

Реконструированные по палеонтологическому материалу девонские морские экосистемы Евразии были представлены следующими элементами морских водных организмов — кости и чешуи двоякодышащей *Soederberchia* и кистепёрых рыб *Siphonodus* и *Platycephalichthys*; многочисленные панцири пластинокожих рыб антиарх *Bothriolepis* и *Remigolepis*; редко встречаются зубные элементы кистепёрой *Onychodus*, брадиодонтов, чешуи акантод и палеонисков *Moythomasia*. Ещё реже попадаются чешуи кистепёрой *Holophychius*. Не исключено, что эта форма кистепёрой не входила в состав этого фаунистического комплекса, а остатки попали сюда в результате перемыва более древних отложений.

Начальным звеном, основанием трофической пирамиды были одно- и многоклеточные растения. Создавая органическое вещество, т.е. будучи продуцентами, они служили пищей для беспозвоночных и позвоночных животных. Отложения обычно включают харовые водоросли. Ими могут питаться рыбы и гастроподы, а детритом в виде донного или взвешенного в толще воды ила — черви, те же гастроподы и остракоды.

Судя по остаткам животных, соотношение элементов, составляющих трофические уровни рассматриваемой палеоэкосистемы, было обычным для комплексов девонских рыб: преобладали первичные консументы. Из рыб в их число входили антиархи (*Bothriolepis*, *Remigolepis*). Но поскольку эти придонные обитатели могли кроме водорослей потреблять также и беспозвоночных, то в равной степени их можно считать и первичными, и вторичными консументами. К вторичным консументам следует отнести также брадиодонтов, которые кормились раковинными беспозвоночными: очень мелкие зубные элементы этих рыб несут отчётливые следы истирания. Среди вторичных консументов были такие, на которых трофическая цепочка заканчивалась, но другие (их было на порядок меньше) служили пищей для хищников — следующего пищевого звена.

Молодь рыб питалась различными организмами, а на самих мальков охотились двоякодышащие и кистепёрые (ониходус) рыбы. Основываясь на том, что молодь двоякодышащих имела мелкие и тонкие зубные пластинки, снабжённые на гребнях зубчиками с острыми режущими краями (у взрослых же особей пластинки массивные, а зубчики более округлые), можно предположить, что, вырастая, рыбы переходили к склерофагии (питанию раковинными организмами).

По строению зубного аппарата ониходуса выявляется ещё одна его пищевая связь. Челюсти ониходуса были усажены игловидными зубами, а на сращении нижних челюстных ветвей располагался веерообразно развёрнутый ряд зубов, сидящих на общем костном основании. Несколько зубов торчали из рта, и рыба могла выпихивать ими беспозвоночных из грунта.

Трофическую пирамиду венчали крупные хищники с мощным зубным аппаратом (несколькими крупными зубами для схватывания добычи и множеством более мелких зубов для её удерживания). Это были кистепёрые рыбы платицефалихт до 2 м длиной и сифонодус до 1,5 м, а также тулерпетон. Платицефалихт был, скорее всего, придонным засадчиком — «живым капканом». Лёжа на дне, он подстерегал проплывающих рыб и резким броском нападал на них. Сифонодус, тело которого было узким, сигарообразным, охотился в толще воды.

Небольшие размеры и малая численность тулерпетона не позволяли ему конкурировать по способу добычи пищи с платицефалихтом и сифонодусом. Возможно, его пищевая специализация ограничивалась некрупной рыбой, не исключено также питание падалью. Строение лап и форма тела тулерпетона заставляют вспомнить небольших тюленей или выдру. В связи с этим напрашивается вывод о совершенно особом месте тулерпетона в экосистеме девона.

Фаунистическое сходство свидетельствует не только об одинаковых условиях существования в столь отдалённых друг от друга районах мира (Гренландия, Тульская область, Минусинская котловина, Китай, Австралия), но и наличии возможных широких миграций разных форм жизни в девонских морях.

Анализ состава и структуры экосистем девона говорят о том, что наивысшими средними темпами эволюционных преобразований характеризуются крупные позвоночные, несмотря на значительную продолжительность жизни, низкую плодовитость, высокую миграционную возможность и т.д. Но существенной роли в экосистемных перестройках и филогенезе других групп они не сыграли. Это объясняется, по-видимому, тем, что в значительной степени эволюция крупных позвоночных сводится к эволюции в пределах систем «хищник-жертва».

Системные перестройки и вымирание некоторых групп морских организмов были связаны с появлением географической зональности на суше, вертикальной и горизонтальной дифференциацией водных ниш. Появление настоящих лесов на обширных площадях суши также должно было отразиться на органическом компоненте создававшихся сообществ. Сложные цепи обратных связей, определившие ранние этапы эволюции этих экосистем, пока трудно представить сколько-нибудь полно. В конце девона - начале карбона (358 млн. лет назад) основная их структура, по-видимому, уже сложилась, и далее интенсивные изменения продолжались в основном среди крупных позвоночных.

Серьёзные перестройки низких трофических уровней в результате изменений более высоких уровней, видимо, возможны, но происходят сравнительно редко и являются скорее исключением, чем правилом. В целом же наиболее опасны для экосистем изменения состава продуцентов, наименее — состава консументов высших

порядков и, напротив, наименее подвержены влиянию смен других групп продуценты, а наиболее — высшие звенья трофических цепей.

5.5. КАМЕННОУГОЛЬНЫЙ ПЕРИОД (350-(285-275) млн. лет назад)

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. На протяжении каменноугольного, или карбонового, периода палеогеографическая и палеоэкологическая обстановки существенно изменились. Основной причиной этого были орогенные *герцинские** движения. Они выразились в образовании обширных поднятий складкообразования, внедрении интрузий и развитии вулканизма различного состава, а также в регрессии моря. На протяжении позднего девона и раннего карбона происходило сближение континентов. В результате перемещения Гондваны в юго-западном направлении Южный полюс постепенно сместился на сушу. Сибирский континент вместе с Казахстанским продолжал мигрировать на север. В это время всё сильнее сближаются Северо-Американский, Западно- и Восточно-Европейский континенты, которые ещё в конце девона образовали континент Еврамерику (Ясаманов, 1985).

**Герцинская складчатость* — эра тектогенеза позднего палеозоя в пределах геосинклинальных областей, которые развивались в раннем и среднем палеозое. В результате герцинской складчатости возникли складчатые сооружения Западной Европы (так называемая Герцинская Европа), Урала, Тянь-Шаня, Алтая, Куньлуня и др.

В раннем и среднем карбоне проявилась основная фаза герцинского цикла складчатости, особая интенсивность которая проявилась в Евразии и привела к снижению океанических бассейнов, усложнению рельефа суши. Возникает новый исчезнувший сегодня океан — Тетис, располагавшийся между Евроамерикой, Китайским и Гондванским континентами.

В позднем карбоне возник супергигантский материк *Пангея*, который был представлен на юге Гондваной, а на севере Лавразией. *Лавразия* сформировалась за счёт соединения Еврамерики с Сибирским и Казахстанским континентами. Только Китайский континент оставался изолированным массивом и отделялся от Пангеи океаном палео-Тетис (Ясаманов, 1985) (рис. 5.5.1).

Ранний карбон характеризуется доминированием тропического и экваториального климата с среднегодовой температурой 25-30°C. Достоверно идентифицируются тропический, субтропический, умеренный и аридные климатические зоны. Поскольку северный полюс располагался в Сибирском континенте, (см. рис. 5.5.1), то, как и сегодня, должны были проявляться полярные ночи с замедленными биологическими процессами в относительно теплом климате. Субтропический климат, который приходился на высокие широты, характеризовался относительно низкими среднегодовыми температурами по сравнению с тропической зоной.

В Евразии, Северной Америке и в пределах Гондваны преимущественно господствовали влажные тропические условия. Аридный тропический пояс был характерен для центральных частей Северо-Американского и Евразийского континентов. По положению северного аридного пояса, экваториальные влажные условия должны были существовать на юге США, в Мексике, Центральной Америке, Западной Европе и в Европейской части России (Ясаманов, 1985).

Климатическим поясам были свойственны вполне определённые ландшафты. На суше в экваториальном поясе располагались обильно увлажнённые низменности, на которых росли древовидные папоротники, птеридоспермиды. Обилие влаги и углекислоты в этих ландшафтах способствовало активному преобразованию горных пород. При этом немаловажную роль играли разнообразные биохимические и биологические процессы. Под их воздействием возникали не только почвы, но и мощные коры выветривания латеритного и коалинитового типов. В тропическом

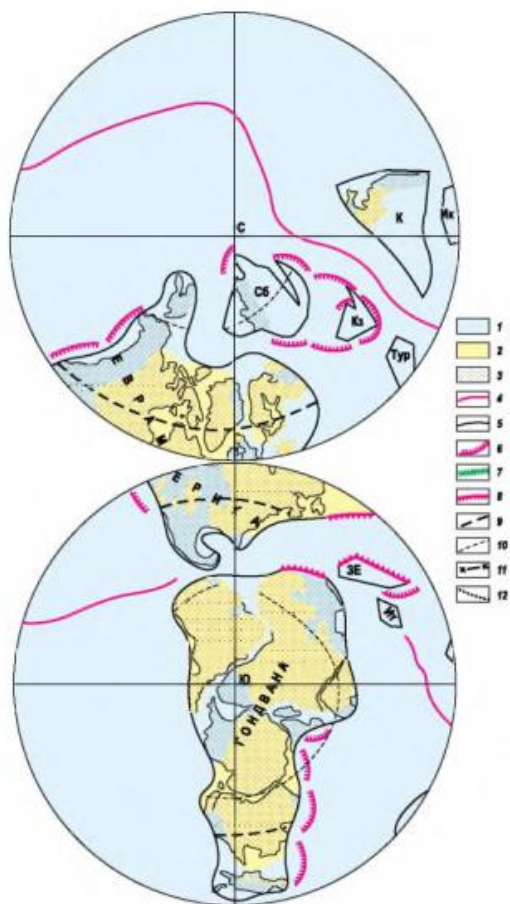


Рис. 5.5.1. Положение литосферных плит и срединно-океанических хребтов в раннем и среднем карбоне (по Н.А. Ясаманову, 1985)
1 — моря и океаны; 2 — области древней суши; 3 — области современной суши; 4 — срединно-океанические хребты; 5 — контуры древних континентов и микроконтинентов; 6 — системы островных дуг; 7 — активные континентальные окраины; 8 — зоны столкновения континентальных окраин с островными дугами; 9 — границы тропического пояса; 10 — границы субтропического пояса; 11 — границы умеренного пояса; 12 — границы нивального климата.
Континенты и микроконтиненты: ЗЕ — Западно-Европейский; Ик — Индокитайский; К — Китайский; Кз — Казахстанский; Сб — Сибирский; Ит — Итальянский; Тур — Туранский.

поясе в областях обильного увлажнения располагались густые леса. В многочисленных постепенно зарастающих озёрах и обширных болотах захоронялись погибшие деревья и кустарники, образовавшие впоследствии мощные залежи каменного угля.

Во второй половине карбона на Земле произошли значительные события, вызванные крупными тектоническими подвижками и перемещениями литосферных плит, что привело к крупным изменениям структуры растительных сообществ и животного населения. Непрерывная связь приполярных морей с экваториальными существенно сократилась, следствием которой явилось уменьшение содержания углекислого газа в атмосфере. Эти изменения вызвало похолодание и оледенения сначала горных, а затем и покровных ледников. При этом суша Южного полюса работала в роли холодильника, что из-за слабого водообмена полюсов привело к понижению температуры из-за уменьшения притока тёплых экваториальных вод.

В позднем карбоне повсеместно устанавливается прохладный климат с выраженной сезонностью и доминированию глоссоптериевой флоры, получившей свое название определявшей структуру растительного покрова семенного папоротника.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ.

В первой половине карбона на северном полушарии доминировала флора с преобладанием видов влажных тропических лесов (*Lepidodendraceae*, *Sigillariaceae*, *Calamitales*, первые семенные папоротники — *Pteridospermae*, первые голосеменные — *Cordaitales*). Размножались кордаиты уже не спорами, как растения минувших веков, а семенами, которые развивались в особых органах — стробилах, собранных в серёжки, — первые модели в эволюционных поисках настоящих цветков.



Рис. 5.5.2. Карбонский лес (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

В течение карбона растительность постепенно перемещалась с приморских низменностей вглубь континентов и стала прорастать на аллювиальных и озёрно-аллювиальных внутриматериковых и межгорных равнинах. В её распределении нашла отражение ландшафтно-климатическая дифференциация.

Увеличение площади лесов в континентальных условиях привело к увеличению потребления углекислого газа и увеличению в атмосфере содержания кислорода.

В середине карбона в высоких средах северного полушария ведущей группой становится голосеменные, повсеместно сменяя флору из представителей хвощей, плаунов и папоротников. Из-за пространственного разделения Тетисом, а также распространением «пульсирующих» ледников в Гондване (южное полушарие) сформировалась своя флора, напоминающие

кайнозойские перигляциальные степи.

В пределах южного и северного поясов субтропического и тропического климата существовал сильный дефицит влаги. Выделялись области с сезонным проявлением засушливости климата. В северном субтропическом и тропическом поясе таковыми являлись территории современного Казахстана, Монголии, Северного Китая. Здесь существовал разреженный растительный покров (ксерофильные редколесья), были слабо развиты гидрографическая сеть и озёрно-болотные системы. В наиболее засушливых участках располагались пустыни (Ясаманов, 1985).

Ледниковый покров существовал сравнительно недолго, сохранились следы периодического отступления и наступления ледника. В межледниковые эпохи климат становился умеренным и сравнительно быстро низменности покрывались густыми зарослями папоротниковых, среди которых доминировали глоссоптериевые. На материках, расположенных в низких широтах (север Гондваны, Северо-Американский континент, Европа и юг Азии), господствовал тропический и экваториальный влажный климат. Низменности и возвышенности были покрыты густыми экваториальными влажными лесами (Ясаманов, 1985).

В наземной фауне каменноугольного периода процветали земноводные — *стегоцефалы*, которые обитали в заболоченных низменностях. Появились и первые древние рептилии — *котилозавры* — хищные, растительноядные и насекомоядные формы.

Морская фауна была представлена рыбами (хрящевыми и костными). Среди беспозвоночных продолжали существовать все типы животных, что и в предшествующие эпохи. В море появились первые белемниты — предки кальмаров.

Карбон характеризуется расцветом низших насекомых, позднее появляются и высшие — тараканы, а также гигантские скорпионы (рис. 5.5.3).

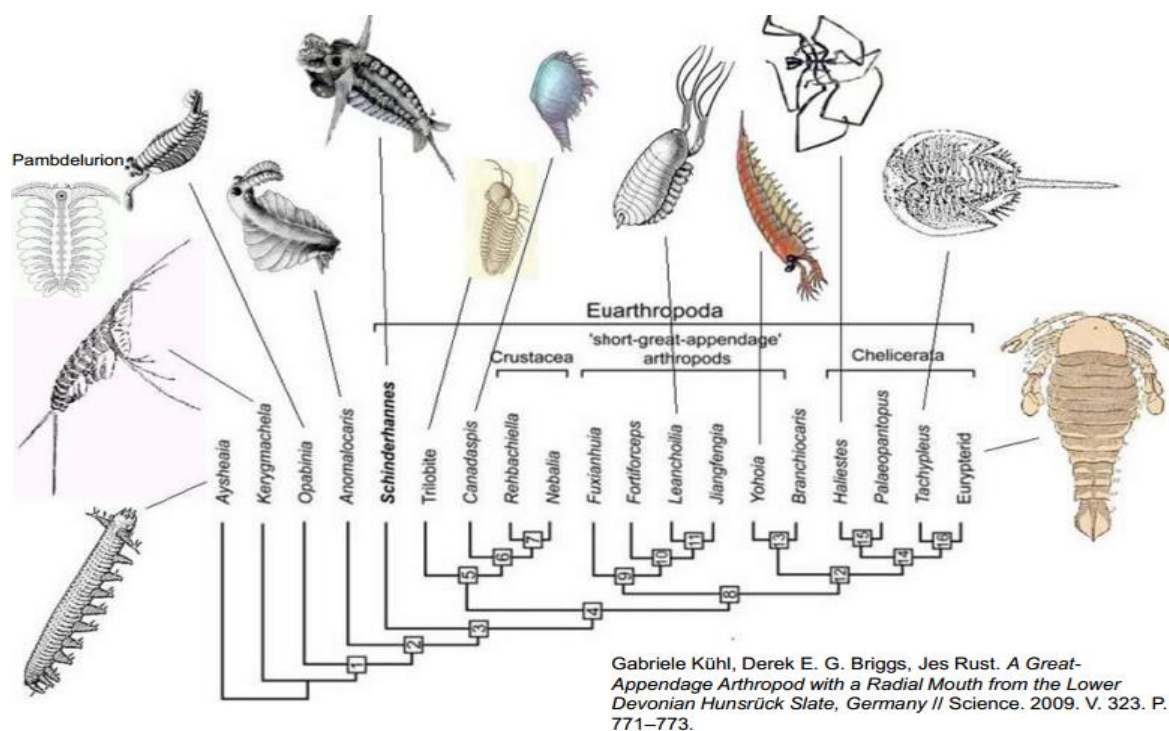


Рис. 5.5.3. Происхождение членистоногих (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

Вероятно, первые наземные организмы были тесно связаны с первичной почвой с переходными условиями от воды к суше, что позволяло в первое время пользоваться многими анатомо-морфологическими и физиологическими приспособлениями их водных предков. Вероятно, они принадлежали к различным группам червей, а также к членистоногим. На суше у почвенных организмов происходили постепенные преобразования на основе имевшихся органов — локомоторного аппарата, органов дыхания, приспособлений, препятствующих обезвоживанию организма, совершенствование органов выделения, которые должны были выводить из организма экскреты в малотоксичной, предельно обезвоженной, форме. Многие новообразования различных наземных организмов появились параллельно и независимо друг от друга.

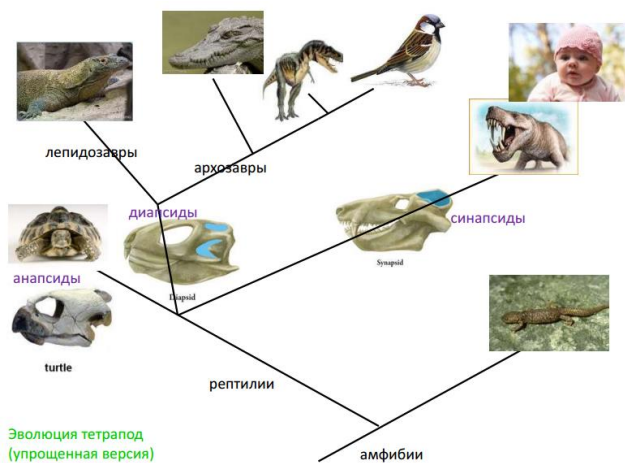
Во второй половине раннекарбоновой эпохи появились высшие насекомые. У первично лазающих форм в результате длительной эволюции сформировался летательный аппарат. В современной фауне из них сохранились стрекозы, тараканы, подёнки, прямокрылые, равнокрылые, скорпионы.

В карбоне же фауна наземных беспозвоночных пополнилась брюхоногим моллюском из группы лёгочных (*Pulmonata*), дышащих воздухом, а также начинается расцвет древних амфибий, представленных большим разнообразием и условно объединяемых в группу стегоцефалов — «покрытоголовых». Наиболее известные их представители — лабиринтодонты имели унаследованные от кистепёрых зубы, эмаль и дентин которых образовывали многочисленные складки, формирующие рисунки, напоминающие лабиринты. К ним принадлежали и ихтиостеги.

От примитивных лабиринтодонтов в девоне обособилась группа антракозавров (*Anthracosauria*), первоначально также обитавших в прибрежной зоне водоёмов. Они стали одной из первых групп, у которых наметились тенденции к освоению дальней суши. Их потомки, сохранившие связи с водой в начальных стадиях онтогенеза, батрахозавры (*Batrachosauria*) в раннем карбоне дали начало настоящим рептилиям (*Reptilia*).

Настоящие рептилии известны начиная со среднего карбона. Первые рептилии были насекомоядными и относительно мелкими животными. У них сформировались эффективные механизмы вентиляции лёгких посредством движения грудной клетки, что резко снизило показатели кожного дыхания. Этот важнейший ароморфоз усилил процессы ороговения эпидермиса, защищавшего организм от постоянной потери влаги через покровы и риска обезвоживания в сухом воздухе наземно-воздушной среды. Отход от воды вызвал перестройки в анатомо-морфологической и физиологической организации древних рептилий. К таким перестройкам в частности относятся формирование тазовой (метанефрической) почки, разделение в сердце артериальной, поступающей из лёгких, и венозной, идущей от всех остальных органов, крови, что также было невозможно у земноводных из-за развитого кожного дыхания. Усилилась подвижность некоторых отделов скелета, произошли перестройки в скелете свободных конечностей.

Одним из важнейших приспособлений у рептилий стало появление внутреннего осеменения вместо характерного для земноводных наружного, а также формирование крупных яиц с большими запасами питательных веществ, способных обеспечить длительное развитие зародыша. У яиц образовались плотные яйцевые оболочки, защищающие их на суше от обезвоживания и механических повреждений, а также возникли особые зародышевые оболочки (амнион, аллантоис и сероза), обеспечивающие благоприятную среду для развития зародыша, осуществляющие газообмен и накапливающие экскреты.



лесов доминированием голосеменных и древовидных принято обозначать термином «палеофит». На карбон приходится настоящий расцвет амфибий и знаменуется появлением в фауне первых рептилий. В карбонских отложениях фиксируется и появление первых насекомых, большая часть которых питались высасыванием семязачатков, а также были представлены хищниками. Насекомые имели гигантские размеры, возможно связанное с повышенным содержанием кислорода в атмосфере.

Экосистемы карбона, возможно, характеризовались бедностью и несовершенностью звена деструкторов в пищевой цепочке. Свидетельством тому является количество изъятых в карбоне из атмосферы углерода, дошедших до наших дней в виде мощных запасов угля. Как мы уже знаем, чрезмерное связывание углекислого газа должно было привести к понижению глобальной температуры.

Возможно, цикл углерода стабилизировался с появлением грибов, способных расщеплять лигнин.

Древнейшие пресмыкающиеся принадлежали к подклассу котилозавров (*Cotylosauria*), которые единолично властвуя на ещё неосвоенной полностью суше уже во второй половине каменноугольного периода дали начало большому разнообразию форм с различной специализацией — наряду с насекомоядными появились растительноядные (диадектиды), крупные хищные, питавшиеся позвоночными (капториноморфы, пеликозавры) и вторичноводные (мезозавры), конечности которых превратились в лапы, интересная группа тероморфов, из мелких представителей цинодонтов возможно в результате ароморфозов вышли млекопитающие сразу несколькими группами (рис. 5.5.4; 5.5.5, 5.5.6).

Таким образом, карбон (каменноугольный период) характеризуется появлением настоящих споровых (семенные папоротники). Флору карбона

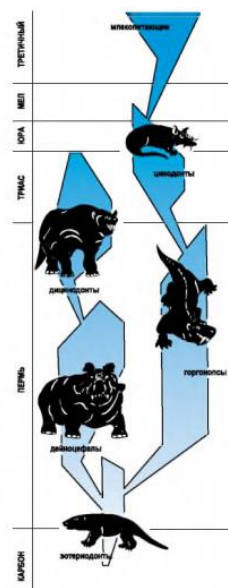
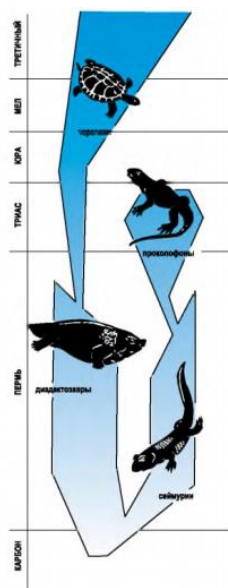


Рис. 5.5.5. Филогения парарептилий и Рис. 5.5.6. Филогения тероморфов (по М.Ф. Ивахненко, В.А. Корабельникову, 1987)

5.6. ПЕРМСКИЙ ПЕРИОД ((285-275)-230 млн. лет назад)

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. Это было время активного горообразования, сопровождающегося интенсивным вулканизмом — завершающей фазой герцинского орогенеза, когда появились *эпигерцинские плиты*, в частности, Скифская, Туранская и Западно-Сибирская плиты.

В ранней перми произошел дрейф из околополярной области в северо-западном направлении и соединение с Евразией, располагавшейся в приэкваториальной области. Многие микроконтиненты прицелились к вновь образовавшемуся суперконтиненту Пангея, только Китайский континент был всё ещё изолирован и отделялся от Пангеи океаном палео-Тетис.

Места соприкосновения, смыкания и столкновения континентов были отмечены поясами герцинского складко- и горообразования, в частности, Аппалачей и Уральско-Сибирского складчатого пояса. Вдоль Аппалачей соединились Северо-Американский и Африканский континенты, а Уральско-Сибирский складчатый пояс образовался в месте столкновения Сибирского и Казахстанского континентов с Евразией (рис. 5.6.1).

Выше указанные факторы во второй половине пермского периода в северном полушарии привели к возникновению динамичного и сильно расчлененного рельефа с развитой гидрографической сетью. Абсолютные высоты достигали 2-3 тыс. метров.

В южном полушарии (в пределах Гондваны) доминировали платообразные поверхности и низменности и возвышенный рельеф имелся лишь в районах расчленения платформ с растущими герцинидами на северо-западе Африки, западе Антарктиды, западе и юго-западе Южной Америки и востоке Австралии.

По литературным данным, уже в ранней перми проявилась ярко выраженная климатическая зональность с экваториальными, тропическими, субтропическими и умеренными климатическими поясами. При этом аридные условия проявлялись в обоих полушариях в пределах тропической зоны, где имелись пустынные и полупустынные пояса (на северном полушарии в центральной части Северной Америки, на большей территории Европы, в Казахстане и Средней Азии, а в южном полушарии – в центральной части Южной Америки и северо-запада Африки). От них к северу и югу располагались обширные районы с развитой озерно-болотистой и озерно-речной системами, покрытыми влаголюбивыми лесами.

Снижение карбонатных морских и красноцветных континентальных отложений в перми в сторону полярных областей свидетельствует об умеренном климате. Об этом же свидетельствует структура флористических и фаунистических пермских комплексов приполярных областей. Умеренный влажный климат господствовал на территории современной Сибири, свидетельством чему является абсолютное господство кордаитов с годичными кольцами нарастания.

Умеренно холодные условия в течение ранней перми существовали в современной Восточной Австралии и, вероятно, в Корякско-Камчатской области. В Восточной Австралии ещё в начале перми сохранялись ледники, скорее всего, горного типа, о чём свидетельствуют переуглублённые долины и формы ледникового рельефа, свойственные горным областям.

Со временем влажный прохладный климат сменился более тёплым, а в тех районах, где в начале перми были умеренные условия, стали преобладать субтропические. Это отразилось не только на составе органического мира, но и на особенностях осадконакопления и литологическом составе отложений. По сравнению с ранней пермью, позже сильно расширились секторы аридного тропического климата. Обильнее шло соленакопление в пределах платформенных морей и заливов с высокой солёностью вод. Аридизация охватила также районы с умеренным климатом и, как следствие, пространства, ранее покрытые густой кордаитовой тайгой, уступили место более ксерофильному редколесью.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ.

Под влиянием значительных изменений физико-химических условий произошли крупные прогрессивные эволюционные преобразования и в структурной организации биологических систем разного уровня. В растительном царстве высшие споровые и примитивные голосеменные утратили ведущее положение и ценообразователями становятся голосеменные растения — цикадовые (саговообразные), хвойные и гинкговые — формы, с признаками приспособления в аридных условиях.

Замена одной флоры другой наиболее интенсивно происходила в областях с жарким климатом, а в умеренном климате долгое время соседствовали реликты кордаитов, глоссоптериевой и каламитовой флоры с представителями голосеменных.

Континентальные пространства экваториального равномерно влажного климата покрывались своеобразными влаголюбивыми лесами, которые С.В. Мейен (1987) выделяет под названием Амеросинийского царства. Наряду с голосеменными и папоротниковыми в этих лесах продолжали существовать карбоновые реликты — гигантские плауновые (лепидофиты), крупные папоротниковые, семенные растения (птеридоспермы) и древовидные хвойные растения — каламиты.

Кардинальные эволюционные преобразования происходили и в наземной фауне. Доминирование в наземной фауне позвоночных переходило от земноводных к рептилиям. В ранней перми постепенно исчезали некогда многочисленные примитивные амфибии за исключением вторичноводных стегоцефалов. Им на смену пришли крокодилоподобные лабиринтодонты — с признаками приспособления к условиям переменного-влажного климата с короткими сезонами засухи, в неглубоких озёрах и широких реках со спокойным течением. Это были растительноядные котилозавры — перейазавры, крупные хищные из подкласса звероподобных, или синапсидных, рептилий — пеликозавры (диметродон, эдафозавр), позднее появившиеся более прогрессивные звероподобные рептилии — терапсиды, вытеснившие уже в середине перми синапсиды.

У терапсид тело уже было приподнято над землёй из-за поворота локтевого сустава назад, а коленного —

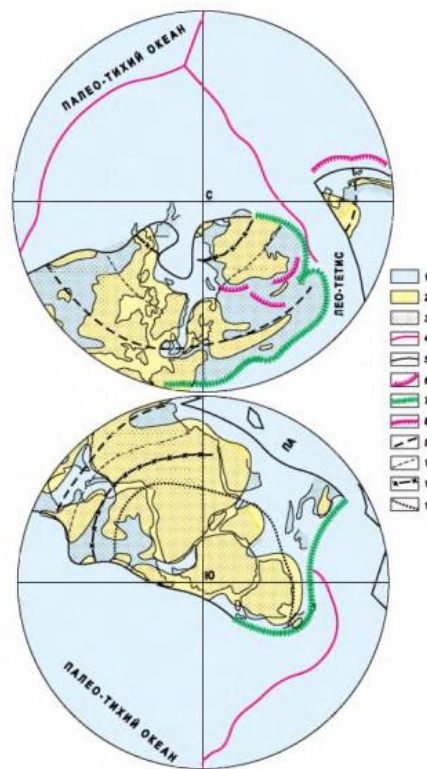


Рис. 5.6.1. Положение литосферных плит и срединно-океанических хребтов в позднем карбоне ранней перми (по Н.А. Ясаманову, 1985)

1 — моря и океаны; 2 — области древней суши; 3 — области современной суши; 4 — срединно-океанические хребты; 5 — контуры древних континентов и микроконтинентов; 6 — системы островных дуг; 7 — активные континентальные окраины; 8 — зоны столкновения континентальных окраин с островными дугами; 9 — границы тропического пояса; 10 — границы субтропического пояса; 11 — границы умеренного пояса; 12 — границы нивального климата. ПА - палео-Атлантика.

вперёд. У многих из них произошла дифференциация зубной системы (появились резцы, клыки и заклыковые или щёчные зубы), а у высших терапсид — териодонтов (зверозубые) приобрели усложнённую коронку с тремя бугорками, что позволяло более эффективно пережёвывать пищу. Пережёвывание пищи в ротовой полости требовало задержки дыхания, в связи с чем у терапсид развивается вторичное нёбо, разделившее примитивную ротовую полость на два этажа: верхний (носовой ход) и нижний (собственно ротовая полость).

Среди терапсид были хищные, растительноядные и насекомоядные представители. У некоторых рептилий (лепидозавров, архозавров) появилась сначала одна, а затем и вторая пара височных окон, расположенных одно над другим и разделённых тонким костным мостиком (верхней височной дугой), что привело к возникновению диапсидного черепа, обладающего большей подвижностью верхней челюсти и некоторых связанных с ней костей, унаследованных наземными позвоночными от древних кистепёрых.

Тропическим и экваториальным морям было свойственно большое видовое и родовое разнообразие флоры и фауны — водорослей, кораллов, фузулинид, головоногих и двусторчатых моллюсков. Например, наиболее характерная для перми группа брахиопод включала более 300 видов. В мелководных шельфовых областях располагались крупные рифовые массивы — барьерные, береговые и атолловые.

В пермском периоде вместо вымерших трилобитов и гигантских скорпионов обитают уже современного типа десятиногие раки, жуки, клопы, мухи и первые пресмыкающиеся (терапсиды) — предки млекопитающих. Некоторые специалисты полагают, что корни происхождения этих зверозубых ящеров простираются даже в карбон.

Это были растительноядные котилозавры — перейазавры, крупные хищные из подкласса звероподобных, или синапсидных, рептилий — пеликозавры (диметродон, эдафозавр), позднее появившиеся более прогрессивные звероподобные рептилии — терапсиды, вытеснившие уже в середине перми синапсид.

У терапсид тело уже было приподнято над землёй из-за поворота локтевого сустава назад, а коленного — вперёд. У многих из них произошла дифференциация зубной системы (появились резцы, клыки и заклыковые или щёчные зубы), а у высших терапсид — териодонтов (зверозубые) приобрели усложнённую коронку с тремя бугорками, что позволяло более эффективно пережёвывать пищу. Пережёвывание пищи в ротовой полости требовало задержки дыхания, в связи с чем у терапсид развивается вторичное нёбо, разделившее примитивную ротовую полость на два этажа: верхний (носовой ход) и нижний (собственно ротовая полость).

Среди терапсид были хищные, растительноядные и насекомоядные представители. У некоторых рептилий (лепидозавров, архозавров) появилась сначала одна, а затем и вторая пара височных окон, расположенных одно над другим и разделённых тонким костным мостиком (верхней височной дугой), что привело к возникновению диапсидного черепа, обладающего большей подвижностью верхней челюсти и некоторых связанных с ней костей, унаследованных наземными позвоночными от древних кистепёрых.

Конец перми ознаменовался вымиранием подавляющего большинства палеозойских групп. В наибольшей степени это коснулось морских животных, среди которых многие группы подверглись значительному угнетению, сопровождавшемуся уменьшением численности и разнообразия видов, вплоть до полного вымирания целых классов. К середине перми вымирают последние трилобиты, эвриптериды, пластоидеи, а к концу исчезли четырёхлучевые кораллы, табуляты, фузулиниды и почти все наутилоидеи, древние морские ежи и лилии (Ясаманов, 1985). Из позвоночных вымирают акантодии (они занимали промежуточное положение между хрящевыми и костными рыбами), многие палеозойские группы хрящевых рыб, древние лучепёрые, резко сократилось количество кистепёрых и двоякодышащих рыб.

О структуре экосистем умеренной зоны перми может дать представление реконструкция растительного покрова, сделанная С.В. Наугольных (1992) для среднего Приуралья. Для этого использовалась методика, которая применяется и в современных геоботанических исследованиях (метод Браун-Бланке). В результате выяснилось, что основное разнообразие «палеосинтаксонов» приходится на середину раннепермской эпохи, а в начале поздней перми ситуация изменилась коренным образом.

Палеоэкосистема раннепермской эпохи Среднего Приуралья подходила к апогею своей устойчивости. Растительные сообщества этого времени очень разнообразны как по занимаемым экотопам, так и по своему таксономическому составу. Здесь произрастали представители почти всех основных групп позднепалеозойских растений: печёночные и листостебельные мхи, папоротники, членистостебельные (от мелких, травянистых форм до гигантских), многочисленные голосеменные — птеридоспермы (в основном каллиптериды и псигомфиллоиды), кордаиты и хвойные.

Масштаб последовавших изменений в структуре растительного покрова трудно переоценить. На огромной территории сложные сообщества разных растений сменились однообразными монодоминантными зарослями вяхеславии — плауновидного растения, куда более примитивного, чем голосеменные раннего периода. Конечно, многие из последних не исчезли окончательно и сохранились в отдельных убежищах. К таким растениям относится, напр., *Psygtophyllum expansum*, принадлежащий, по всей видимости, к пельтаспермовым. Однако в Восточной части Русской платформы, свободной от вод пермского моря, и на Палеоурале, охваченных катастрофой, этот вид в соликамское время полностью исчезает.



Рис. 5.6.2. Типичные обитатели и ландшафты перми (расцвет синапсидных рептилий) (источник: (<http://www.bio.msu.ru>))

В перми в очень короткое время (в геологических масштабах) были полностью взломаны цепи, связывающие воедино сложную систему разнообразных организмов, успешно приспособившихся друг к другу и окружающим условиям. Как сейчас говорят, произошла экологическая катастрофа, «экосистемный переворот». Было ли это связано с активизацией магматических процессов и, как следствие, вулканической активностью молодого тогда Урала в соответствии с очередной фазой горообразования или же с особенно масштабным климатическим событием — пока не вполне понятно.

Пермское вымирание относится к категории «великих вымираний» и сравнимо по масштабам с широко известным великим вымиранием в конце мелового периода.

Очевидно, великие вымирания были обусловлены какими-то причинами, имевшими общее значение для эволюционной судьбы сразу многих независимых филетических линий, принадлежащих к разным группам организмов. Конечно, при этом совсем не обязательно, чтобы изменения какого-то одного или нескольких важных факторов прямо влияли на все подвергающиеся вымиранию виды организмов. Различные виды, находящиеся друг с другом в сложных взаимоотношениях, входя в состав различных биосистем (устойчивых биологических макросистем, сложившихся под контролем естественного отбора), подверженных воздействию сил, дестабилизирующих устойчивость системы, вступают в высоко динамичные фазы развития.

Экологические кризисы могут быть вызваны самыми разными причинами, как физико-химического характера (изменение климата, рельефа и т.п.), так и биотическими (появление и массовое расселение новых групп организмов), причём часто имеет место целый комплекс взаимодействующих факторов.

В перми в результате сближения Гондваны и Лавразии образовался суперконтинент Пангея, что привело к значительному сокращению площади мелководных бассейнов в области континентального шельфа — наиболее насыщенной жизнью области. Это должно было нарушить в значительной степени связи в биосистемах. Один из крупнейших событий, возможно, оказавших влияние на темпы вымирания некоторых таксонов, явился активный вулканизм, который наиболее ярко проявился в Евразии. Главной причиной вымирания, по-видимому, был быстрый выброс в атмосферу огромного количества CO_2 и HCl . Основная масса газов должна была прорваться в атмосферу еще до того, как расплавленная магма поднялась до глубины 50 км, то есть до основной фазы траппового магматизма. Оценка времени этого события — около 252,4 млн. лет назад — совпадает с современными датировками момента массового вымирания (Sobolev et al., 2011).

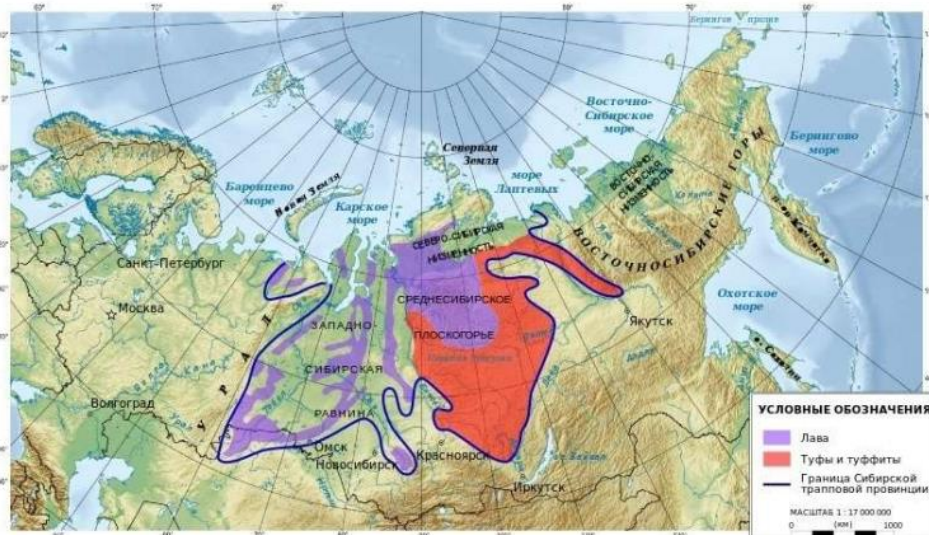


Рис. 5.6.3. Сибирская трапповая провинция (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

Пермь также характеризуется потеплением климата и завершением оледенения, охватившего Гондвану в предыдущий период и продолжавшегося в ранней перми. Это потепление, скорее всего, было связано небольшим смещением Южного полюса в более низкие широты и сопровождалось бурным таянием ледников. Процесс таяния огромных масс ледников вызвал существенное изменение солёности морской воды, что сказалось на благополучии наиболее чувствительных к изменению солёности воды организмов – кораллов, морских лилий, мшанок, брахиопод, древних головоногих моллюсков и др. Последующая стабилизация среды инициировала бурную эволюцию разнообразных форм морских беспозвоночных.



Плато Путорана на Таймыре образовано базальтовой лавой и представляет собой часть сибирской трапповой провинции, сформировавшейся около 252 млн лет назад в результате подъема «мантийного плюма» — потока раскаленных пород из мантии.

2 млн кв. км.

Пермь
299-252

Рис. 5.6.4. Трапповый вулканизм (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

Среди водных членистоногих раннего палеозоя нет ни насекомых, ни каких-либо форм, непосредственно родственных им. Поскольку водные животные обитают в более благоприятных для захоронения их трупов условиях, остаётся предположить, что уже предки насекомых были наземными. Открытие норок в почвах верхнего ордовика (~450 млн. лет назад) (Retallack, 1985) даёт верхний предел появления наземных многоклеточных животных, а находки в верхнем силуре копролитов с гифами грибов (~415 млн. лет назад) и, более определённо, единичных остатков многоножек (~410 млн. лет назад) (Rolfe, 1985) определяют верхний предел возникновения наземных членистоногих. Находка фрагментарного остатка щетинохвостки в нижнем девоне Канады

(Labandeira et al., 1988) ставит верхний предел появления насекомых на ~405 млн. лет. Поскольку многоножки и хелицеровые встречаются в девоне существенно чаще, чем насекомые, то последние должны были сильно уступать им по обилию, а, вероятно, и по разнообразию.

Тафономическая ситуация изменяется в пользу насекомых с появлением среди них легче попадающих в водоёмы летающих форм. Их древнейшие остатки из верхов нижнего карбона имеют возраст ~320 млн. лет. Ещё недавно такие находки были единичными, но их число быстро растёт.

Далее, по меньшей мере, до конца палеозоя, разнообразие насекомых постоянно росло. Раннекарбоновые насекомые представлены как минимум четырьмя вымершими отрядами, а также стрекозами — их ближайшими родственниками. Из среднего карбона (320-295 млн. лет назад) известно уже 11 отрядов, в т.ч. дожившие донныне таракановые и гриллоблаттидовые, из верхнего (285-295 млн. лет назад) — 14, в т.ч. подёнки. Ни один отряд за это время не исчезает. Правда, систематическое положение ряда карбоновых насекомых неясно, и среди них могут присутствовать представители каких-то пока не опознанных короткоживущих отрядов. Из числа карбоновых отрядов три (*Paoliidia*, *Eoblattida* и *Gerarida*) неизвестны из перми, но в первой половине ранней перми (260-285 млн. лет назад) появляется восемь новых, а затем в течение перми (до рубежа 248 млн. лет назад) — ещё пять или шесть. Некоторые из них позднее вымирают, но большинство (сеноеды, полужесткокрылые, трипсы, жуки, верблюдки, вислокрылки, сетчатокрылые, скорпионницы, веснянки, прямокрылые и, возможно, палочники, единственная находка которых в верхней перми несколько проблематична, т.е. 10-11 из 13-14) дожили донныне (Жерихин, 2003).

Картину пространственного распределения по адаптивным нишам палеозойских насекомых определённо сказать трудно, но можно сказать, что экологическое разнообразие класса также увеличивалось. По-видимому, в карбоне пресс первых воздушных хищников (стрекозы) привёл к совершенствованию полёта в одних группах и к заселению укрытий, в частности, подстилки, другими. В ранней перми впервые появляются в захоронениях личинки подёнок, личинки и имаго веснянок, а также имаго ручейников. Эти находки свидетельствуют об освоении насекомыми водоёмов, первоначально, по-видимому, текучих, а к концу перми стоячих. Для палеозойских стрекоз определённых свидетельств водного образа жизни нет, зато возможно, что водными были личинки некоторых пермских гриллоблаттидовых. Другие важные события — появление в перми значительного числа мелких насекомых и сосущих фитофагов, питавшихся вегетативными тканями растений. Своеобразную адаптивную зону занимали *Dictyoneurida* и близкие отряды, высасывающие, по-видимому, семязачатки древних голосеменных, легко доступные и, вероятно, очень питательные. Впоследствии этот экологический тип насекомых исчез полностью.

Важный аспект глобального разнообразия, без которого его характеристика остаётся неполной, — географическая дифференциация фаун. Древнейшие крылатые насекомые обнаружены в Европе и Северной Америке, располагавшихся тогда в тропических широтах, причём эти находки относятся к тому самому времени, когда широтный градиент температур, ранее очень слабый, начал быстро усиливаться. В верхнем и среднем карбоне довольно много насекомых найдено не только в Евразии, но и на территории Ангарида и Гондваны. При этом несомненно существование градиента разнообразия, совпадавшего с температурным. Число видов в ангарских фаунах, напр., на порядок ниже, чем в европейских, несмотря на наличие в Сибири

довольно крупных местонахождений. Географическая дифференциация пермских фаун изучена недостаточно, а имеющиеся данные довольно противоречивы. С одной стороны, в фаунах удалённых друг от друга районов (напр., Сибири и Бразилии) обнаружен ряд общих не только семейств, но даже родов, с другой — некоторые крупные и достаточно разнообразные таксоны, вплоть до отрядов, известны только для определённых регионов (напр., *Caloneurida* и *Blattinopseida* — только с северных материков) (Жерихин, 2003).

Неравномерное заселение суши организмами и различия в почвенно-растительном покрове низменных котловин, приморских равнин, возвышенностей и горных массивов создали условия для увеличения разнообразия ландшафтных обстановок. Наиболее активно развивались области, примыкавшие к морским бассейнам. Здесь в условиях высоких температур и влажности активно протекали почвообразовательные процессы и существовала обильная органическая жизнь.

Увеличение общего объёма фитомассы в позднем палеозое активизировало поступление в атмосферу свободного кислорода и резко понизило баланс углекислого газа. Этот процесс, в свою очередь, оказал важное воздействие на органический мир, поскольку сопровождался значительной активизацией обмена веществ, усилением воздействия атмосферы на климат, интенсификацией почвообразования, а также осадконакопления.

В конце палеозоя, когда термическая зональность время от времени усиливалась, по-видимому, создавались определённые трудности для пойкилотермных животных. Интересным свидетельством этого является своеобразие приспособлений некоторых рептилий пермского периода (диметродона, эдафозавра). На спине этих рептилий был громадный гребень, который, по мнению некоторых палеонтологов, животные использовали для нагревания своего тела при низких температурах. Устанавливая этот гребень перпендикулярно лучам солнца, рептилии могли усвоить дополнительное количество тепла, достаточное для дальнейшей физической активности.

Отсутствие подобного приспособления у мезозойских рептилий является одним из свидетельств существования в эту эру сравнительно тёплого климата на всех широтах.

ГЛАВА 6. ФАКТОРЫ СИСТЕМОГЕНЕЗА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ МЕЗОЗОЙСКОЙ ЭРЫ

Мезозойская эра длилась в общей сложности 165-167-175 млн. лет. Мезозой подразделяется на три периода: триасовый, юрский и меловой, и по всем свидетельствам была самой теплой эрой.

Южный полюс на протяжении всего мезозоя оставался в Тихом океане, а Северный перемещался от восточной оконечности Сибири к Аляске. При отсутствии оледенений температура воздуха и воды в океане была, вероятно, значительно выше современной: на экваторе на 3-5°C, в средних широтах на 10°C, а в полярных — на 20-40°C (Ясаманов, 1985).

В течение мезозоя в разных районах планеты периодически происходили интенсивные складкообразовательные и горообразовательные движения, сопровождаемые обильными вулканическими извержениями. Осуществлялось не только разрастание устойчивых областей земной коры, но и расколы континентов по крупным разломам с образованием рифтовых зон и активные перемещения литосферных плит.

Климат в течение мезозойской эры стал жарче. Начался раскол Пангеи, который сопровождался с трапповым вулканизмом, сформировавший Северо-Атлантическую магматическую провинцию.

Основные направления эволюции биологических систем. Палеонтологическая летопись свидетельствует о появлении в мезозое самых крупных форм жизни, которые не встречались до этого времени.

Основой энергетической системы, объединяющей живые организмы биосферы, является поток энергии, направленной от автотрофных растений к различным гетеротрофным организмам. Из-за больших потерь энергии в каждом звене трофических цепей поток энергии при передаче её к новым звеньям постепенно сужается. Он полностью иссякает при минерализации органического вещества живых существ, замыкающих цепи питания.

Структура этого потока энергии характеризуется значительной неоднородностью. В ряде звеньев трофических цепей энергия живого вещества концентрируется в больших по размеру организмах, в других звеньях она распределяется в многочисленных мелких живых существах.

Размер живых организмов, определяющий количество заключённой в них энергии, необходимое для поддержания их жизнедеятельности, является важнейшим фактором биологической эволюции. Уже давно было замечено, что в прогрессирующих линиях живых организмов обычно отмечается увеличение их размеров (правило Копа).

Роль размера в экологии наземного растительного покрова определяется преимуществом крупных растений в получении наибольшего количества солнечной энергии по сравнению с малыми растениями, которые часто в значительной мере затенены. В несомкнутом растительном покрове сухих областей крупные растения с большой корневой системой обычно имеют возможность получить воду из более глубоких слоёв почвы, крупные суккуленты имеют большой объём собранной в их тканях воды по отношению к поверхности, с которой происходит испарение. Большие по размеру растения обычно долговечнее мелких.

У животных увеличение размера тела повышает их устойчивость к изменениям термического режима, уменьшает опасность от столкновений с другими животными и в большинстве случаев существенно увеличивает их долговечность.

Наряду с этим, и для растений и для животных увеличение размеров повышает необходимый для их

жизнедеятельности приток энергии, что лимитирует максимально возможную величину живых организмов. Следует отметить, что для многих растений и животных трофическая энергия, получаемая из внешней среды, в первом приближении пропорциональна их поверхности, тогда как энергия, расходуемая на жизнедеятельность, пропорциональна их массе. Так как оба этих потока энергии в средних условиях равны друг к другу, интенсивность притока энергии из внешней среды на единицу поверхности организма должна возрастать пропорционально его размеру. Очевидно, что величина роста притока энергии ограничена, в связи с чем возникает предел для увеличения размеров организмов.

Изменение необходимого для живых организмов притока энергии не только ограничивает максимальную величину организмов, но и устанавливает оптимальный для занимаемой экологической ниши размер каждого организма, при котором трудности поддержания энергетического баланса компенсируются преимуществами, создаваемыми увеличением размера организма.

Следует иметь в виду, что популяции, имеющие одну и ту же биомассу на единицу площади, но состоящие из организмов разного размера, характеризуются различной устойчивостью к изменению условий внешней среды. Это можно показать на примере двух популяций животных, имеющих одну и ту же энергетическую базу питания, но значительно отличающихся по размеру и долговечности. В таких условиях продуктивность популяции мелких размеров будет больше продуктивности популяции более крупных животных, что, в частности, связано с более высокой интенсивностью обмена у первой группы организмов. Расчёты по уравнениям динамики популяций показывают, что возрастание смертности, соответствующее потере биомассы для малых и крупных животных на одну и ту же величину, приводит к гораздо более быстрому вымиранию крупных животных по сравнению с мелкими.

Таким образом, крупные животные с низким коэффициентом воспроизводства биомассы, обладающие рядом преимуществ перед мелкими животными в стабильных условиях внешней среды, попадают в более опасное положение при неблагоприятных изменениях условий внешней среды.

Сказанное выше позволяет предположить, что по этой причине в конце мезозоя при значительных изменениях стабильных условий в течение эры к её концу исчезали многие крупные по размеру виды организмов, которые являются наиболее уязвимыми компонентами экологических систем при нарушении их устойчивости. Эта причина, вероятно, объясняет преимущественное заполнение новыми более прогрессивными формами экологических ниш, соответствующих крупным размерам организмов, тогда как многие организмы малых размеров сохраняют свои экологические ниши даже при значительных изменениях условий внешней среды.

Судя по литературным сведениям в мезозое появились все основные группы ныне процветающего класса Насекомые (*Insecta*), который наиболее полно представлен в юрском и меловой периодах в лимнических комплексах. По преобладанию тех или иных групп намечается ряд типов тафоценозов, частично связанных переходами, представленные как поли-, так и монодоминантными, а иногда и одновидовыми. Большинство из них не имеет современных аналогов. Очевидно, эти группировки отвечают различным типам озёр. Только комплексы, состоящие из одного-двух видов клопов-гребляков (*Corixidae*), напоминают биоценозы современных озёр с аномальным химизмом (сернистых, солоноватых и т.п.). Достаточно широко были распространены тафоценозы с обилием двукрылых *Chironomidae* (это вымершее семейство близко современному семейству *Chaoboridae*) и одновидовые тафоценозы *Chironomidae*, напоминающие монокультуры *Chaoborus*, которые развиваются иногда в глубоких дистрофных озёрах.

Необычный для ранней юры лимнический ориктоценоз обнаружен в чёрных алевролитах калганской свиты в пади Большой Коруй в Читинской области, где при доминировании гребляков установлен богатый лимнический комплекс с разнообразными водными двукрылыми, многочисленными личинками жуков *Coptoclavidae* и нимфами стрекоз *Isophlebiidae*, с редкими нимфами подёнок, а также домиками ручейников.

Остальные лимнические раннемеловые ориктоценозы бедны и включают либо водных двукрылых и домики ручейников, либо какую-то одну из этих двух групп. Наиболее распространены ориктоценозы, состоящие исключительно из домиков ручейников. Современные представители этих групп развиваются в горных ручьях, а веснянки также в других текучих водоёмах и, отчасти, в холодных олиготрофных озёрах. Близки к более молодым реофильным формам, по-видимому, и некоторые юрские и раннемеловые подёнки.

В верхнемеловых отложениях Северной Азии известны лишь очень бедные по составу лимнические комплексы. Важно отметить, что такие бедные ориктоценозы характеризуют даже отложения горных олиготрофных озёр, в которых в юре и нижнем мелу отмечаются гораздо более богатые комплексы.

Многие учёные склонны считать, что большинство мезозойских озёр из-за своеобразия биоценологических систем и круговорота веществ в них принадлежало к особым типам, не имеющим современных аналогов; такие экосистемы в большинстве случаев полностью исчезли. Отдельные черты этих водоёмов наблюдаются у современных олиготрофных и дистрофных озёр разного типа, однако ни один из современных водоёмов, по-видимому, не является достаточно удовлетворительной моделью. Своеобразие пищевых цепей в водных экосистемах мезозоя подтверждается исследованиями Р. Вуттона (Wootton, 1972), обратившего внимание на преобладание в юре и, по данным В.В. Жерихина (2003), в раннем мелу среди насекомых хищников и альгофагов, связанных с обрастаниями, тогда как в кайнозойе возрастает роль фильтраторов. Это говорит о том, что роль «пищевых цепей разложения» (по терминологии Е. Одума, 1968) в мезолите была значительно ниже, а роль «пищевых цепей пастбы» вторично возрастает на новой биоценологической основе. Уже одно это свидетельствует о глубоких различиях в структурах экосистем. Далее, мезофитная растительность при

разложении могла сдвигать химическое равновесие в сторону, обычно несвойственную современным водоёмам, напр., вызывать органогенное закисление и, тем самым, их дистрофирование. Возможно, этим объясняется определённое сходство мезофитной фауны с фауной современных дистрофных озёр; однако различия должны были быть значительными. Отсутствие зарослевого биотопа также не характерно для большинства современных озёр; для многих современных олиготрофных и дистрофных озёр ныне характерны диатомеи, совершенно отсутствовавшие в мезофите. Зато очень развиты, по-видимому, «луга» харовых, что является аргументом в пользу алкалитрофности озёр мезофита.

Новейшие данные показали, что структура одних озёрных экосистем легко интерпретируется с использованием современных аналогов.

Примером озёр, легко находящих себе соответствие в современности, являются некоторые мезозойские озёра Забайкалья (Читинская область), некоторые монгольские местонахождения, такие как Хутэл-Хара. Озёрные отложения, образующие линзы среди эффузивов и туфов, накапливались в относительно небольших по площади, но глубоких горных озёрах плотинного происхождения. По экосистемной структуре они достаточно однородны. Захоронения приурочены к тонкослойным пелитовым отложениям. Водная растительность представлена только редкими остатками полуводных хвощей и, иногда, мхов. Разнообразие водной фауны невелико. Преобладают насекомые, в первую очередь, двукрылые, веснянки и подёнки, часто встречаются некоторые ракообразные и пресноводные мшанки. Моллюски и остракоды редки, рыбы и другие водные позвоночные отсутствуют. Характерно высокое обилие оксифильных бентосных насекомых (в первую очередь, веснянок и хоронимид подсемейства *Podominae*) и преобладание измельчителей и коллекторов аллохтонного растительного материала. Планктоноядные хабориды умеренно обильны. Хищники довольно разнообразны, но представлены исключительно насекомыми, самыми крупными из которых были личинки крупных стрекоз семейства *Isophlebiidae*.

Структура экосистем юрских плотинных озёр Забайкалья, реконструированная Н.С. Калугиной и В.В. Жерихиным (1985), хорошо соответствует экосистемам современных олиготрофных озёр с холодной и чистой, богатой кислородом водой, низким содержанием биогенов и низкой первичной продукцией.

Таким образом, в мезозое существовали как экосистемы современных типов, так и не имеющие аналогов. Существование гипотрофных (озёра с резко сниженным антибиотическим действием вследствие влияния обильного опада гинкговых и чекановские) озёр стало невозможным из-за изменившихся после экспансии покрытосеменных свойств растительного опада, а псевдоолиготрофных (высокая продуктивность сочеталась с быстрым выеданием водорослей и соответственно малой продукцией их мортмассы, как в олиготрофных системах) - из-за появления слабо выедаемых водных макрофитов.

Главной причиной системной перестройки жизни в середине мела была последняя крупнейшая флористическая смена. Этому событию соответствуют понятия мезофит и кайнофит. В середине мела начинается стремительный рост общего таксономического разнообразия флоры за счёт цветковых растений, сопровождающийся сменой мезофитных голосеменных кайнофитными хвойными.

Процесс окончательного вытеснения флоры мезофита флорой кайнофита растянулся практически на весь поздний мел, что и позволило В.А. Красилову говорить о совпадении нижних границ кайнозоя и кайнофита (1972) и о связи вымирания динозавров со сменой флоры (Красилов, 1979). В ходе смены биот проявилась известная неоднократная прерывистость в истории организации жизни по принципу порогового реагирования — обобщённого физиологического закона «всё или ничего», сформулированного У.Р. Эшби (1959). Оно гласит: переход системы из одного устойчивого состояния в другое сопровождается пороговым (скачкообразным) эффектом, вызванным понижением её устойчивости в момент перехода. Именно такой реакции надлежит ожидать от объект-системы, наделённой свойствами целостности и неаддитивности свойств составляющих её членов вследствие наличия кооперативных (синергетических по терминологии Ч. Шеррингтона, 1969) взаимодействий между ними (Хакен, 1980, 1985).

Следовательно, кризисный характер смены биот косвенно указывает на существование устойчивых сообществ в геологическом прошлом.

Меловой кризис затронул, кроме флоры и энтомофауны, многие группы животных суши и континентальных водоёмов, хотя и в разной степени. Это хелицеровые, ракообразные, двустворчатые и брюхоногие моллюски, рыбы, амфибии, рептилии (в частности, динозавры) и млекопитающие (Жерихин, 1979). То, что главной причиной, вызвавшей смену биот в среднем мелу, была смена флоры, подтверждается данными изменения структуры биоты континентальных водоёмов. Покрытосеменные растения изменили биогеохимию континентальных водоёмов, что и явилась причиной последующей смены биоты.

Что же вызвало глобальную смену флоры, а вслед за ней и всех остальных компонентов сообществ? Причины могут быть две: внешняя резкие глобальные изменения климата, резкая активизация тектонической активности, падение на Землю крупного метеорита или кометы и т.п., т.е. причины физико-химического происхождения могли выполнить роль «пускового механизма». Такого рода причина могла что-нибудь нарушить, но не могла ничего создать. К какому именно из возможных провоцирующих воздействий, в какой момент своей продолжительной истории мезофитные сообщества оказались чувствительными и какие именно последствия для дальнейшей истории сообществ и их биоты могло вызвать такое ударное воздействие, — прежде всего, должно было зависеть от природы действующей причины. Такое предположение находится в согласии с пороговым характером смены биоты. Действительно, на протяжении мезофита было несколько климатических перемен, хотя и не очень резких, поскольку весь мезофит характеризуется как эра «тёплой

биосферы», когда полярные шапки отсутствовали (Чумаков, 1993). Тектоническая активность позднего мела не имела аналогов в раннем мелу и не имеет ныне (Хаин и др., 1997). Ударные кратеры, оставленные на поверхности материков крупными космическими телами, известны как до, так и после середины мела и вряд ли вызвали наблюдаемую в палеонтологической летописи волну вымирания. Дело в том, что волна вымирания в гораздо большей степени коснулась морской биоты, чем континентальной. Учитывая, что условия в океане гораздо стабильнее, чем в атмосфере, такое космическое воздействие должно было в гораздо большей степени повлиять на континентальную биоту, чем на морскую.

Внутренняя, биологическая причина: вполне определённое влияние исторического прошлого на будущую историю биоты, основанное на коадаптивных отношениях её членов.

То, что экологический кризис мог быть вызван экспансией покрытосеменных, понятно: изменения продуцентов должны были сказаться на всех звеньях трофических цепей, и тем сильнее, чем сильнее были эти изменения. Вообще, эволюционная смена на любом трофическом уровне отразится, прежде всего, на более высоких уровнях. Вопрос об обратном воздействии более сложен. В большинстве случаев оно незначительно: так, быстрая эволюция крупных рептилий в мезозое не оказала заметного действия на филогенез других групп.

Многие факты свидетельствуют, что древнейшие покрытосеменные были, вероятно, первопоселенцами на участках нарушений (Doyle, Hickey, 1976; Жерихин, 1978). Можно предположить, что вначале они не занимали определённого места в сукцессионной структуре, а находились вне неё, будучи ценофобами (по терминологии С.М. Разумовского, 1969), т.е. занимали интразональные участки. Позднее цветковые вклинились в сукцессионную систему в качестве пионерных стадий путём вытеснения прежних пионеров и конкурентно закрепляясь на их месте. Тем самым последующие стадии сукцессии оказались заблокированными, а установление климаксных стадий на вновь зарастающих участках невозможным. Таким образом, установились новые сукцессионные системы цветковых растений. Уже в начале позднего мела цветковые растения, по-видимому, образовывали климаксные сообщества.

Кажется очевидным, что чем более ранние стадии сукцессии охвачены эволюционной сменой, тем радикальнее кризис сообщества, т.к. большая часть сукцессионной системы блокируется. Свидетельств обратного воздействия поздних стадий на ранние нет, да и механизм такого воздействия трудно себе представить. По-видимому, биоценотическая смена в мелу потому и оказалась столь революционной, что начальные изменения охватили одновременно основания трофических цепей и основания сукцессионных рядов; тем самым была полностью разрушена и статическая, и динамическая структура сообществ.

Для установления новых отношений в рамках новых экосистем, по мнению В.В. Жерихина (2003), достаточно той автоматической реакции «усиления» (потери когерентности) эволюции, которая вызывается самой деструкцией сообществ. Собственно говоря, когерентность эволюции является тем самым механизмом, который предотвращает развал ценоза при каждом эволюционном изменении любого из его компонентов: если бы не регулирующее воздействие ценоза на эволюцию, он не мог бы существовать сколько-нибудь долго и неминуемо разрушался бы за счёт хаотической, «броуновской» эволюции. В действительности этого не происходит, и одни и те же типы ценологических структур сохраняются в течение десятков миллионов лет. В сбалансированном сообществе эволюция встречает множество препятствий, прежде всего потому, что в нём действует преимущественно стабилизирующий отбор. Вероятность перехода в новую адаптивную зону очень низка, поскольку экологические ниши тонко дифференцированы и заняты высоко конкурентоспособными видами. Этим определяется общая направленность к растущей специализации и низкие темпы когерентного филогенеза.

Всё же запрет на возникновение видов, не укладывающихся в существующую ценологическую систему, имеет не абсолютный, а вероятностный характер. Примерами таких видов являются древние покрытосеменные и человек. Их экспансия разрушает ценоз, уничтожая ряд его звеньев; со временем этот процесс может приобрести характер цепной реакции, что, собственно, и означает наступление критической фазы. Но деструкция ценологических связей автоматически приводит к снятию части эволюционных ограничений — тем большей, чем сильнее эти связи повреждены. Включается компенсаторный механизм некогерентной эволюции, позволяющий выжить в нестабильной биотической среде за счёт резкого роста скорости эволюционных реакций и ослабления ограничений их направленности. Предельные возможности некогерентной эволюции определяются уже не прессом надпопуляционных систем, а лишь популяционно-генетическими механизмами. Скорость изменений в этом случае будет очень велика.

При некогерентной эволюции популяционно-генетические механизмы, высвобождаясь из-под ценологического контроля, действительно становятся определяющими. В противовес лавинообразному исчезновению ранее существовавших видов начинается процесс интенсивного видообразования, приобретающий также лавинный характер. Даже при постоянной вероятности появления существенно новых признаков это привело бы к росту абсолютного числа их появлений в единицу времени на несколько порядков. Но сама эта вероятность, видимо, также возрастает за счёт того, что стремительный рост численности сравнительно немногих популяций-победителей приводит к ожесточённой конкуренции внутри них и к нарастанию дизруптивного отбора. Вместе с тем, повышается вероятность закрепления вновь появляющихся признаков из-за обилия свободных экологических ниш.

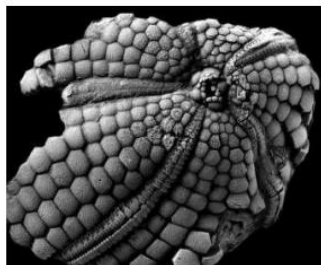
Из палеонтологических свидетельств кризисных этапов эволюции жизни устанавливается резкое обогащение фауны реликтами за счёт редких и малочисленных видов, выработавших механизмы, позволяющие им сохраняться, несмотря на низкую плотность их популяций.

Процесс восстановления сообществ продолжался в течение всего позднего мела и, возможно, палеоцена, т.е. не менее 35 млн. лет темпы филогенеза ряда групп оставались повышенными и лишь постепенно снижались по мере усложнения структуры экосистем. Это показывает, сколь длительным может быть период окончательной стабилизации сообществ после создания их первичной структуры.

6.1. ТРИАС (230-195 млн. лет назад)

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. В начале триаса сохранялись относительно высокие материки, появившиеся в геократические периоды* пермского периода. В триасе проявилась морская трансгрессия с образованием мелких краевых морей Тихого океана.

* *Геократические периоды* — периоды значительного расширения площади суши, которые совпадают со второй половиной тектонических циклов, когда свойственные им поднятия земной коры выводят из-под уровня моря значительные участки поверхности Земли.



Массоуа (карбон)



Соврем. представитель *Cidaroida*

Рис. 6.1.1. Типичные индикаторы триаса (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

В течение триасового периода, продолжавшегося ~35 млн. лет, в результате крупнейших расколов земной коры наметилась тенденция раскола Пангеи на два огромных материка — Гондвану и Лавразию. При этом происходило постепенное раскрытие палеоокеана Тетис. Позднее Лавразия раскололась на Северную Америку и Евразию, между которыми началось формирование северной части Атлантического океана.

На границе палеозоя и мезозоя разломы расщелили многие устойчивые участки земной коры. Например, на Сибирской платформе они явились центрами излияний базальтовых лав, известных под названием *траппов*.

В среднем триасе отдельные участки Тихоокеанского, Верхоянского, Кордильерского, Средиземноморского геосинклинальных поясов, а также некоторые герцинские структуры (Шпицберген, Мангышлак, Туаркыр), залитые морем, были приподняты и подверглись размыву.

Вот как описывает процессы, связанные с изменением геологических, геофизических и физико-химических условий планеты Н.А. Ясаманов (1985). Новая тенденция в развитии литосферы Земли наметилась в связи с расколом Пангеи и раздвижением континентов в разные стороны. В это время полностью закрылся океан палео-Тетис, Китайский континент присоединился к Евразии, возник новый мезозойский океан Тетис, располагавшийся между Евроазиатским и Африканским континентами. Тетис сильно сужался к западу и расширялся в восточном направлении. Это дало основание установить существование в Тетисе двух расходившихся на восток ветвей срединно-океанических хребтов. Северная ветвь охватывала Альпы, Карпаты, Балканы, Малый Кавказ и Эльбрус, а южная — Аппенины, Динариды, Анатолию и Южный Иран. Между этими хребтами располагались микроконтиненты: Итальянский, Родопский, Иранский. В то далёкое время максимальная ширина мезозойского океана Тетис составляла 2500 км.

Вдоль рифтовых зон начала раскрываться Северная Атлантика, находившаяся между Северо-Американским и Африканским континентами. Южная Америка соединялась с Африкой, но отделялась от Северной Америки океаническими просторами, существовавшими на месте современного Карибского моря и Мексиканского залива.

В триасовом периоде началось образование Северного Ледовитого океана. В настоящее время вскрыты погребённые под чехлом мощных толщ осадочных образований грабены, многие из которых располагаются в пределах Западно-Сибирской низменности и раскрываются в северном направлении, но дальнейшее сближение Европы и Сибири помешало образованию этого моря.

Растяжение литосферы с образованием океанов и подводных низменностей в других районах мира компенсировалось сжатием на континентальных окраинах, в результате которого появлялись крупные континентальные вулканоплутонические комплексы на окраине Евразии (Монголии, Забайкалье, Юго-Восточном Китае). На западных окраинах Северной и Южной Америки существовали протяжённые островные дуги, сходные с современными островными дугами восточной акватории Тихого океана. Островные дуги имелись также в пределах современной Новой Зеландии и Новой Каледонии, а также в Западной Антарктиде (рис. 6.1.2).

В тесной зависимости от тектонической деятельности планеты развивались и морские трансгрессии и регрессии. Рост размеров суши и увеличение её гипсометрического уровня в основном осуществлялся за счёт горообразовательных процессов, проявлявшихся на границах литосферных плит.

В среднем триасе сократились площади осадконакопления на платформах, и многие из них были приподняты и подвержены размыву. На окраинах и в центральных частях древних платформ и эпигерцинских плит образовались узкие, глубокие грабенообразные прогибы — авлакогены, которые заполнялись грубым

терригенным материалом, а иногда и угленосными толщами.

В позднем триасе площадь эпиконтинентальных морей увеличилась незначительно, но трансгрессии были кратковременными. В это время возникли складчатые структуры, так называемые *ранние мезозойды*. Древнеиммерийская фаза складчатости проявилась в Индонезии, Индокитае, Тибете, Северном Афганистане, на Эльбурсе, Кавказе и Балканах.

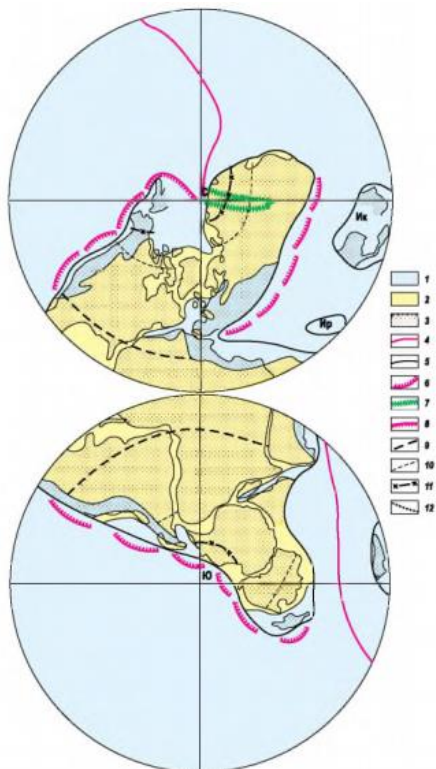


Рис. 6.1.2. Положение литосферных плит и срединно-океанических хребтов в позднетриасовую эпоху (по Н.А. Ясаманову, 1985)
1 — моря и океаны; 2 — области древней суши; 3 — области современной суши; 4 — срединно-океанические хребты; 5 — контуры древних континентов и микроконтинентов; 6 — системы островных дуг; 7 — активные континентальные окраины; 8 — зоны столкновения континентальных окраин с островными дугами; 9 — границы тропического пояса; 10 — границы субтропического пояса; 11 — границы умеренного пояса; 12 — границы нивального климата. Континенты и микроконтиненты: Ик — Индокитайский; Ир — Иранский.

Однако, несмотря на довольно обширные поднятия, рельеф континентов не отличался большими контрастами и высотой. На платформах господствовали *аккумулятивные* и *денудационные равнины*. К первым относятся крупные озёрно-аллювиальные внутриконтинентальные, озёрно-дельтовые приморские и эоловые (пустынные) низменности с небольшими увалистыми водораздельными возвышенностями, а ко вторым — денудационные холмистые и возвышенные равнины. Спокойные плавные очертания рельефа иногда нарушались узкими и протяжёнными впадинами. В них обычно располагались речные долины и озёра (Ясаманов, 1985).

Глубина морей, покрывавших современные континенты, была небольшой. Только в геосинклинальных областях и вблизи срединно-океанических хребтов существовал контрастный рельеф с перепадами глубин в несколько тысяч метров.

Эти особенности рельефа поспособствовали широкому распространению равномерно влажных тропических условий в течение всего триаса (Юго-Восточная Азия, Индия, Южная Америка и Антарктида).

Наиболее аридные условия существовали на северо-востоке Евразии. По сравнению с другими областями здесь обнаружено очень малое содержание карбонатного материала (одного из основных показателей тёплого климата).

В течение раннего и среднего триаса на Земле существовали четыре основные природные зоны: экстрааридная (пустынная), умеренно аридная зона, зона сухих и опустыненных саванн,

переменно-влажная и равномерно-влажная.

Экстрааридные условия господствовали на значительной части Северо-Американского, Африканского, Евразийского материков, на севере Южной Америки и в Австралии.

Умеренные аридные тропические условия в течение значительной части триаса преобладали на севере Северной и Южной Америки, в Северной Европе, Западной и Южной Сибири, Китае и Монголии. Растительный покров не был сплошным, но оазисы встречались значительно чаще, чем в экстрааридной зоне (части Северо-Американского, Африканского и Евразийского материков, на севере Южной Америки и в Австралии) (Ясаманов, 1985).

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ.

После позднепермского вымирания абсолютное господство в растительном царстве переходит к голосеменным, а именно к хвойным, а прежние группы доминантов — семенные папоротники, кордаиты и каламиты сохранились в качестве реликтов, которым предстояло вымирание в середине триаса.

Обширные территории Северной Америки, Африки, большей части Евразии, на севере Южной Америки и в Австралии характеризовались широким распространением пустынь с засухоустойчивыми видами хвойных и цикадофитовых и описываются как экстрааридные зоны. В умеренных аридных тропических условиях (на севере Северной Америки, в Северной Европе, Западной и Южной Сибири, Китае и Монголии) растительный покров не был сплошным, но оазисы встречались значительно чаще, чем в экстрааридной зоне с довольно разнообразной растительностью с господством хвощовых и реликтовыми палеозойскими сообществами папоротников и кордаитов.

В переменно-влажной области тропического климата господствующим типом ландшафта являлась лесная саванна (Юго-Восточная Азия, Индия, Южная Америка, Антарктида) с доминированием представителей голосеменных (цикадофитовые, беннеттитовые, гинкговые) с присутствием древовидных папоротников, плаун

и хвощей.

В условиях экваториального влажного климата на обширных приморских озёрно-дельтовых и озёрно-аллювиальных низменностях доминировали леса, напоминавшие современные дождевые экваториальные леса, структуру которые определяли древовидные папоротники, цикадофитовые и беннеттитовые.

Фауна суши характеризовалась абсолютным доминированием рептилий, которые были представлены звероподобной группой дицинодонтов, высшими териодонтами, диапсидами, которые к концу периода становятся доминирующей группой (рис. 6.1.3).

Некоторые формы рептилий в триасе из-за усиливающейся аридизации климата вторично переходят в воду (ихтиозавры и плезиозавры).



Рис. 6.1.3. Типичные рептилии раннего триаса (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

Другие, наоборот, приспособились к обитанию на суше и приобрели толстый роговой панцирь, предохраняющий их от испарения и перегрева. В конце триаса ввиду сильного изменения ландшафтно-климатических обстановок произошло обновление фауны рептилий.

Английский палеонтолог П. Робинсон (Robinson, 1971) предложила гипотезу, связывающую изменения фауны рептилий в триасе с особенностями физиологии завропсид и звероподобных рептилий, о которых с известной долей вероятности можно судить по соответствующим характеристикам современных потомков тех и других.

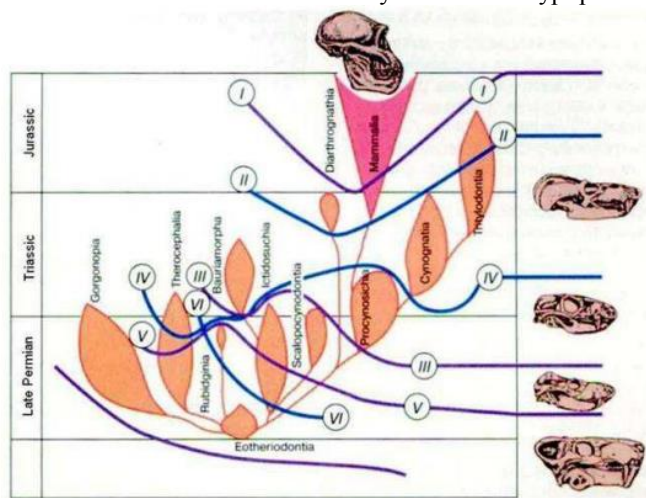
Современные завропсиды (в широком смысле этот термин используется для объединения незвероподобных рептилий, т.е. всех современных представителей этого класса, включая и птиц) характеризуются наличием целого комплекса приспособлений к жизни в условиях жаркого засушливого климата. Это, во-первых, способность выживать при значительно более высоких температурах тела, чем это возможно для потомков звероподобных рептилий — млекопитающих. При этом рептилии путём инсоляции используют солнечную энергию для повышения температуры тела до оптимального уровня.

Во-вторых, у завропсид конечным продуктом их белкового обмена является мочевая кислота, требующая для выведения из организма в 10 раз меньше воды, чем мочевины — продукт метаболизма млекопитающих. Эти особенности позволяют предполагать, что организация завропсид складывалась в условиях жаркого и засушливого климата, тогда как звероподобные рептилии возникли в местообитаниях с более влажным и прохладным климатом. Такие местообитания, вероятно, были широко распространены, особенно на континентах, входивших в состав Гондваны, в эпоху великого оледенения (до середины пермского периода).

В немногих существовавших в триасе филогенетических стволах высших териодонтов продолжались изменения, наметившиеся ещё среди пермских терапсид. Общее направление этих эволюционных изменений ведёт к развитию комплекса признаков, характерных для высших амниот — млекопитающих. Скорее всего, эволюция линии шла параллельно в разных филетических линиях. К этим признакам относятся постепенное увеличение размеров полушарий переднего мозга, появление мягких губ и волосяного покрова. По мнению некоторых учёных (напр., Л.П. Татаринова, 1976), зачаточные волоски у териодонтов имели осязательную функцию как специализированные осязательные вибриссы у млекопитающих. Другая точка зрения на основе следа, оставленного ископаемым триасовым цинодонтом (*Cynodontia*) предполагает, что волосяной покров был развит у териодонтов уже на всём теле и, вероятно, имел ту же основную функцию (теплоизоляции), что и у млекопитающих. У цинодонтов же произошла перестройка челюстного аппарата, завершившаяся возникновением вторичного челюстного сустава. Редуцированные кости первичного челюстного аппарата вошли в состав косточек среднего уха (наковальни, молоточка и стремечка) и обеспечили более тонкую слуховую чувствительность в области звуков высокой частоты.

Наиболее древние ископаемые остатки млекопитающих (*Mammalia*) известны из верхнетриасовых отложений. Это были небольшие хищные животные, вероятно, питавшиеся насекомыми и различными мелкими позвоночными. Первые представители класса млекопитающих имели сравнительно узкие ареалы, хотя и были долгоживущими. Возможно, это связано с тем, что первые млекопитающие могли существовать только в очень небольшой области того обширного экологического пространства, которое было освоено группой впоследствии. По-видимому, эти формы обитали в норах и только на грунтах определённого типа, не слишком крупно- и не слишком мелкозернистых. Вероятно, эти и другие ограничения не позволяли первым млекопитающим широко расселяться. Для перехода в другие области необходимы были определённые морфологические, анатомические и физиологические перестройки. В то же время, вероятно, произошло расхождение эволюционных стволов, ведущих, с одной стороны, к однопроходным (*Monotremata*), с другой — к сумчатым (*Marsupialia*) и плацентарным (*Placentalia*). Млечные железы возникли из видоизменённых потовых желез, что дало повод появлению предположения о первоначальной функции этих желез как органа снабжения необходимой влагой и солями детёнышей в засушливом климате (Холдэн, 1965).

В конце триаса млекопитающие уже были довольно разнообразной группой и принадлежали к нескольким обособленным линиям, но в течение мезозоя оставались относительно малочисленными мелкими животными, вероятно, ночными или сумеречными, что должно было компенсировать несовершенство систем терморегуляции и выделения. Хотя имелись отдельные признаки, позволившие более поздним млекопитающим успешно занять все возможные среды, у них ещё не было совершенной интеграции разных механизмов терморегуляции в единую систему, что не обеспечивало устойчивую постоянную температуру тела (рис. 6.1.4). Полагают, что именно это обстоятельство не позволило им успешно конкурировать с завропсидами.



I – три косточки среднего уха; II – челюстной сустав между *dentale* и *squamosum*; III – мягкие губы с мышцами; IV – увеличение полушарий мозга; V – вибриссы; VI – моляры с тремя бугорками; VII – верхняя носовая раковина

Рис. 6.1.4. Происхождение млекопитающих: «маммализация» зверозубых рептилий-териодонтов (по Л.П. Татаринovu). Параллельное появление признаков млекопитающих в разных группах териодонтов

Таким образом, в раннем триасе происходило восстановление биоты после пермского вымирания, сопровождавшееся радикальной сменой морской фауны на уровне отрядов и классов. Новая структура экосистем включала больше хищников и подвижных животных. «Брахиподовые» морские палеозойские сообщества сменяются сообществами с преобладанием двустворчатых моллюсков.

В восстановлении многих форм (например, морские ежи *Miocidaris*) сыграл роль «эффект основателя», как одно из проявлений дрейфа генов немногочисленных триасовых групп и определивший крупные макроэволюционные преобразования.

В триасе сформировался новый комплекс флоры с преобладанием голосеменных – «Мезофит». На суше расцветают разнообразные группы рептилий. Быстро бегающие архозавры-текодонты в конкурентной борьбе с синапсидами стали доминирующим направлением. Синапсиды же измельчали и стали ночными животными. Об этом свидетельствует эволюция органов чувств наземных позвоночных (см. рис. 3.4.13).

Таким образом, в позднем триасе появляются первые млекопитающие, прямыми предками которых были зверозубые синапсиды – териодонты. Другая линия палеозойских рептилий – текодонты дали начало мезозойским гигантам – динозаврам.

6.2. ЮРСКИЙ ПЕРИОД (195-(137-135) млн. лет назад)

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. Юра — это время типично морских условий в жизни континентов, связанная с двумя морскими трансгрессиями, проявившиеся в конце раннеюрской и начале позднеюрской эпохи, которые одновременно охватили почти все континенты. Но в начале раннеюрского периода морская трансгрессия была прервана древнекиммерийской фазой Альпийской тектономагматической эпохи, сопровождавшейся регрессией моря. Вскоре в ранней юре последовала новая трансгрессия, с которой было связано развитие характерного для мезозойской эры океана Тетис между Лавразией и Гондваной. Вторая трансгрессия проявилась в конце триаса, продолжалась в меловом периоде и достигла максимума в позднем мелу. Вероятно, уже к концу юрского периода относится начало раскола Гондваны и, соответственно, возникновение Индийского океана и южной части Атлантического, отделивших Африку от Австралии и Антарктиды на востоке и юге и от Южной Америки на западе.

Тектоника юрского периода была более интенсивной, чем в триасе. Для периода характерны процессы складко- и горообразования, происходившие в результате столкновения литосферных плит, и крупные нарушения глыбового характера в пределах платформ и областей активации. Образование горстовых поднятий и грабенов сопровождалось интенсивным наземным вулканизмом. Древнекиммерийский орогенез затронул отдельные районы Альпийско-Гималайского пояса. Орогенетические движения происходили в конце средней юры, но особой силы они достигли в позднеюрскую эпоху, когда охватили северные районы Тихоокеанского геосинклинального пояса.

В это же время Австралия и Антарктида отделились от Африки и Индии, и возникший новый Индийский

океан соединился с восточной окраиной океана Тетис. Наиболее обширным в юре был Тихий океан. Азия отделилась от Северной Америки океаническим бассейном. На западной окраине Северной Америки происходила интенсивная складчатость — так называемый невадийский орогенез, который по времени соответствовал позднекеммерийскому. Складкообразование сопровождалось внедрением крупных интрузий и высокотемпературным метаморфизмом. Образование невадийского пояса складчатости и батолитов было обусловлено процессом столкновения континента с островной дугой (Ясаманов, 1985) (рис. 6.2.1).

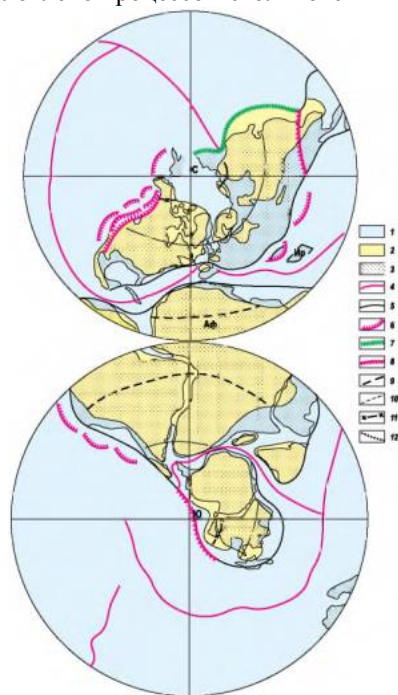


Рис. 6.2.1. Положение литосферных плит и срединно-океанических хребтов в позднеюрской эпохе (по Н.А. Ясаманову, 1985)

1 — моря и океаны; 2 — области древней суши; 3 — области современной суши; 4 — срединно-океанические хребты; 5 — контуры древних континентов и микроконтинентов; 6 — системы островных дуг; 7 — активные континентальные окраины; 8 — зоны столкновения континентальных окраин с островными дугами; 9 — границы тропического пояса; 10 — границы субтропического пояса; 11 — границы умеренного пояса; 12 — границы нивального климата. Континенты и микроконтиненты: Ир — Иранский; Аф — Африканский.

поверхностных вод. В условиях сильного дефицита влаги ландшафты приобрели вид современных опустыненных саванн, полупустынь и пустынь.

По степени распределения влажности в поздней юре в аридном поясе северного полушария выделяются две области. В центральной части аридного пояса существовали наиболее сухие условия с продолжительными засухами, а в периферических частях — на территории современной Центральной Европы, на юге России, в Монголии и Северном Китае — периоды засухи были менее продолжительными. Это способствовало развитию ксерофильного редколесья, озёрных водоёмов и рек с обширными поймами. Ландшафтно-климатические особенности этой области, так же как и области переменного-влажного климата, в пределах которых располагались обширные низменности, покрытые разрежёнными лесами, с твёрдым грунтом на побережьях многочисленных неглубоких озёр, весьма благоприятствовали развитию динозавровой фауны.

Субтропический пояс выделяется для территории Евразии — в Северной Европе, на значительной части Восточно-Европейской платформы, на Урале, в Сибири, Монголии с среднегодовыми температурами — 12,5–13°C. Умеренный климат господствовал в северном полушарии на Крайнем северо-востоке России и Аляске.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ.

Юрская флора характеризовалась господством голосеменных растений и была хорошо дифференцирована как экологически, так и географически. Это определялось воздействием зонального и локального климата, абсолютной высоты, орографической схемой и т.д.

По экологическому характеру и систематическому составу в течение ранней и средней юры на платформах северного полушария, флора которых в настоящее время хорошо изучена, существовали, по крайней мере, три геоботанические зоны. Флора, произраставшая на северо-востоке Евразии и северо-западе Северной Америки, обладала наименьшим систематическим разнообразием и характеризовалась слабым развитием теплолюбивых форм и отсутствием представителей тропической и экваториальной флоры. Здесь росли главным образом хвойно-гинкговые леса.

Теплолюбивые цикадофитовые и беннеттитовые появились только на южных окраинах зоны хвойно-гинкговых лесов. По сравнению со своими сородичами из южных областей, они имели небольшую высоту и слабо разветвлённый ствол. Роль травянистого покрова в хвойно-гинкговых лесах играли низкорослые папоротники, мелкие хвощи и плауны. Деревья обладали годовыми кольцами нарастания, подобными тем, которые имеются у современных деревьев, растущих в условиях сезонных колебаний температур. Однако, по мнению известного палеоботаника В.А. Вахремева (1985), климат зоны хвойно-гинкговых лесов вряд ли можно считать суровым. Несмотря на хорошо выраженную сезонность климата, зимы были мягкими: средние зимние температуры не опускались ниже 0°C.

В горах произрастали хвойные леса, а на хорошо дренированных низменностях — хвойно-гинкговые и гинкговые леса. В областях с высоким температурным режимом на низменностях росли цикадофитовые, беннеттитовые и смешанные — цикадофитово-беннеттитовые леса, а на слабо дренированных низменностях, подвергавшихся заболачиванию, и на широких заболоченных поймах располагались заросли папоротников и хвощей, что говорит о существовании вертикальной климатической зональности.

В ранней и средней юре в зоне хвойно-гинкговых лесов существовала необычайно высокая увлажнённость, что и предопределило развитие обильно увлажнённых ландшафтов, способствовавших формированию угленосных бассейнов.

Максимальным разнообразием отличалась флора тропического пояса, где доминировали цикадофитовые и беннеттитовые. В этом поясе выделяются несколько палеофлористических областей и зон, как, напр., Индо-Европейская, расположенная в пределах Евразийского материка; схожая флора произрастала на Тихоокеанском побережье Северной Америки, в Австралии и в Южной Америке.

Значительные изменения в составе растительного покрова и географическом распределении различных форм произошли в позднеюрскую эпоху. Только флора южных и северных приполярных районов по существу сохранила свой прежний облик. Благодаря высокой влажности и сохранившемуся температурному режиму, здесь продолжали расти хвойно-гинкговые леса. В районах, подверженных аридизации, растительный покров напоминал современную восточную часть Средиземноморья.

В низких широтах из-за высокой степени аридизации растительный покров был сильно разрежен. Здесь доминировали саванны, саванно-степи и полупустыни, а в местах с сильным дефицитом влаги располагались пустыни. В поздней юре доминирующими стали влаголюбивые тропические и экваториальные сообщества беннеттитовых, цикадофитовых и древовидных папоротников.

Основное различие между растительными зонами заключается в количестве и составе группы гинкговых и цикадофитов. Для зоны умеренного климата характерно небольшое количество и однообразный состав цикадофитов при разнообразии группы гинкговых и, наоборот, в зоне растительности тёплого климата преобладают цикадофиты и единичные гинкговые.

Фауна позвоночных юры характеризовалась присутствием гигантских рептилий — динозавры, произошедшие от текодонтов, среди которых развиваются наземные, водные и летающие формы, травоядные и хищные.

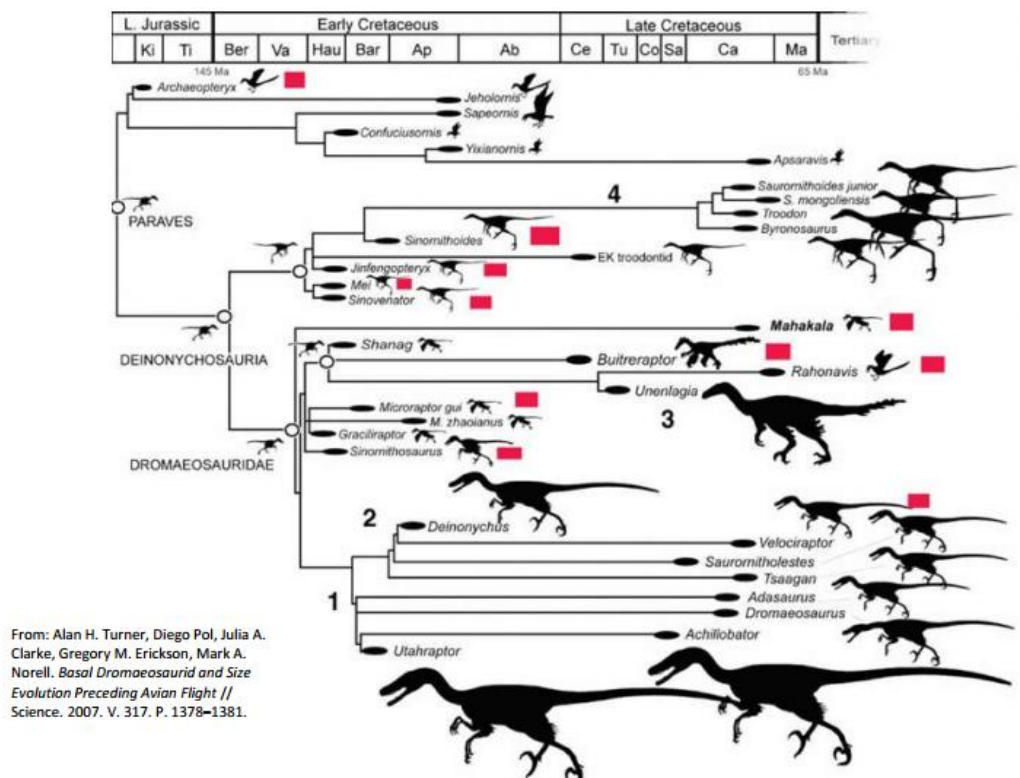


Рис. 6.2.2. Параллельное происхождение перьев (красные прямоугольники) и полета у динозавров дромеозаврид, троодонтид и Avialae

Все динозавры откладывали яйца подобно современным рептилиям (крокодилам и черепахам), свидетельством чему являются многочисленные современные находки ископаемых яиц на берегах древних морей и крупных озёр. Основная часть ареалов наземных форм была приурочена к зоне распространения ксерофильного редколесья.

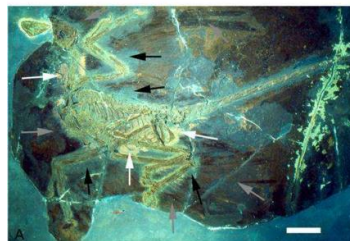
Палеорекострукции и палеонтологические находки мезозоя однозначно свидетельствуют о появлении летающих форм рептилий — *рамфоринга*, *птеродактиля*, *птеронодона*, представленные многочисленными видами самого разного размера. Размах крыльев некоторых из них достигал от 8 до 15 м.

В юрском периоде появились первые птицы, считавшиеся до недавнего времени прямыми предками современных птиц — *археоптериксы* и *археорнисы*, небольшие животные размером с голубя с переходными признаками рептилий и птиц.



Microraptor gui, a dromaeosaurid dinosaur with four wings. 120 Ma (Aptian).

From: Hone D.W.E., Tischlinger H., Xu X., Zhang F. (2010) The Extent of the Preserved Feathers on the Four-Winged Dinosaur *Microraptor gui* under Ultraviolet Light. PLoS ONE 5(2): e9223.



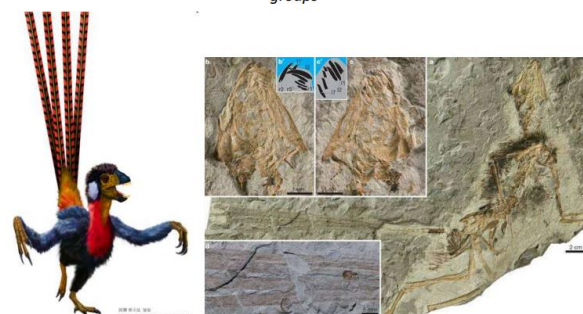
Мел
145-66

Рис а,б,в. 6.2.3. Микрораптор (а); археоптерикс (б); эпитексиптерикс (в) (меловой период, 150-120 млн. л.н.)

Archaeopteryx (Late Jurassic, 150 Ma)



Epidexipteryx, a flightless *scansoriopterygid* dinosaur who used long feathers on its tail to attract females. 152-168 Ma. "*Epidexipteryx* is characterized by an unexpected combination of characters seen in several different theropod groups"



From: Fucheng Zhang, Zhonghe Zhou, Xing Xu, Xiaolin Wang, Corwin Sullivan. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers // Nature. 2008. V. 455. P. 1105-1108.

Юра
201-145

В поздней юре в результате иссушения климата и исчезновения густой прибрежной растительности многие бассейны из болотистых превратились в открытые и лишённые растительности водоёмы, что, в свою очередь, привело к увеличению в воде кислорода и извести. Господствующее положение заняли формы, экологически связанные с тёплыми и прозрачными водами. Это различного типа крупные формы двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

В юрском периоде уже вполне сформировались прототерии — предки современных австралийских ехидн и утконосов. В юре же появляются и первые сумчатые звери, или метатерии, а также, как уже было сказано предки птиц и гигантские динозавры (рис. 6.2.4).



Рис. 6.2.4. Типичные ландшафты и представители наземной фауны юрского периода (источник: (<http://www.bio.msu.ru>)).

В юре размножились планктонные организмы с известковым скелетом (фораминиферы, кокколитофориды), работающие с тех пор в качестве «буфера», изымающий избыток CO₂, который может привести к резкому падению рН океана, на построение карбонатных скелетов этих организмов и захоранивается в донных осадках. Может быть, поэтому с тех пор эпизоды траппового вулканизма уже не

вызывают грандиозных вымираний (Марков, 2016).

После вымирания на границе триаса и юры (см. рис. 6.2.4) самыми известными представителями фауны юрского периода стали динозавры, расцвет который пришелся на это время. В юре же и появились небольшие и малочисленные группы всеядных млекопитающих. Юра знаменуется также бурным развитием планктонных фораминифер и кокколитофорид.

6.3. МЕЛОВЫЙ ПЕРИОД ((137-135)-(70-65) млн. лет назад).

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. В мелу продолжались тектонические процессы, характеризующиеся как киммерийский орогенез, охватывавший северо-восток и Дальний Восток России и восток Китая, её австрийской фазы, отразившаяся в расчленении рельефа в Восточной Азии, Кордильерах, Альпийско-Гималайском поясе и в конце периода – активная ларамийская фаза, связанная с формированием горных систем Анд, Кордильер, Антарктиды, Камчатки.

Пангея продолжалась раскалываться в связи с расширением Атлантического и Индийского океанов. От Африки отделились Индостан, который двигаясь к северо-востоку столкнулась с Азиатским материком, и Мадагаскар. В результате движения Африки и Европы исчез Тетис. Азия и Северная Америка сошлись на месте Берингова пролива (рис. 6.3.1).

В начале мела проявилась морская регрессия, сменившаяся в её середине одной из величайших трансгрессий на планете. Основные ландшафтные образования были представлены эпиконтинентальными морями, а также приморскими озёрно-дельтовыми и внутриконтинентальными озёрно-аллювиальными низменностями и равнинами, возвышенными равнинами с увалисто-холмистыми водоразделами и выровненными плато. Все это привело к доминированию мягкого, обильного увлажненного климата ближе к середине периода.

На протяжении позднемеловой эпохи на Земле существовали экваториальный, тропический, субтропический и умеренный пояса. Максимально высокие температуры существовали в середине позднемеловой эпохи. В морях Западной Европы они колебались в пределах 19-25°C, но в конце позднего мела, особенно на границе с кайнозойем, за исключением Южной Европы, среднегодовая температура понизилась до 15°C.

В северном полушарии располагались два аридных сектора с тропическим климатом. Один из них охватывал север Африки, Аравию, Восточное Средиземноморье, а другой простирался от побережья Тихого океана до Средней Азии через центральные районы Китая. В южном полушарии аридные секторы занимали запад Южной Америки, центральные районы Африки и Индокитай. Для этих секторов были характерны пустынные и полупустынные ландшафты и слабое развитие гидрографической сети. В сторону районов с высоким увлажнением пустынные ландшафты сменялись ксерофильным редколесьем.

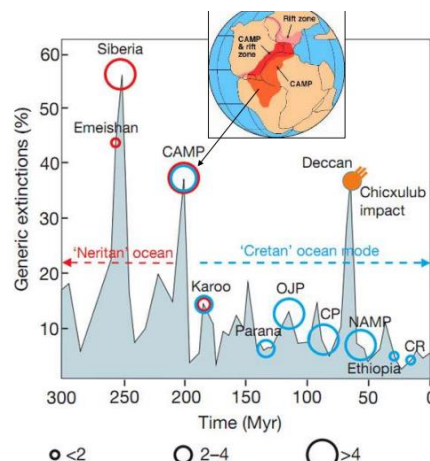


Рис. 6.2.4. Схема динамики биоразнообразия в меловом периоде (источник: <http://vk.cc/3qr6fY>)

Скорость вымирания родов животных и растений (голубая область) и формирование крупных трапповых провинций (круги). Размер кругов отражает объем трапповых провинций (в млн. куб. км). Самое крупное вымирание совпадает с образованием сибирских траппов (большой красный круг). Массовое вымирание на рубеже триаса и юры (ок. 200 млн лет назад) совпадает с образованием Центрально-Атлантической магматической провинции (CAMP).

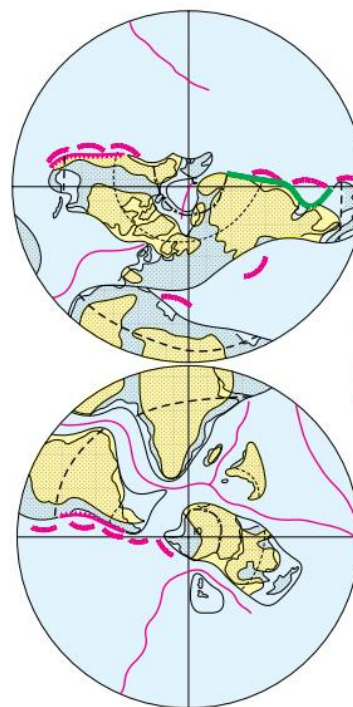


Рис. 6.3.1. Положение литосферных плит и срединно-океанических хребтов в позднемеловой эпохе (по Н.А. Ясаманову, 1985)

1 — моря и океаны; 2 — области древней суши; 3 — области современной суши; 4 — срединно-океанические хребты; 5 — контуры древних континентов и микроконтинентов; 6 — системы островных дуг; 7 — активные континентальные окраины; 8 — зоны столкновения континентальных окраин с островными дугами; 9 — границы тропического пояса; 10 — границы субтропического пояса; 11 — границы умеренного пояса; 12 — границы нивального климата.

За пределами тропического пояса располагались районы с относительно низким температурным режимом. На севере европейской части России, на юге Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке среднегодовые температуры изменились, составляя 14-18°C.

В местах максимального увлажнения, где находились обширные приморские озёрно-дельтовые и внутриконтинентальные озёрно-аллювиальные низменности и равнины, росли смешанные широколиственные леса с примесью хвойных и папоротников.

Умеренный пояс в северном полушарии охватывал северо-восток Евразии и северо-запад Северной Америки, а в южном полушарии выделялся на юго-востоке Австралии и в Антарктиде. Со временем климат приобрёл черты континентальности. Главным показателем этого являются резкие суточные и сезонные перепады температур. Среднегодовые температуры в умеренном поясе обычно составляли 10-14°C, но в отдельные промежутки времени они повышались, что приводило к изменению положения климатических границ (Ясаманов, 1985) (см. рис. 2.3.2 д, гл. 2).

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ.

В течение мелового времени структура и особенности динамики экосистем и биомов определялись биотическими факторами, усиленными физико-химическими. Значительные изменения произошли в структуре наземных экосистем уже в начале раннемеловой эпохи. В лесах, состоящих из голосеменных форм, появились первые представители *покрытосеменных растений*. Уже в конце раннего мела роль в лесных экосистемах покрытосеменных резко увеличилась за счет появившихся магнолий, лавровых, платанов, эвкалиптов и дубов. Среди хвойных растений господствовали сосновые, хорошо приспособленные к интенсивной солнечной радиации и засушливым условиям, и таксодиевые – формы, предпочитающие переувлажненные тенистые леса. В конце раннего мела постепенно исчезли многие мезозойские формы (подозамитовые и саговые) и сильно обновился состав папоротников, особенно среди травянистых форм.

По сравнению с поздней юрой, в раннем мелу произошло изменение анатомо-морфологического строения листовых пластинок гинкговых с сильно рассеченного на цельные, свидетельствующие не столько о более высокой ступени развития, сколько об их приспособленности к сезонным, а возможно и к суточным колебаниям температур. Формы из сообществ высоких и средних широт имели ясно выраженные годовичные кольца, свидетельствующие о заметных сезонных амплитудах температуры.

В средних широтах располагалась также зона цикадофитово-беннеттитовых лесов, располагавшаяся узкой полосой между зонами хвойно-гинкговых лесов и смешанных цикадофитово-хвойно-гинкговых лесов (крайний север Европы, Северный Урал, юг Западной Сибири и Приморье).

Наивысшего расцвета и разнообразия достигла флора в областях с тропическим влажным климатом. Склоны возвышенностей и низменности были покрыты густым пологом, весьма сходным с современными экваториальными лесами. Особенно большого разнообразия достигли цикадофитовые и многочисленные древовидные папоротники. В сторону областей с засушливым климатом многие влаголюбивые формы исчезали, лесной покров редел и превращался в ксерофильное редколесье.

Лесная растительность тропического типа произрастала в Южной Евразии, на юге Северной Африки, юге Гренландии, а также в Австралии и Южной Америке.

Как уже отмечалось выше, в конце раннего мела произошла существенная перестройка растительного покрова, связанная с появлением покрытосеменных, или цветковых, растений (*Angiospermae*), значительно изменившая облик и системную организацию позднемеловых экосистем. Первые достоверные остатки представителей этой группы высших растений встречаются в нижнемеловых отложениях (120 млн. лет назад). В это время произошли достаточно сильные преобразования в природных условиях, которые способствовали широкому распространению покрытосеменной флоры. Последняя была лучше приспособлена к динамическим контрастам ландшафтно-климатических условий. Древнейшие покрытосеменные были мелколистными кустарниками или небольшими деревьями. В начале позднего мела покрытосеменные приобретают самое широкое распространение и огромное разнообразие размеров и форм. Среди них многочисленные крупнолистные растения, в т.ч. представители современных семейств магнолиевых, лавровых, платановых и др.

В отличие от голосеменных, покрытосеменные растения обладают большей фотосинтезирующей поверхностью, у них более совершенные водно-сосудистая и корневая системы и они могут лучше переносить сезонные колебания температур и влажности.

Характерные особенности покрытосеменных, в частности образование завязи, защищающей семяпочки (макроспорангии) посредством срастания краёв плодолистиков (макроспорофиллов), постепенно развивались у нескольких групп голосеменных растений, которые на этом основании иногда называются «проангиспермами». При этом происходило параллельное и независимое развитие признаков покрытосеменных в разных филетических линиях проангиспермов, существовавших в конце юры – начале мела (Красилов, 1975). Становление организации предковых форм происходило постепенно, и разные их признаки (покрытосемянность, развитие цветка, крайняя редукция полового гаплоидного поколения — гаметофита, появление в древесине так называемых настоящих сосудов — трахей) развивались в достаточной степени независимо друг от друга, причём в разных филетических линиях «опережающее» развитие получали различные признаки.

Широкое распространение покрытосеменных к середине мелового периода и приобретение ими ведущей роли среди флоры в большинстве наземных экосистем произошло в относительно небольшие по геологическим масштабам сроки — за 15-20 млн. лет, но не носило «взрывного» характера.

В позднемеловое время хвойно-широколиственные леса произрастали в высоких широтах северного и южного полушарий. В конце позднего мела появились и сильно расширили свои ареалы листопадные теплоумеренные формы — орех, бук и берёза. Хвойные были представлены сосновыми (сосной, елью, пихтой, тсугой, кедром) и таксодиевыми. Однако ещё в течение длительного времени в приполярных районах присутствовали реликты не только раннемеловой, но и даже юрской флоры. Здесь располагались заросли из низкорослых форм цикадофитов, араукариевых и гинкговых. В средних широтах произрастали широколиственные леса — платаны, лавры, дубы, каштаны и клёны. В субтропиках росли как широколиственные листопадные, так и вечнозелёные магнолии, лавры, пальмы, а также секвойи, эвкалипты, сосны; в подлеске располагались папоротники, гинкговые и цикадофитовые.

Во влажных тропиках и в приэкваториальной части произрастали дождевые экваториальные леса, вечнозелёная растительность которых была представлена главным образом пальмами, древовидными папоротниками, вечнозелёными дубами, магнолиями и т.д.

В засушливых ландшафтах ксерофильного редколесья и сухих опустыненных саванн господствовали узко- и мелколистственные формы растительности. Рощи и небольшие леса встречались лишь в виде оазисов и вдоль речных долин и образовывали галерейные леса.

В раннемеловую эпоху наземные формы животных достигли большого разнообразия. На суше по-прежнему господствовали хорошо приспособленные к обитанию в лесных и саваннных ландшафтах рептилии. Сопряжённая эволюция хищника и жертвы при отсутствии группового поведения и того и другого способствовала развитию у них гигантизма (Ясаманов, 1985).

По сравнению с позднеюрской эпохой, в раннем мелу число завропод уменьшилось, господствующее положение заняли птиценогие динозавры — игуанодонты и утконосые динозавры. Господство двуногой динозавровой сухопутной фауны было связано с необходимостью обитания среди высокой растительности и периодическим пребыванием в воде. Эти крупные травоядные животные жили, главным образом, в болотистых лесах, расположенных на берегах крупных пресноводных водоёмов. Не имея иных средств защиты, они скрывались в озёрах, заводях от хищных динозавров — тарбозавров и тиранозавров. Так же как и позднеюрские предшественники растительоядных динозавров, игуанодонты имели на задних конечностях перепонки, что позволяло им беспрепятственно, несмотря на огромные размеры, передвигаться по влажным и топким грунтам.

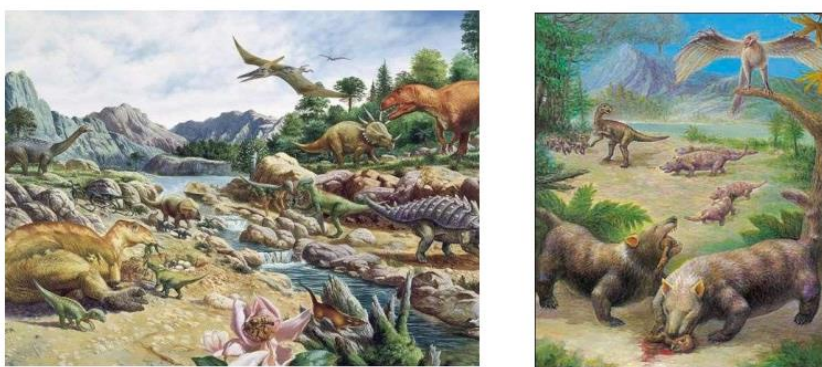


Рис. 6.3.2. Типичные ландшафты мелового периода (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

Типично сухопутными формами были растительноядные четвероногие рептилии. Для защиты от хищников они имели тяжёлые панцири с шипами, роговыми воротниками, колючими гребнями или толстую кожу, покрытую мелкими, но плотными роговыми пластинками.

В начале мелового периода от ящеров возникли змеи (*Ophidia*). Вероятно, предки змей были роющими животными. Однако представители основного ствола эволюции змей вновь вернулись на дневную поверхность, что было связано с переходом к питанию всё более крупной добычей, что сопровождалось усилением кинетизма черепа. В позднемеловую эпоху уже существовали крупные змеи, родственные современным удавам.

Вероятно, в раннемеловую эпоху произошло расхождение эволюционных стволов сумчатых и плацентарных млекопитающих. Центром эволюции сумчатых была, вероятно, Америка, а плацентарные как группа сформировались в Европе (Смирнов, 2002). Позднее сумчатые через Антарктиду (ещё до окончательного расхождения материков Гондваны) проникли в Австралию, которая и стала их второй родиной после широкого расселения плацентарных. Ныне Австралия — заповедник сумчатых и однопроходных. Однопроходные ближе к многобугорчатым, доконодонтам и триконодонтам, чем к сумчатым и плацентарным.

Обилие атмосферных осадков и наличие неровностей рельефа способствовало возникновению пресных озёр, в которых наряду с различными рыбами обитали довольно многочисленные пресноводные брюхоногие и двусторчатые моллюски. В озёрах, зарастающих водной и болотной растительностью (и в связи с этим обеднённых кислородом), моллюсковая фауна была угнетённой и весьма малочисленной.

В раннемеловую эпоху среди морской фауны беспозвоночных осуществилась дифференциация по климатическому признаку.

На морском мелководье, там, где воды не испытывали сильных изменений солёности ввиду отсутствия

вблизи речного стока, находились крупные отмели, на которых располагались колонии устриц и рудистов, барьерные и береговые рифы. В районах развития рифовых комплексов обитали брахиоподы, морские ежи, морские лилии и не дожившие до настоящего времени строматопоры. Обширные пространства занимали подводные луга. На некотором удалении от берега находилось основное местообитание белемнитов и аммонитов.

Среди наземной фауны позвоночных в течение позднего мела появились новые виды четвероногих растительноядных рептилий — *анкилозавры* и *цератопсы*, которые обладали пассивными средствами защиты от хищников, такими как шипы, панцирь, роговой покров. Они уже не жили, как их предки, в прибрежно-морских или приозёрных зарослях, а переместились в пределы саванного редколесья. В этих ландшафтах водились рогатые цератопсы, очень сходные и в экологическом, и в морфологическом отношении с появившимися в кайнозое носорогами. В саванных ландшафтах существовали утконосые динозавры — *гадрозавры*. Они перемещались на двух ногах и были очень тесно связаны с водой.

Большого разнообразия в поздне меловое время достигли крокодилы, основным местообитанием которых являлись реки, пойменные озёра и старицы. Условия открытой саванны с умеренно аридным климатом и сезонным, но обильным выпадением осадков благоприятствовали развитию динозавровой фауны. Динозавры обитали в многочисленных тихих водоёмах, окружённых зарослями из влаголюбивых растений.

Слабое распространение позвоночных в лесных ландшафтах было связано с неблагоприятными условиями их обитания, непроходимостью лесных зарослей и огромных заболоченных пространств, трудностью пропитания.

В местах максимального увлажнения, где находились обширные приморские озёрно-дельтовые и внутриконтинентальные озёрно-аллювиальные низменности и равнины, росли смешанные широколиственные леса с примесью хвойных и папоротников.

В конце мела появились и первые беззубые птицы, и плацентарные млекопитающие. Сначала насекомоядные, а в конце периода — первые полуобезьяны и древние копытные звери.

Эутерии (настоящие звери) — плацентарные млекопитающие, появившиеся в меловом периоде, были невзрачными существами и относились к насекомоядным. Размером они были с современную землеройку или мышь, некоторые — с крысу. Основные «качественные» изменения млекопитающие претерпели более 100 млн. лет назад, в меловое время, на территории Центральной Азии.

Многочисленные данные, полученные различными методами, позволяют заключить о мягком и тёплом климате большей части мезозойских экосистем, и развитии на большей части суши тропических условий. Анализ системной организации древних мезозойских экосистем, по-видимому, можно приблизительно описать на примере современных тропических лесов. Важнейшие структурные и функциональные характеристики современных дождевых тропических лесов определяются деятельностью относительно молодых таксонов, что противоречит обычно принимаемому положению о глубокой древности этого биота, но принципиальная схема системной организации, по-видимому, была сходной с мезозойскими. История дождевых тропических лесов плохо документирована палеонтологически, но древнейшие, более или менее надёжные, свидетельства их существования относятся к эоцену. В позднем кайнозое площадь биота неоднократно менялась, но её изменения, по-видимому, не сопровождалась существенными изменениями газового состава атмосферы.

Как одну из характернейших особенностей дождевых тропических лесов неизменно называют исключительное биотическое разнообразие. Современные данные подтверждают это утверждение как для растений, так и для животных. Следствием видового разнообразия является исключительная сложность структуры гильдий, трофических сетей и других функциональных блоков сообщества (Janzen, 1983). При этом едва ли можно сомневаться в том, что огромное разнообразие животных поддерживается лишь благодаря разнообразию флоры: число видов одних только деревьев на 1 га зачастую превышает 100 (Walker, 1986).

Замечательно, что столь сложная система функционирует в условиях исключительной эдафической бедности. Не менее 75 % всей площади тропических дождевых лесов занято различными типами малоплодородных и неплодородных почв (Sanchez, 1989). Сложность системы поддерживается за счёт специфического и высоко эффективного типа биогeoхимического круговорота, при котором биогенные элементы концентрируются в биомассе, прежде всего, в долгоживущих тканях стволов, ветвей и корней. С этим, в частности, связана такая известная физиогномическая особенность дождевых тропических лесов, как гигантизм деревьев. Биомасса листьев относительно невелика: 1-2 % всей фитомассы деревьев или 2-6 % их наземной биомассы; потери биогенов снижаются за счёт их миграции в ткани ветвей перед опадением листьев. Если (при выраженном сухом сезоне) листопад происходит синхронно, молодые листья отрастают немедленно, быстро возвращая в биомассу запас биогенов. Несмотря на обильные осадки, вымывание даже легко мигрирующих элементов ничтожно и практически уравнивается поступлением их с атмосферными осадками. Таким образом, сама экосистема отнюдь не бедна биогенами, но основным депо последних служат живые ткани растений, прежде всего древесины, а не почва или подстилка. Соответственно, бедность почв есть скорее следствие специфического круговорота, чем исходная особенность субстрата.

Другая важная особенность круговорота — резкое доминирование детритных цепей питания, позволяющее квалифицировать систему в целом как высокоэвтрофную, несмотря на эдафическую бедность. Доля потребляемой биомассы низка, тогда как потребление мортмассы очень полное и быстрое, причём осуществляется в значительной степени не микроорганизмами, а животными. Особенно активно мортмасса перерабатывается в дождливый сезон, когда риск потерь за счёт вымывания максимален. Даже самый устойчивый компонент мортмассы — древесина — более чем наполовину перерабатывается в свежем состоянии, что явно связано с её ролью как основного депо биогенов. В других типах лесов консументами, как правило, потребляется менее 10 % всей мортмассы опада.

Есть и иные важные механизмы, способствующие обеспечению экономичности круговорота, — быстрый перехват высвобождающихся биогенов корнями и микоризой, интенсивная азотфиксация и уже упоминавшаяся быстрая смена листьев. Существенно то, что как корневые системы (благодаря обилию эпифитов), так и азотфиксаторы (среди которых много водорослей и лишайников) не ограничены почвой, а весьма равномерно распределены также в наземных ярусах. Ярусная структура дождевых тропических лесов вообще своеобразна. Почвенный профиль при значительной мощности слабо дифференцирован; в нём концентрируется высокая фитомасса корней и зоомасса. Подстилка из-за быстрой переработки относительно эфемерна: её масса в дождливый сезон уменьшается в несколько раз по сравнению с сухим. Поэтому оценки обилия и биомассы стратобионтов резко различаются. Травяной и кустарниковый ярусы крайне редуцированы из-за дефицита света. Напротив, верхние ярусы очень развиты, обладая сложной пространственной структурой и огромной экологической

ёмкостью. Помимо самих деревьев в них обильны лианы и эпифиты, возникают скопления «воздушной» почвы и подстилки и даже множество микроводоёмов с богатым и специфическим населением. В этой сложной мозаике микробиотопов концентрируется основная часть разнообразия животных (Erwin, 1982).

Этот тип леса, судя по практически нулевому балансу круговорота, является эндогенно стабилизированным. Синэкологические особенности такого леса свидетельствуют о высоком уровне коадаптации членов экосистемы и специфичности её организации. Изучение истории столь совершенно функционирующего сообщества представляет огромный экоэкологический интерес, но сталкивается с большими трудностями. Косвенные соображения об истории экосистем всегда уязвимы для критики, причём самые распространённые аргументы — биогеографические — наименее убедительны: они почти никогда не предусматривают анализа всего поля логических возможностей, довольствуясь крайне сомнительным в эволюционной биологии принципом парсимонии гипотез.

Палеонтологические аргументы более надёжны, но зачастую слишком скудны и отрывочны. К тому же интерпретация ископаемых комплексов в качестве отражающих дождевые тропические леса почти всегда основывается только на таксономическом составе. Не говоря уже о том, что часто как индикаторные приводятся таксоны, в действительности представленные и в других сообществах. Такой способ определения типа ценозов прошлого в принципе чреват циркулярностью. Другие критерии также ненадёжны (напр., морфотипы листьев), и практически таксономический критерий при всех его недостатках остаётся основным. Следует заметить, что сама обстановка дождевых тропических лесов крайне тафономически неблагоприятна. Источниками палеонтологической информации о них служат почти исключительно палиноспектры и инклюзы в ископаемых смолах, а экологическая интерпретация и тех, и других очень трудна из-за полипотной природы ориктоценоза. Вероятно, хорошим индикатором могут служить палеопочвы, но они недостаточно изучены.

В результате пока не приходится говорить о сколько-нибудь целостной картине истории дождевых тропических лесов; речь может идти лишь о некоторых её аспектах.

Одним из интереснейших здесь является вопрос о возрасте дождевых тропических лесов. Традиционно этот тип сообществ считается очень древним, существующим по меньшей мере с мезозоя; нередко с дождевыми тропическими лесами сравнивают даже влажные термофильные леса карбона. С этой точкой зрения плохо согласуется систематический состав биоты леса, включающей в основном молодые (во всяком случае, кайнозойские) таксоны (Жерихин, 1978). Можно, правда, предположить, что молодость биоты есть следствие постепенного замещения более древних групп молодыми в рамках прежней базовой ценотической структуры (Чернов, 1984 б). Однако это возражение становится менее убедительным, если учесть, что именно молодые таксоны детерминируют организацию экосистемы. Особенно важно, что специфический тип круговорота дождевых тропических лесов в огромной мере определяется термитами семейства *Termitidae*. Это семейство, резко доминирующее в лесах и саваннах, но слабо представленное в субтропических лесах, отличается от прочих не только высоким уровнем социальности, но и наличием азотфиксирующих кишечных симбионтов вместо зоомастигифор. На долю термитид приходится свыше половины всего объёма переработки мортмассы растений, особенно в сомкнутом лесе, где роль остальных сапротрофов незначительна. Кроме того, их симбионты, вероятно, обеспечивают значительную часть всего объёма азотфиксации, хотя количественных оценок их роли пока нет (Collins, 1989). Термитиды, возможно, имеют определяющее значение и для равномерного распределения биогенов по почвенному профилю. Последнее обстоятельство важно также как существенный фактор, детерминирующий ярусную структуру леса. Действительно, равномерное распределение биогенов не только обеспечивает возможность развития глубоких корневых систем, но и стимулирует его, а тем самым, косвенно, и гигантизм деревьев, а также следствия гигантизма — конкуренцию за свет, редукцию нижних ярусов, развитие лиан и эпифитов и т.д. Таким образом, *Termitidae* являются, возможно, ключевым таксоном животных в лесу. Их древнейшие остатки найдены в верхнем эоцене - олигоцене; всё более древние термиты принадлежат к современным семействам с более примитивной социальной организацией и жгутиковыми симбионтами. Какие-либо вероятные кандидаты на роль доэоценового экологического аналога термитид — пока неизвестны. Другая важнейшая группа животных леса — муравьи. По-видимому, именно огромная численность муравьёв во всех ярусах леса репрессирует деятельность фитофагов и тем обеспечивает резкое доминирование детритных цепей в трофической структуре. Муравьи, благодаря высокой активности, играют важнейшую роль и в поддержании взаимодействий между пространственными блоками экосистемы. Ископаемые остатки муравьёв до второй половины эоцена редки и принадлежат представителям таксонов с низкой социальной организацией и численностью семей. Сравнимая по обилию и эффективности группа насекомых хищников в доэоценовое время опять-таки не установлена.

Наконец, уровень флористического разнообразия, характерный для леса, абсолютно недостаточен для ветроопыляемых растений и мог сложиться только за счёт зоофильных покрытосеменных. Более того, он не может поддерживаться ни малоэффективными опылителями-генералистами, ни одними только узкоспециализированными опылителями, неспособными существовать при слишком низкой плотности кормового растения. Основными опылителями в современном лесу служат социальные пчёлы — высоко специализированные и обильные специализированные антофилы, способные переключаться с одних растений на другие (Roubik, 1990). Но эта группа также достоверно известна лишь начиная с эоцена и не имеет каких-либо более древних экологических аналогов.

Предковый тип леса мог обладать меньшим биотическим разнообразием, но при той же основной организации, поскольку квалифицировать как дождевой тропический лес систему с принципиально иным типом круговорота уже невозможно. Более древние влажные вечнозелёные леса могли, разумеется, характеризоваться менее быстрым и менее полным потреблением мортмассы, но этот тип функционирования присущ иному типу лесных сообществ, ныне характерному для влажных субтропических и горных тропических районов. Скорее всего, дождевой тропический лес филогенетически произведен именно от дождевого субтропического леса и мог возникнуть за счёт надстройки сукцессионных систем с лесными климатиксами субтропического типа новыми поздними стадиями с более интенсивными детритными цепями питания. По косвенным данным этот филогенетический переход можно датировать эоценом.

Такая датировка в общем согласуется с палеонтологическими данными. Как в западном, так и в восточном полушарии начиная с эоцена известны палиноспектры современного дождевого тропического леса. Если это так, возникает вопрос о возможных причинах такой синхронности. В этой связи интересна гипотеза о более низких температурах в тропической зоне, чем сейчас, в доэоценовое время. Предположение, что тропический климат современного типа возник в результате усиления глобальной климатической контрастности, выдвигалось уже давно (Брукс, 1952), но не пользовалось особой популярностью.

Однако сейчас имеются новые свидетельства того, что понижение температуры в высоких широтах сопровождается её повышением в экваториальной зоне (Николаев С.Д. и др., 1989). В таком случае начало охлаждения Антарктиды в эоцене должно совпадать с разогревом тропиков. При этом приэкваториальные сообщества испытывали последствия увеличения суммарного потока энергии. Можно предположить, что это вызвало расширение объёма (и, соответственно, падение насыщенности) лицензий и компенсаторные изменения в направлении интенсификации использования первичной продукции. В лесах интенсификация затронула, в первую очередь, потребление мортмассы, а в редколесьях — биомассы растений, что привело к формированию дождевых тропических лесов современного типа.

О дальнейшей эволюции структуры и организации лесов пока практически ничего не известно. Однако палинологические данные однозначно указывают на неоднократные и значительные колебания площади биомы леса. Сейчас нет сомнений в том, что в плейстоцене леса неоднократно пульсировали на всех материках, то сокращаясь, то расширяясь по площади.

Расположенная в центре Азии территория Монголии почти 200 млн. лет не покрывалась морем и была областью континентального осадконакопления. На территории страны широко развиты мощные континентальные толщи мезозоя и кайнозоя, рассечённые эрозией. Многие высказывают гипотезу, согласно которой территория Центральной Азии была областью формирования и центром расселения многих групп древних животных.

Исследования показали, что Центральная Азия в конце мезозоя была крупнейшей областью формирования многих групп хищных динозавров. Были получены новые данные по динозаврам — авимимидам, овираторам, сегнозаврам, теризинозаврам и другим (ящерицами, черепахи, летающими ящерами). Найдены остатки раннемеловых млекопитающих (плацентарных), птиц, континентальных беспозвоночных — насекомых, пресноводных моллюсков, остракод и филлопод. Найдены остатки нижнемеловых покрытосеменных.

Тропики считались слишком тепличными для прогрессивной эволюции: «... Быстрая прогрессивная эволюция при малом истреблении биотических факторов и малом разнообразии конкурентных форм. Умеренная зона. Быстрое видообразование, но медленная эволюция по пути прогресса при большом разнообразии форм и острой межвидовой конкуренции. Много жизни, круглый год, конкуренция многообразна. Сохранение архаических типов. Тропики!!». И несколько далее: «... Разнообразие жизни в тропиках ведёт к видообразованию, но не к быстрому прогрессу!» (И.И. Шмальгаузен; цит. по С.В. Мейену, 1986).

Можно найти и противоположные высказывания, отдающие тропикам первенство в происхождении принципиально новых форм, определивших главные магистрали дальнейшей эволюции. Это противоборство мнений в отношении высших растений опиралось преимущественно на географическое распределение современных форм и лишь от случая к случаю — на палеоботанические данные по отдельным группам. Однако и в этом случае речь шла лишь о тех растениях, которые сохранились с древнейших времён и которые сейчас покрывают Землю. Прежде всего — о покрытосеменных. Раньше обсуждать, где могли возникнуть все группы высших растений, было нельзя из-за отсутствия достаточного количества фактического материала. Теперь положение изменилось, такой материал появился. В обобщённом виде он представлен на первой схеме (рис. 6.3.2, 6.3.3; см. также рис. 5.4.2, гл. 5). Если критерием успешной прогрессивной эволюции считать появление новых групп высокого таксономического ранга (а не просто видообразование) и если проследить распределение таких групп во времени и пространстве по имеющимся конкретным палеоботаническим документам, то тропики можно считать колыбелью принципиально новых форм. При этом они не теряют и роли арены наиболее интенсивного видообразования.

Наоборот, из тех же документов видно, что в фитохориях умеренного климата отмечается не истинное появление новых групп высокого ранга, а их миграция из более низких широт. Те группы, которые впервые возникли в умеренных широтах, там же и вымирали, так и не проникнув в экваториальные области.

Правда, «музейную функцию» тропики также успешно выполняют. В них много архаичных растений. Но и примитивность растений умеренной и более близких к полюсам зон нельзя недооценивать. В палеозое и мезозое было весьма обычным длительное выживание примитивных типов во внеэкваториальных фитохориях. Так, сибирская флора конца палеозоя сложена растениями, которые по уровню продвинутости отвечают гораздо более древним экваториальным растениям.

Высокая концентрация относительно примитивных групп за пределами тропиков, особенно в Арктике, встречается и сейчас (Чернов, 1984 а). Да и хвойные леса умеренной зоны (в т.ч. и сибирская тайга) составлены отнюдь не самыми прогрессивными хвойными. Формы, близкие к нынешним соснам, елям, лиственницам и пихтам, известны с раннемеловой эпохи. Наиболее продвинутых современных хвойных — кипарисовых — в лесах умеренной зоны мало, а достаточно далеко на север из них проникли лишь немногие виды отдельных родов.

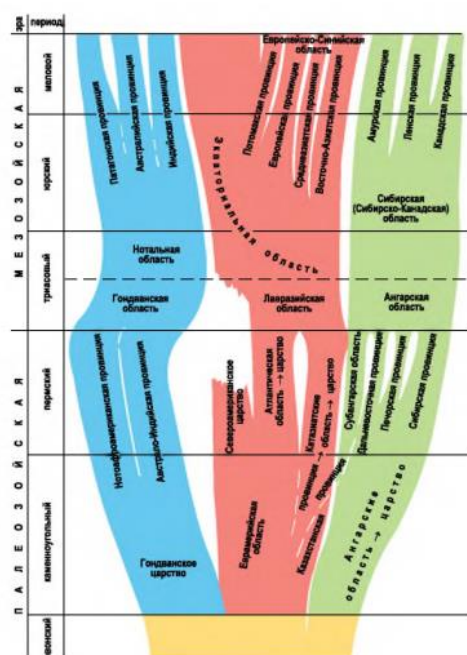


Рис. 6.3.2. Флорогенетическое древо, отражающее преемственность и относительную общность ботанико-географических единиц — царств, областей, провинций — от конца девонского периода до середины мелового периода (по С.В. Мейену, 1986)

В девонском периоде слабо наметилось отделение северных флор, позже вошедших в Ангарскую область, а затем в самостоятельное Ангарское царство. От начала каменноугольного периода к концу пермского количество фитохорий на Земле непрерывно росло; на рубеже палеозойской и мезозойской эр оно резко уменьшилось, растительный покров стал более однообразным; в середине триасового периода установилось распределение и соотношение фитохорий, свойственное мезозойской эре (отмечено пунктирной линией).

К сожалению, об истории типов сообществ пока судить труднее, чем о возникновении таксонов, т.к. палеоэкологические и палеофитоценологические исследования сильно отстали от морфологических, таксономических и филогенетических. О самых общих тенденциях в развитии структуры растительных сообществ можно составить представление, взяв сразу очень крупные интервалы времени. Древнейшие высшие растения силурийского периода и раннедевонской эпохи, вероятно, чаще всего образовывали чистые заросли, в которых резко преобладал какой-то один вид. Это хорошо видно по характеру захоронений, в которых очень часто встречается лишь один вид растений. Той сложной мозаики различных видов, которая характерна для современной травянистой растительности, в те времена явно не было, и о времени возникновения многовидовых сообществ травянистых растений пока не известно.

Первые леса появились в конце среднедевонской эпохи или в начале позднедевонской. И снова это была одновидовая древесная растительность, что хорошо видно по массовым захоронениям пней в прижизненном положении. Количество видов в древостоях оставалось довольно низким и в каменноугольном периоде, причём даже в тропиках, где было не больше видов, чем сейчас в лесах умеренного пояса.

Не известно также, когда сложилась современная структура растительных сообществ с их отчётливой дискретностью в лесах умеренной зоны и с преобладающей непрерывностью в тропических лесах и травянистых ассоциациях умеренного климата. Но сравнение того, что известно о растительных сообществах прошлого, с картиной современных сообществ, показывает, что наиболее продвинутые типы организации сообществ сначала появились в низких широтах и отсюда эти типы фитоценотической организации смещались во всё более высокие широты. Чем ближе к полюсам, тем отчётливее проявляется сейчас и разделение растительного покрова на вертикальные ярусы. Ярусность нынешних тропических лесов более размыта или вовсе отсутствует. В позднедевонскую эпоху основной древостой резко выделялся среди низкорослых прочих растений всюду, где вообще были леса, т.е. прежде всего в экваториальной зоне и вблизи неё.

Экваториальная зона сейчас представляется главным источником таксономического состава растительного покрова континентов и местом всех «экспериментов», касающихся общей организации растительного покрова. Отсюда таксоны расселялись в более высокие широты, подвергаясь по мере продвижения к полюсам всё менее и менее значимым эволюционным преобразованиям. Отсюда же распространялись и типы фитоценотической организации.

Интересно, что по мере следования к северу меняются и критерии, по которым различаются фитоценозы. В более высоких широтах провинции и округа позднего палеозоя и мезозоя в значительной степени выделяются не столько по присутствию своеобразных местных (эндемичных) растений, сколько по постепенному выпадению таксонов из флоры. Отчасти то же самое наблюдается и в современном районировании.

В.В. Жерихин (1987) закономерности широтного распределения растительного покрова в геологическое время сравнивает с закономерностями тектоники плит, которая была порождена идеей спрединга, расширения, растекания океанического ложа в обе стороны от осевой (рифтовой) зоны. По его мнению, то, что наблюдается в отношении растительного покрова Земли, это как бы ботанический спрединг, где роль рифтовой зоны играет экваториальный пояс и прилегающие к нему районы. Этот «фитоспрединг», действующий с девонского периода, и особенно интенсивно — с начала каменноугольного, функционирует и сейчас.

Изложенный общий механизм осложняется массой дополнительных, наиболее отчётливо он вырисовывается в эпохи усиления климатической зональности и затухает при её ослаблении. В механизме «фитоспрединга» вмешиваются горизонтальные перемещения литосферных плит, различные другие палеогеографические перестройки, образование гор (расселения растений по горным цепям нарушало общую широтную картину), астрономические факторы, но главная закономерность всё же просвечивает через все эти «шумы».

Очевидно, основной источник «фитоспрединга» — расположение самых крупных климатических зон на Земле и зависимость растений и их сообществ в первую очередь от температурного режима и условий увлажнения. Это — главные лимитирующие факторы. В экваториальных фитоценозах при достаточном количестве дождей таких ограничений меньше, и эволюция отпускает «тормоза». Чем дальше от экватора, тем

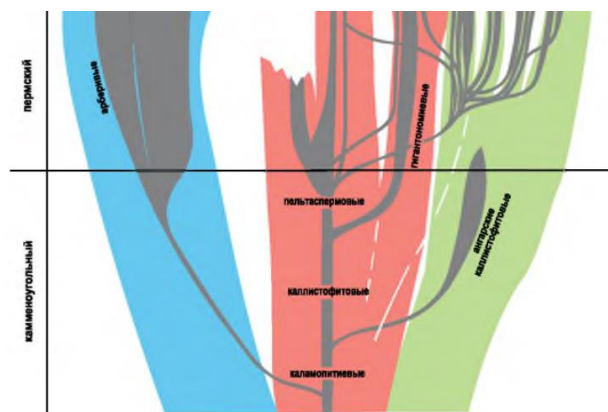


Рис. 6.3.3. Флорофилогенетическое древо растений класса гинкгопсид (по С.В.Мейену, 1986)

Показано происхождение порядков и семейств и пути их расселения по трём крупным фитоценозам. Здесь чётче, чем на филогенетическом древе, видно, что именно тропики (экваториальная фитоценоза) были «колыбелью» всего класса. Из экваториальной фитоценозы порядки и семейства гинкгопсид расселялись в околоэкваториальные (северную и южную) фитоценозы. В них растения достигали наивысшего расцвета со времени своего возникновения, в тропиках же они сохранялись, словно в музее. Тёмно-серым цветом обозначены порядки и семейства; тонкие основания филогенетических ветвей позволяют проследить родственные связи в семействе гинкгопсид.

чаще и сильнее работают тормоза в виде абиотических факторов отбора. Здесь мало возможностей для эволюционных экспериментов, отбор сразу пресекает смелые попытки. И снова аналогия с современным растительным миром: структуры, появляющиеся как уродства у растений умеренной зоны и немедленно отсекаемые отбором, благоденствуют среди растений тропиков и характерны для особых видов и родов. Очевидно, в тропиках отбор пресекает лишь чрезмерные вольности спонтанного образования форм.

Особая роль в генерации новых форм иногда отводится экосистемам, расположенным на границах тропических дождевых лесов с более сухими ландшафтами. Тепла и влаги здесь было достаточно для ослабления абиотического отбора, а появившиеся новые формы могли легко проникать и в увлажнённые леса, и в более сухие районы. Приспособленность к сухим сезонам давала предпосылки для жизни и в сухом климате, а также и для передвижения в более холодные зоны, поскольку адаптации к сухости одновременно могут открывать возможности и к перенесению низких температур. В некоторых отношениях для растений холод и сухость это как бы один враг.

Несомненно, значительным событием мезозоя был меловой кризис. В конце мелового периода некогда богатая динозавровая фауна пришла в упадок, и ни один из её представителей не перешёл рубеж между мезозойской и кайнозойской эрами. На протяжении 25 млн. лет вымерли не только крупные сухопутные и морские рептилии, но и целый ряд морских беспозвоночных, в частности аммониты, белемниты и некоторые семейства планктонных фораминифер.

Какие же причины предопределили судьбу динозавровой фауны. Скорее всего, динозавры не обладали надёжными механизмами терморегуляции, как, например, птицы или млекопитающие. Для них не была характерной постоянная температура тела и крови, вследствие чего им были опасны как перегрев, так и переохлаждение. Поэтому наиболее распространённым объяснением вымирания динозавров принято считать изменение климатических условий на Земле.

Существующие в настоящее время рептилии представляют собой остаток богатой и разнообразной фауны мезозойской эры, уцелевшей после вымирания подавляющего большинства крупных и многих мелких форм.

Нормальная жизнедеятельность динозавров протекала в тропическом и экваториальном поясах при равномерной высокой влажности с узкими интервалами колебаний не только среднегодовых температур, но суточных и сезонных. Понижение среднегодовых температур на 10-15°C привело к утрате активности и могло быть причиной гибели динозавров, т.к. их экологическими преемниками были теплокровные млекопитающие, способные переносить значительные колебания температуры окружающей среды. По крайней мере, время исчезновения динозавров совпадает с установлением на границе мела и палеогена сильного похолодания.

Возможно, процесс ускорился тем, что после похолодания произошла аридизация климата, вызвавшая регрессию морей и увеличение площади открытых ландшафтов с высокой испаряемостью.

Некоторые учёные считают, что вымирание могло быть связано с изменением уровня солнечной радиации и жёсткости космических лучей на границе мел-палеоген. Изменение этих параметров связывается со вспышкой сверхновой звезды. Но эти предположения не объясняют избирательности воздействия названных параметров лишь на определённые формы жизни даже в пределах класса Рептилии. Остались жить многие представители древних рептилий — крокодилы, черепахи, ящерицы, змеи. Не выдерживает критики и предположение об изменениях частоты мутаций в результате агрессивного воздействия космических лучей на носителей наследственной информации в популяциях живых организмов по тем же причинам, что указаны выше. Более того, нет свидетельств увеличения значений радиоактивности в костях ископаемых форм жизни того времени, в т.ч. и самих динозавров.

Следующие предположения связаны с изменениями показателей рождаемости. Как было показано, большинство рептилий откладывали яйца в ямки в прибрежной полосе. С понижением глобальной температуры прекратилась инкубация из яиц детёнышей.

Ещё одной возможной причиной считается возможный пролёт вблизи земной атмосферы или земной орбиты крупного космического объекта (кометы) или, может быть, даже столкновение с ним. Предположительно, инерционная сила объекта подняла огромные массы земной пыли, усиленной космической пылью, тянувшейся за кометой. Далее, после ухода объекта часть пыли силами гравитации удерживалась в околоземном пространстве, закрыв доступ солнечной радиации, что инициировало резкое похолодание климата. Но если и случилось нечто подобное, почему, опять-таки, произошло выборочное вымирание.

Суть следующей гипотезы заключается в том, что динозавры погибли в результате массового отравления алкалоидами покрытосеменных растений. Однако этому предположению противоречит тот факт, что массовое появление покрытосеменных приходится на конец раннемеловой эпохи, а гибель произошла только в конце позднемеловой, т.е. примерно через 30-40 млн. лет.

Существует ещё одна гипотеза, с помощью которой пытаются объяснить гибель динозавров в результате изменения содержания химических соединений и микроэлементов в окружающей среде. Появление новых микроэлементов и соединений могло сильно повлиять на судьбу динозавров. Многие элементы и соединения освобождались при разложении горных пород под воздействием природных вод, обогащённых органическими кислотами и углекислым газом. Легкорастворимые вещества при выветривании выносились, а соединения железа, алюминия и титана оставались на месте. Известно, что карбонат кальция и фосфаты являются необходимой составной частью скелетных образований животных. Наибольший недостаток этих соединений ощущается в тропическом и экваториальном поясах, т.е. в главном местообитании динозавров. Животный мир

современных тропических влажных лесов характеризуется небольшими размерами, что является своеобразной реакцией органического мира на дефицит карбоната кальция и фосфатов. Продолжающееся в течение всей позднемеловой эпохи интенсивное выветривание привело к тому, что почвенные воды и растительность оказались обеднены этими соединениями. Динозавры стали испытывать сильный известковый и фосфатный голод, кости их, не получая в достаточном количестве эти соединения, не могли выдерживать больших нагрузок, что и привело к массовой гибели гигантов.

В процессе интенсивного выветривания нарушился круговорот микроэлементов, играющих большую роль в жизнедеятельности животных. Уменьшение количества натрия в крови вызывало истощение нервной системы, дефицит железа способствовал развитию малокровия, уменьшение йода влекло за собой увеличение щитовидной железы, а нехватка фтора способствовала развитию болезней зубов. Поэтому большой дефицит микроэлементов мог вызвать массовую гибель динозавров.

Сильное влияние на развитие животных оказывает присутствие в почвенных растворах, корях выветривания и морских бассейнах стронция. Повышение его концентрации приводит к тому, что он замещает кальций в костной ткани. В то же время, стронций довольно быстро удаляется из тканей и костей животных, и кости становятся пористыми и хрупкими. Этот список можно продолжить.

Вероятно, в конце мезозоя в силу взаимного наложения многих причин произошла гибель гигантов. Вполне возможно, что главной причиной вымирания динозавров было изменение климата, сопровождаемое последовательными изменениями других природных условий.

В процессе глубоководного бурения в океанах на границе между меловыми и палеогеновыми отложениями был обнаружен тонкий слой глины, обогащённый иридием. В связи с этим американские учёные высказали предположение, что динозавры могли погибнуть в результате отравления иридием и другими тяжёлыми металлами. Повышение содержания иридия в породах объясняется столкновением нашей планеты с крупным космическим телом. Слои, содержащие повышенное содержание иридия на границе мела и палеогена, обнаружены в Италии, Югославии и бывшем СССР

И в заключение о вымирании динозавров следует сказать, что распространённое мнение о полной внезапности вымирания динозавров в самом конце мелового периода несколько неточно. На протяжении всех 150 млн. лет существования динозавров одни их группы сменяли другие, и наибольшего разнообразия они достигли к середине мела, примерно за 50 млн. лет до своего окончательного исчезновения. Вероятно, в разных регионах Земли динозавры вымирали неодновременно. Не исключено, что последние динозавры ещё жили в начале палеоцена.

Из этого можно сделать вывод, что вымирание динозавров нельзя объяснить действием какой-то одноразовой глобальной катастрофы. Такого рода гипотезы оставляют без объяснения не только медленный темп вымирания динозавров, но и избирательный его характер. Многие современники динозавров, напр., черепахи, пересекли рубеж мела и палеогена безо всяких потрясений, некоторые же испытывали в это время даже расцвет (хампсозавры). Кроме того, и сроки вымирания были для разных групп животных и растений весьма различными. Более правильно сопоставлять вымирание динозавров с постепенным изменением среды как физико-географической, так и биотической, особенно, с появлением новых групп животных и растений и исчезновением ряда ранее существовавших.

Из изменений биотической обстановки особенно большую роль могло сыграть постепенное увеличение численности млекопитающих, многообразие которых возрастало на протяжении всего мелового периода. По пути эволюционного прогресса млекопитающие шли несравненно быстрее динозавров, они постепенно повышали свою активность, становились теплокровными, совершенствовали свою локомоцию и аппарат питания, постепенно переходили к живорождению и прогрессивному развитию головного мозга, особенно его больших полушарий, ставших у млекопитающих ассоциативными центрами и центрами примитивной рассудочной деятельности. Всё это позволило млекопитающим успешно конкурировать если не со взрослыми динозаврами, то с их молодью.

Фауна мела, особенно насекомых на уровне семейств, имела уже в значительной мере кайнозойский облик. В середине мела произошла последняя из крупнейших флористических смен. В это время начинается стремительный рост общего таксономического разнообразия флоры за счёт цветковых растений, сопровождавшийся сменой мезофитных голосеменных кайнофитными хвойными. Процесс окончательного вытеснения флоры мезофита флорой кайнофита растянулся практически на весь поздний мел, что и позволило В.А. Красилову говорить о совпадении нижних границ кайнозоя и кайнофита (1972) и о связи вымирания динозавров со сменой флоры (1979). Но перелом, очевидно, пришёлся на середину мела. Теснейшая, причём обычно высокоспецифическая связь, выражающаяся в «фитофилии» насекомых и энтомофилии растений, не вызывает сомнений. Смена одного устойчивого биоценоза другим, тоже устойчивым, должна сопровождаться пороговым изменением не только структуры биоценоза, но и состава его биоты. Что, по-видимому, и наблюдалось в данном, а вероятно, и других подобных случаях более или менее резкой смены биот. Таким образом, кризисный характер смены биот косвенно свидетельствует о существовании устойчивых биоценозов в геологическом прошлом. Эта смена, сопровождавшаяся кризисом, кроме флоры и насекомых затронула многие группы животных суши и континентальных водоёмов, хотя и в разной степени. Это хелицерные, ракообразные, двусторчатые и брюхоногие моллюски, рыбы, амфибии, рептилии и млекопитающие (Жерихин, 1979).

Таким образом, меловой кризис мезозойской эры, произошедший около 100 млн. лет назад, оказался

одной из наиболее важных смен в истории биосферы. В это время природные сообщества (биоценозы) изменились чрезвычайно резко и очень быстро (по палеонтологическим меркам), особенно на суше и в пресных водоёмах, хотя и морские сообщества не остались в стороне от происходящего.

Предвестники надвигающихся перемен появились много раньше — за 20-30 млн. лет до их наступления, ещё в начале мела. Тому есть свидетельства в виде отпечатков небольших, ничем не примечательных с виду листьев и пыльцы древних покрытосеменных растений. В наше время покрытосеменные — важнейшая и самая разнообразная группа, к которой относится большая часть растительного мира, но до мелового периода покрытосеменных ещё не было. В тогдашнем мире господствовали другие группы растений, из которых сейчас заметное место в природе сохранили только хвойные и папоротники. Что касается других растений мезофита, т.е. «средней эры» истории растительного мира, названной так по аналогии с мезозоем («средней эры» истории животных), то они совсем или почти совсем исчезли с лица земли. Уцелел до наших дней лишь гинкго с веерообразными листьями. Первые покрытосеменные совершенно теряются на фоне мезофитной растительности, так же, как теряются на фоне крупных травяных и хищных млекопитающих кайнозоя первые антропоидные обезьяны.

Палеонтологические материалы надёжно документируют дальнейшие события. Сначала невзрачные мелколистные покрытосеменные растения распространяются всё шире и шире, хотя и остаются повсюду на третьих и четвёртых ролях. В начале мела они фиксируются в Центральной Азии, через десяток миллионов лет — и в других частях Азии, в Африке, затем в Америке и Европе, ещё несколько позднее — в Австралии. За несколько миллионов лет (в самом конце первой половины мела) покрытосеменные замещают в палеонтологических захоронениях большую часть характерных мезофитных растений. В это же время уцелевшие от вымирания мезофитные группы — папоротники и хвойные — меняются, становятся похожими на современные. Остатки же других мезофитных растений хотя ещё и продолжают встречаться во второй половине мела, но становятся всё более и более редкими. И, наконец, совершенно исчезают.

Одновременно с растениями меняются и животные. Это и понятно, поскольку при смене растительности смена животного мира совершенно неизбежна. Всё живое выстроено в великую экологическую пирамиду, в основании которой стоят растения — продуценты.

В конце раннего мела обнаруживаются древнейшие из известных плацентарные млекопитающие, похожие на современных мадагаскарских тенреков (щетиновых ежей). Становятся многочисленными птицы. Резко меняется состав насекомых. Среди них, напр., появляются муравьи, становятся обильными и разнообразными термиты и бабочки. В море появляется множество групп костистых рыб. С тех пор и вплоть до наших дней все эти группы животных вместе с покрытосеменными растениями относятся к числу важнейших, определяющих весь облик природы. Переживают меловую катастрофу динозавры. Им предстоит вымереть через 30 млн. лет при следующей, менее резкой смене органического мира — в конце мела. Но и динозавры пережили середину мела совсем не спокойно — они сильно изменились, особенно растительноядные.

Возникает вопрос: почему же сменились растения? Одной из причин могли быть климатические изменения. Но, думается, что это лишь часть ответа, и даже не основная. Климатические изменения происходили и до, и после меловой смены органического мира. Некоторые из них были гораздо более резкими, чем совпадающие с этой сменой. Однако сравнимых по масштабу биологических событий при этом не происходило. Скорее можно думать, что изменения климата подтолкнули уже готовые рухнуть сообщества мезофита. Не будь в это время наготове покрытосеменных, готовых занять освобождающиеся экологические ниши, биоценозы мезофита оправились бы от климатического удара ценой сравнительно небольших изменений, как уже не раз случалось ранее. Но покрытосеменные уже были, и это решило исход дела (Жерихин, 2003).

В разрушенных, незаполненных сообществах естественный отбор благоприятствовал изменениям и не поощрял консерватизма. И чем менее совершенна структура сообщества, тем быстрее в нём эволюция. Чем стабильнее и равновеснее сообщество, тем сильнее эта эволюция тормозится.

В то время произошли необратимые изменения характера органического круговорота. Произошло химическое загрязнение воды и почвы (поскольку покрытосеменные отличались биохимически от мезофитных растений, они выделяли в окружающую среду иные, ранее в ней не встречающиеся вещества).

Из всех палеонтологических фактов, относящихся к меловому ценотическому кризису, это геологически кратковременное резкое обогащение фауны реликтами кажется едва ли не самым неожиданным. Однако оно легко объяснимо. В кризисные эпохи страдают доминанты сообщества, определяющие его облик и структуру; часть же второстепенных видов, и особенно ценофобы, вообще не связанные с каким-либо ценозом, получают преимущества. Во-вторых, редкие, малочисленные виды давно вынуждены были выработать механизмы, позволяющие им сохраняться, несмотря на плотность, тогда как виды со стабильно высокой плотностью и численностью таких механизмов не имеют и легко вымирают при резком сокращении объёма популяций. В-третьих, и без разрушения структуры ценоза условия, почему-либо недоступные для освоения ценоза в целом, часто осваиваются, прежде всего, слабо связанными с сообществом, наименее в нём преуспевающими и потому легко вытесняемыми видами. Разумеется, это явление имеет статистический характер, далеко не только и далеко не все второстепенные группы преуспевают в завоевании свободных местообитаний, но всё же они занимают непропорционально большое место среди тех таксонов, из числа которых рекрутируется состав вновь слагающихся экосистем.

Что касается ныне процветающего класса Насекомые, то на ранний и первую половину среднего триаса

(248-238 млн. лет назад) приходится самый крупный пробел в палеонтологической летописи насекомых. Впервые появляется в отложениях первой половины триаса отряд Двукрылые. Множество пермских семейств также не обнаружено в триасе. Всё это создаёт впечатление крупного вымирания, но с учётом величины пробела и упадка многих палеозойских групп ещё в поздней перми возможно, что в действительности исчезновение пермских групп было растянуто на 10-15 млн. лет.

Общее разнообразие насекомых конца среднего и позднего триаса (238-213 млн. лет назад), во всяком случае, выше позднепермского. Впервые появляющихся в триасе отрядов всего два или три. Помимо двукрылых, это перепончатокрылые и, может быть, палочники, известные из отложений конца нижнего - начала верхнего триаса. Интенсивная диверсификация наблюдается, однако, на уровне семейств и более крупных таксонов, в частности среди полужесткокрылых (где, наряду с рядом семейств цикад и псилломорф, впервые появляются тли и клопы), жуков (первое появление и интенсивная дивергенция *Adephaga* и *Polyphaga*), прямокрылых (помимо ряда семейств *Ensifera*, первое появление *Caelifera*) и различных групп водных насекомых (подёнок, ручейников, стрекоз, веснянок). Состав семейств при этом несколько модернизируется. Если из верхней перми известно лишь одно современное семейство (скорпионницы *Nannochoristidae*), то во второй половине триаса их больше десятка.

В течение юры (213-144 млн. лет назад) и большей части раннего мела разнообразие насекомых росло. Все известные из триаса отряды переходят в юру, из них *Palaeomanteida* в последний раз обнаруживаются в нижней, а *Jurinida* — в средней или верхней юре. Впервые в нижней юре появляются бабочки и уховёртки, в нижнем мелу — блохи, богомолы и термиты. Баланс появления и исчезновения семейств неизменно остаётся положительным (Дмитриев, Жерихин, 1988; Расницын, 1988). Увеличение доли современных семейств с трети в ранней юре до более чем половины в начале второй половины раннего мела происходит преимущественно не за счёт вымирания старых, а за счёт появления новых групп. В нижней юре впервые появляются и представители современных родов, но их число в юре и нижнем мелу остаётся совершенно ничтожным. Осваиваются важные новые адаптивные зоны — паразитов насекомых (паразитические двукрылые и перепончатокрылые) и общественных насекомых (термиты) в раннем мелу.

Рост разнообразия резко нарушается в конце раннего мела. Число раннемеловых семейств, не перешедших в поздний мел, существенно превышает число семейств, впервые появившихся в конце раннего мела и начале позднего мела. В основном за счёт этого вымирания доля современных семейств, несмотря на низкие темпы их появления, повышается в конце раннего мела примерно на 2/3, а в начале позднего — до 3/4. Исследователями эти изменения продемонстрированы несколькими различными методами на разном объёме материала, как региональном, так и глобальном (Дмитриев, Жерихин, 1988; Расницын, 1988). По-видимому, снижается и разнообразие видов в конкретных фаунах. Своеобразная особенность фаун середины мела — их обогащение юрскими и даже ещё более древними реликтами.

В позднем мелу (98-65 млн. лет назад) разнообразие насекомых начинает вновь расти, причём, по-видимому, очень быстрыми темпами. Этот процесс, однако, охватывает не только не все таксоны, но и далеко не все экологические группы класса. Так, в конце раннего мела почти полностью вымирает богатейшая лимническая энтомофауна мезозоя.

Качественную и количественную динамику фауны, особенно энтомофауны в меловом периоде мезозойской эры, в первую очередь, следует связывать с глобальными изменениями физико-химической основы континентальных экосистем. Как один из главных факторов, вызвавших глобальные перестройки системной организации жизни в позднем мезозое, следует отметить аридизацию, приведшую к сокращению площади континентальных обширных водоёмов. Следствием этого стала смена мезофита кайнофитом (в понимании В.В. Жерихина, 2003) во многом благодаря авторегуляторным процессам самих биологических систем.

Итак, в меловом периоде начинались процессы кардинальной перестройки биоразнообразия, параметров вещественно-энергетических показателей экосистем, связанная с глобальной сменой флоры. Появились покрытосеменные цветковые растения — произошла смена флор — «мезофита» на «кайнофит». Со сменой флоры связана быстрая адаптивная радиация, коадаптация и коэволюция цветковых растений и насекомых. Первые представители млекопитающих, появившихся в меловом периоде были всеядные, предпочитали животную пищу. Их разнообразие стремительно росло к позднему мелу, за 20 млн. лет до вымирания динозавров.

Многобугорчатые были первыми эффективными мелкими фитофагами среди наземных позвоночных, благодаря эффективной жевательной поверхности (рис. из Wilson et al., 2012).

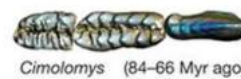
Адаптивная радиация многобугорчатых была связана с распространением цветковых растений и совершенствованием адаптаций к растительной диете. Эта группа мало пострадала во время великого мелового вымирания 65,5 млн. лет назад, успешно перешли и продолжили свою экспансию в кайнозой. Лишь около 35 млн. лет назад (в конце эоцена) они пришли в упадок и вымерли, вероятно проиграв в конкуренции грызунам.



Ctenacodon (155–148 Myr ago)



Ptilodus (65–56 Myr ago)



Cimolomys (84–66 Myr ago)



Taeniolabis (65–64 Myr ago)

нижние щечные зубы четырех мультитуберкулят. вид сверху (жевательная поверхность). Wilson et al., 2012.

Рис. 6.3.4. Эволюция жевательной поверхности зубов млекопитающих (<http://www.bio.msu.ru>)

Поскольку растительной пищи гораздо больше, чем животной, популяции мелких фитофагов могут достигать очень высокой численности, подобно современным грызунам, что явился «спусковым» механизмом эволюции хищников, специализирующихся на питании ими.



Рис. 6.3.5. Раннепалеоценовый (~63 млн. л.н.) лес в Вайоминге. На стволе секвойи вниз головой сидит *Ptilodus*, представитель многобугорчатых, по образу жизни напоминавший белку. На него осканился всеядный *Sciurus* из группы кондилатр. Выше на ветке – сумчатый *Peradectes*, похожий на опоссума (источник: <http://www.bio.msu.ru>).

Многие крупные вымирания коррелируют с резкими изменениями биотических отношений в сообществе, что дает основание в некоторых случаях предполагать «внутренние», биотические причины кризиса. Появившиеся вслед за многобугорчатыми хищники стали представлять смертельную угрозу для детенышей динозавров, которых гигантские родители не могли эффективно охранять. Эта точка зрения подтверждается недавней находкой крупного раннемелового хищного млекопитающего — триконодонта *Repenomamus*, который незадолго до своей гибели пообедал детенышем пситтакозавра.

Есть гипотезы, связанные с экспансией наземной растительности, которые затормозили эрозию и смыв биогенных элементов в море, что привело к краху планктонных сообществ» и т.п.

Массовые вымирания обычно происходят, если сразу несколько факторов совпадут во времени. Например, на рубеже мела и палеогена был и назревавший с середины мела «внутренний» биотический кризис, и трапповый вулканизм (деканские траппы в Индии), а вдобавок еще и, возможно, встреча Земли с астероидом.

В целом можно сказать, что появление цветковых растений внесло существенные перестройки в ценотической организации биологических систем высшего ранга, сопровождавшаяся глобальной сменой флоры – «мезофита» на «кайнофит». Со сменой флоры связана быстрая согласованная диверсификация покрытосеменных и насекомых и других групп животных, включая млекопитающих. На меловой период приходится появление первых плацентарных млекопитающих. Фауна крупных рептилий постепенно приходит в упадок, а в конце мела происходит крупное вымирание группы.

ГЛАВА 7. ФАКТОРЫ СИСТЕМОГЕНЕЗА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ КАЙНОЗОЙСКОЙ ЭРЫ

Кайнозойская эра представляет собой самую молодую группу стратиграфической шкалы слоёв земной коры. Весь кайнозой длится 65-67 млн. лет. В эту эру произошли знаменательные события, венцом которых было появление человека. Изменилось распределение физико-географических условий на земной поверхности, материков и океанов, климатической зональности. Климаты, ландшафты и очертания материков всё больше и больше становятся похожими на современные. В течение кайнозоя расширились Атлантический и Тихий океаны, изменился состав животного мира и растительного покрова. В настоящее время кайнозой разделяется на палеоген, неоген и антропоген, каждый со своими эпохами или отделами.

Согласно представлениям теории тектоники литосферных плит, в кайнозое продолжалось движение континентов, которое постепенно привело к современному их распределению. От Северной Америки отделилась Гренландия. Смещения Африки и Индии почти совсем закрыли мезозойский океан Тетис. Индостанская плита, смещаясь к северо-востоку, соединилась с Азией. Австралия, вероятно, лишь в эоцене обособилась от Антарктиды и стала быстро продвигаться к северу, приближаясь к экватору.

Смыкание континентальных плит сопровождалось развитием горной складчатости в пограничных зонах. В кайнозое — это развитие Альпийского складчатого пояса.

Северный полюс, находившийся в мезозое в северной части Тихого океана (и в близких к океаническому побережью областях Северо-Восточной Азии и Аляски), в кайнозое оказался в центре почти замкнутого бассейна Северного Ледовитого океана, который сам сформировался лишь в кайнозое. Этот бассейн в значительной части закрыт для доступа меридиональных морских течений, которые могли бы обеспечить более равномерное распределение температур в Мировом океане (Ясаманов, 1985).

7.1. ПАЛЕОГЕН ((70-65)-25 млн. лет назад)

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. В палеогене тектоническая жизнь планеты была довольно активной. Продолжались орогенические движения мезозойской складчатости, охватившей главным образом районы Тихоокеанского бассейна (Анды, районы Антарктики и Аляски), а также происходили поднятия, регрессии и складкообразовательные движения в Альпийско-Гималайском поясе. Существенной перестройке был подвержен геоструктурный план, что выразилось в изменении ориентировки геосинклинальных прогибов и геотектонического режима различных областей. В это время проявились признаки осевых частей, появившихся позднее альпийских горных цепей и кряжей.

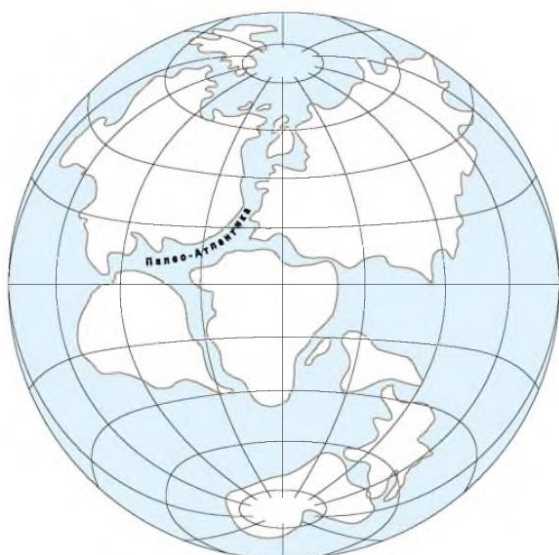


Рис. 7.1.1. Положение литосферных плит и материков в раннем палеогене

Процесс раскола Гондваны и Лавразии, начавшийся в мезозое, дальнейшее развитие получил в палеогене. В начале палеогенового периода всё ещё продолжали существовать довольно обширные континенты. Так, единый материк составляли Индостан, Австралия и Антарктида. Южная Америка ещё не полностью отошла от Африки, а между Северной Америкой и Европой находилась довольно узкая полоса океана — прообраз будущей Северной Атлантики (рис. 7.1.1). В течение палеогенового периода осуществлялся постепенный раскол, и происходило отделение континентов с формированием новых и расширением или, наоборот, сужением более древних океанических впадин.

Индостан, Австралия и Антарктида разделились. Индостанская глыба за 40 млн. лет переместилась в северном направлении на расстояние свыше 8 тыс. км, и, в конце концов, пришла в соприкосновение с Азией. Австралия перемещалась в северо-восточном направлении, но при этом вращалась вокруг своей оси против часовой стрелки. Практически неподвижными оставались Антарктида и Африка. Северная Америка удалялась от

Евразии, а Южная Америка от Африки со скоростью 2-6 см в год и к началу неогена ширина Северной и Южной Атлантики составила 1000-2500 км.

В течение палеогенового периода на Земле развивалась крупнейшая трансгрессия, в результате которой море затопило многие участки суши в пределах древних платформ и плит. Эпиконтинентальные неглубокие моря существовали на юге Восточно-Европейской и Туранской плит, на юге Северной и Южной Америки. В течение палеогена Сибирская, Австралийская и Антарктическая платформы оставались сушей.

Максимум трансгрессии пришёлся на середину эоценовой эпохи и после этого начался регрессивный этап развития. В конце палеогена под влиянием поднятий, охвативших многие континенты, море покинуло платформенные участки, и материки стали приобретать очертания, близкие к современным.

Морское осадконакопление было характерно для геосинклинальных областей. Не только в их пределах, но и в эпиконтинентальных морях и даже в Тихом, Индийском и Атлантическом океанах накапливались разнообразные осадки — от хемогенных до грубых терригенных в областях, примыкавших к крупным поднятиям. На суше наряду с денудацией шло формирование аллювиальных, озёрных, оловых и различных склоновых осадков. Они накапливались на обширных аккумулятивных низменностях и в пределах межгорных и предгорных впадин, располагавшихся по периферии платформ (Ясаманов, 1985).

Широкое развитие кор выветривания, незначительное присутствие грубого обломочного материала в морских и континентальных осадках, слабое развитие крупного галечного материала в руслах рек и пляжевых зонах свидетельствует о том, что рельеф суши в палеогене был выровненным.

Горно-складчатые сооружения, возникшие в результате киммерийских и ларамийских тектонических движений, в течение палеогена подвергались активной денудации.

На аккумулятивных низменностях были широко развиты озерные и речные системы, а на приморских низменностях — обширные морские аккумулятивные равнины эпиконтинентальных морей, переходящие на шельфы океанов.

Отсутствие высоких горных сооружений в рельефе континентов в палеогеновом периоде сыграло немаловажную роль в распределении воздушных масс и морских течений и, как следствие, в формировании климатов, ландшафтных обстановок и в миграциях органического мира.

Физико-географические условия в начале палеогена, по существу, не отличались от таковых в конце мелового периода. После некоторого похолодания климат вновь стал тёплым. В Европе до берегов Балтики продолжали существовать тропические и субтропические флоры, имевшие характер густых и влажных лесов. В них были широко представлены пальмы, вечнозелёные лавры, дубы, каштаны, магнолии, мирты, фикусы и др.; из хвойных — гигантские секвойи, болотные кипарисы, араукарии; по морским побережьям — тропическая мангровая растительность. Даже в Гренландии и на Шпицбергене была разнообразная растительность, свойственная тёплому умеренному климату: секвойя, болотный кипарис, гинкго, бук, платан, каштан, дуб, липа, клён, берёза и др. Климат в этих местах в палеогене был близок к современному климату Южной Франции или Калифорнии.

Для значительной по продолжительности части палеогена были свойственны показатели тёплых климатов и только в конце его известны показатели более умеренных условий. Некоторые из показателей тёплого и даже тропического климата, характерные для середины палеогена, обнаружены в современных высоких широтах. Так, коры выветривания и бокситы соответствующего возраста распространены до 65° с.ш., т.е. известны в пределах современного умеренного пояса. Остатки лесной растительности с довольно значительной долей субтропических вечнозелёных форм обнаружены в Гренландии, на Шпицбергене, островах канадского Арктического архипелага, Новосибирских островах, а также на Фолклендских (Мальвинских)

островах и в Антарктиде. Несмотря на близкое к современному положению материков, находки на высоких широтах показателей тёплого климата свидетельствует не только об отсутствии ледовитости в полярных морях и в Антарктиде, но и о существовании глобального тёплого климата, весьма резко отличавшегося от современного. В приэкваториальной части среднегодовые температуры составляли 24–28°C. Высокий температурный режим был свойствен морям, расположенным в пределах современных средних широт в течение палеоцена и эоцена. В морях Крыма и Закавказья среднегодовые температуры колебались в пределах 21–26°C. Высокие температуры (~22–24°C) установлены для районов, прилегающих современному Северному морю.

На обширных территориях Центральной Азии с начала палеогена намечается тенденция к аридизации (развитие засушливости) климата, которая, постепенно усиливаясь, прогрессировала на протяжении всего этого периода и неогена. В течение палеогенового периода тектоническая жизнь планеты была довольно активной: продолжались орогенические движения мезозойской складчатости, охватившей главным, образом районы, Тихоокеанского пояса.

Однако в конце палеогена наступило значительное похолодание. Это привело к резкому сокращению ширины экваториального и тропического поясов, что связано, в конце концов, с образованием ледникового щита в Антарктиде, мощность которого продолжала расти. В низких широтах температуры понизились на 5–8°C, а в средних и высоких широтах градиент снижения температур был значительно выше.

На протяжении палеогена аридный климат в северном полушарии господствовал в Центральной и Южной Европе, Северной Африке, на территории Ближнего и Среднего Востока, в Средней Азии и Казахстане, Центральной Азии, на юге США и в Мексике. В южном полушарии аридные условия существовали на территории современных Чили и Аргентины (Ясаманов, 1985).

Наряду с областями высокого увлажнения и равномерного распределения атмосферных осадков в течение года и аридным типом климата, выделяются районы с переменно-влажным климатом, для которых характерно сезонное распределение влажности.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ

Особенность органического мира палеогена заключалась в абсолютном господстве на суше и море представителей высшей флоры и фауны. Среди растительности преобладали покрытосеменные древесные, которые в систематическом и экологическом отношении были близки к современным формам. В растительном покрове также принимали участие голосеменные и, главным образом, хвойные, произраставшие в высоких широтах. В областях обильного увлажнения существовала болотная растительность, а в засушливых районах — ксерофильное редколесье и саванные ассоциации.

Богатство отложений палеогена остатками разнообразной флоры и фауны позволяет полнее, чем предшествующие геологические периоды, охарактеризовать ландшафтно-климатические особенности суши. В пределах экваториального пояса росли влажные (дождевые и муссонные) леса, обладавшие определёнными чертами сходства с современными лесами Центральной Америки, запада Африки и Индии. Основу растительности составляли разнообразные пальмы, сандаловые и фикусовые деревья. Вглубь континентов они сменялись парковыми саванными и саванными редколесьями. В аридном поясе господствовали ландшафты саванного типа с сильно разреженным растительным покровом, состоящим преимущественно из ксерофитов.

По окраинам аридных поясов влажность увеличивалась и в условиях переменно-влажного климата произрастала растительность смешанного типа. Наряду с ксерофитами на берегах водоёмов располагались леса из узколистных дубов, лавров, миртовых и хвойных.

В средних широтах в тропическом влажном поясе господствовала лесная растительность, в которой наряду с тропическими, вечнозелёными, влаголюбивыми формами принимали участие относительно умеренные. Эта флора в Евразии носит название *полтавской*. Она распространялась на значительной части Южной и Центральной Европы, на Кавказе, на юге современной территории европейской части СНГ, Южном Урале и в Казахстане. Основной чертой растительного покрова этой области являлось абсолютное господство вечнозелёных лесов, напоминающих современные леса Малайского архипелага. Леса состояли из пальм, банановых, драконовых, сандаловых и хлебных деревьев и древовидных папоротников. В северных периферических частях вместе с ними произрастали субтропические вечнозелёные дубы, каштаны, лавры, миртовые, кипарисовые, секвойи, таксодиевые, араукарии, туя и др.

В восточной Азии аналогом полтавской флоры были вечнозелёные леса, в которых сохранились позднемиеловые реликты в виде примеси, а иногда и самостоятельных зарослей гинкговых и цикадофитовых.

Северная Евразия и северные районы Северо-Американского материка в палеоцене и эоцене палеогена характеризовались развитием субтропического климата. В соответствии с климатическими условиями, здесь формировался своеобразный тип растительности *тургайской* флоры. На этой обширной территории росли хвойно-широколиственные листопадные леса. В южной половине господствовали субтропические виды с примесью тропических, а в северной — умеренно тёплые листопадные и хвойные. Расположенный в высоких широтах обширный морской бассейн способствовал сглаживанию температурного режима и равномерному распределению большого количества атмосферных осадков. Сравнительно высокий температурный режим и обилие атмосферных осадков благоприятствовали росту хвойно-широколиственных листопадных лесов на Шпицбергене, Новосибирских островах, Канадском и Арктическом архипелагах. Они состояли из секвойи, таксодиа, тисовых, сосновых, пихт, кедров, дубов, каштанов, клёнов, лип, платанов и ореховых. В виде

отдельных примесей встречались пальмы, лавровые, магнолии и миртовые (Ясаманов, 1985).

На материковой части Евразии, южнее 70° с.ш., резкие контрасты между зимой и летом отсутствовали. Зимы были мягкими, а это способствовало развитию хвойно-широколиственных лесов с вечнозеленым подлеском. Существование в условиях периодически наступавшей полярной ночи стало возможно благодаря высокому термическому режиму и обилию солнечного тепла в весенне-летние сезоны, обеспечивавших вегетацию растительности. Зимние температуры не были отрицательными.

В конце палеогена под влиянием наступавшего и прогрессивно развивавшегося похолодания климатические границы сместились в сторону экватора. Состав тургайской и полтавской флор сильно обеднел в результате исчезновения вечнозелёных тропических и субтропических форм, усилилась роль бореальных хвойных, возникли и широко распространились берёза, тополь, ива, ольха. В связи с усилением похолодания расширились области аридизации климата и в умеренном поясе впервые возник ландшафт *саванно-степной* и *лесостепной*.

Хотя комплексные палеонтологические исследования, специально направленные на изучение истории травяных биомов, до сих пор в достаточно широком масштабе не проводились, имеющиеся данные по разным группам ископаемых дают основания изложить общую схему их эволюции. Наиболее интересный вывод, который они позволяют сделать, заключается в том, что травяные биомы (саванны, саванностепи, степи, лесостепи) формировались неоднократно, независимо и одновременно, но всякий раз по одной и той же принципиальной схеме: появление крупных листовидных позвоночных - появление травяных ландшафтов с травоядными позвоночными - быстрая эволюция трав, их потребителей и связанных с ними групп. Возможно, какие-то травяные биомы (напр., папоротниковые) возникали и до появления покрытосеменных, но этот вопрос недостаточно исследован. На основе травянистых цветковых (но не злаков, а каких-то других, ныне, вероятно, вымерших трав) они впервые сложились, по-видимому, ещё в позднем мелу (Жерихин, 1978). Стабилизацию позднемеловых травяных биомов могли обеспечивать растительноядные динозавры и, прежде всего, цератопсиды. У наиболее поздних северо-американских цератопсид имелась весьма совершенная зубная система, позволявшая им перерабатывать большие количества сильно абразивного корма, подобно травоядным копытным.

Причины исчезновения травяных биомов вблизи рубежа мела и палеогена недостаточно выяснены, но, во всяком случае, более поздние злаковые биомы не являются их эволюционными преемниками, а сложились заново и на иной основе. Первые свидетельства их формирования относятся к среднему эоцену. Древнейшие злаковые биомы сложились в изолированной в течение почти всего кайнозоя Южной Америки. Именно в Южной Америке первые крупные листовидные — ксенунгуляты — появляются уже в позднем палеоцене, а в эоцене известны уже предположительно травоядные нотоунгуляты (*Archehyatidae*) и неполнозубые (*Glyptodontidae*) (Симпсон, 1983). Возможно, предпосылками, облегчавшими эволюцию южноамериканских млекопитающих в направлении травоядности, послужили резкий дефицит в палеоценовых териофаунах крупных хищников и наличие неполнозубых с их резко упрощённой и потому легче меняющейся зубной системой. Позднее, в олигоцене, и особенно в неогене, в Южной Америке формируется богатейший и в высшей степени своеобразный комплекс травоядных, включавший неполнозубых, нотоунгулят, литоптерн и крупных грызунов, из которых только последние считаются обычно относительно поздними вселенцами, претерпевшими, однако, интенсивную эволюцию на новом месте (Симпсон, 1983). Этот комплекс, быстро эволюционируя, сохранил, тем не менее, свою основную структуру до установления в плиоцене сухопутной связи с Северной Америкой через Панамский перешеек. После этого автохтонные южноамериканские травоядные довольно быстро вымерли, заменившись вселенцами из Северной Америки, хотя первоначально некоторые из них, напротив, проникли на короткий срок далеко на север (Симпсон, 1983).

Появление в Южной Америке травяных биомов уже в середине эоцена подтверждается палеонтологическими данными (Van der Hammen, 1983) и изучением палеопочв (Andreils, 1972).

Поскольку формирование и эволюция южноамериканских травяных биомов проходили в условиях изоляции, они практически не оказали влияния на параллельные процессы в других континентах. Во всяком случае, нет никаких свидетельств допалеоценовых миграций южноамериканских травоядных млекопитающих за пределы материка. Формирование травяных биомов на северных материках шло, таким образом, независимо (Жерихин, 2003).

С территории Северной Америки и Евразии в эоцене известны почти исключительно листовидные млекопитающие; травяные формы среди них если и существовали, то были связаны с интразональными луговыми сообществами по берегам водоёмов (Зоогеография..., 1974). В Азии эта ситуация сохранялась в олигоцене и даже в самом начале миоцена, когда комплексы млекопитающих ещё имели практически олигоценовый облик (Габуня, 1986). В Америке в олигоцене появляются первые травоядные (Webb, 1977), встречаются и остатки злаков, в т.ч. близких к ковылям (Galbreath, 1974). В течение олигоцена фаунистический обмен через Берингию был лишь эпизодическим и ограниченным, особенно для млекопитающих (Зоогеография..., 1974). С его интенсификацией в миоцене в Азию и далее через неё в Европу и Африку проникают несколько волн вселенцев из Северной Америки, так что процесс формирования травяных биомов на всех этих материках оказывается, по существу, единым. Большинство пастбищных млекопитающих, в т.ч., напр., вымершие впоследствии в Неарктике лошади и верблюды, имеет американское происхождение. То же относится, по-видимому, и к ряду биологически связанных с ними групп: так, ныне чисто афротропические мухи це-це (*Glossinidae*) возникли в Северной Америке. На быстрое развитие комплексов копробионтов указывают многочисленные чере в нижнем миоцене находки копрофагов и их специализированных хищников и паразитов (Жерихин, 1980). Площадь травяных биомов в неогене быстро возрастает, и этот процесс хорошо документирован различными палеонтологическими материалами (Жерихин, 2003). Возможно, что в действительности они были распространены ещё шире, чем обычно считается; иначе невозможно объяснить проникновение в Евразию из Америки гиппарионов и других пастбищных копытных, которые по принимаемым ныне палеоландшафтным реконструкциям должны были по дороге пересечь абсолютно для них непригодный «великий бореальный лес» (Жегалло, 1978). В целом палеонтологические данные для северных материков и Африки рисуют картину, удивительно сходную с южноамериканской. В некоторых отношениях они, однако, более детальны. Особенно интересны тщательные и подробные исследования остатков злаков и других трав из миоцена Северной Америки, свидетельствующих о быстрой эволюции в ходе становления прерий (Elias, 1946; Thomasson, 1985, 1987), причём некоторые направления морфологической эволюции прямо трактуются как связанные с адаптацией к поеданию копытными. Сравнимые по полноте палеонтологические документы по истории растений травяных биомов не получены пока ни на каком другом материке.

Третьим, ещё более поздним случаем независимого возникновения травяных биомов является их формирование в Австралии, где оно началось в неогене (Kemp, 1981; Martin, 1981). Здесь этот процесс был связан с эволюцией растительноядных сумчатых, прежде всего дипродонтид, у которых к концу неогена развились отчётливые адаптации к травоядности (Archey, 1981).

Таким образом, в течение кайнозоя травяные биомы независимо возникали как минимум четырежды, в т.ч.

трижды на основе злаков, и всякий раз сходным образом. Возможно, что в локальных изолятах имели место и другие аналогичные случаи, но в значительно меньшем масштабе, причём не всегда за счёт эволюции млекопитающих. Так, обычно считается, что туссоковые сообщества Новой Зеландии имеют антропогенную природу. Нельзя, однако, исключить возможность того, что в условиях Новой Зеландии роль крупных травоядных сыграли моа, которые были, вероятно, наиболее растительноядными из всех бескилевых птиц; об их питании, однако, известно очень мало. Во всяком случае, в злаковых сообществах при отсутствии или дефиците травоядных млекопитающих их роль может частично исполняться птицами, «выпас» которых обеспечивает увеличение первичной продукции (Кишинский, Злотин, 1979). Другой интересный случай — весьма специфические по составу «черепаховые газоны» Альдабры, поддерживаемые гигантскими черепахами (Crawley, 1983). Эти случаи требуют специального биоценологического изучения, поскольку могут дать многое для понимания общих закономерностей формирования и стабилизации ландшафтообразующих травяных сообществ (Жерихин, 2003).

Насколько можно судить, формирование пастбищных травяных экосистем первоначально проходило в субтропических зонах на базе относительно ксеро- и термофильных исходных сукцессионных систем. Позднее из этих зон пастбищные млекопитающие распространились в тропические, умеренные, а затем и в криофильные сообщества, во многом привнося в них те же черты ценотической организации, которые ранее уже сложились в субтропиках. Этому способствовала и значительная независимость распространения гомойотермных позвоночных от температурных зон по сравнению с другими животными и с большинством групп растений. В результате на базе тропических редколесий развились тропические саванны, на базе умеренных лесов — степи, а на базе сообществ с криофильными хвойными климатсами — тундростепи, приобретшие чрезвычайно широкое распространение на северных материках во время плейстоценовых похолоданий (Верховская, 1998; Matthews, 1976), а впоследствии исчезнувшие как биом. Последний случай интересен тем, что иллюстрирует возможность вторичной утраты травяными сообществами ландшафтообразующей роли с возвращением к статусу сериальных.

Таким образом, травянистые биомы возникли из стадийных травяных сообществ в результате глубокого преобразования их ценотической структуры за счёт коадаптивной эволюции популяций, а также многочисленных вселений извне и вымираний. Флоро- и фауногенетически они, несомненно, гибридные, но филогенетически каждый тип травяных биомов произведён от вполне определённых сукцессионных систем с лесными климатсами (Жерихин, 2003).

Начавшийся в миоцене единый процесс параллельной эволюции разных групп животных в открытых ландшафтах связан, по-видимому, с возникновением и широким распространением однодольных растений, способных образовывать плотную дернину. Возникновение однодольных, по-видимому, связано с прогрессивной тенденцией во второй половине миоцена и в плиоцене к возрастанию сухости климата и началом великого остепнения суши.

Появление степей, саванн создало новые адаптивные зоны. Часть лесных животных осталась в сокративших свою площадь лесах, часть испытавшая более жёсткий отбор в связи с освоением новых ниш и потому претерпевшая более быструю эволюцию, стала осваивать открытые ландшафты.

Хотя разные по происхождению группы животных в открытых ландшафтах занимали совершенно разные экологические ниши, само их пребывание в степях, саваннах, прериях, пампасах ведёт к параллельному возникновению и развитию в разных группах животных некоторых общих черт строения и поведения.

Все группы, завоевывавшие открытые пространства, попадают в условия среды, почти лишённой укрытий. Грызуны и некоторые зайцеобразные идут по пути усложнения строительной деятельности, выкапывая норы (песчанки, тушканчики, полёвки, сурки, суслики, пищухи), некоторые — сооружая достаточно сложные с инженерной точки зрения каменные сооружения, скрепленные помётом (некоторые центральноазиатские горные полёвки — *Alticola*). Крупные формы становятся кочевниками, совершающими значительные миграции (антилопы, лошади, зебры и др.).

Выход на открытые пространства, завоевание степей (сходный процесс происходил и в тундрах) — всё это вело к увеличению размеров стада, переходу от семейно-группового к стадно-стайному образу жизни. Увеличение численности ведёт, в свою очередь, к дифференциации функций между его членами, к усложнению иерархии в группе.

Усложнение коммуникаций, укрупнение социальных (в этологическом смысле этого понятия) групп ведёт к тому, что на смену одним сигналам из внешнего мира, игравшим ведущую роль, приходят другие сигналы, воспринимаемые другими органами чувств.

Запах и обоняние, важные коммуникативные механизмы лесных животных, в открытых ландшафтах уже не могут играть столь существенной коммуникативной роли при контакте на большом расстоянии между многими десятками и сотнями животных.

Зрение — достаточно быстрый способ улавливания информации от ограниченного числа сочленов — не может выдержать сравнения со слухом при увеличении размеров стада, хотя в стадах с одним лидером зрительные сигналы могут играть существенную роль в поддержании единого информационного пространства и в открытых ландшафтах.

Однако в стаде с многими членами гораздо более важными становятся звуковые сигналы. В итоге в открытых ландшафтах доминирующими становятся звуковые сигналы и слух, а зрение, запах и обоняние отходят на второй план. Это ведёт к усложнению системы звуковых коммуникаций, состоящих из нескольких десятков смысловых сигналов у обитателей открытых пространств.

Млекопитающие палеогена были представлены преимущественно мелкими формами, экологически тесно связанными с лесными и озёрно-болотными ландшафтами. Несмотря на то, что в палеогене произошла дифференциация млекопитающих на различные систематические группы (хоботные, хищные, приматы, насекомоядные, копытные, грызуны), в целом они оставались примитивными формами, и многие из них вымерли в конце неогена.

Развитие наземной фауны и её расселение определялись климатическими и палеогеографическими обстановками. Благодаря достаточно высокой орошаемости периферических зон переменного влажного климата, распространились животные, ведущие полуводный образ жизни.

Большую роль в расселении животных в условиях развития обширной трансгрессии сыграли «континентальные мосты» между постепенно расходящимися материками. Изоляция материка приводила к развитию эндемичной фауны. Так, напр., изоляция Австралии, начиная с палеогена, привела к тому, что только в её пределах продолжают существовать примитивные сумчатые млекопитающие; сумчатые, неполнозубые и первые приматы — в Южной Америке, изолированной от других с палеогена.

В Евразии наземная фауна палеогена была весьма разнообразна. В течение большей части палеогена здесь существовала так называемая бронотериевая фауна. Название бронотериевая фауна получила от типичного для экологической группировки крупных непарнокопытных травоядных млекопитающих —

бронотерия. Бронотерии придерживались болотистых участков. К ним относились древнейшие носороги — аминодонты, крупные эптелодонты, примитивные парнокопытные — антракотерии, тапирообразные и др. Все они обитали во влажных и заболоченных лесах, заиленных речных поймах, заболоченных низинах и бессточных мелководных озёрах.

Индрикотериевая фауна была более разнообразной и состояла из обитателей саванн, заболоченных лесов и болотистых ландшафтов. В саваннах обитали крупные индрикотерии, достигавшие высоты 7-8 м, разнообразные грызуны, а из пресмыкающихся — пресноводные черепахи.

В палеогене возник и ряд новых форм, в частности гигантские носороги, хищники — креодонты. Гигантские носороги обладали широко поставленными, подвижными пальцами ног, что обеспечивало им большую площадь опоры. В лесных районах появились предки лошадей — небольшие животные с пальцеходными ногами.

Мел палеоценовый рубеж не характеризуется резкой переменой семейственного состава фауны насекомых, но характеризуется низким темпом архайзации: фауна позднего мела на уровне семейств имела уже в значительной мере кайнозойский облик. Озёрные (лимнические) комплексы палеогена бедны. Обычно они включают только домики ручейников, реже — водных двукрылых. Неогеновые комплексы насекомых Северной Азии изучены

слабо, причём наиболее богатые из местонахождений связаны не с озёрами, а с прибрежно-морскими отложениями. В дальневосточных миоценовых отложениях обнаружены домики ручейников и водные двукрылые, но не отмечены ни подёнки, ни стрекозы. В местонахождении Чон-Туз в Киргизии найден очень бедный комплекс, включающий гребляка-диакорикс и нимф одного вида из стрекоз. Предполагается, что обогащение энтомофаун в конце палеогена и неогена было связано с формированием биотопа подводных зарослей погружённых макрофитов (Калугина, Жерихин, 1975).

На уровне семейств фауны миоцена и олигоцена выглядят практически современными (Алексеев и др., 2001), отличаясь лишь отсутствием в ископаемом состоянии малочисленных и узкоареальных групп, которые В.В. Жерихин (1978) называл «практически вымершими». Даже у наземных позвоночных с их гораздо более высоким темпом образования таксонов высокого ранга (Расницын, 1987) происхождение последних двух семейств (*Arvicolidae* и *Hominidae* s. str.) относится к миоцену (Раутиан, Сенников, 2001).

ПАЛЕОЦЕН (70-55 млн. лет назад). В Северной Евразии в палеоцене и эоцене был субтропический климат и здесь формировалась тургайская флора* — хвойно-широколиственные листопадные леса.

На протяжении всего палеогена прогрессивно растёт число современных родов насекомых. Уже в олигоцене они, по-видимому, количественно преобладают над вымершими.

Конечно, темпы и масштабы эволюции различных таксонов не были одинаковыми. В зависимости от древности и экологических особенностей группы они могли иногда заметно отличаться от средних для класса. Современные фауны насекомых в общих чертах сложились в конце мела — начале палеогена, на разных континентах в разное время. Можно отметить, что формирование кайнозойских комплексов в Северной Азии шло, вероятно, с запаздыванием (по крайней мере, по сравнению с Северной Америкой); в связи с этим мезозойские реликты в Северной Азии существовали сравнительно долго.

Изменения фаун насекомых на протяжении палеоген-неогена сводились почти исключительно к миграциям. Возникновение тех или иных фаунистических комплексов не имело места. В связи с тем, что место возникновения группы в большинстве случаев не известно, в настоящее время можно узнать пути, по которым происходил обмен фаунами, но обычно нельзя указать направления миграций. Все или почти все связи фаун были, вероятно, двусторонними.

Фауна насекомых тропических районов в палеогене лишь незначительно отличалась от рецентной фауны тех же районов, во всяком случае, в Азии, Америке и, несколько меньше, в Австралии. Сходство древних фаун с рецентными имеется здесь преимущественно на родовом, а в некоторых случаях даже на видовом уровнях.

Из палеогеновых фаун внетропических районов наиболее близка к современной фауна южных частей Северной Америки. На севере здесь имели место более крупные изменения. Однако фауна юга Северной Америки характеризовалась (особенно в эоцене и, вероятно, раньше) примесью неотропических групп. Помимо того, в её состав входили некоторые группы, распространённые ныне только в восточном полушарии, причём в

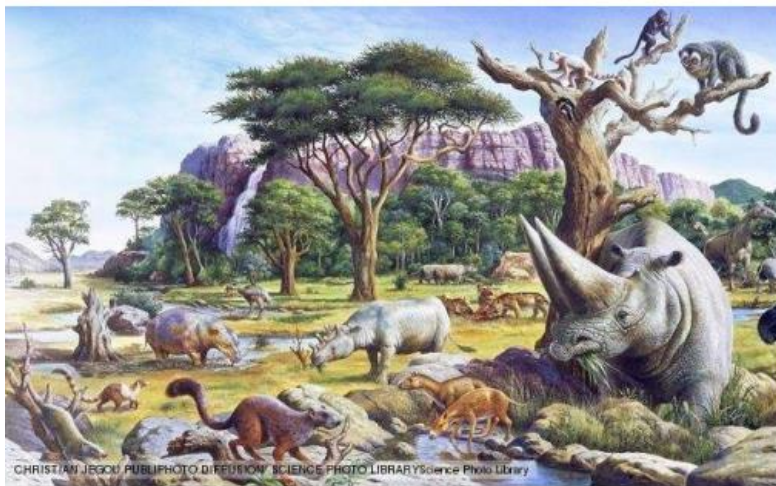


Рис 7.1.2. Палеоген (66-23 млн. л.н.). происходит быстрая диверсификация млекопитающих, птиц, продолжает диверсификация цветковых растений и сопутствующих насекомых (опылителей, фитофагов и др.) вначале в условиях теплого, но затем после отделения Антарктиды от южной Америки начинаются оледенения (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

различных его областях. Число таких групп было максимальным, по-видимому, в олигоцене. В палеогеновое время Северная Америка, несомненно, была связана через Атлантику с Европой. Связи с Азией через Берингию были менее прочными, но в конце эоцена или начале олигодена, по-видимому, имело место массовое вселение в Северную Америку азиатских форм именно этим путём. Вообще, берингийский путь миграций мог использоваться тургайскими группами; проникновение же в Америку полтавских элементов происходило через Европу. То же самое касается и миграций противоположных направлений.

Европа в палеогене обладала очень сложной фауной насекомых. В её составе имеются группы, близкие к современным — палеоарктическим, ориентальным, неарктическим, неотропическим, австралийским и эфиопским. Произвести оценку их соотношения в палеогеновых фаунах более или менее точно нельзя. Однако в целом в эоцене преобладали американские формы, в меньшем количестве встречались ориентальные и австралийские и, наконец, эфиопские. При этом ориентальные и австралийские группы должны рассматриваться вместе, поскольку миграция последних могла идти через Полтавскую область. Неизвестно, существовала ли связь Европы с Южной Америкой; возможно, в европейской фауне были представлены те нетропические группы, которые в палеогене существовали и в Северной Америке. Связь с Африкой была весьма своеобразной. Поскольку в палеогене Европы представлены только южноамериканские группы, а экваториальные африканские отсутствуют, можно думать, что здесь имела место какая-то связь через Атлантику, а не непосредственно через Африку. Мадагаскарские группы могли проникнуть в Европу через Азию, хотя существование такой связи вызывает некоторые сомнения. Вопрос о положении границы Полтавской и Тургайской областей в Европе требует дальнейшего изучения. В олигоцене она, по-видимому, сместилась по сравнению с эоценом к югу. Однако в олигоцене даже на севере Европы ещё существовал целый ряд полтавских групп. Их обилие делает целесообразным выделение тургайской части Европы в особую подобласть Тургайской биогеографической области.

Современные внетропические части Азии в основном находились в пределах Тургайской области, но на юг этих районов проникало довольно значительное количество полтавских групп. В целом фауна обнаруживает много общих черт с североамериканской. Наиболее своеобразная особенность палеогеновой энтомофауны Тургайской Азии — это сравнительно высокий процент мезозойских реликтов. В пределах Тургайской области сформировалась основа рецентной палеоарктической фауны; при этом современные бореальные фаунистические комплексы сложились, вероятно, не в арктических, а в горных районах.

В начале палеоценовой эпохи фауна млекопитающих оставалась, по существу, той же, что и в позднемеловое время. В ней были представлены лишь группы, возникшие ещё в мезозое: растительноядные многобугорчатые, внешне напоминавшие грызунов, но родственные однопроходным — прототериям, а также архаичные представители сумчатых и плацентарных — мелких животных, питавшихся, в основном, насекомыми. Южная Америка вскоре после начала палеоцена была отделена от других континентов, в результате чего её фауна развивалась длительное время в условиях изоляции.

К середине палеоцена от примитивных насекомоядных возникли всеядные и растительноядные формы. Начало растительноядной приспособительной эволюции положили архаичные копытные — кондилартры (*Condylarthra*), во многом сохранившие черты хищного животного. У них были сильно развиты клыки, а коренные зубы имели хотя и низкие, но широтные коронки, пригодные для перетирания не особенно жёсткой растительной пищи. Произошли изменения и в скелете, в частности, были утрачены ключицы, а концевые фаланги пятипалой кисти и стопы, по крайней мере, у некоторых форм, были заложены небольшие копытца (*Phenacodus*) — приспособления локомоторного аппарата к быстрым монотонным движениям конечностей при беге. Позднее появились более приспособленные и специализированные формы.

В палеоцене и эоцене появились такие прогрессивные группы растительноядных млекопитающих, как непарнокопытные (*Perissodactyla*), парнокопытные (*Artiodactyla*), грызуны (*Rodentia*), зайцеобразные (*Lagomorpha*) и ряд других. Их быстрая адаптивная радиация привела к вымиранию архаических групп растительноядных зверей (многобугорчатых).

*Теплолюбивые реликты с доминированием *Picea sect. omoria*, *Ostrya*, *Corylus* (липы, вяз, хмелеграба, орешника и др.), мезофитных трав — *Campania*, *Rumex*, *Plantaginaceae*, вероятно, входивших в состав луговых сообществ береговой зоны озёр, небольших участков реликтовых лесов с теплолюбивой тургайской флорой.

ЭОЦЕН (55-35 млн. лет назад). Максимум трансгрессии пришёлся на середину эоценовой эпохи, после чего начался регрессивный этап развития. Морское осадконакопление было характерно для геосинклиналей. Осадконакопление от хемогенных до грубых происходило в областях, примыкавших к крупным поднятиям. На суше наряду с денудацией шло формирование аллювиальных, озёрных, эоловых и различных склоновых осадков. Они накапливались на обширных аккумулятивных низменностях и в пределах межгорных и предгорных впадин, располагавшихся по периферии платформ.

В кайнозой наиболее ярко проявилась взаимосвязь тектоники, гидротермальной активности и климата в период между ранним и средним эоценом — 55-45 млн. лет назад. Это время характеризуется генеральной перестройкой положения срединно-океанических хребтов и спрединговых центров, резким возрастанием гидротермальной активности и, как следствие, — интенсивным выделением в атмосферу CO₂. Это привело к глобальному «парниковому» эффекту и значительному изменению климата планеты (Ясаманов, 1985).

Временной интервал с раннего до среднего эоцена отличается наиболее тёплым климатом.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ. Особенно заметные изменения произошли в фауне позвоночных, представленные оленьками и другими копытными, древнейшими предками лошадей (эогиппус) и слонов (меритерий). В море появились морские коровы и зубатые киты.

Начало линии лошади положил эогиппус — небольшой, величиной с кошку, зверёк. Жил он в густых лесах, в кустарниках, от врагов прятался в папоротниках и высокой траве. Это было примерно 50 млн. лет назад. У него три пальца на задней ноге и четыре на передней, которые годились для того, чтобы ходить по зыбким мхам и опавшей листве своего первоначального обиталища и не проваливаться. Остатки эогиппусов (около десяти разных видов) найдены в Англии и других европейских странах, а также в Америке. Высота в холке у разных представителей рода эогиппус составляла от 25 до 50 см.

Но учёные убеждены, что существовали ещё более древние предки лошади, чем эогиппус. У них на ногах должно было быть по пять пальцев. У эогиппуса эти «лишние» пальцы почти уже исчезли: они сохранились лишь в виде маленьких косточек. Ископаемые остатки пятипалых предков лошади пока ещё не найдены. Эти предки лошади, как полагает известный палеонтолог О. Абель (Abel, 1929), были похожи на таких же далёких предков тапиров и носорогов и, очевидно, произошли от одного корня, от общего прародителя непарнокопытных.

Впрочем, в эоцене жили не только прямые прародители современной лошади. В это время существовал ещё палеотерий, от которого произошёл ламбдотериум, отдалённо похожий на лошадь. От него через целый ряд промежуточных предков произошли рогатые «кони»: в Восточной Азии — эмболотерий с рогом на носу, похожим на лопату; в Северной Америке — бронтоотерий.

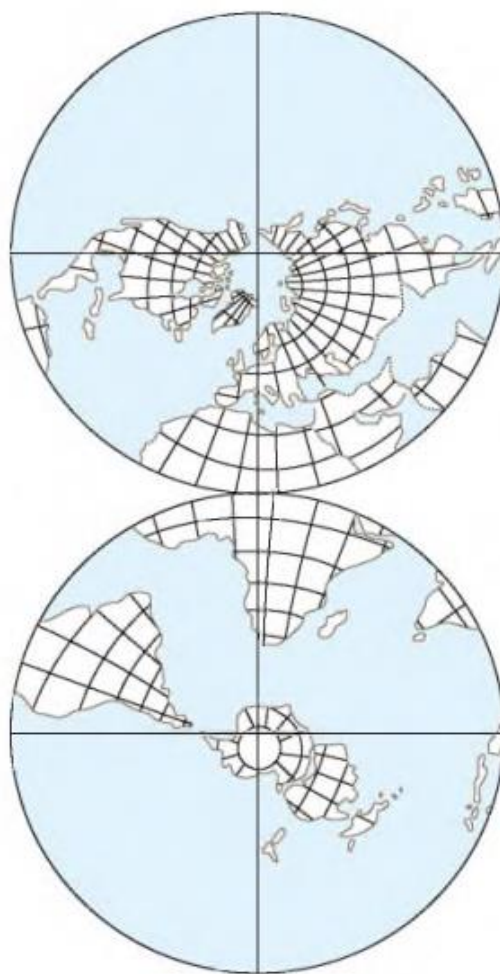
В эоцене же на земле появился меритерий — древний предок всех представителей отряда хоботных, в котором числятся два современных вида слонов и более трёх сотен вымерших. Наиболее известные представители отряда в древней истории земли были: динатерии, ринхотерии, а также мастодонты и мамонты. Меритерий был немногим больше свиньи. На морде возвышался небольшой хоботок — объединённые воедино нос и верхняя губа, ставший у его эволюционных потомков хоботом. У них также были зачатки бивней (удлинённые вторые резцы) — чуть торчали изо рта верхние и нижние мини-бивни как, напр., у мастодонтов. Почти у всех представителей этой линии были четыре бивня: пара в нижней челюсти и пара в верхней. Верхние бивни у некоторых видов достигали трёх метров. Самые древние и примитивные мастодонты произошли от меритерия на старой прародине всех хоботных, в Египте, откуда и начались их дальние странствия по всем континентам. Из Северной Африки они проникли в Аравию, оттуда — в Европу, затем — на восток (в Сибирь и Монголию, через перешеек на месте нынешнего Берингова пролива устремились в Северную Америку, из неё — в Южную). Путешествие длилось миллионы лет. По пути мастодонты менялись: и самые поздние из них были уже не ниже слона.

В палеогене, помимо млекопитающих, процветали и многие другие группы наземных позвоночных. Во влажных лесах, в пресных водоёмах в изобилии встречались бесхвостые и хвостатые земноводные. В более открытых местообитаниях жили многочисленные ящерицы и змеи; на суше, в пресных водоёмах и в морях — разнообразные черепахи. Потомки архозавров, птицы, достигли в кайнозое подлинного расцвета, став самой многочисленной видами группой наземных позвоночных.

ОЛИГОЦЕН (35-25 млн. лет назад). **ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ.** В олигоцене под влиянием наступавшего и прогрессивно развивавшегося похолодания (рис. 7.1.3) климатические границы сместились в сторону экватора. Тургайская и полтавская флоры всё более уступали системообразующее положение. Господство окончательно перешло к бореальным хвойным лесам. Широкое распространение также получили лиственные деревья — берёза, ольха, тополь, ива. В связи с усилением похолодания, расширились области аридизации климата и в умеренном поясе впервые возникла экосистема *саванно-степей* и *лесостепей*.

Во второй половине палеогена началось постепенное глобальное похолодание климата, которое прогрессировало в неогене. Процесс похолодания был весьма медленным и постепенным. В это время всё более отчётливо проявляется климатическая зональность.

В середине олигоцена начался процесс прогрессивного похолодания, который был наиболее заметен в умеренных и особенно в высоких широтах. С этого времени в высоких широтах появляется и постепенно



расширяется климатическая зона, в которой метеорологический режим напоминает современные климатические условия умеренных широт. В этой зоне температура воздуха зимой опускалась ниже нуля, что делало возможным образование сезонного снежного покрова. Одновременно в удалённых от океанов районах континентов усиливалась континентальность климата.

Процесс похолодания не был равномерным. В отдельные эпохи происходили потепления, которые, однако, не изменили общей тенденции к усилению термической зональности, обусловленной снижением температур в высоких широтах. Этот процесс ускорился в плиоцене, когда, по-видимому, расширилось возникшее в олигоцене континентальное оледенение в Антарктиде, существующее до настоящего времени (Ясаманов, 1985).

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ. Все формы древнейших лошадей в Европе вымерли, а дальнейшая эволюция этой линии переносится в Америку. Там ближайший потомок эогиппуса — орогиппус — дал начало трехпалому мезогиппусу. Развитие параллельных линий лошади также шло быстро. В олигоцене жили также титанотерии (потомки бронтотериев), которые предстояло вымирание — американских, в нижнем олигоцене, а азиатские — чуть позже, в среднем олигоцене.

Бронтотерии были обитателями сырых побережий обширных озёр, окаймлённые зарослями тростников и водолюбивыми кустарниками. Климат был мягким, на суше росли широколиственные леса с сочным травянистым покровом. В нижнем олигоцене произошло изменение климата и растительных сообществ, которые, по-видимому, и была основной причиной исчезновения этих гиперморфных животных.

Древнейший из носорогов (гирахиус) размером был с волка. Он близкий родич древних лошадей и, возможно, пишет известный палеонтолог А. Ромер (Romer, 1966), произошёл «от формы, почти тождественной с эогиппусом». Наиболее известные гирокодонты (бегущие носороги) хорошо бегали, но и в воде чувствовали себя превосходно. Многие из них жили в реках, почти не выходя на сушу. От них происходят аминодонты (водяные носороги), очень похожие на современных бегемотов. Прародина водяных носорогов — Северная Америка; затем они через Аляску и по мосту, соединявшему её с Чукоткой, перешли в Азию и добрались до Центральной Азии (их остатки найдены в песках и сланцах пустыни Гоби, Монголия). В это же время жили и моропусы из семейства халикотериев — близкие родичи носорогов, тапиров и лошадей. Они знамениты тем, что на конечностях имели когти. Ростом они были примерно с лошадь и очень похожи на неё и головой, и шеей, и передней половиной корпуса. Задняя половина корпуса была похожа на тапира. Жили моропусы очень долго — некоторые азиатские разновидности дожили до плиоцена и даже плейстоцена. В это время появились первые обезьяны и усатые киты.

7.2. НЕОГЕН (25-2 млн. лет назад)

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. Несмотря на небольшую продолжительность в геологическом масштабе времени, всего 20—24 млн. лет, неогеновый период является одним из важнейших периодов геологической истории Земли. За этот период земная поверхность приобрела современные черты, вступила в новую фазу своего развития, возникли ранее неизвестные ландшафтно-климатические обстановки и появились прямые предки человека.

В течение неогенового периода необычайно высокой активностью обладали тектонические движения, которые привели к поднятию крупных участков земной коры и сопровождались складчатостью и внедрением интрузий. В результате этих движений возникли и приобрели современные черты горные системы Альпийско-Гималайского пояса, западных цепей Кордильер и Анд, а также островных дуг. Одновременно с ними сильно активизировались движения по древним и вновь возникшим разломам. Они вызвали разноамплитудные глыбовые перемещения и привели к возрождению горного рельефа на окраинах древних и молодых платформ. Различная скорость и разный знак перемещений блоков способствовали образованию контрастного рельефа от высоких плато и плоскогорий, расчленённых речными долинами, до высокогорных массивов со сложной системой хребтов и межгорных впадин. Процессы активизации, приведшие к возрождению горного рельефа, сопровождались интенсивным магматизмом.

Первопричиной столь активной перестройки на континентах явилось продолжавшееся перемещение и столкновение крупных литосферных плит. В неогеновом периоде завершилось формирование современного облика океанов и береговой линии континентов. Столкновение жёстких литосферных плит привело к образованию горных хребтов и массивов. Так, в результате столкновения Индостанской плиты с Евразией



Рис. 7.1.3. Положение литосферных плит и континентов в олигоцене

появилась мощная горная система Гималаев. Перемещение Африки в северном направлении и столкновение с Евразией привело к сокращению ранее обширного океана Тетис и формированию высоких гор, окружающих современное Средиземное море. Движение материков привело к формированию огромного горно-складчатого Альпийско-Гималайского пояса, который и до сих пор ещё не сформировался окончательно (Ясаманов, 1985).

Другая величайшая горная цепь Земли — Анды — появилась в результате столкновения литосферной Южно-Американской плиты с океанической плитой Наска, расположенной в юго-восточной части Тихого океана, где также продолжают активные горообразовательные процессы.

На востоке Азии (с Корякского нагорья до о-ва Новая Гвинея) располагается Восточно-Азиатский пояс, где до сих пор продолжают активные тектонические движения и вулканизм.

Значительные перемещения литосферных плит и их столкновения в пределах консолидированных жёстких участков вызвали образование глубинных разломов. Движения вдоль этих разломов значительно изменили облик Земли. На западе Северной Америки глубинный разлом отделил от материка полуостров Калифорнию, в результате чего образовался Калифорнийский залив.

В течение неогена окончательно исчез некогда величайший океан — Тетис, который разделял два крупнейших материка — Евразию и Гондвану. В результате перемещения литосферных плит площадь океана сильно уменьшилась, и в настоящее время его реликтами являются Средиземное, Чёрное и Каспийское моря (рис. 7.2.1).

В течение неогенового периода климатические условия на Земле приближались к современным. Абсолютное господство континентальных условий на материках, резко выраженные контрасты наземного рельефа, наличие высоких и протяжённых горных систем, уменьшение площади Арктического бассейна и его относительная изоляция, сокращение размеров Средиземного моря и многих окраинных морей — всё это оказало существенное влияние на климат неогена. В целом в неогене прогрессировало глобальное похолодание климата, начавшееся во второй половине палеогена. Процесс похолодания был весьма медленным и постепенным. Завершилось оно в плейстоценовой эпохе антропогена развитием нового великого оледенения. Всё более отчётливо проявляется климатическая зональность, легко прослеживаемая по преобразованию флоры. Теплолюбивая флора в Евразии постепенно отступала к югу, сменяясь в умеренной зоне листопадными и хвойными лесами.

Простирающиеся климатических поясов приближалось к современному — широтному. По обе стороны от экватора располагались экваториальный и два тропических пояса. В их пределах на континентальных поверхностях в условиях высокой увлажнённости формировались мощные латеритные покровы и произрастали тропические влажные леса. В морях обитали исключительно теплолюбивые представители фауны — кораллы, коралловые полипы, мшанки, разнообразные брюхоногие и двусторчатые моллюски и т.д.

Для тропиков были характерны наивысшие значения температур. В прибрежных участках морских бассейнов среднегодовые температуры обычно превышали 22°C. На периферии тропического пояса к северу и югу от экватора в течение миоценовой эпохи (в соответствии с изменением климатических условий) менялся тип растительности. Тропические дождевые леса сменялись субтропическими ксерофильными, а вечнозелёные формы сменялись хвойными и широколиственными. В пределах субтропического пояса располагались влажные и относительно засушливые ландшафты.

Природные условия субтропического пояса в миоцене подвергались сильным изменениям: с одной стороны, под воздействием наступающего похолодания, а с другой — в результате усиления континентальности климата. В лесах исчезли представители вечнозелёных ассоциаций, а затем теплолюбивые хвойные и даже некоторые широколиственные. В середине миоценовой эпохи среднегодовые температуры в субтропическом поясе составляли 17-20°C, а в конце миоцена они повсеместно понизились на 3-5°C (Ясаманов, 1985).



Рис. 7.2.1. Положение литосферных плит и океанов в неогене

Неоген характеризуется высоким положением материков (теократическая эпоха), чему соответствовала наибольшая степень осушения территории за весь фанерозой (с этим связано отмеченное выше преобладание открытых сухих ландшафтов в конце палеогена и в неогене).

В целом для климата неогена были характерны следующие особенности: прогрессивное похолодание, распространившееся от высоких широт, и появление ледовитости в полярных областях; существенное обострение температурных контрастов между высокими и низкими широтами; обособление и резкое преобладание континентального климата. Похолодание, прогрессивно развивавшееся с начала неогена, наиболее сильно отразилось на климате полярных и умеренных широт и выразилось в значительном разрастании покровного оледенения Антарктиды. Первые льды возникли в горных областях Антарктиды ~20-22 млн. лет назад. В дальнейшем ледники переместились на равнины, и их площадь особенно сильно возросла в середине неогена. После

кратковременного потепления ~5 млн. лет назад вновь наступило похолодание. Оно привело к сужению экваториального, тропического и субтропического поясов и расширению площади аридного климата.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ.

Под воздействием многих факторов в неогене бурную эволюцию испытывал органический мир. Животное и растительное царство приобрело современные черты (рис. 7.2.2). В это время впервые возникли ландшафты *тайги*, *горных* и *равнинных степей*.

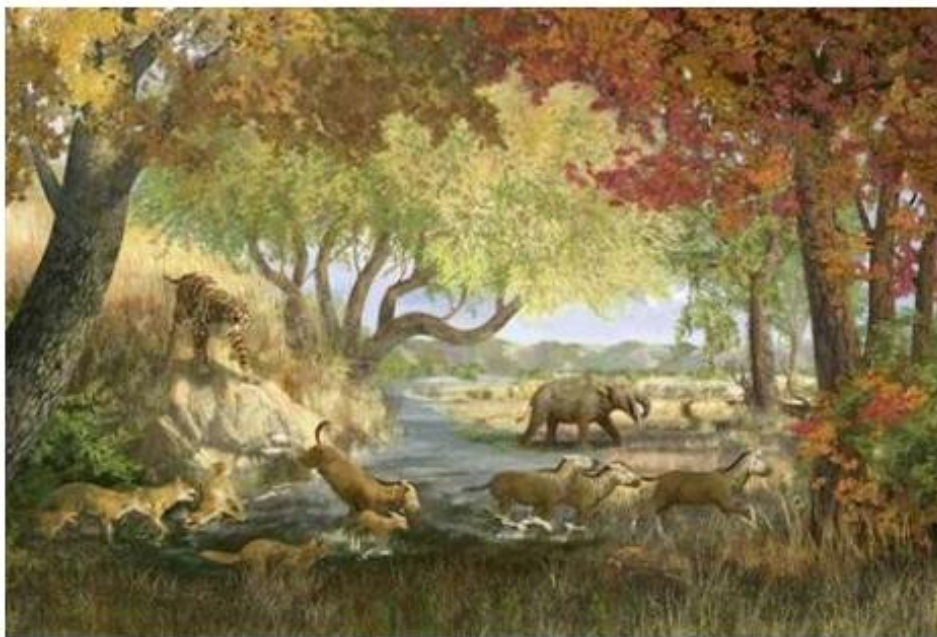


Рис. 7.2.2. Неоген (23-2.6 млн. л.н.). Видны следы похолодания. Началось широкое распространение травянистых биомов (саванн и степей) с богатой фауной травоядных. Появились человекообразные обезьяны, а в 6-7 млн. л.н. назад – гоминиды.

В экваториальных и тропических областях были распространены влажные леса или саванны. Обширные пространства покрывались своеобразными лесами, напоминающими современные дождевые леса низменностей Калимантана. В составе тропических лесов произрастали фикусы, банановые, пальмы, бамбуки, древовидные папоротники, лавры, вечнозелёные дубы и т.д. В районах с сильным дефицитом влаги и сезонным распределением осадков располагались саванны.

В умеренных и высоких широтах дифференциация растительности была значительнее. Лесная растительность в начале неогена характеризовалась разнообразием и богатством видов. Довольно большим развитием пользовались широколиственные леса, в которых ведущая роль принадлежала вечнозелёным формам. В связи с усилением засушливости здесь появились ксерофильные элементы, давшие начало *средиземноморскому типу растительности*. Для этой растительности было характерно появление в составе вечнозелёных лавровидных лесов маслин, грецкого ореха, платанов, самшитов, кипарисов, южных видов сосен и кедров.

К биому средиземноморского типа относятся ландшафты с преобладанием склерофильных вечно- или зимнезелёных кустарников, характерные для районов со средиземноморским (теплоумеренным или субтропическим летнесухим) климатом и бедными почвами. Эти районы располагаются в настоящее время дизъюнктивно в северном и южном полушариях между субтропическим антициклоническим поясом и областями зарождения циклонов в средних широтах.

Среды средиземноморского облика встречаются и экстраординально на аномальных почвах, особенно на серпентинитах. С ними физиономически сходны также, с одной стороны, некоторые субтропические и тропические жёстколистные редколесья, с другой — кустарниковые и кустарничковые пустоши умеренных зон, которые не всегда легко отграничить от биомов средиземноморского типа. Примером могут служить вересковые ландшафты Франции и Северной Испании, образующие переход от приатлантических эриковых пустошей к типично-средиземноморской гарриге: в кантабрийских ландшафтах вереск сочетается с характерными для гарриги кустарниковыми бобовыми (дрок, ракитник и др.) и ладанником.

Сами средиземноморские сообщества весьма разнообразны. В Средиземноморье, напр., наблюдаются переходы от сосново-дубовых редколесий через маквис с кустарниковыми дубами и можжевельниковые сообщества, переходящие типичной гарриге с колючими кустарниковыми бобовыми, ладанником и розмарином и, далее, к тимьянникам и колючеподушечникам с дроком и кустарниковыми астрагалами. Ещё лучше выражены межрегиональные различия. Роль деревьев, напр., значительна в Средиземноморье, особенно в Австралии с её плавными переходами от скрэба к сухим эвкалиптовым лесам, но невелика в чапарале и падает почти до нуля в финбоше; доля колючих растений велика в Средиземноморье, чапарале и чилийском маторрале, но низка в Австралии и Южной Африке; в Австралии и Чили мало суккулентов, богато представленных в финбоше, тогда как рестионидные гемикриптофиты характерны для Австралии и Южной Африки.

Для биомов средиземноморского типа характерен, прежде всего, низкий уровень использования первичной продукции консументами как в пастбищных, так и в детритных пищевых цепях. Эта особенность хорошо объясняется климатическим режимом.

Средиземноморский климат ограничивает деятельность консументов первого порядка как прямо, так и косвенно.

Для фитофагов прямое климатическое ограничение связано с пиком прироста фитомассы в наиболее прохладный и дождливый период, когда флуктуации погоды не позволяют растительной беспозвоночным достичь высокой численности и поддерживать постоянно высокую активность. Наибольшей питательной ценностью обладают молодые листья, но именно они оказываются малодоступными из-за неблагоприятной погоды. Мортмасса опада, напротив, накапливается преимущественно в сухой и жаркий сезон, когда дефицит влаги лимитирует активность сапрофагов. В результате биологическое разрушение опада происходит медленно, за 3-5 лет.

Жёсткие листья крайне малопитательны из-за очень низкого содержания азота, механически защищены от поедания неспециализированными потребителями и содержат много фенолов и других антифидантов, а потому обычно слабо поедаются как фито-, так и сапрофагами. Дополнительно фитофагия ограничивается значительной мозаичностью растительного покрова, при которой узкоспециализированные фитофаги не достигают высокой численности.

Интересное исключение составляют австралийские склерофилльные сообщества. Как разнообразие, так и численность фитофагов в них высоки, а потребление фитомассы оказывается даже аномально интенсивным именно из-за её низкой питательности, заставляющей потребителей для получения необходимых питательных веществ перерабатывать много корма.

Из-за низкого уровня потребления первичной продукции в биомах средиземноморского типа накапливается большой запас сухой и малопитательной подстилки, на 70-80 % состоящей из листового опада. Эта подстилка, препятствуя возобновлению, должна была бы делать сообщества средиземноморского типа неустойчивыми во времени; этого, однако, не происходит, поскольку биомы этого типа повсюду характеризуются высокой частотой пожаров. Пожары в биомах средиземноморского типа являются в значительной степени природным феноменом. Система обнаруживает авторегуляторные свойства: при снижении частоты пожаров они становятся более сильными и разрушительными из-за увеличения запаса горючего материала. Историческая типичность регуляторного возгорания в биомах средиземноморского типа подчёркивается широким распространением адаптации к пожарам у его обитателей. Растения обычно обладают запасом спящих почек, способны к корневому возобновлению, устойчивы к нагреву стволов и семян, их всходы легко приживаются на открытых участках; животные способны к миграциям, обладают оппортунистическими стратегиями питания и высокими расселительными потенциями и др.

Косвенно о высокой адаптированности сообществ к огню свидетельствуют и слабо выраженные во многих районах послепожарные сукцессии, которые в таких биомах часто сводятся к изменениям относительной роли одних и тех же видов.

Таким образом, в биомах средиземноморского типа пожары являются постоянно действующим фактором и играют важную роль в функционировании экосистемы, обеспечивая возврат в её оборот биогенов, связанных в мортмассе опада, и компенсируя тем самым низкую эффективность биологической переработки мортмассы, выступают своего рода небиологическими редуцентами, действующими эпизодически, но чрезвычайно быстро, и придающими обороту системы чрезвычайно своеобразную, многолетнюю ритмику.

Важную роль в распределении растительности играл рельеф. На предгорных, обильно увлажнённых и заболоченных низменностях располагались заросли тиссовых, таксодиумов и папоротников. На склонах гор росли широколиственные леса, в которых доминировали субтропические формы; выше они сменялись хвойными лесами, состоящими из сосны, пихты, тсуги и ели.

При перемещении в сторону полярных областей в составе лесов исчезали вечнозелёные и широколиственные формы. Хвойно-широколиственные покрытосеменные форм от ели, сосны и секвойи до ивы, ольхи, берёзы, бука, клёна, ореха, каштана. В аридной области умеренных широт располагались бореальные аналоги саванн — степи. Лесная растительность была распространена по долинам рек и на побережьях озёр.

В связи с похолоданием, усилившимся в конце неогена, возникли и получили широкое распространение новые зональные типы ландшафта — *тайга*, *лесостепь* и *тундростепь*.

До настоящего времени всё ещё окончательно не решён вопрос о месте возникновения тайги. Гипотезы о приполярном происхождении тайги связывают образование таёжных компонентов в приполярных районах с постепенным распространением её к югу по мере наступления похолодания. Другая группа гипотез предполагает, что родиной таёжных ландшафтов была Берингия — область суши, включающая современную Чукотку и обширные участки шельфовых морей северо-востока России. Филогенетическая гипотеза рассматривает тайгу как ландшафт, возникший за счёт постепенной деградации хвойно-широколиственных лесов по мере похолодания и уменьшения влажности. По другой гипотезе тайга возникла в результате вертикальной климатической зональности: таёжная растительность вначале развивалась в высокогорье, а затем, с похолоданием, переместилась вниз к современной зоне распространения. В конце неогена таёжные ландшафты занимали уже обширные пространства Северной Евразии и Северной Америки. Тундровые и тундростепные биомы являются производными бореальных сукцессионных систем при ужесточении условий среды. Такой биом, несомненно, имеет позднекайнозойское происхождение и демонстрирует черты молодых систем: сукцессии слабоорганизованы и цикличны, а коадаптивные биотические взаимодействия мало развиты. То, что в высокой Арктике вместо настоящей тундры ещё в плейстоцене существовали открытые лесотундровые ландшафты, сейчас надёжно документировано. Однако предки современных тундровых таксонов могли специализироваться к сериальным болотным и пустошным местообитаниям, равно как и к альпийским условиям задолго до появления зональных тундровых ландшафтов. Их распространение в плейстоцене на огромные территории вело к возникновению новых нишевых комбинаций, которые являются областью коадаптации. Повторяющиеся пульсации тундровых и тундростепных ландшафтов во время циклов оледенения/межледниковья с экспансией первых во время влажных межледниковий, а вторых — при более засушливых условиях оледенения затрудняли приобретение стабильных коадаптаций. Способность к саморегуляции тут ограничена, однако отмечается интересная параллель с регулирующей пожарами: плотный моховой покров сильно ограничивает оттаивание почвы летом, так что верхняя граница вечной мерзлоты является частично биотически регулируемой.

На рубеже неогена и антропогена вследствие похолодания и усиления засушливости в лесной формации особо выделились травянистые растительные сообщества степного типа. В неогене начались процессы «великого остепнения равнин». Вначале степи занимали ограниченные районы и часто чередовались с лесостепями. Степные ландшафты формировались в пределах внутриконтинентальных равнин умеренного пояса с переменным влажным типом климата. В аридном климате образовались *полупустыни* и *пустыни*, главным образом, за счёт сокращения саваннных ландшафтов.

По палеонтологическим данным пустынные биомы более молоды, чем современные травяные и кустарниковые биомы средиземноморского типа. Самые большие из современных пустынь распространились в голоцене, когда бесплодные земли заместили саванны и степи, существовавшие ранее на этих территориях; лучше всего известен пример Сахары. Остальные пустыни также молоды, их возраст — от позднечетвертичного до четвертичного, а основное их распространение произошло совсем недавно (Жерихин, 2003). Способность к саморегуляции современных пустынных сообществ очень слаба. Набор коадаптаций чрезвычайно ограничен, что особенно хорошо видно при сравнении с высоким разнообразием паразитических адаптаций к специфической абиотической среде. Эта ситуация хорошо объясняется, если члены системы имеют долгую историю специализации в пионерных ксеросериальных обстановках других систем (таких как дюны или солончаки), но лишь кратковременный опыт взаимодействия друг с другом. Есть, однако, и биотический агент, способный, по крайней мере, в принципе, поддерживать пустынные местообитания — роющие животные. Значение их деятельности велико и разнообразно: они удаляют поверхностную подстилку и обновляют бесплодную поверхность субстратов, играют большую роль в генезисе почв, перераспределяя вещество субстрата в вертикальном и горизонтальном направлениях, создают укрытия с гораздо более благоприятным микроклиматом, используемые множеством других организмов и т.д.

МИОЦЕН (25-10 млн. лет назад). 20-15 млн. лет назад на Земле произошли большие изменения. Там, где были равнины, начали вздыматься горные хребты. На большей части планеты влажный климат сменился сухим. Тропические леса быстро исчезали, уступая место степям. Бурно разрослись травы.

Интенсивные тектонические движения привели к повышению уровня континентов и постепенному исчезновению многих внутриконтинентальных морей. В эту эпоху перестал существовать, в частности, широкий водоём на территории современной Западной Сибири, соединявший тропические океаны с полярным бассейном. Это превратило нынешний Северный Ледовитый океан в относительно изолированный водоём, соединённый только с Атлантическим океаном, но из-за узости Берингова пролива, мало связанный с Тихим океаном (Ясаманов, 1985).

Возможно, в третичное время завершился процесс перемещения в более высокие широты материка Антарктида. Такие изменения строения земной поверхности должны были существенно уменьшить меридиональный теплообмен в океанах. Возможно, что обусловленное повышением уровня материков уменьшение меридионального потока тепла в океанах оказывало влияние на снижение температуры, происходящее в умеренных и высоких широтах в течение последних 100-150 млн. лет.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ МИОЦЕНА. Большого разнообразия достигла фауна наземных позвоночных. В миоцене, когда многие ландшафты сохраняли черты палеогена, развивалась так называемая анхитериевая фауна, получившая название по характерному представителю — анхитерии. *Анхитерий* — это небольшого размера животное, величиной с пони, — один из предков лошадей с трёхпальными конечностями. Анхитериевая фауна включала многие формы предков лошадей, а также носорогов, медведей, оленей, свиней, антилоп, черепах, грызунов и обезьян. Из этого перечисления видно, что в состав фауны входили как лесные, так и лесостепные (саванные) формы. В зависимости от ландшафта наблюдалась экологическая неоднородность. В более засушливых участках имели распространение мастодонты, газели, обезьяны, антилопы и др.

В середине неогена в Евразии, Северной Америке и Африке появилась быстро прогрессирующая гиппарионовая фауна. В неё входили древние лошади — гиппарионы и настоящие лошади, носороги, хоботные, антилопы, верблюды, олени, жирафы, бегемоты, грызуны, черепахи, человекообразные обезьяны, гиены, саблезубые тигры и другие хищники. В этой фауне доминировали представители открытых и лесостепных ландшафтов. В конце неогена увеличилось значение *саванно-степных представителей фауны* — антилоп, верблюдов, жирафов, страусов, однопалой лошади.

ПЛИОЦЕН (10-2 млн. лет назад). **ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ.** В плиоцене на климатические условия стало оказывать влияние уменьшение концентрации атмосферной углекислоты, что привело к снижению средней глобальной температуры воздуха на 2-3°C (в высоких широтах — на 3-5°C). После этого появились полярные ледяные покровы, развитие которых привело к дальнейшему снижению средней глобальной температуры, особенно в высоких широтах.

Возникновение полярных ледяных покровов резко повысило чувствительность термического режима к малым изменениям климатообразующих факторов. Это сделало возможным громадные колебания границ снежного и ледяного покрова на суше и в океанах под влиянием изменений положения земной поверхности в отношении Солнца, которые ранее не оказывали заметного влияния на климат.

Продолжающееся снижение концентрации углекислого газа в атмосфере способствовало усилению более поздних оледенений по сравнению с более ранними, хотя главное влияние на масштабы оледенений оказывало сочетание астрономических факторов, определяющих положение поверхности Земли по отношению к Солнцу. К числу таких факторов относятся эксцентриситет земной орбиты, наклон оси вращения Земли к плоскости орбиты и время наступления равноденствий (*подробнее см. гл. 2*).

Хотя в конце плиоцена климат был теплее современного, он был более сходен с современными климатическими условиями по сравнению с климатом мезозоя (Ясаманов, 1985).

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ. В этот период получили преобладание виды наземных животных, приспособленные к жизни в открытых и относительно сухих местообитаниях типа лесостепей, степей, саванн. В линии непарнокопытных появился меригиппус, напоминавший своим видом не тапира, как его предки, а миниатюрную лошадку. Но ещё больше был похож на современную лошадь его потомок — гиппарион ростом — 1,5 м, на ногах имел три пальца, но боковые уже не касались земли. Гиппарионы (описано больше 50 видов) были типичными обитателями равнин — прерий Северной Америки, куда попали через перешеек, соединявший

Чукотку с Аляской. Весь комплекс животных, обитавших примерно 10 млн. лет назад в тех же экологических условиях, гиппарионовым. Одно время гиппариона считали одним из предков современных лошадей, а в настоящее время он считается боковой ветвью в эволюционной истории лошади. Прямым предком лошади был однопалый плиогиппус. От него произошли не только лошади, но и дикие ослы и зебры. В плиоцене жили самые необычные мастодонты — азиатские платибеодоны. Их нижние бивни сомкнулись воедино и стали плоскими (рис. 7.2.3).



Рис. 7.2.3. Плиоценовые млекопитающие источник: <http://www.bio.msu.ru>

В конце плиоцена произошло соединение Южной Америки с Северной, откуда в Южную Америку проникли многочисленные млекопитающие, значительно отличающиеся от животных, входивших в существовавшие здесь экологические системы. Результатом этого было быстрое вымирание многих видов фауны Южной Америки. Эти виды были замещены тапирами, лошадьми, оленями, мастодонтами и другими животными, которые составляли устойчивые экосистемы с хищниками, пришедшими вместе с ними из Северной Америки, — пумой, ягуаром, медведями и др.

Растительноядные животные Южной Америки на протяжении всего третичного периода входили в экосистемы, включавшие хищников из отряда сумчатых, которые, по-видимому, были менее активны по сравнению с плацентарными хищниками Северной Америки. Вполне естественно, что хищники Южной Америки вымерли одновременно с теми животными, которых они преследовали.

В конце ледникового периода все лошади в Северной Америке вымерли. Когда примерно 20 тыс. лет назад в Америке появились люди, перешедшие сюда из Сибири через Аляску, то ещё застали здесь лошадей.

В Африке 6-7 млн. лет назад возникли человекообразные обезьяны (гоминиды).

7.3. АНТРОПОГЕН (~2 млн. лет назад)

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ. Всего за 1-2 млн. лет в антропогене произошло множество событий, приведших к существенным изменениям природной обстановки. По крайней мере, два события заставляют особо выделить антропоген среди остальных: во-первых, появление и развитие человека, и, во-вторых, периодически повторяющиеся оледенения обширных территорий. В течение плейстоценовой и голоценовой эпох антропогена в результате интенсивных тектонических движений продолжали увеличиваться глубина и ширина Атлантического и Индийского океанов, уменьшились размеры Тихого океана. Уровень мирового океана также не был постоянным: в эпоху максимального оледенения он понижался на 100 м, а в эпоху межледниковья увеличивался на 10 м по отношению к современному.

Наряду с тектоническими движениями большую роль в становлении современного облика рельефа играли экзогенные факторы — деятельность поверхностных вод, морей и ветра.

Под воздействием тектонических факторов, а также изменения объёма воды в Мировом океане в процессе таяния льда или формирования наземного оледенения происходили морские регрессии и трансгрессии. Однако они были менее грандиозными, чем в прошедшие геологические эпохи и охватывали, как правило, сравнительно узкие приморские участки.

Итак, важнейшей особенностью антропогена является обширное оледенение. Геологическими данными

подтверждается, что во время оледенения из океанов изымалась большая доля воды, уровень океана многократно падал более чем на 100 м ниже современного. За последние 6000 лет уровень мирового океана колебался в пределах 3 м, в прошлом веке — только на 10 см, поэтому можно считать, что за время существования нашей цивилизации он мало изменился. Объём льдов суши в это время достигал около 55 млн. км³. При падении уровня Мирового океана возникали сухопутные связи между разобщёнными ныне континентами и островами. Например, берингийская суша связывала в эпохи оледенений Аляску и Чукотку, Британские острова соединялись с Европой и т.д. (Ясаманов, 1985). Последнее оледенение завершилось около 10000 лет назад.

Итак, климат меняется не в отдельных районах, а на всей планете, поэтому причины его изменений должны влиять на всю Землю.

Известно, что каждую зиму текущая на север вода с глубины примерно ~800 м на широте Исландии, имеющая достаточно высокую солёность, поднимается вверх из-за ветров, которые стоняют поверхностные слои. Контакт с холодным воздухом сильно охлаждает эти воды — от 10 до 2°C. Из-за высокой солёности и низкой температуры вода становится плотнее и опускается вниз почти до дна океана. При этом в атмосферу уходит более тёплый воздух, а количество унесённого им тепла составляет почти 1/3 годового поступления солнечного излучения на поверхность Северной Атлантики, что обеспечивает тёплый климат в этих регионах. Отметим, что течение Гольфстрим, которому приписывается это влияние, оканчивается значительно южнее.

Образование Североатлантической глубинной воды вызывает не только самые мощные вертикальные потоки — здесь образуются глубинные воды всего Мирового океана. По мере своего продвижения к другим океанам эта плотная холодная вода переносит с собой и питательные соли, что ведёт к созданию градиентов в их распределении. Лабораторные исследования пород со дна океанов показали, что во время последнего оледенения атлантический конвейер не работал вовсе, и распределение фосфатов и нитратов было неравномерным. Эти факты свидетельствуют, что 14 тыс. лет назад произошла перестройка в работе системы *атмосфера-океан*, которая может лежать в основе ледниковых циклов.

Возможно, что изменения сезонных колебаний являются только конечной причиной скачкообразных изменений состояний этой системы. Связующим звеном между атмосферой и океаном может быть распределение солёности, поскольку погружение вод в глубины определяется высокой плотностью воды, зависящей и от её температуры и солёности. Несмотря на охлаждение воды зимой, погружение происходит только при солёных водах. Система оказывается нелинейной — постепенное изменение атмосферной циркуляции, ведущее к изменению солёности воды (как в Северной Атлантике), может вызвать резкие изменения в картине глобальной океанической циркуляции.

В целом антропогену предшествовала обусловленная изменениями поверхности Земли длительная эволюция климата в сторону усиления термической зональности, что выражалось, главным образом, в постоянном снижении температуры воздуха в умеренных и высоких широтах.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ.

Для низкого уровня Мирового океана, проявившегося в кайнозое, характерны оледенение и усиленная вертикальная миграция, ведущие к большой биопродуктивности и активному видообразованию. Когда континенты частично затопляются, с захваченным из атмосферы углекислым газом взаимодействует сравнительно небольшое количество силикатов в морских осадках, углекислый газ поступает в океан, а из него — в атмосферу, выделяясь из вещества мантии с морского дна. Климат теплеет за счёт парникового эффекта. Тают льды, что ведёт к понижению циркуляции и перемешивания в океанах, падает биологическая продуктивность. Но на суше возникают и мелкие моря, где климат теплее и похож на тропический. В результате образуется много экологических ниш, влияющих на рост биологического разнообразия. Все известные оледенения совпадали по времени с низким уровнем Мирового океана, и это не может быть случайным совпадением.

Последние данные в науке позволяют сделать вывод о том, что переходы между ледниковыми и межледниковыми условиями представляют собой скачки между двумя устойчивыми состояниями системы «атмосфера-океан».

В кайнозойское время, особенно в плейстоцене, значительное влияние на эволюционный процесс оказывали изменения термического режима. Кроме того, именно в это время происходили крупные миграции (расселение) организмов.

Многие учёные считают, что в последние геологические периоды новые формы представителей фауны возникали, главным образом, в Голарктической области, откуда они расселялись в радиальных направлениях по всем континентам. В то время произошло поднятие континентов, что привело к высыханию многих внутренних водоёмов. В результате заметно снизилась температура воздуха в умеренных и высоких широтах и усилились изменения температуры в годовом ходе. Особенно значительные изменения фауны произошли в конце плейстоцена, когда заканчивалось вюрмское оледенение. В то время состав животного мира во внетропических областях существенно изменился.

В палеогене (65-25 млн. лет назад) и неогене (25-2 млн. лет назад) рост разнообразия продолжается. В палеогене впервые отмечаются некоторые небольшие и очень редкие в ископаемом состоянии отряды — вши, эмбии, Zoraptera. Последние вымершие семейства известны из олигоцена; наиболее интенсивно образование новых семейств протекает среди мух. Доля современных родов, в мелу очень незначительная, уже в позднем эоцене приближается к половине; в это же время впервые появляются виды, морфологически неотличимые от

современных. В позднем эоцене их доля порядка всего лишь одной тысячной, в конце неогена она достигает половины, а из отложений антропогена вымерших видов известны буквально единицы.

Процесс появления новых таксонов в кайнозое был явно неравномерным. Он, очевидно, ускорился в конце эоцена, но недостаточная изученность палеоэоценовых и раннеэоценовых фаун мешает оценить величину этого ускорения. Другой пик или несколько последовательных пиков появления приходится на конец олигоцена и начало миоцена. Отчасти это происходит за счёт обитателей формирующихся в это время открытых травянистых ландшафтов, отчасти за счёт обогащения фауны озёр, разнообразие которой впервые после мелового спада, вероятно, начинает приближаться к мезозойскому. Из миоцена о. Гаити и олигоцена и нижнего миоцена Южной Мексики известны и первые комплексы насекомых современного типа, что должно означать очень значительное повышение глобального разнообразия класса. Позднее, особенно в конце неогена, географическая дифференциация фаун явно ещё усиливается в связи с ростом крутизны широтного градиента температуры (так, из верхнего миоцена арктической Канады известны древнейшие комплексы лесотундрового характера).

ПЛЕЙСТОЦЕН (2-0,025 либо 2-0,010 млн. лет назад). В эту эпоху мощные ледниковые покровы распространялись почти до района Днепропетровска и Волгограда. На Кавказе, Тянь-Шане, Памире, Алтае, в Саянах и других горных системах также было развито мощное оледенение. Содержание CO_2 в атмосфере по сравнению с миоценом понизилось, палеогеография изменилась коренным образом. Широко были распространены полярные пустыни, своеобразные *тундростепи*, неизвестные в современную эпоху, холодные приледниковые (перигляциальные) степи с многолетней мерзлотой, в которых шло накопление лёссов и лёссовидных отложений. Граница многолетней мерзлоты проходила южнее современной: реликты мерзлотных процессов в почвах неоднократно отмечались, напр., в Центральном Казахстане. Они наблюдаются и в четвертичных отложениях района месторождения Жайрем, т.е. почти на широте оз. Балхаш. Сплошной таёжной зоны в то время не существовало, тайга была оттеснена на крайний юг Забайкалья, в Приамурье и Приморье. Лесные ландшафты были на Кавказе, возвышенностях Центрального Казахстана, в горах Тянь-Шаня.

В течение плейстоцена наиболее ярко выразилась ритмичность изменений климата, которые носили глобальный характер. Они приводили к периодическому смещению климатических поясов, и их миграция даже за сравнительно короткий промежуток времени составляла 1000-2000 км.

Исследования, проведённые в Альпах в прошлом веке, позволили выделить четыре главных европейских оледенения, названные Гюнц, Миндель, Рисс и Вюрм. В дальнейшем выяснилось, что каждое оледенение распадалось на несколько стадий, в интервалах между которыми ледники отступали.

По-видимому, периоды развития и отступления оледенений занимали меньшую часть общей длительности плейстоцена, более продолжительными были сравнительно тёплые межледниковые эпохи, когда ледяной покров на континентах исчезал, сохраняясь только в горных районах и в высоких широтах. Установлено, что наступление и отступление ледяного покрова в Европе, Азии и Северной Америке происходило более или менее синхронно, такое же соответствие имело место между ледниковыми эпохами в северном и южном полушариях.

Ледяной покров на континентах в эпохи оледенений перемещался дальше всего в районах с более влажным морским климатом. В сравнительно сухом климате Северной Азии оледенения занимали небольшую площадь.

При наиболее сильных оледенениях континентальный ледяной покров в северном полушарии доходил в среднем до 57° с.ш., достигая в отдельных районах 40° с.ш. Толщина континентального ледяного покрова на значительной части его площади составляла сотни метров, а в ряде областей достигала километров.

Несомненно, что при развитии континентальных оледенений граница морских полярных льдов также перемещалась в более низкие широты. Это значительно увеличивало общую площадь постоянного ледяного покрова на нашей планете. При каждом наступлении ледников снеговая линия в горных районах, не охваченных оледенением, опускалась на сотни метров, иногда до километра и более.

Наряду с этим, в ледниковые эпохи происходило значительное увеличение площади зоны вечномёрзлых почв. Граница вечной мерзлоты при развитии оледенений перемещалась в более низкие широты на расстояния, достигавшие тысяч километров.

Характерной чертой ледниковых эпох было обусловленное развитием мощных континентальных оледенений, снижение уровня Мирового океана на 100-150 м по сравнению с современным уровнем. В тёплые межледниковые эпохи уровень океана поднимался до нескольких десятков метров по отношению к его положению в наше время.

Сильное похолодание, наступившее в середине раннего плейстоцена, с понижением среднегодовых температур на 10-15°C в высоких широтах, привело к образованию вначале снежного, а затем и ледяного покрова. Ледниковые покровы, существовавшие в полярных районах в конце плиоцена, постепенно увеличивались в размерах. Хотя, по ряду причин, время начала систематических колебаний границ ледниковых покровов определить крайне трудно, принято считать, что значительные перемещения границ льдов начались примерно 700 тыс. лет назад.

В эпохи крупных оледенений нарастание мощности ледниковых покровов вызывало их смещение в направлении к экватору. Причём наибольшее смещение ледяной покров испытывал в районах с влажным морским климатом, в то время как в районах с аридным климатом оледенения занимали относительно

небольшие площади. Во время наиболее сильных похолоданий ледниковый покров в северном полушарии в среднем достигал 57°с.ш., в отдельных районах языки ледников достигали 40° с.ш. В ледниковые эпохи границы морских льдов смещались в сторону низких широт на 10-15° в северном полушарии. Одновременно с этим снижался уровень снеговой линии в горах и увеличивалась площадь многолетних мёрзлых почв.

Появление материкового ледяного щита и глобальное похолодание вызвали интенсивные изменения климатической зональности. По сравнению с современными, пояса арктического и антарктического климата сильно расширились. Арктический пояс простирался до 40-50° с.ш. Эта территория была занята обширными ледниковыми щитами, лесотундрой, тундростепями и морскими льдами. Пояса умеренного, субтропического и тропического климата были сильно сужены и смещены в низкие широты. В засушливых секторах влажность увеличивалась. Из-за сокращения площади испарения количество атмосферных осадков сократилось. Прогрессивное уменьшение общего количества атмосферных осадков во время ледниковых эпох явилось одной из причин приостановления дальнейшего развития континентальных оледенений.

Охлаждающее влияние ледников на прилегающие территории вызвало возникновение своеобразных *перигляциальных (окололедниковых)* природных зон. Для них были характерны довольно низкие температуры воздуха в течение всего года при относительно большом количестве суммарной солнечной радиации и очень небольшое количество годовой суммы атмосферных осадков. Такие климатические условия способствовали появлению специфических ландшафтов, сочетавших черты современных тундр и высокогорных степей.

Падение температур и снижение уровня снеговой линии привели к возникновению горных оледенений практически во всех поясах низких широт.

Колебания мощности ледниковых покровов в северном полушарии происходили синхронно. Геологические, палеоботанические и палеонтологические исследования свидетельствуют о том, что во время ледниковых эпох существовали многочисленные озёра. Доказано, что воды плейстоценовых озёр не могли быть тальми ледниковыми. Озёра в течение всего плейстоцена были бессточными, а котловины были заполнены вследствие возрастания речного стока в результате нарушения направлений стоков из-за образования мощных ледниковых дамб, преграждавших реки.

В ледниковые эпохи разность между температурами низких и высоких широт в северном полушарии достигала 70°C, в то время как в межледниковые эпохи — 30-35°C. Увеличение температурных контрастов от межледниковых эпох к ледниковым сопровождалось усилением интенсивности атмосферной циркуляции.

Смещение циклонов к экваториальным широтам приводило к увеличению увлажнения аридных областей, расположенных на территории Южной Европы, Центральной Азии, Африки и Северной Америки. Циклоническая деятельность в эпохи оледенений обеспечивала обильное выпадение атмосферных осадков в тропических и субтропических широтах. Большое количество атмосферных осадков, с одной стороны, обеспечивало развитие горных ледников, а с другой — увеличивало сток равнинных рек. Именно в плейстоценовые эпохи* на равнинах Гоби, Аравии, Сахары, в пределах современных пустынь и полупустынь Северной Америки (запад США, Мексика), Южной Америки (пустыня Атакама), Южной Африки и в Австралии была разработана гидрографическая сеть и повышались уровни озёр.

*Плювиальные эпохи — эпохи выпадения обильных осадков во внеледниковых областях.

В эпохи межледниковий происходило смещение в высокие широты климатических областей, и структура географической оболочки хотя и приближалась к современной, но не была полностью ей тождественна. Палеогеографические данные, главным образом палеонтологические материалы, со всей очевидностью свидетельствуют о различных особенностях природных зон межледниковий и о значительном расширении экваториальных и тропических поясов по сравнению с эпохами оледенения.

В пределах умеренного пояса, так же как и в современную эпоху, были развиты ландшафтно-климатические зоны тайги, широколиственных лесов, лесостепей, степей, полупустынь и пустынь. В зоне тайги в эпохи межледниковий средние температуры в зимнее время не опускались ниже -20°C, а среднеегодовые температуры равнялись 10-15°C. Зона широколиственных лесов характеризовалась среднегодовыми температурами до 4°C. В пределах лесостепной и степной зон климат был более тёплым. Среднеегодовые температуры в этих зонах нередко повышались до 20-25°C. Общее количество атмосферных осадков вряд ли превышало 500 мм и снижалось в центральных районах континентов, где, так же как и в современную эпоху, располагались обширные аридные области, занятые полупустынями и пустынями.

Оледенение прерывалось несколько раз резко наступающими потеплениями (межледниковыми эпохами), во время которых ледниковый покров на континентах Европы и Северной Америки сходил практически полностью. Затем следовало новое понижение температур с последующими оледенениями. Период этих изменений составлял в среднем ~100000 лет. Такой характер процесса изменений климата говорит о том, что развитие оледенения в антропогене носит как бы пороговый характер: при незначительном нарушении неустойчивого температурного баланса, когда средние температуры падают ниже некоторого порогового уровня, начинает быстро прогрессировать оледенение, и наоборот. Среди причин, влиявших на колебания климата в ту или иную сторону в плейстоцене, называются вулканизм (снижение прозрачности атмосферы в результате её засорения вулканическим пеплом), а также колебания наклона экватора Земли к плоскости её орбиты и изменение параметров самой орбиты (под действием притяжения других космических тел).

В пределах субтропического пояса выделяются области с муссонным и засушливым климатом с соответствующим типом растительности. Северная граница субтропического пояса в эпохи значительных потеплений проходила в более высоких широтах по сравнению с современной. Среднеегодовые температуры

этого пояса колебались в пределах 14-18°C.

В тропическом и экваториальном поясах располагались области с аридным, переменнo-влажным (сезонно-влажным) и равномерно-влажным климатом. Среднегодовые температуры в экваториальном поясе изменялись в пределах 25-28°C (Ясаманов, 1985) (см. рис. 2.3.2 ж, 2.6.1, гл. 2).

Периодически наступавшие оледенения вызывали колебания уровня Мирового океана, эпиконтинентальных морей и озёр, влияли на эрозионную деятельность рек и наложили отпечаток на состав и размещение органического мира. Как уже отмечалось, при понижении температуры воздуха многие географические зоны постепенно перемещались в более низкие широты. Перемещение зон могло происходить также в результате изменения количества атмосферных осадков, которое при развитии оледенений в одних районах увеличивалось, в других — уменьшалось. Следует, однако, иметь в виду, что изменение географических зон при развитии оледенений не ограничивалось их пространственным перемещением. Понижение температуры воздуха при более или менее постоянном радиационном режиме создавало новые типы климатических условий и, следовательно, приводило к изменению растительного покрова и других компонентов ландшафтов тех же географических зон.

В современную эпоху имеется много примеров отличий ландшафтов в одних и тех же географических зонах при различном сочетании условий термического и радиационного режимов.

Такие различия существуют в районах, где температуры воздуха в тёплое время года значительно понижены по сравнению с её средними широтными величинами. Так, в частности, на Сахалине относительно низкая летняя температура воздуха сочетается с большим притоком радиационной энергии. В результате этого растительный покров на Сахалине характеризуется рядом особенностей, в т.ч. наличием гигантских форм многих растений. Можно предположить, что эти формы возникли в результате сочетания связанной с большим притоком радиации относительно высокой продуктивности ассимиляции и обусловленным низкими температурами сравнительно малым расходом органического вещества на дыхание.

Этот пример показывает, что перемещение географических зон при изменениях климата приводило к определённым изменениям многих природных процессов, формирующих внутризональные экосистемы. Так, в частности, новые типы экосистем, по-видимому, возникли в эпоху последнего оледенения на обширных пространствах умеренных широт северного полушария, свободных от ледяного покрова.

Очевидно, наряду с ограниченными изменениями экосистем, обусловленными перемещением и частичной перестройкой структуры географических зон, могли происходить и резкие изменения этих систем, когда колебания климата приводили к полному исчезновению отдельных изолированных участков географических зон. Такие случаи должны были иметь место на островах, где изменение климата могло заменить, напр., лес тундрой или тундру лесом, на побережьях, в областях, примыкающих к протяжённым горным районам, и т.п. В этих условиях внутризональные экосистемы могли разрушаться, что делало возможным вымирание отдельных видов растений и животных, ареалы распространения которых были ограничены участками географических зон.

Но, по-видимому, влияние сравнительно медленных изменений климата на экосистемы приводило, главным образом, к их постепенной перестройке, что ускоряло эволюцию живых организмов. Этот вывод подтверждается многими данными, которые устанавливают, что скорость эволюции млекопитающих в плейстоцене значительно превышала скорость их эволюции в третичное время (неоген).

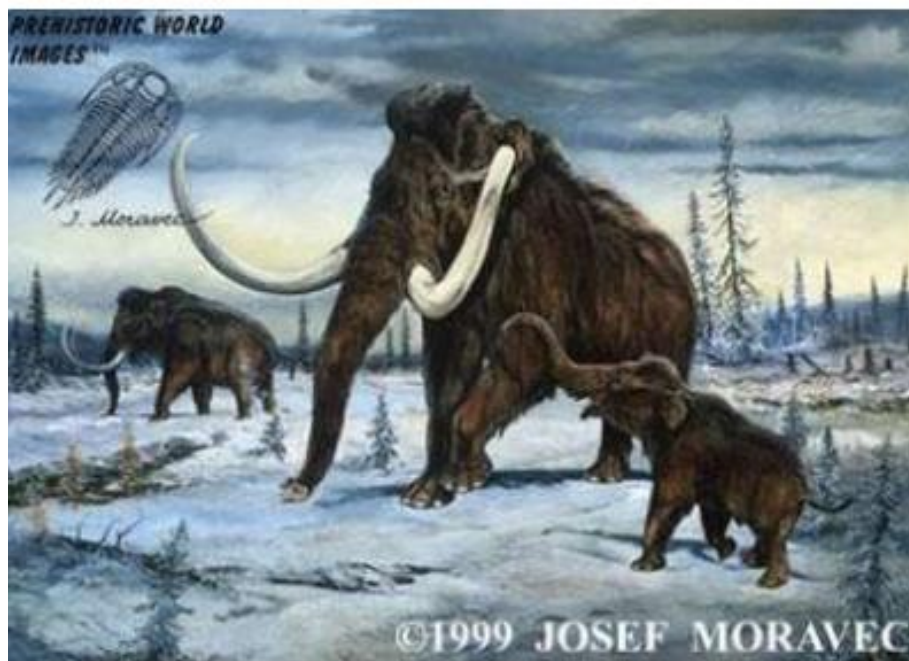


Рис. 7.3.1. В антропогене (2,6 и ныне) произошли величайшие оледенения в Северном полушарии, вымирание мегафауны на рубеже плейстоцена и голоцена и появились и быстро эволюционировали *Ното* (источник: <http://www.bio.msu.ru>)

Эволюционный процесс мог зависеть не только от медленных изменений климата, но и от кратковременных резких колебаний климатических условий.

За столь продолжительные интервалы времени было неизбежно проявление эпох с интенсивной вулканической активностью, намного превосходящей вулканическую активность в современную эпоху. Такие эпохи должны сопровождаться сильными колебаниями климатических условий.

В межледниковые эпохи природные условия напоминали современные. Особенности этих эпох являлись миграция в сторону полюсов и сильное расширение поясов тёплого климата.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ. Конец плиоцена и начало плейстоцена — один из величайших рубежей в истории органического мира. Около 6-7 млн. лет назад появились первые предки человека. На фоне этого грандиозного события все остальные видоизменения в составе органического мира кажутся не столь существенными, хотя сами по себе они очень важны. В течение антропогена окончательно оформился современный облик растительного покрова и животного мира. Многие представители теплолюбивой флоры и фауны вымерли.

Очень сильно в это время были выражены миграции различных групп организмов под непосредственным влиянием климатических условий. Растительный покров субтропического и тропического поясов по существу оставался прежним. Лишь изменение влажности в межледниковые и ледниковые эпохи приводило к смене ландшафтных обстановок: саванны сменялись полупустынями, и наоборот.

В умеренных и высоких широтах появились новые типы экосистем — тундровые и лесотундровые, которые по мере развития покровного оледенения продвигались в сторону низких широт. В значительной степени обеднялись таёжные ландшафты, преимущественно за счёт исключения теплолюбивых представителей былой флоры.

Значительную эволюцию в антропогене претерпела фауна, особенно наземных позвоночных. Под влиянием оледенения происходили громадных масштабов миграции в широтном направлении, связанные с различными стадиями развития оледенений. Происходили миграции и между континентами по ледяным или временно выступавшим на дневную поверхность земным перемычкам, что усиливало обмен представителями фаун. Интенсивно происходил обмен между Африкой и Евразией, Евразией и Северной Америкой, Северной и Южной Америкой.

В течение плейстоцена в субарктическом поясе северного полушария обитала довольно разнообразная фауна млекопитающих, многие из которых в голоцене вымерли. В холодных степях и лесотундре паслись мамонты, шерстистые носороги, гигантский и северный олени, мускусный бык, сайгак, песец и различные грызуны.

В тропиках, в плейстоцене обитали животные, которые были известны в плиоцене в более северных областях, — это гиппопотамы, мастодонты, саблезубые тигры, носороги, олени, антилопы, зебры и т.д.

Довольно интересна эволюция хоботных в течение плиоцена и плейстоцена. Настоящие слоны появились в конце неогена. Их остатки обнаружены в ряде районов Евразии, Северной Америки и Африки. Столь обширный ареал объясняется высокой миграционной способностью слонов. Например, в поисках пищи и при наступлении неблагоприятных условий африканские слоны совершают суточные переходы до 100 км, при этом для них не служат преградой глубокие реки, озёра или высокие горы. В плейстоцене слоны расселились на обширных территориях и приспособились к обитанию в самых различных климатических условиях — от тропических саванн до субарктической тундры. Это привело к возникновению различных экологических типов — от мамонтов до настоящих слонов. Крупнейшим из хоботных был плейстоценовый североамериканский слон архидискодон-император.

Европейский представитель того же рода, южный европейский слон был родоначальником плейстоценового слона — палеолоксодона, который был предком вымерших карликовых слонов, обитавших в Сицилии, Мальте, Крите и некоторых островах Средиземного моря.

Вторая, более плодовитая ветвь, идущая от южного слона, привела к паралефасу, а уже от него произошли мамонты — обитатели тундры и северных степей, приуроченных к перигляциальным обстановкам. Они обитали по всей Европе, большей части Азии и в Северной Америке. В Новый свет мамонты пришли из Азии через мостик на месте современного Берингова пролива (Ясаманов, 1985).

В течение антропогена происходила интенсивная эволюция высших представителей обезьян и человека. Вплоть до позднего плейстоцена остатки древних людей (гоминид) были представлены немногочисленными находками, сделанными в Африке, Азии и Европе.

Наиболее древними представителями семейства гоминид, к которому относится и вид современного человека, являются *австралопитеки*. Обнаруженные остатки австралопитеков в районе оз. Рудольф в Южной Эфиопии имеют возраст от 4 до 3 млн. лет. Внешне череп австралопитека сходен с черепом крупной обезьяны, но ёмкость его мозговой коробки была около 600 см³. Это меньше, чем у современных людей (средний объём мозговой коробки человека равен 1200 см³).

На некоторых древних стоянках в Южной Африке обнаружены черепа обезьяноподобных людей с более развитым черепом, с плоским лицом и низким покатым лбом. Эти несомненные вегетарианцы получили название *парантропов*.

На рубеже плиоцена и плейстоцена австралопитеки и близкие к ним формы вымерли и на смену им пришли *архантропы* — древнейшие люди (питекантропы, гейдельбергский человек, синантропы). Средний объём головного мозга у них составлял 860 см³, а максимальный — не более 1000 см³. Жили они в среднем

плейстоцене.

После них на арене жизни вплоть до середины последнего оледенения существовали *палеоантропы* (неандертальцы). С верхнего палеолита получили распространение живущие ныне *неоантропы* — *Homo sapiens*.

В линии уже 500 000 лет назад мозг был почти такой же, как у нас сейчас, а 200 000 лет назад — уже совершенно такой же. Увеличение мозга — адаптация довольно универсальная, помогающая решать разнообразные новые задачи (больше нейронов — больше памяти — больше объем обрабатываемой информации — возможность решения более сложных задач). Не факт, что интеллектуальные задачи, стоявшие перед древними охотниками-собираателями, были принципиально проще, чем современные.

Человечество в целом сформировалось в тропических и субтропических районах земного шара (рис. 7.3.1). Однако после появления человека современного вида область его распространения значительно расширилась. Впервые были заселены многие ранее незаселённые области. В процессе расширения первоначального ареала адаптационные возможности первобытных популяций, естественно, увеличивались, подстёгнутые в своём развитии естественным отбором. Вместе с этим значительно возрос запас адаптационной изменчивости, характерной для вида в целом. Многие пригодные для жизни пространства в Африке, Азии и Европе были уже заселены людьми древнекаменного века.

Надо сказать, что этих пространств в Европе и Азии тогда было меньше, чем сейчас. Полюс располагался южнее, чем ныне, климат был совсем иным. Огромные пространства Северной и Западной Европы, Северной и Центральной России, севера Сибири были заняты ледниковыми щитами, столь же мощными и безжизненными, как сегодня ледовые пространства Гренландии и Антарктиды. Зато на крайнем востоке Азии, в частности на Чукотке, было несколько теплее, чем сейчас. Уровень моря стоял на десятки метров ниже, и нынешняя мелководная часть Берингова пролива была сушей, соединявшей Чукотку и Аляску в единый земной массив. Учёные назвали эту затопленную ныне землю Берингией.

По Берингии текли полноводные реки — продолжения нынешних Анадыря, Юкона и других. По их берегам простирались леса и тундры, по которым бродили стада мамонтов, оленей и других копытных.

Весь Американский континент был тогда совершенно безлюден. От населённой людьми суши, от Аляски и Берингии, его отгораживал громадный щит ледника, занимавшего почти всю нынешнюю Канаду, от Атлантического океана до Тихого.

Лишь ненадолго, вслед за кратковременным потеплением, имевшим место ~25 тыс. лет назад, близ Тихоокеанского побережья ледник чуть-чуть отступил. Образовался небольшой коридор, сквозь который люди могли проникнуть из Берингии в Южную Канаду и далее на территорию современных США. Потом вновь похолодало, и ледяная дверь вновь прочно захлопнулась, ещё примерно на полтора десятка тысяч лет.

Большинство современных учёных считает, что именно этот момент кратковременного существования коридора сквозь канадский ледниковый щит и был временем первоначального заселения Америки и основная масса американских индейцев, от Ньюфаундленда до Огненной Земли, происходит от сравнительно небольшой горстки людей, проникших в это время в Америку. За прошедшие с тех пор два десятка тысяч лет они размножились и разошлись по всей Северной и Южной Америке, разделились на сотни племён, освоили и тайгу, и прерии, и пампы, джунгли тропической Амазонии и холодные, пустынные Андские высокогорья. Неузнаваемо разошлись их языки, став совершенно непохожими друг на друга; совершенно разными стали их жилища, одежда, образ жизни. Но внешний облик почти всех индейских племён удивительно однороден, и исследования показали, что очень своеобразен и повсюду однороден и биохимический состав крови, а это действительно возможно лишь в том случае, если все они потомки сравнительно небольшой группы людей.

Когда канадский ледниковый щит растаял, стали возможны новые переселения в Америку из Северной Азии. От восьми до пяти тысяч лет назад новые волны переселений привели в Америку предков нынешних индейцев атабасков и некоторых других родственных им племён, а также предков нынешних эскимосов и алеутов. Но все эти племена расселились в основном на крайнем севере Американского континента, а основная часть его оставалась заселённой, по-видимому, потомками первой небольшой группы переселенцев. Дифференциация популяций по путям расселения повела в новых условиях к образованию локальных рас, каждая из которых характеризуется определённым комплексом морфологических, физиологических, частично иммунобиологических свойств.

В современной антропологии изучено несколько ситуаций, которые служат модельными при рассмотрении роли отбора у современного человека. Наиболее распространённая и хорошо известная из них — селективная ценность гетерозиготы по аномальному гемоглобину S. Гомозигота SS погибает, не оставив потомства, и, тем не менее, в популяции в зоне распространения тропической малярии поддерживается довольно высокая концентрация гена аномального гемоглобина. Причина — в повышенной устойчивости гетерозиготы (Ss) к малярии по сравнению с нормальной гомозиготой, заключающейся в том, что аномальные серповидные эритроциты представляют собой менее благоприятные условия для развития малярийного плазмодия, чем нормальные.

Если популяция попадает в условия, где господствует тропическая малярия, отбор действует в направлении сохранения мутаций, приводящих к появлению серповидно-клеточности (Эфроимсон В.П., 1971). С каждым поколением процент индивидумов с частично серповидными клетками увеличивается до тех пор, пока не наступает равновесие между обоюдным давлением инфекции и отбора.

Но всё же, действие отбора в человеческой популяции отличается по результатам от отбора, действующего в животном мире (Алексеев, 1998). В самом деле, как бы широко ни был расселён вид любого животного, его адаптивные возможности ограничены, да и виды с широкими ареалами, приспособленные к разнообразным биотопам, составляют меньшинство. Человек освоил практически всю планету и представляет собой едва ли не самый широко распространённый вид Земли, но это автоматически приводит к исключительно широкому диапазону изменчивости у современного человека, уступающему, пожалуй, только изменчивости домашних животных.

Большой размах изменчивости, необходимый для процветания и жизнестойкости человеческого вида, представляет собой результат многонаправленности действия отбора, причём многонаправленность эта осуществляется не последовательно, а, в отличие от животных, одномоментно, и в каждую единицу времени. Отбор не стабилизирует изменчивости вида в целом, а, наоборот, подхватывает и закрепляет каждую отклоняющуюся вариацию, потому что всегда или почти всегда для неё находится подходящее место в разнообразной и вечно меняющейся природной и общественной среде. Поэтому отбор у человека, несомненно, будучи в прошлом формообразующей силой, в современном обществе ослаблен и выступает не в стабилизирующей, а в рассеивающей форме (Алексеев, 1998).

При такой форме отбора нет оснований говорить о направленных изменениях человеческого вида в целом. Отбор в отличие от того, как он проявляет себя в органическом мире, действует в диаметрально противоположных направлениях, закрепляя крайние и разнонаправленные тенденции развития и резко морфологически противоположные варианты. В то же время, эти разнонаправленные тенденции гасятся при постоянном изменении среды и меняются на новые. Таким образом, вид поддерживается в постоянном динамическом равновесии.

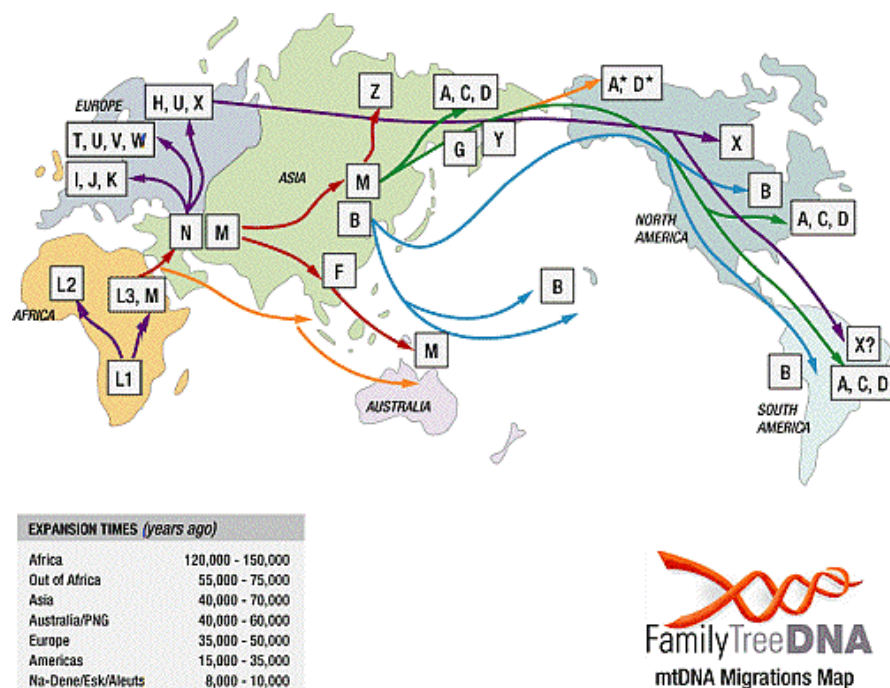
Эволюция приматов охватывает весь кайнозой, но выделение гоминидной ветви произошло не раньше миоцена, да и то, возможно, не в самом его начале. Нас, однако, занимают, в первую очередь, не датировки, а более или менее правдоподобные реконструкции палеогеографической среды. В соответствии с наиболее популярной и широко распространённой сейчас концепцией мобилизма, Африка была отделена от Евразии более или менее обширными морскими просторами. Наличие островов не исключено, но они не могут быть восстановлены. Так или иначе, ни о каких мостах суши не приходится говорить (Nelson, Jurmain, 1991). В свете накопленных на сегодня знаний, древнейшие формы гоминоидных приматов, датируемые 20 млн. лет и больше, обнаружены на территории именно Африки, в её восточной части, и если они действительно возникли и сначала эволюционировали там, то на первых порах не могли расселяться в Европу и Азию (Klein, 1989). Восточные и центральные районы Африки в ту эпоху представляли собою экологическую нишу, в которой вечнозелёные тропические леса с их специфической экологией, по-видимому, превалировали над саваннами (Pickford, 1983). Это означает, что ранние антропоморфные, или гоминоиды, были преимущественно древесными формами и, как все древесные формы, питались растительной пищей, которой в тропическом лесу хватает в избытке. В то же время, весьма вероятно среди них и наличие какой-то адаптивной радиации, напр., приспособления к наземному образу жизни и даже попытка перехода к двуногой локомоции: с самого начала формирования гоминоидной линии фактор дифференциации экологических ниш не мог не отражаться на характере адаптивной радиации.

После соединения Африканского и Евразийского континентов 15-16 млн. лет назад гоминоидные приматы, как и другие млекопитающие, получили возможность дальнейшего территориального развития и распространения. Здесь встаёт важный вопрос: поскольку разнообразие внешних условий резко возросло, то как расселившиеся приматы осваивали это разнообразие? И европейские и азиатские формы достаточно многочисленны и довольно значительно отличаются друг от друга, что свидетельствует о продолжавшейся адаптивной радиации. Но она продолжалась и в самой Африке, о чём свидетельствует находка так называемых афропитека, кенияпитека и некоторых других форм, которых трудно объединить с проконсулами (Leakey R., Leakey M., 1986). Для понимания распространения африканских гоминоидов по другим материкам исключительное значение имеет, конечно, восстановление палеогеографической среды, особенно на территории Аравийского полуострова. География находок отвечает на этот вопрос более или менее определённо: расположены они вдоль северного побережья Средиземного моря, заходят и в центральные районы Европы, и в Турцию, в Азии концентрируются вдоль южных предгорий Каракорума и Гималаев, которые в миоцене были значительно ниже, чем теперь, и наконец, известны из Восточной Азии. Все эти горные районы, состоящие из невысоких горных цепей и достаточно обширных долин между ними, вероятно, были покрыты лесом и более обводнены, чем теперь. Подобное предположение объясняет факт расселения без каких-либо дополнительных гипотез, т.к. оно имело место в более или менее той же экологической нише, что и в Центральной Африке. Сама Африка в то же время, похоже, теряла облесённость, и обширные участки леса сменялись саванной. Интенсивная адаптивная радиация в Евразии подтверждается находкой своеобразных форм, занимающих пока изолированное положение в таксономии миоценовых приматов. Наиболее широко распространёнными формами в Европе были дриопитеки, но плиоопитек, уранопитек и рудапитек имеют от них много отличий в морфологии и представляют собой какие-то самостоятельные таксоны, объём которых остаётся неясным. То же самое можно сказать и про ещё неописанные сколько-нибудь полно находки у местечка Луфенд в провинции Юньнань в Китае, отличающиеся большой изменчивостью. Основным привлекающим к себе внимание достижением палеонтологии миоцена являются, однако, не эти новые находки, а ревизия таксономического положения рамапитека — ископаемой формы из Сиваликских холмов в Индии, с самого начала после первой обстоятельной публикации рассматривавшейся как начало ветви, ведущей непосредственно к гоминидам (Lewis, 1934). В настоящее время рамапитеки включены в ряд сивапитеков, схожих с орангом в структуре лица, что не даёт возможности обсуждать вопрос об азиатском формировании линии, ведущей к современному человеку. Правда, существует значительный хронологический пробел в знаниях между наиболее поздними миоценовыми гоминоидными приматами (~7 млн. лет) и наиболее ранними африканскими гоминидами (~4 млн. лет), и, весьма вероятно, что-то происходило за это время в Азии, но об этом можно только гадать. Пока же весь доступный сейчас плиоценовый материал свидетельствует о более позднем, чем миоцен, африканском формировании истинно гоминидной ветви. Переходя к африканским плиоценовым гоминоидам, следует назвать 2 рода: австралопитеков и парантропов. Они занимали экологические ниши или экосистемы с млекопитающими, преимущественно копытными и приматами, которые служили охотничьей добычей для парантропов и австралопитеков, перешедших к более или менее постоянному употреблению мясной пищи и характеризующихся резким отличием в этом отношении от миоценовых предшественников. Изменению пищевого рациона способствовала саваннизация Африки. Процесс увеличения площади открытых пространств уменьшил обилие легкодоступных растительных ресурсов и потребовал большей двигательной активности для добывания пищи, а следовательно, и дополнительного энергосбережения. В этих условиях переход к двуногой локомоции был совершенно неизбежным событием. В настоящее время австралопитеки рассматриваются как типовая ветвь эволюции.

В раннем и среднем плейстоцене обитали ископаемые питекантропы. При переходе от питекантропов к более поздним гоминидам мы впервые встречаемся с формами, незначительно отличающимися от современных, и по отношению к ним мы с морфологической точки зрения вправе употребить таксономическое наименование Homo. В литературе плейстоценовые гоминиды именуются неандертальцами. Идея формирования неандертальцев под влиянием приспособления к суровым условиям холодного климата в приледниковой Европе была воспринята без какой-либо критики и быстро распространилась в литературе.

Появление следующего по времени современного вида произошло в условиях отступающего ледника, который и станет причиной появления глобального экологического фактора — антропогенного.

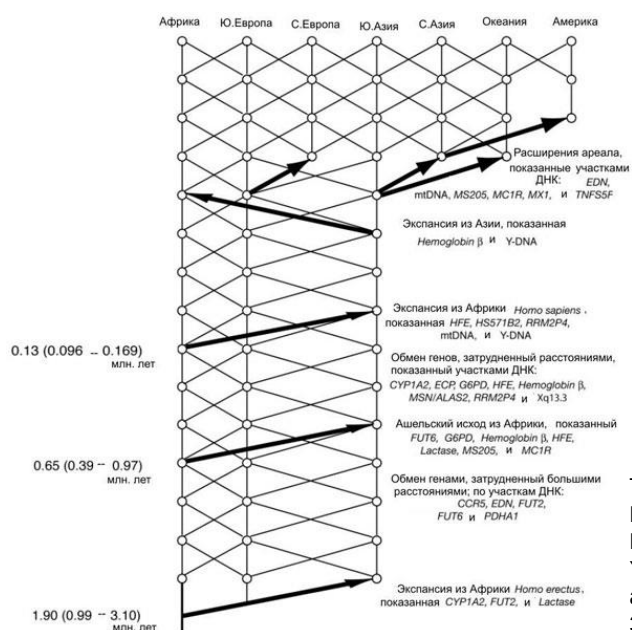
В 80-е годы XX столетия на основе сравнительного анализа митохондриальной ДНК и Y-хромосом современных людей было показано, что все современное человечество происходит от небольшой популяции, жившей в восточной Африке 160-200 тыс. лет назад (Cann et al., 1987). Затем в какой-то момент небольшая группа сапиенсов вышла из Африки, и от этой группы впоследствии произошло все современное внеафриканское человечество. С этим сегодня никто не спорит. Главный вопрос в том, только ли от них оно произошло. Смешивались ли африканцы по мере своего расселения с местными евразийскими популяциями или просто вытеснили их?



<http://coyoteprime-runningcauseicantfly.blogspot.com/2010/08/genetics-mitochondrial-eve-our-200000.html>

Рис. 7.3.1. Миграции древних людей на основании сравнительного анализа митохондриальной ДНК (из А.В. Маркова, 2011)

Так или иначе, именно из-за этих результатов по мтДНК и Y-хромосоме, в течение почти двух десятилетий (с конца 1980-х до второй половины 2000-х) явный перевес был на стороне моноцентристов. Правда, нельзя сказать, что все популяционные генетики это поддерживали. На самом деле когда пытались восстановить картину не по мтДНК, а по ядерным генам, результаты часто получались другие, указывающие на гибридизацию вышедших из Африки сапиенсов с местными евразийскими популяциями.



Templeton A.R. 2005. Haplotype Trees and Modern Human Origins // Yearbook of physical anthropology. V. 48. P. 33-59.

Рис. 7.3.2. Происхождение современного человека. Источник: Templeton A.R. 2005. Haplotype Trees and Modern Human Origins // Yearbook of physical anthropology. V. 48. P. 33-59.

Например, американский генетик Алан Темплтон еще в 2005 проанализировал изменчивость и географическое распределение нескольких ядерных генов и пришел к картине, которая показана на рис.

Еще один пример: изучение полиморфизма людей по гену *Microcephalin*, который влияет на рост мозга, показало, что так называемые D-аллели гена *Microcephalin*, по-видимому, попали в генофонд *Homo sapiens* в результате эпизодического скрещивания с другой человеческой популяцией около 37 тысяч лет назад. Впоследствии эта группа аллелей очень быстро распространилась, вероятно, под действием отбора.

Тем не менее, все эти свидетельства как-то затмевались результатами анализа мтДНК. И господствующей точкой зрения оставался строгий моноцентризм.

Начиная с конца 1990-х годов начались работы по изучению ДНК древних людей. В 1997 году был секвенирован первый небольшой фрагмент неандертальской мтДНК. Позже стали секвенировать и полные мт-геномы. Поначалу эти данные лишь укрепили позиции моноцентристов, потому что мтДНК у всех неандертальцев оказалась сильно отличающейся от нашей. Это был новый и очень весомый аргумент в пользу отсутствия гибридизации сапиенсов с неандертальцами.

Конечно, все понимали, что хорошо бы получить ядерный геном, но на тот момент это было не реально. Ситуация изменилась после того, как были прочтены геномы современного человека и шимпанзе и были отработаны новые, гораздо более эффективные методики выделения и секвенирования ДНК.

Сванте Пябо из Института эволюционной антропологии в Лейпциге после долгих поисков по различным музеям нашел в Загребе (Хорватия) образцы неандертальских костей, в которых сохранилась древняя ДНК и которые почти не были загрязнены ДНК современного человека. Кости принадлежали неандертальцу – как тогда думали, мужчине, проживавшему на территории нынешней Хорватии 38 тысяч лет назад.

Часть материала Пябо передал группе американских коллег под руководством Эдварда Рубина. Американские и немецкие исследователи воспользовались разными методами и в 2006 году одновременно опубликовали свои первые результаты в журналах *Nature* и *Science* (Green et al., 2006; Noonan et al., 2006). Главный вывод обеих статей состоял в том, что прочтение полного генома неандертальца является выполнимой задачей.

На тот момент удалось прочесть множество отдельных фрагментов ядерного генома неандертальца. Суммарная длина прочтенных фрагментов составляла примерно 0,04% полного генома. Было объявлено, что геномы *H.sapiens* и *H.neandertalensis* идентичны на 99,5% или более (по последним данным – на 99,84%). Германская группа на тот момент не обнаружила свидетельств гибридизации между нашими видами. Американцы же сообщили, что им удалось найти кое-какие признаки такой гибридизации.

Главное, стало ясно, что прочтение полного неандертальского генома в принципе возможно. Это был величайший прорыв, ведь еще в конце 1990-х годов мало кто из экспертов верил, что у палеогенетики есть будущее.

Перед исследователями встало множество технических проблем, главные из которых – это бактериальные и человеческие загрязнения, а также посмертные мутации. В ископаемых молекулах ДНК со временем Г (гуанин) может превратиться в А (аденин), а Ц (цитозин) — в урацил, который в ходе секвенирования будет прочтен как Т (тимин). И поначалу прочтенные неандертальские последовательности были очень «грязными».

Хуже того: вскоре после публикации этих первых статей американская группа выяснила, что найденные ими «признаки гибридизации» на самом деле – результат загрязнения проб фрагментами современной человеческой ДНК!

Технические трудности задержали выполнение проекта, но все-таки не смогли его остановить. Вместо запланированных двух лет на «черновое» прочтение неандертальского генома ушло почти четыре года.

В 2009 году Пябо сообщил, что геном неандертальца в общих чертах прочтен. Но официальной публикации полученных результатов пришлось ждать еще около года: нужно было завершить компьютерную обработку данных. По ходу дела выяснилось, что кости, из которых взяли ДНК, принадлежат не одному мужчине, как считалось, а двум женщинам.

Речь идет пока только о «черновом» прочтении. В полученной последовательности много пробелов и ошибок. Чтобы полностью исключить возможность ошибок, возникающих из-за посмертных изменений ДНК, каждый участок генома следовало бы прочесть несколько раз. Однако пока удалось прочесть всего 4 млрд пар нуклеотидов, что лишь ненамного превышает размер полного генома неандертальца и современного человека. Некоторые участки прочтены по нескольку раз, зато другие пока не прочтены вовсе. Пябо считает, что более или менее качественную последовательность удалось пока получить примерно для 60% генома. Однако исследователи не собираются останавливаться на достигнутом. В течение «нескольких ближайших лет» они намерены получить полную геномную последовательность неандертальца, сравнимую по качеству с прочтенным геномом шимпанзе.

К 2009 году стало ясно, что различия в аминокислотных последовательностях белков между неандертальцем и сапиенсом затрагивают от 1000 до 2000 аминокислот (примерно одна аминокислотная замена на 10–20 белков). Для сравнения, от шимпанзе нас отличает около 50 тысяч аминокислотных замен (в среднем 2–3 замены на белок). Количество различий в некодирующих участках генома пока не подсчитано.

Подтвердился сделанный ранее (на основе прочтения небольших фрагментов генома) вывод об идентичности гена *FOXP2* у современного человека и неандертальца. Этот ген тесно связан с речью, поэтому данный факт можно рассматривать как аргумент в пользу того, что неандертальцы умели говорить. Не подтвердилась теория, согласно которой сапиенсы получили от неандертальцев один из вариантов гена *microcephalin*, о котором я упоминал. В прочтенном геноме неандертальца этот вариант гена *microcephalin* не

обнаружен. Впрочем, теоретически сохраняется возможность, что ген был получен сапиенсами не от европейских, а от азиатских неандертальцев.

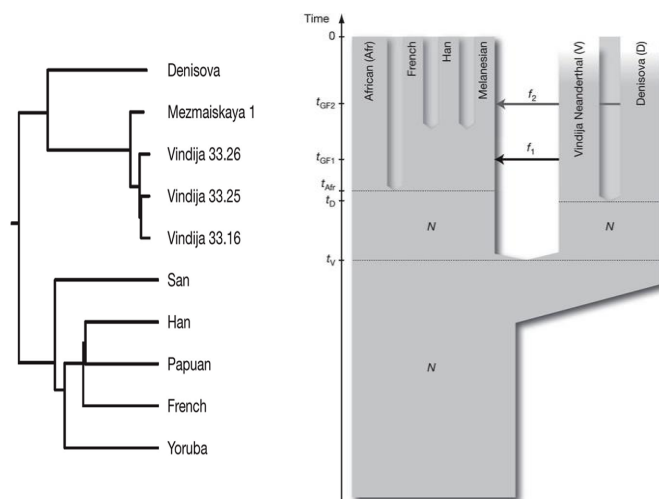


Рис. 7.3.3. Leakv replacement

В 2011 году из фаланги мизинца возрастом от 30 до 50 тысяч лет, найденной в Денисовой пещере на Алтае, удалось выделить ДНК и прочесть сначала митохондриальный, а потом и ядерный геном. Кроме сапиенсов и неандертальцев существовала еще одна человеческая популяция, которую назвали «Денисовцами». Денисовцы чуть ближе к неандертальцам, чем к нам. На этом слайде показана реконструкция истории этих трех популяций по данным из статьи с описанием полного генома Денисовца, которая вышла в конце минувшего года.

Предки сапиенсов отделились от предков неандертальцев и денисовцев в момент времени t_v (от 270 и 440 тыс. лет назад). Затем денисовцы отделились от неандертальцев (t_D). Еще позже часть сапиенсов вышла из Африки в Юго-Западную Азию (t_{Afr}). Здесь они скрещивались с неандертальцами (поток генов от неандертальцев к предкам современных евразийцев, f_1).

Значительно позже какие-то популяции сапиенсов скрещивались с денисовцами (поток генов f_2). Эти популяции стали предками современных меланезийцев, то есть жителей Новой Гвинеи и островов к востоку от нее. Эта гибридизация не затронула остальные популяции сапиенсов. Примесь денисовских генов обнаружена только у меланезийцев.

Геномы жителей Евразии содержат $2,5 \pm 0,6\%$ неандертальских генов, а геномы меланезийцев вдобавок к неандертальским имеют еще $4,8 \pm 0,5\%$ денисовских генов.

Таким образом, достижения палеогенетики неожиданно позволили во многом разрешить конфликт между моноцентристами и полицентристами, то есть нашелся выход их тупика, в котором оказалась эта долгая дискуссия. Похоже на то, что подтверждается некий промежуточный, компромиссный вариант – модель, которую называют сейчас *Leaky replacement*, «замещение с протечкой» (рис. 7.3.3). То есть африканские сапиенсы действительно пришли и всех вытеснили, но не полностью, и все-таки небольшая примесь генов древних евразийских человеческих популяций просочилась в генофонд внеафриканского человечества.

ГОЛОЦЕН. Голоцен был сравнительно коротким эпизодом в истории изменений климата, которые происходили после окончания четвертичных оледенений. За это время имело место несколько заметных колебаний климатических условий.

Максимальное развитие последнего, вюрмского, оледенения произошло ~20 тыс. лет назад, через несколько тысяч лет это оледенение разрушилось. Последовавшая эпоха характеризовалась сравнительно холодным и влажным климатом в умеренных и высоких широтах северного полушария. Около 12 тыс. лет назад произошло значительное потепление (эпоха Аллеред), которое довольно скоро сменилось похолоданием. При этих колебаниях климата летняя температура воздуха в Европе изменялась на несколько градусов.

В дальнейшем потепление возобновилось, последние крупные оледенения в Европе и в Северной Америке исчезли за 5-7 тыс. лет до нашего времени. В эту эпоху послеледниковое потепление достигло максимума. Предполагается, что между 5-ю и 6-ю тысячами лет до нашего времени температура воздуха в умеренных широтах северного полушария была выше современной примерно на $1-3^\circ\text{C}$.

При этом, по-видимому, произошли определённые изменения атмосферной циркуляции. Одновременно со смещением к северу границы полярных льдов переместился в более высокие широты субтропический пояс высокого давления, что привело к расширению засушливой зоны в ряде областей Европы, Азии и Северной Америки. В то же время количество осадков в современных пустынях низких широт возросло. В эту эпоху климат Сахары был сравнительно влажным, что делало возможным существование здесь богатой флоры и фауны. Позднее преобладала тенденция к похолоданию, которое было особенно заметным в первой половине 1-го тысячелетия до нашей эры. Параллельно менялся и термический режим осадков, который постепенно приближался к его современному состоянию.

Заметное потепление произошло в конце 1-го и начале 2-го тысячелетия нашей эры, в это время полярные льды отступили в высокие широты.

Начавшееся в XIII в. и достигшее максимума в начале XVII в. похолодание сопровождалось расширением горных ледников, в связи с чем это время иногда называют малой ледниковой эпохой. Затем произошло очередное потепление и отступление ледников. XVIII и XIX вв. климатические условия сравнительно мало отличались от современных.

Анализ системной организации жизни в кайнозой позволяет выделить некоторые общие тенденции. Возможно, наиболее важным является ландшафтный сдвиг, связанный с филоценогенетически индуцированными изменениями пределов толерантности сообщества. Ясно, что в раннем палеогене, т.е. до начала экспансии травяных и кустарниковых биомов, существовали более сухие и более влажные регионы. Поскольку нет свидетельств существования в те времена открытых ландшафтов, сухие леса должны были существовать даже в наиболее засушливых регионах. Но, если это так, то почему позднее они были замещены безлесными ландшафтами? Наиболее убедительно это объясняет общепринятая теория прогрессирующего иссушения.

Однако эволюция биоты предлагает иной, или, скорее, комплементарный ответ (Жерихин, 2003). Разумеется, пределы устойчивости к иссушению зависят от остальных стресс-факторов, и активность выпаса — один из них. Так, после вымирания крупных травоядных рептилий, но до появления крупных пастбищных млекопитающих биотическое давление на древесную растительность должно было уменьшиться, и распределение растительности по градиенту влажности должно было стать менее контрастным. Однако менее густые леса в засушливых регионах сделали возможной эволюцию млекопитающих в сторону травоядности в

крупном размерном классе. Когда эта возможность актуализировалась, плотность древесного яруса в наиболее сухих местообитаниях начала уменьшаться, следствием чего стало замещение лесных сообществ более ранними безлесными сукцессионными стадиями. В терминах филоценогенеза (Жерихин, 1997) специогенетическое событие (эволюция млекопитающих) инициировало вторичный эзогенетический эффект (изменение стадии равновесия в сукцессии). Площадь лесов постепенно уменьшилась до нового равновесного уровня, определяемого уровнем пастбищной активности, падением влажности почвы в более открытых стадиях, изменением светового режима, и прочими связанными эффектами.

Распространение ранних сукцессионных стадий открыло новые возможности и для эволюции млекопитающих: в системе возникла лицензия пастбищного травоядного. Когда эта возможность была актуализирована (следующий специогенетический акт), достигнутый баланс был вновь нарушен. Площадь лесов ещё более уменьшилась, тогда как в распространённых безлесных сообществах перед доминирующими растительными таксонами открылись два альтернативных пути эволюции: один — приспособляться к стравливанию млекопитающими, другой — наращивать защитные приспособления против него. Первый путь ведёт к сообществу пастбищного типа и актуализируется в стабильных травяных биомах; второй ведёт к сообществу детритного типа и актуализируется в средиземноморских кустарниковых биомах. Тем временем роющие млекопитающие эволюционировали как компонент безлесных сообществ, и их эволюция опять изменила равновесное состояние в самых засушливых местообитаниях. Помимо растений и млекопитающих, есть много других таксонов, которые оказались вовлечены в коэволюционные взаимодействия; некоторые из них имеют огромное значение, как, напр., насекомые-копрофаги и сапрофаги в пастбищных экосистемах или растительноядные насекомые в сухих эвкалиптовых лесах.

Затем, после появления млекопитающих, общипывающих побеги, их пресс вызывает распространение парковых лесов. Тогда пастбищные травоядные инициируют их замещение травяными ландшафтами и сдвигают парковые сообщества в исходно лесные регионы. Роющие млекопитающие продолжают этот процесс, провоцируя биогенное опустынивание в сухих степных регионах и добавочные сдвиги других типов ландшафта. Физико-химические изменения, такие, как климатические сдвиги, связанные с глобальным распределением континентальных масс и картиной морских течений, должны существенно влиять на этот процесс, но величины выпадения и испарения осадков и их соотношение зависят от облесённости территорий и потому могут быть изменены биотически в весьма широких пределах. Таким образом, и остепнение и опустынивание — это сложные процессы со множеством итеративных взаимодействий между биологическими (филоценогенетическими) и физико-химическими событиями. В общем, физико-химические изменения могут облегчать или тормозить определённые потенциально возможные филогенетические тенденции, но не могут их создавать. Они действуют скорее как триггеры эволюционных процессов, уже подготовленных биологически, нежели их основная причина, т.е. они провоцируют биологическую эволюцию, но не инициируют её. Итак, биологический и биоценологический эффект некоего физико-химического события зависит от наличия или отсутствия таксонов, потенциально способных ухватиться за возможности, предоставляемые ими. Это может объяснить, почему не существует очевидной общей корреляции между величинами физико-химических и эволюционных изменений.

Другой главной чертой диверсификации (усечения) являются параллелизмы между независимо эволюционирующими системами. Однако параллельный филоценогенез ограничен возможными несходствами специогенетических потенциалов различных территорий или временных интервалов. Например, до открытия свидетельств адаптации доцветковой ископаемой растительности к непрерывному выпасу обобщение вышеупомянутого паттерна остепнения на мезозой и палеозой было бы преждевременным. С другой стороны, физико-химические факторы усечения также видоизменяются в геологическом масштабе времени. Например, в прошлом существовал особый тип полярных зон: климат там был умеренным, и ключевым фактором, ограничивающим первичную продукцию и темпы сукцессии, должен был быть дефицит освещённости. Можно высказать предположение, что в этом случае усечение должно поддерживать в качестве ландшафтообразующих гидросериальные стадии.

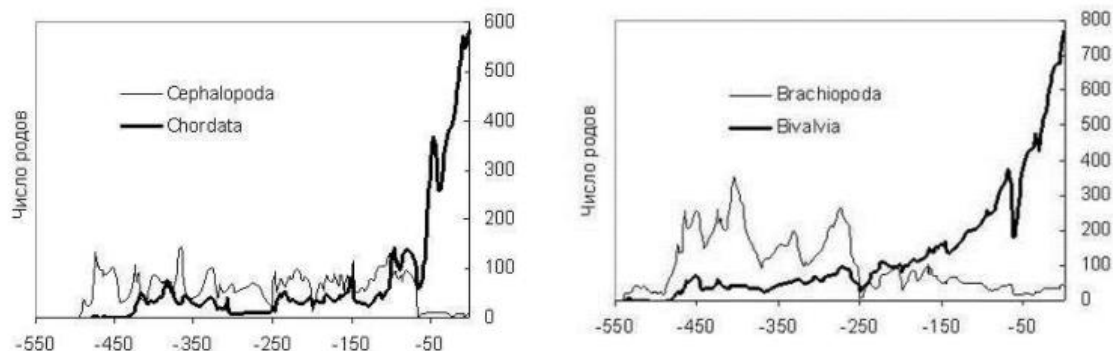
Следует подчеркнуть роль консументов в климаксных сообществах. В общем они не абсолютно необходимы для биоценологической системы, в отличие от продуцентов и деструкторов. Однако их присутствие существенно для регуляции, и их регуляторный потенциал, видимо, возрастает в ходе их собственной эволюции, равно как в ходе филоценогенеза различных типов сукцессионных систем. С этой точки зрения, такой консумент, стабилизирующий сукцессию на стадии примитивных группировок, как человек с созданной им агрокультурой, есть не эволюционная случайность, а дальнейшая и, вероятно, неизбежная ступень в этом естественном процессе.

Менее интенсивная эволюция крупных кайнозойских млекопитающих в значительной степени была «замкнута на себя», сводясь к эволюции в пределах систем «хищник-жертва» (Жерихин, 2003), и не оказывала заметного действия на филогенез других групп.

Исключением является, по-видимому, формирование в конце олигоцена - начале миоцена (23-28 млн. лет назад) безлесных и редколесных ландшафтов, существование которых поддерживается крупными растительноядными млекопитающими. Вероятно, первопричиной экологического сдвига послужило появление каких-то лесных млекопитающих, уничтожавших подрост столь эффективно, что лесовозобновление оказалось затруднено. В наименее благоприятных для существования лесов условиях этого было достаточно для частичной остановки возобновления, формирования редкостойных насаждений и обширных прогалин, а затем

саванновых и степных ландшафтов по мере естественного вывала старых деревьев. Безлесные биомы сложились, прежде всего, за счёт быстрой коэволюции травоядных млекопитающих, травянистых цветковых и насекомых-копрофагов. Кроме перечисленных групп, одновременно интенсивно эволюционировали, напр., саранчовые, одиночные пчёлы, высшие мухи, грызуны и т.д. Исчезновение лесов на обширных площадях должно было сказаться на режиме увлажнения, а оно, в свою очередь, — на органических компонентах создававшихся ценозов. Сложные цепи обратных связей, определявшие ранние этапы эволюции этих экосистем, пока трудно себе представить сколько-нибудь полно. Не позднее середины миоцена основная их структура, вероятно, уже сложилась, и далее интенсивные изменения продолжались, в основном среди крупных позвоночных.

Таким образом, серьёзные изменения низших трофических уровней в результате изменений более высоких, видимо, возможны, но происходят сравнительно редко и являются скорее исключением, чем правилом. В целом же наиболее опасны для экосистем изменения состава продуцентов, наименее — консументов высших порядков и, напротив, наименее подвержены влиянию смен других групп продуценты, а наиболее — высшие звенья трофических цепей.

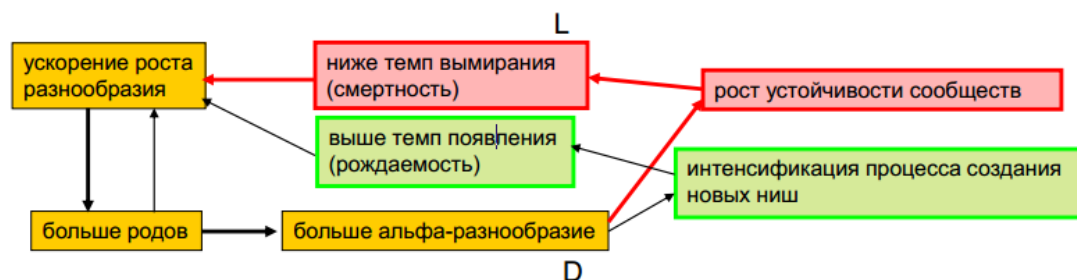


Рассматривая большой фактический материал, собранный разными учеными, можно прийти к следующим общим закономерностям, которые проявились в эволюции жизни в фанерозое.

Наблюдается рост средней продолжительности существования семейств и родов происходил как в морской, так и в континентальной биоте. Это свидетельствует о росте устойчивости организмов и экосистем.

В раннем фанерозое в морской биоте доминирующей группой были активно плавающие крупные хищники — наружнораковинные головоногие и рыбы, а также малоподвижные фильтраторы — моллюски (брахиоподы и двусторчатые). Радикальная смена первой доминирующей группы произошла после мел палеогенового вымирания, а моллюсков после пермо-триасового вымирания.

Новые группы наземных растений не вытесняют старые, а добавляются к ним. Самые радикальные перемены у них произошли в мелу (ок. 100 млн. лет) без помощи массовых вымираний. Радикальные перемены у тетрапод начались в мелу (вслед за сменой растительности) и резко ускорились после мел-палеогенового вымирания (которое было избирательным). В фанерозое происходил ступенчатый рост доли: 1) подвижных животных, 2) хищников, 3) «физиологически забуференных», устойчивых к колебаниям среды (Bambach, Knoll, Sepkoski, 2002). В фанерозое, особенно заметно в мезозое число родов подвижных морских животных стало больше, чем в палеозое. Эта закономерность сохраняется и в кайнозое. Массовые вымирания этому явно способствовали: неподвижные страдали от них сильнее (R.K. Bambach, A.H. Knoll, and J.J. Sepkoski. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm // PNAS. 2002. V. 99. P. 6854-59).



Динамика разнообразия морской и континентальной биоты фанерозоя соответствует модели гиперболического роста, что позволяет предположить наличие положительных обратных связей, т.е. рост разнообразия должен каким-то образом ускорять сам себя (см. рис. из: <http://www.bio.msu.ru>).

А.В. Марков предполагает, что гиперболический рост разнообразия обусловлен положительной обратной связью между разнообразием и структурой сообществ через «создание ниш» и роста устойчивости сообществ. Из представленной схемы вытекает проверяемое следствие: должна быть положительная корреляция между L и D.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многие факты, связанные с преобразованием биологических систем в длительном эволюционном времени (геологическом) говорят о том, что в эволюции жизни на планете не последнюю роль сыграли физико-химические факторы среды. Крупномасштабные перестройки системной организации биологических систем были инициированы резкими изменениями физико-химических факторов, выступая в роли механизма в значительной степени определяющего уровень и спектр изменчивости. Также становится понятным, что эволюционный процесс является непрерывным, происходящим в каждый момент времени, что он охватывает огромные временные отрезки для совершения эволюционного акта, заблуждение.

Организирующим началом системной организации жизни выступило Солнце, предоставившего условия протекания основных биогеохимических реакций, которые в итоге и привело к возникновению жизни. На сегодня экспериментально доказано различные реалистичные способы абиогенного синтеза органических молекул элементов цикла Кребса, самых различных аминокислот, а также объяснены механизмы появления биологических катализаторов – ферментов, которые негативные эффекты ионов металлов превратили в активное ядро комплексов. Сегодня наличие абиогенных аминокислот и простых пептидов в «колыбели жизни» считается высоковероятным.

С появления простых рибозимов, катализирующих соединение аминокислот друг с другом, скорее всего, началась эволюция белкового синтеза. «Содружество» пептидов с РНК должно было сформироваться задолго до появления матричного белкового синтеза (трансляции). Появление белкового синтеза расширило спектр доступных ниш, что привело к освоению гетеротрофного и хемоавтотрофного (метаногенез, сульфат-редукция, окисление метана, соединений железа, серы и мн. др.) вариантов метаболизма. Жизнь перешла из двумерной формы адсорбированных на минеральной поверхности полимеров к трехмерной форме — скоплениям биополимеров во впадинах и полостях минеральных отложений, затянутых примитивными мембранами. В них и появились первые структуры, похожие на клетки — мембранные пузырьки, плавающие в воде. Скорее всего, они сначала были расселительными стадиями «сидячих» протоорганизмов.

Геном протоорганизмов состоял, вероятно, из множества разных молекул РНК, одно- или двухцепочечных, линейных и кольцевых. Сразу после появления системы коллективной репликации должны были начать плодиться всевозможные эгоистичные генетические элементы. Вирусы тоже, скорее всего, появились очень рано, которые и использовали механизм обратной транскрипции и репликации ДНК, как устойчивой системы для распространения вирионов. Позже этот механизм был приобретен путем горизонтального переноса генов протоорганизмами («молекулярного одомашнивания»).

Представления о путях и механизмах эволюции, сложившиеся в 3й четверти XX в результате синтеза классической СТЭ (ГТЭ) и великих открытий молекулярных биологов, сегодня выглядят слишком упрощенными и схематичными (хотя и верными в первом приближении).

Имеющиеся факты, показывающие ограниченность и неабсолютность постулатов о полной случайности мутаций, о строго односторонней передаче информации в ряду ДНК → РНК → Белок, о полной невозможности наследования «приобретенных признаков». Имеющиеся в литературе факты, связанные с эволюционной ролью «эгоистичных репликаторов» (вирусов и МГЭ) и механизмов молекулярного одомашнивания, свидетельствуют об ограниченности еще одного постулата: о строго дивергентном (древовидном) характере эволюционного процесса. Благодаря возможности обмена наследственным материалом структура родственных связей между организмами больше похожа не на дерево, а на сеть. Организмы (геномы) эволюционируют не в одиночку. Они могут заимствовать у других организмов (обычно близкородственных, но не только), а также у эгоистичных репликаторов (вирусов и МГЭ) их наследственный материал, что позволяет рассматривать их как существенного источника наследственной изменчивости.

Неродственный горизонтальный перенос генов (ГПГ) играл важную роль в крупных эволюционных преобразованиях. Появление практически всех крупных таксонов (клад) архей совпадает с множественными заимствованиями «периферических» генов у бактерий. Особенно сильно выражено в группах, произошедших от метаногенов (галоархей и др.) (Nelson-Sathi et. al., 2014).

Близкородственный ГПГ, видимо, происходит гораздо чаще и играет важную роль в микроэволюции и в среднем менее вреден.

Событием, приведшим к устойчивой системной организации биологических систем, стало использование важнейшего механизма горизонтального переноса генов – симбиогенеза протоклетки с пластидами и митохондриями, появление хлорофиллоносных организмов. По-видимому, в эволюции протозукариот был период активного заимствования чужих генов, который был связан с кризисом в микробных сообществах, вызванный переходом цианобактерий к кислородному фотосинтезу. Эти бактериальные симбионты и стали основой усовершенствования многих метаболических и сигнально-регуляторных систем не только в органеллах, но и в цитоплазме, тоже заимствованных у разных бактерий ряд генных комплексов с метаболическими и сигнально-регуляторными функциями.

Современные экспериментальные исследования в биологии свидетельствуют о непреложном следствии эволюции биологических систем любого уровня организации – возникновение кооперации между подсистемами, а там где есть кооперация в системе немедленно заводятся паразиты. Например, на молекулярно-генетическом уровне, после расшифровки генома организмов становится понятным, что он может характеризоваться как содружество репликаторов (генов), помогающих друг другу размножаться. В нем не могли не завестись паразиты – гены, пользующиеся услугами других генов для своего размножения, но ничего

не дающие взамен. Под действием отбора отношения паразита с хозяйским геномом могут развиваться по одному из двух путей: антагонистическому («гонка вооружений») или кооперативному («молекулярное одомашнивание»). Для «одомашнивания» нужно, чтобы в генетическом паразите произошла случайная мутация, из-за которой он (или какой-то его фрагмент) стал бы чем-то полезен хозяину. Примерами одомашнивания транспозаз являются белок RAG1, осуществляющий VDJ-рекомбинацию – «одомашненная» транспозаза, чей ген некогда был частью ДНК-транспозона (Karitonov & Jurka, 2005) и белки, осуществляющие геномную перестройку в МАК-геноме инфузорий – тоже прирученные транспозазы (Марков А.В., 2016).

Многие регуляторные белки, функционирующие в плаценте и выполняющие защитные функции для эмбриона (защита эмбриона от иммунной системы матери, защита эмбриона от вирусов) имеют вирусное происхождение. Многие мобильные генетические элементы (МГЭ) «по совместительству» служат генами маленьких регуляторных РНК (piRNA). Эти РНК используются клеткой, чтобы контролировать активность самих МГЭ, но не только. Они могут выполнять и другие регуляторные функции: например, своевременно уничтожать некоторые материнские мРНК в развивающемся эмбрионе (Rouget et al., 2010). Значительная часть (>16%) консервативных регуляторных элементов (промоторов, энхансеров), уникальных для геномов плацентарных – это бывшие фрагменты МГЭ (Mikkelsen et al., 2007).

У дрозофилы «настоящая» теломераза* утрачена, ее функцию взяли на себя недавно одомашненные ретротранспозоны (цит. по А.В. Маркову, 2016).

*Теломеразы (восстанавливают кончики хромосом, укорачивающиеся после каждого деления) – произошли от обратных транскриптаз.

В геноме человека – около 100000 эндогенных ретровирусов (ЭРВ) (5-8% генома), все инактивированные мутациями. Из них 133 встроились в наш геном после разделения линий человека и шимпанзе. Российские ученые показали, что один из этих 133 ЭРВ подвергся «молекулярному одомашниванию» и теперь регулирует работу гена *PRODH* в некоторых отделах мозга (в первую очередь в гиппокампе) (M. Suntsova et al., 2013).

Этот факт иллюстрирует некоторые общие положения:

1) В МГЭ есть свои промоторы и регуляторные элементы, которые распознаются теми или иными белками. Поэтому МГЭ похожи на прыгающие наборы заготовок для создания новых регуляторных участков хозяйского генома. Вероятность появления новых регуляторных участков таким способом – высока.

2) Если уровень экспрессии гена неоптимален, мутация, меняющая уровень экспрессии, окажется полезной с высокой вероятностью (вплоть до 0.5).

3) Многофункциональность генов-регуляторов. Транскрипционный фактор SOX2 выполняет много важных функций. От участия в поддержании плюрипотентного состояния эмбриональных клеток до участия в регуляции развития нервной системы, легких, глаз и т.д. Этот ген точно не страдал от безделья, когда ЭРВ, встроившись перед геном *PRODH*, «навесил» на него еще одну функцию. Теперь SOX2 «отвечает» еще и за регуляцию синтеза глутамата в гиппокампе.

В.И. Вернадский указывал на необходимое условие создания первичной биосферы: «... первое проявление жизни при создании биосферы должно произойти не в виде появления одного какого-либо организма, а в виде совокупности, отвечающей геохимической функции жизни. Должны были сразу появиться биоценозы» (Вернадский, 1940, с. 207) прокариотических организмов, которые способны выполнять все биосферные функции. Палеонтологические находки докембрия свидетельствуют о том, что появление уже сформированных прокариотических экосистем зафиксировано 3,5 млрд. лет назад в разных частях планеты. Эти данные свидетельствуют также, что докембрийская биота состояла из коккоидных и нитчатых форм — бактерий и синезелёных водорослей, которые образовывали замкнутую и стабильную трофическую цепь.

По ценотической организации цианобактериальные сообщества докембрия и фанерозоя не уступали современным. С самого раннего проявления жизни 3,8 млрд. лет назад жизнь практически полностью контролировала земной цикл углерода, который осуществляется прокариотной экосистемой, а облигатным условием оптимального функционирования этой экосистемы должна быть замкнутость цикла круговорота жизненно важных элементов.

Концентрация кислорода в различных геохимических нишах архея была, по крайней мере, выше микроаэрофильного уровня (около 1 %), что достаточно как для формирования аэробных метаболизм, так и для синтеза защитных ферментов от O₂. Известно, что для перехода от условий анаэробного метаболизма к аэробному достаточно 0,2 % кислорода (точка Пастера). В свою очередь в первоначальный этап формирования газовой атмосферы при отсутствии озонового экрана кислород должен был выступить мощнейшим мутагеном, который и стал одной из причин кембрийского взрыва.

Деление организмов на аэробные и анаэробные весьма условно и определяется условиями их культивирования: анаэробы превращаются в аэробные организмы при добавлении в среду веществ, снижающих окислительно-восстановительный потенциал среды (H₂S, аскорбиновой кислоты и др.) (Шапошников, Гусев, 1964). Условия перехода аэробных (верховых) дрожжей из анаэробных (низовых) описал Пастер и показал, что новые свойства дрожжей (аэробность) наследуются (Pasteur, 1953).

Сам по себе кислород не токсичен для организмов, токсичны его супероксидный радикал и перекись водорода. У всех современных организмов для нейтрализации этих радикалов имеются защитные ферменты.

Показано также, что CO₂ обладает супероксидингибирующим эффектом, который универсален для всех — от низших организмов до человека — и играет защитную роль в сохранении жизни на Земле (Коган и др., 1998). Цикл органического углерода в биосфере облигатно согласуется с циклом азота, начинающимся

азотфиксацией — процессом восстановления молекулярного азота атмосферы, в результате которого он становится доступным другим организмам.

Для современных облигатных анаэробных бактерий кислород, как правило, губителен. Если исходить из общепринятой точки зрения, что предки цианей были строгими анаэробами, то совершенно немыслимо представить возникновение у них оксигенного фотосинтеза, при котором кислород, будучи эндогенным фактором, был бы ещё и токсичным. Несомненно, появление у цианей кислородного фотосинтеза предполагало и наличие у них к тому времени соответствующих защитных механизмов, которые могли возникнуть лишь в присутствии в среде индуцирующего фактора — кислорода. Более того, синтез жизненно важных соединений — стероидов, каротиноидов, жирных кислот, коллагена и т.д. осуществляется только при наличии в среде кислорода (Schopf, 1983).

Первичным источником кислорода на Земле в катархее (4 млрд. лет назад) мог быть фотолиз паров воды, CO_2 и др. под влиянием жёсткого ультрафиолетового излучения солнца (Фокс, Дозе, 1975). Отсюда следует, что предбиологическая атмосфера Земли уже могла содержать ощутимое количество O_2 . Предполагается также, что фотохимическое выделение кислорода на основе органических соединений появилось раньше самой жизни (Галимов, 1988). Несомненно, определённое количество O_2 уходило на окисление восстановленных продуктов, но эти реакции не были мгновенными, и кислород мог накапливаться в локальных участках Земли. Об этом свидетельствует и первичное распределение строматолитов на планете. Этому способствовало, очевидно, и то, что в разных местах Земли в тот период количество восстановленных соединений с переменной валентностью было неодинаковым (Фокс, Дозе, 1975). Установлено, что свободный кислород в ощутимых количествах (>1 % от его современного содержания) появился в атмосфере ~2 млрд. лет назад в результате фотосинтетической деятельности цианей. Кроме того, оксигенные фототрофы, аналогичные современным нитчатым синезелёным, найдены и в более древних осадочных породах возрастом 3,5-3,0 млрд. лет. Древним аэробным бактериям вовсе не нужна была окисленная атмосфера, для них достаточно было продукции кислорода, выделяемого цианеями в локальных местообитаниях, как это показано на современных цианобактериальных сообществах, названных справедливо «колодцем в прошлое» (Заварзин, Крылов, 1983). Наряду с представлениями о постепенном накоплении в атмосфере Земли кислорода, существует противоположное мнение, что значительное количество кислорода было накоплено уже в архее (Ярошевский, 1988), что подтверждается существованием древних железорудных месторождений (железистых кварцитов), широко распространённых по всей Земле. Условия формирования этих месторождений были сходными, и главным фактором осаждения железа в водных бассейнах было изменение окислительно-восстановительных условий в зоне фотосинтеза (Казанский, 1983).

Таким образом, самые ранние проявления жизни в древнейших осадочных породах, поразительное обилие строматолитов и микрофоссилий, минеральная оболочка которых могла формироваться только в присутствии кислорода, а также условия рудообразования на древней Земле — всё это свидетельствует о наличии свободного кислорода в самые ранние периоды формирования жизни на Земле.

Новейшие данные также подтверждают, что накопление органического вещества в раннем докембрии шло с гораздо большей скоростью, чем в последующие эпохи, вероятно, за счёт более высокой продуктивности ранней биосферы. Огромные нефтяные залежи в докембрийских пластах Западной Сибири и восточно-европейской платформы также являются свидетельством древнейшей органической жизни. Повышенная продуктивность архейской биосферы связывается с высокой концентрацией CO_2 , которая составляла ~0,3-3 %, что в 10-100 раз выше современного уровня (Яншин, 1997). Этому способствовал и усиленный архейский вулканизм. Следствием высокой продуктивности древней биосферы стал эволюционные «успехи» гетеротрофов. Свидетельством тому является появление в карбоне грибов, способных переваривать лигнин, положило конец массовому захоронению органики.

Древнейшее (Гуронское) оледенение в начале протерозоя (ок. 2,4 – 2,1 млрд. лет назад) предположительно было вызвано «кислородной катастрофой», т.к. рост содержания кислорода обязательно сопровождается захоронением органики (если вся органика успешно окисляется гетеротрофами и не захоранивается, то весь кислород уходит на дыхание, и концентрация кислорода в атмосфере не растёт). В последующем должно было произойти увеличение парниковых газов, которое отразилось на глобальном климате. Способствовало проявлению оледенения и система океанических течений, определяемая конфигурацией материков. Потеплению способствует свободная циркуляция (небольшие разобщённые материков), похолоданию – затруднённая циркуляция в низких широтах и «застой» холодных вод в высоких широтах (например, циркумantarктическое течение и полузамкнутый северный океан).

Когда увеличилась площадь океана, покрытая льдом, уменьшилось испарение, что замедлило наступление ледников. Это способствует срабатыванию отрицательной обратной связи, связанное с уменьшением значения фотосинтеза из-за сокращения площадей, пригодных фотосинтезирующим организмам. В результате снижается биогенный отток углерода из атмосферы и усиливается парниковый эффект, что является причиной потепления климата, сопровождающееся кембрийским взрывом – мощнейшей адаптивной радиацией организмов. За счёт появления новых ниш для новых видов, стимулирует установлению новых форм взаимодействий друг с другом. Таким образом, видообразование становится самоускоряющимся процессом, в результате которого возможен гиперэкспоненциальный рост числа видов.

Все структуры и функции любого организма построены иерархически. С этим положением связан принцип эволюции стабилизации функций: конструкция организма в процессе эволюции изменяется так, что сходные функции остаются неизменными (Гродницкий, 1998).

Общая закономерность эволюции органического мира следует принципу: минимум исходных элементов — максимум их комбинаций; эволюция идёт по пути максимального сохранения и использования структур, возникших на её ранних этапах (Ратнер, 1993). Свидетельство тому в виде различных механизмов и процессов регуляторных систем, обеспечивающих «эквифинальность», можно найти во всех уровнях организации жизни. Исходно это состояние биологических систем вытекает от неизбежности нарушения наследственного аппарата — мутаций, определяющих различные вариации ответных реакций биологической системы на те или иные степени возмущения, т.е. эволюция является неизбежной характеристикой жизни, который обеспечивается различными механизмами межорганизменной комбинации (одновидовыми и не только) — симбиогенезом, молекулярным одомашниванием вирусов и/или мобильных генетических элементов, горизонтальным переносом генов и главным механизмом — амфимиксисом (половым размножением).

Объединение в одном компартменте у синезелёных и хлоропластов двух важнейших функций — синтеза белка и энергодающего механизма — является фундаментальным свойством живых систем (Филиппович и др., 1995). Такое объединение облигатно необходимо и обеспечивает надёжность функционирования и устойчивость в эволюции.

Современная биосфера состоит из двух блоков: основания (прокариотные организмы) и надстройки — эукариотных организмов, которые без «прокариотного» фундамента существовать не могут. Сама организация биосферы тем самым подчёркивает, что пусковым механизмом эволюции эукариотных организмов было расширение трофических возможностей биосферы за счёт деятельности прокариот.

Наиболее распространённая в настоящее время система эволюционных представлений — синтетическая теория эволюции — концентрирует своё внимание, в первую очередь, на популяционно-генетических закономерностях, но из популяционно-генетических соображений самих по себе необходимость существенной неравномерности эволюции не следует. Если считать популяционно-генетические закономерности достаточными для объяснения эволюционных явлений, то объяснения неравномерности филогенеза приходится искать вне биоты. Иными словами, в этом случае неравномерность не считается имманентной особенностью органической эволюции. Поэтому зачастую для нарушений когерентности подбираются объяснения внешнего происхождения — такие, как изменения климата, солёности океана, газового состава атмосферы, уровня космической радиации и т.д. При этом за «нормальный» тип эволюции, естественно, признаётся когерентный, как гораздо более распространённый, и, соответственно, принимается (обычно в неявной форме), что именно он достаточно удовлетворительно описывается синтетической теорией. Некогерентный же филогенез признаётся аномалией, возникающей вследствие причин небиологической природы.

Представления о ценотически контролируемой эволюции не отменяют популяционно-генетических концепций, а дополняют их.

Следует коснуться ещё вопроса о соотношении экологического и эволюционного масштаба времени. Обычно считается, что эволюционное время гораздо более длительно. Действительно, экологические изменения происходят на таких отрезках времени, на которых не наблюдается никаких эволюционных преобразований. В то же время, основная экологическая структура сообществ, по-видимому, весьма консервативна и способна сохраняться даже на фоне эволюционных изменений биоты. Об этом свидетельствует сходная функциональная организация различных по видовому составу современных сообществ, напр., не только темнохвойных, но и долгие изолированных друг от друга листопадных лесов Палеарктики и Неарктики.

Травяные биомы (саванны, степи) формировались в кайнозой параллельно и независимо, по меньшей мере трижды, на разных материках в результате одного и того же процесса — превращения субклиматских злаковых сообществ в климаксы в результате коэволюции злаков и их потребителей, приведшей к стабилизации биогеохимического цикла.

Распределение сообществ и экосистем в ландшафте определяется физико-химическими, физико-географическими факторами и могут различаться даже в местностях с одинаковым набором сообществ. Даже одинаковые биоценозы способны образовать разную ландшафтную мозаику и, тем самым, различные типы ландшафтных экосистем.

В формировании ландшафтообразующих экосистем достаточно высока роль эволюционных факторов, приводящих к появлению внутриэкосистемных структур — коадаптивных комплексов. Не учитываются и возможные различия в биогеографическом районировании при иной конфигурации массивов суши, а также недооценивается роль отличных от современных комбинаций физико-химических факторов. Между тем, даже в недалёком геологическом прошлом такие комбинации поддерживали, напр., тундростепь — биом с господством ксерофильных травяных стадий сукцессионных систем таёжного типа. Физиономически сходные сообщества существуют в современных таёжных и тундровых ландшафтах как сериальные, но нигде не являются ландшафтообразующими и функционально отличаются от плейстоценовых, поскольку с исчезновением крупных травоядных утратили прежний тип круговорота (Жерихин, 2003).

Филогенез существенно неравномерен, причём эволюционные события в разных группах, разных биомах и разных регионах достаточно близко совпадают во времени.

Один из наиболее фундаментальных эволюционных фактов, установленных палеонтологией, — неравномерность филогенеза во времени в отношении как скорости, так и упорядоченности изменений. Длительные периоды медленной (когерентной, по В.А. Красилову, 1969, 1987) эволюции чередуются со сравнительно краткими эпохами гораздо более быстрых и радикальных (некогерентных) изменений, причём

нарушения когерентности в филогенезе многих неродственных таксонов приблизительно одновременны.

Масштаб различий между когерентной и некогерентной эволюциями очень велик — не менее 10^7 поколений. Однако экспериментальные данные показывают, что для формирования видовых форм, морфологически отличных и репродуктивно изолированных от исходных, при интенсивном отборе достаточно 10-20 поколений (Шапошников, 1965). У большинства групп средняя наблюдаемая скорость эволюции была на несколько порядков ниже потенциально возможной (Vignuzzi et al., 2006; Lynch M., 2010 и др.).

Тектогенез имеет дискретный и притом глобально синхронизированный характер. Его воздействие на климат, а через его посредство — на биоту несомненно. Поэтому логично допустить, что дискретность филогенеза обусловлена именно дискретностью физико-химической основы (тектогенеза).

Распределение тектонических и эволюционных событий во времени не противоречит такому допущению. Глобальный эффект тектогенеза приводит к эволюции всей биосферы как целого. В её истории, благодаря этому, выделяются крупные общие этапы.

Картина эволюции плохо укладывается в концепцию её «пассивности» и «ведомости» относительно абиотических факторов. Радикальные изменения в абиотической обстановке совпадают с радикальными изменениями одних таксонов и непропорционально слабыми изменениями других. Так, сильнейшим климатическим пертурбациям в антропогене соответствуют глубокие преобразования среди млекопитающих (особенно крупных), но удивительно слабые — среди насекомых и растений. Напротив, значительно более слабое похолодание в середине мела совпадает с радикальными изменениями почти всей континентальной и частично морской биоты. Физико-химические (в частности, климатические) изменения играют в эволюции скорее роль спусковых механизмов, провоцируя уже эндогенно подготовленные изменения.

Следует заметить, что во всех экспериментах по моделированию жизни не учитывался один из важнейших факторов — время. Вряд ли в принципе возможно моделирование в колбе процессов, длившихся сотни миллионов лет. Многие заблуждения в науке будут сняты, если понять качественное различие процессов в условиях короткого и длительного масштабов времени. По этому поводу В.И. Вернадский (1994) писал: «... Мы знаем, что приспособляемость (организма) зависит от течения времени, есть функция времени, и что она проявляется в биосфере в теснейшей связи с сотнями лет её существования. Этих миллионов лет нет в нашем распоряжении, и мы не можем их пока ничем заменить в наших опытах».

По мнению М.М. Камшилова (1967), жизнь представляет собой четырёхмерный континуум относительно дискретных систем, в котором четвёртая координата — время — выступает как необходимый параметр полной характеристики явления.

Общая схема функционирования современной биосферы базируется на циклическом метаболизме углерода в автотрофно-гетеротрофном обмене. При этом в круговорот вовлечён практически весь класс органических веществ, существующих на Земле (Шлегель, 1987). В связи с этим можно отметить довольно высокую специфичность современных организмов к используемым субстратам и окислительно-восстановительным условиям среды: водородные, метанобразующие, метанокисляющие; метилотрофы, железобактерии, окисляющие, целлюлозоразрушающие, аммонифицирующие, нитрифицирующие, азотфиксирующие, серобактерии и т.д. Таким образом, «... функции микробов в природе специализированы; для каждой работы есть свой «специалист», приспособивший весь химизм своего существования» (Виноградский, 1996). Природа не оставила без внимания ни один субстрат, способный служить в метаболизме микроорганизмов сколько-нибудь подходящим донором, акцептором электронов или в качестве источника углерода и энергии. Всё это свидетельствует о том, что строгая специфичность метаболизмов, очевидно, была сформирована ранее под действием субстратов с последующим закреплением её естественным отбором (прицельного воздействия внешнего фактора на определённый ген). Вероятно, об этом же говорит и наличие адаптивных мутаций у современных организмов. Неслучайность мутационного процесса подтверждается также данными о том, что под контролем отбора находится формирование структурных особенностей генома (Кайданов, 1991).

Установлено, что абиогенный синтез простой органики мог начаться в протопланетном облаке из водорода, азота, угарного газа, цианистого водорода и других простых молекул, обычных в космосе. Предполагают, что абиогенный синтез мог происходить при участии каталитически активных частиц, содержащих железо, никель, кремний. Свидетельством тому является находка органических веществ в метеоритах. Таким образом, молодая Земля могла иметь в своем составе достаточное количество органики с самого начала своего существования. Абиогенный синтез органики продолжался уже на Земле. Также установлено, что абиогенный синтез простой органики возможен в гидротермальных источниках (подводные вулканические источники) из CO , HCN в присутствии катализаторов (железо, никель) при температуре 80–120°C с выходом гидроксикислот и аминокислот, в небольших количествах могут синтезироваться сахара и липиды (альфа-гидрокси- β -валериановая кислота, этиленгликоль) (Huber, Wächtershäuser, 2006).

Показано также возможность абиогенной фиксации CO_2 (абиогенный фотосинтез), а также полимеризации РНК из рибонуклеотидов на поверхности частиц сульфида цинка при наличии ультрафиолетового излучения (Mulkiđjanian, 2009).

Жизнь могла зародиться в специфических местообитаниях, где были неорганические микрополости, в которых накапливались органические вещества, а также минеральные поверхности с каталитическими свойствами, энергетические и химические градиенты, которые поддерживались благодаря постоянному притоку гидротермальных растворов из недр и позволяли идти реакциям абиогенного синтеза органики.

Проблема избирательного синтеза «нужных» изомеров молекул и их стабилизации можно объяснить на примере реакции Бутлерова. Водный раствор формальдегида (CH_2O) с добавлением $\text{Ca}(\text{OH})_2$ или $\text{Mg}(\text{OH})_2$ при небольшом нагревании превращается в сложную смесь сахаров. Реакция катализируется собственными продуктами и в стандартных условиях производит смесь из множества сахаров, среди которых синтезируются молекулы, необходимые для жизни, составляющие доли процента и существующие недолго. Оказалось, что в присутствии силиката натрия (Na_2SiO_3) реакция становится более упорядоченной, а получающиеся сахара обретают стабильность. Силикат-анион образует комплексы с четырех- и шестиуглеродными сахарами, которые выпадают в осадок и не участвуют в реакции далее. Так накапливаются сахара, имеющие две соседние гидроксильные группы с одной стороны: эритроза, треоза, глюкоза, манноза. Если в реакционную смесь реакции Бутлерова добавить гидроксипатит ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \times \text{Ca}(\text{OH})_2$), то на его поверхности избирательно осаждается рибоза.

Еще один избирательный катализатор реакции Бутлерова является комплекс пролина с ионом цинка. Он тоже останавливает реакцию на стадии пяти- и шестиуглеродных сахаров и, самое важное, он стереоспецифичен. Комплекс «левого» пролина с цинком избирательно синтезирует «правые» сахара. Присутствие алюмосиликатов также способствует избирательному синтезу «правых» сахаров. В такой ситуации, в отличие от раствора, могут преимущественно соединяться мономеры одной хиральности. Хиральное обогащение аминокислот может быть обеспечено фотохимическими процессами с участием поляризованного УФ-света, поэтому в метеоритах встречаются аминокислоты с заметным избытком L-изомеров.

Но чтобы стартовала эволюция, должны появиться катализаторы, обладающие наследственной изменчивостью, подобные, например, молекуле РНК. Две ключевые функции у современных организмов – 1) хранение, размножение и передача наследственной информации, 2) активная работа по получению энергии, синтезу необходимых молекул, построению и поддержанию всех структур организма, обеспечиваются тремя основными классами биополимеров – белки, ДНК, РНК.

Белки выполняют почти всю «работу», но не могут хранить наследственную информацию, а ДНК хранит наследственную информацию, но не может выполнять «работу» и только РНК может выполнять обе ключевые функции в одиночку. Именно с нее могла начаться жизнь.

Открытие рибозимов (включая каталитическую функцию рРНК) немедленно привело к появлению и быстрому развитию теории РНК-мира (в середине 1980-х). Методом искусственной эволюции легко выводятся рибозимы, где лигазы (сшивают НК), нуклеазы (режут НК), транспептидазы (присоединяют аминокислоту, напр., к другой аминокислоте), а аптамеры избирательно связываются с какой-то молекулой.

Проблему искусственной эволюции решили британские химики (Powner, Gerland, Sutherland 2009). Ключевые особенности найденного способа абиогенного синтеза пиримидиновых нуклеотидов связан с присутствием фосфата в смеси с самого начала, который выполняет роль буфера, резко повышая выход «нужных» продуктов. В смеси сразу присутствуют и азотистые соединения, и простейшие углеводы. Побочный продукт (мочевина) играет роль катализатора на последующих этапах. Ультрафиолет превращает часть Ц в У и «отбирает» из всей массы получившихся разнообразных пиримидиновых нуклеотидов именно Ц и У (только они устойчивы к УФ).

В 2011 вышла статья группы Джейсона Хейна из Калифорнии, где они, добавляя к системе Сазерленда различные аминокислоты, получили стереоспецифический синтез рибонуклеотидов. Более того, достаточно было небольшого избытка одного из стереоизомеров аминокислоты, чтобы в конце концов получились хирально чистые рибонуклеотиды (Hein, Tse, Blackmond, 2011).

Солнечный ультрафиолет на заре «мира РНК» мог служить фактором отбора самых УФ-стойких азотистых оснований, образующих комплементарные пары (а это как раз А, Г, У, Ц), хирально чистых олигонуклеотидов среди рацемических. Синтез коротких РНК из нуклеотидов идет на поверхности минералов (алюмосиликатные глины, сульфиды металлов) в присутствии пиррофосфатов при упаривании воды и нагревании до 100-120 градусов. Хирально чистые олигонуклеотиды устойчивее к УФ. Олигонуклеотиды из 3-5 звеньев достаточно коротки, чтобы даже из рацемической смеси нуклеотидов случайно получались хирально чистые молекулы, и при этом достаточно длинны, чтобы стэкинг-взаимодействие (взаимная защита нуклеотидов от УФ) давало заметный бонус к защите. Присоединение к такой цепочке нуклеотида другой хиральности неустойчиво, т.к. он хуже вступает в стэкинг-взаимодействие и станет слабым звеном молекулы. По мере роста цепи этот эффект только усиливается.

Ключевым компонентом РНК-мира предположительно были молекулы РНК с РНК-полимеразной активностью (рибозимы, катализирующие репликацию молекул РНК). Появление таких рибозимов обеспечило бы наследственность и начало «дарвиновской» эволюции. У современных организмов таких рибозимов нет (они были вытеснены более эффективными белковыми ферментами-полимеразами).

Экспериментально получены рибозимы, способные реплицировать длинные (до 206 нуклеотидов) молекулы РНК, но не любые, а лишь с определенными последовательностями нуклеотидов (Attwater, Wochner, Holliger, 2013). Первые рибозимы, скорее всего, работали с ошибками. Справиться с проблемой мутационной деградации на ранних этапах РНК-мира помогли кооперация нескольких рибозимов, размножающих друг друга, полимеризация только коротких олигонуклеотидов и использование рекомбинации (лигирования, сборки из кусочков) вместо полимеризации длинных молекул.

На этом основании предлагаются модели, в которых путь к эффективному рибозиму-полимеразе идет

через два промежуточных этапа (Briones, Stich, Manrubia, 2009). Случайная полимеризация коротких РНК на минеральных матрицах, например, монтмориллонит, на котором удастся синтезировать (без помощи ферментов, из нуклеотидов, активированных имидазолом или 1-метиладенином) одноцепочечные РНК до 50 нуклеотидов (с разными хитростями, праймерами, и это обычно полимеры одного нуклеотида) или до 20 нуклеотидов без хитростей и без праймеров (Huang, Ferris, 2006).

Нобелевский лауреат Джек Шостак предлагает вернуться к первоначальной схеме, высказанной еще А.И. Опариным, о происхождении описанных механизмов внутри «протоклетки», окруженной липидными мембранами, а не в микрополостях минералов, как считают многие другие авторы (Adamala, Szostak, 2013).

Отсюда вытекает вывод о том, что жизнь почти наверняка зародилась на мелководье, скорее всего – в континентальных гидротермальных водоемах. В них к тому же и ионный состав ближе к характерному для живых клеток.

В 2013 году Шостак и его коллеги экспериментально показали, что функциональные РНК устойчивы к случайной ненаследуемой гетерогенности 2'–5' и 3'–5' связей (Engelhart et al., 2013).

Предполагается, что условия в «колыбели жизни» чередовались (Ricardo, Szostak, 2009): то становилось горячо (напр., из-за геотермальных выбросов), и двойные спирали расплетались; то прохладно (выброс смешивался с окружающей водой), и нуклеотидная реакция (НР) могла продолжаться. Примесь «неправильных» связей (2'–5') сильно снижает температуру плавления РНК-дуплексов. Низкая температура плавления РНК-дуплексов и несовершенная региоспецифичность могла помогать рибозимам совмещать каталитическую «работу» с функцией матрицы для НР. С каждой матрицы копировались варианты реплик с большей или меньшей долей неправильных связей. Первые хуже сворачивались в трехмерные структуры, но лучше выполняли функции матриц. Вторые хорошо работали рибозимами, но с трудом реплицировались. Гомогенные продукты не смогли бы справиться с обеими задачами одновременно.

Возможно, несовершенная региоспецифичность и позволило РНК стать «первой молекулой жизни». Чтобы эффективно копировать функциональные рибозимы до появления РНК-полимераз, НР должна иметь частоту ошибок не более 0,02 (примерно), как правило, она выше и составляет порядка 0,17. Можно снизить до 0,10–0,05, если брать матрицы с повыш. содержанием GC (большинство ошибок – при попытке присоединить U). Проблему можно решить путем замены U на 2-тио-U или 2-селено-U. Эти модифицированные нуклеотиды встречаются в тРНК у совр. организмов, в антикодонах, что повышает точность трансляции (2-тио-U реже образует «неправильную» пару с Г).

НР замедляется после присоединения неправильного нуклеотида. Поэтому те акты репликации, которые проходят без ошибок, заканчиваются быстрее. Если нити быстро расплетаются и снова подвергаются НР, итоговая точность НР будет в 2–5 раз выше, чем кажется, когда ее (точность) измеряют единожды в конце опыта, после того, как все матрицы один раз отреплицировались. Так можно преодолеть барьер Эйгена, даже имея базовую частоту ошибок 0,05 – 0,08 вместо требуемых 0,02.

Очевидная низкая скорость копирования (НР идет в том же временном масштабе, что и самопроизвольная деградация копируемой матрицы) может быть решена репликацией путем присоединения коротких комплементарных олигонуклеотидов (из 2–5 нт) с последующим заполнением просветов и лигированием кусочков в единую комплементарную нить (James, Ellington, 1997). Короткие комплементарные олигонуклеотиды могут образовываться спонтанно на матрице, потом они отсоединяются от нее, потом могут снова присоединяться и т.д.

Проблему гидратации активированных нуклеотидов, снижающих эффективность НР, можно решить переходя от замкнутой системы к проточной. РНК-матрицы (или мембранные пузырьки, их содержащие) нужно закрепить (например, на поверхности минералов) и поместить в проточную систему с постоянным притоком свежих активированных нуклеотидов (из близлежащего «маленького теплого пруда Сазерленда-Дарвина»).

Для избирательного катализа нуклеотидных реакций без деградации одноцепочечных РНК и разрушения липидных мембран «протоклеток», а также понижения температуры плавления РНК-дуплексов добавляют правильный хелатор (например, цитрат). Джек Шостак и его ученики в 2013 г. преодолели это препятствие, добавив в среду хелатирующий агент — цитрат. Ионы магния в комплексе с цитратом по-прежнему катализируют репликацию РНК, но уже не повреждают мембраны и одонитевые РНК. Это позволило получить протоклетки, внутри которых идет неферментативный синтез РНК.

Возможное слипание комплементарных цепочек можно предотвратить снижая допустимые максимальные концентрации протоклетки РНК (матриц). Замедлить обратное склеивание может также сложная вторичная структура РНК: если молекула свернется в клубок со шпильками, она уже не слипнется с комплементарной цепью – но, конечно, и реплицироваться путем НР такой клубок будет с трудом. Проблема может решаться быстрым прилипанием коротких комплементарных олигонуклеотидов к разделившимся цепочкам, который может и стимулировать дальнейшую НР. Такие олигонуклеотиды – это промежуточные стадии НР, они могут затем нарастать на 3' концах, лигироваться и т.д. Для этого надо, чтобы коротких комплементарных олигонуклеотидов было достаточно много.

По мнению Шостака, должен существовать способ «беспраймерной» НР: моно-или олигонуклеотиды комплементарно пристраиваются прямо посередине матрицы, потом к ним пристраиваются другие, кусочки лигируются, просветы заполняются... Эти возможности мало изучены.

Проблема праймеров в пре-РНК-мире могла привести к тому, что селективное преимущество получали

те молекулы РНК, которым легче было найти себе праймер. То есть те, которые либо сами могли служить себе праймерами для самоудлинения (вариант «шпилька с хвостиком»), либо для которых в окружающей среде (протоклетке, минеральной микрополости) было много подходящих праймеров.

Удобнейшим вариантом была бы способность молекулы РНК служить праймером для репликации собственных копий и реплик. Первыми функциональными рибозимами, по Д. Шостаку, скорее всего были метаболические рибозимы, ускорявшие синтез фосфолипидов (что способствовало росту и делению протоклеток) и реактивирующие рибозимы, а также нуклеазы, обрезающие перекрывающиеся концы у олигонуклеотидов (это ускоряло бы НР) и др.

В конце концов лигазы и полимеразы стали помогать репликации (ускорять ее), но нет оснований полагать, что эти функции появились первыми!

Истина, скорее всего, где-то посередине. Первые репликаторы «жили» сначала в микрополостях минералов. Использовать липидные оболочки стали позже как способ расселения. При этом оболочки могли быть изначально изобретены репликационными паразитами – вирусами (которые должны были появиться немедленно после появления репликаторов).

По мнению Д. Шостака репликаторы зарождались прямо внутри мембранных пузырьков – коацерватов (Опарин, 1924), которые при определенных условиях могут сами «расти» и «размножаться».

Схема прохождения полярных или слабозаряженных молекул сквозь двухслойную липидную мембрану связана сначала с прилипанием молекулы к гидрофильным «головкам» липидов, что приводит к изменению ориентации их молекул. При определенных условиях липиды могут «перекувырнуться» головками на другую сторону мембраны, увлекая за собой захваченную молекулу.

Мембрана растет за счет включения подходящих молекул из внешней среды. Делится протоклетка простым «разваливанием пополам». Основную «пищу» ее составляют активированные нуклеотиды. Они просачиваются сквозь мембрану и используются для самопроизвольной (неферментативной) репликации ДНК (Mansy et al., 2008).

С появления простых рибозимов, катализирующих соединение аминокислот друг с другом, скорее всего, началась эволюция белкового синтеза. Шостак и его коллеги пытаются найти простые пептиды, способные помочь магнию катализировать репликацию РНК лучше, чем это делает цитрат.

«Содружество» пептидов с РНК должно было сформироваться задолго до появления матричного белкового синтеза (трансляции).

В дальнейшем РНК-организмы последовательно приобрели два важных усовершенствования: специфический синтез пептидов (генетический код, механизм трансляции) и ДНК. Исходной «проторибосомой», с которой началась эволюция рибосомы, был каталитический центр молекулы 23S-рРНК, ответственный за соединение аминокислот.

Проторибосома не связывала мРНК и не могла контролировать последовательность пептида. Это был простейший пептидил-трансферазный рибозим. Он синтезировал пептиды случайного состава без помощи мРНК (но с помощью прото-тРНК). Небольшие пептиды связываются с двухцепочечной РНК таким образом, что защищают ее от гидролиза щелочами и ферментами-РНКазами. Пептид случайной последовательности или гомополимер одной аминокислоты (напр., аргинина или лизина) уже обеспечивает заметную защиту.

Типичнейший элемент вторичной структуры белка – альфа-спираль – хорошо ложится в малый желобок двухспиральной РНК и прикрывает ее «уязвимые» для гидролиза места.

С появлением размножающихся рибозимов нуклеотиды стали дефицитным ресурсом. Некоторые рибозимы стали получать их, гидролизуя соседей. В таких условиях защитный пептид мог обеспечить большое преимущество и, главное, спровоцировать «гонку вооружений».

«Хищные» рибозимы стали приобретать пептидазную активность, «жертвы» отвечали на это изменением и усложнением состава аминокислот в защитных пептидах.

На этом пути стал адаптивным переход от случайного или простого регулярного чередования аминокислот к сложным последовательностям. мРНК появились для упорядочивания последовательности обработки проторибосомой несущих аминокислоты тРНК (появившихся намного раньше).

Белки, ныне необходимые для трансляции, постепенно эволюционировали еще задолго до того, как появился механизм трансляции современного типа (использующий все эти белки). Следовательно, РНК-организмы имели достаточно эффективный механизм белкового синтеза, который обходился без этих белков (очевидно, их заменяли рибозимы).

Появление белкового синтеза расширило спектр доступных ниш. Заселили разные слои геотермальных отложений сульфида цинка. Осваивали гетеротрофный и хемоавтотрофный варианты метаболизма. Белковая РНК-зависимая РНК-полимераза сняла с рибозимов необходимость катализировать собственную репликацию и позволила увеличить количество генетической информации, что позволило жизни перейти из двумерной формы адсорбированных на минеральной поверхности полимеров к трехмерной форме — скоплениям биополимеров во впадинах и полостях минеральных отложений, затянутых примитивными мембранами.

Появились первые структуры, похожие на клетки — мембранные пузырьки, плавающие в воде, которые вначале были расселительными стадиями плоских, сидящих на минералах протоорганизмов.

Геном протоорганизмов состоял, вероятно, из множества разных молекул РНК, одно- или двухцепочечных, линейных и кольцевых.

Сразу после появления системы коллективной репликации должны были начать плодиться

всевозможные эгоистичные генетические элементы. Вирусы тоже, скорее всего, появились очень рано.

Данные сравнительной геномики позволяют отчасти реконструировать протоорганизм (его называют LUCA – Last Universal Common Ancestor).

Полагают, что у LUCA уже была ДНК, но еще не было репликации ДНК. ДНК производилась путем обратной транскрипции на матрице РНК. Обратная транскриптаза может и достраивать одноцепочечную ДНК до двухцепочечной (Leipe et al., 1999).

Скорее всего, «изобретателями» ДНК, обратной транскрипции и репликации ДНК были вирусы. ДНК устойчивее, что важно для распространения вирионов. Эксперименты с НК полезны вирусам для защиты от хозяйских нуклеаз. Малые геномы терпимее к высокой частоте мутаций, что неизбежно при экспериментах с новыми полимеразми. Организмы приобрели всё это путем заимствования вирусных генов («молекулярного одомашнивания»). Реконструкция белков и рРНК LUCA и последних общих предков бактерий и архей показало, что LUCA был мезофилом, а последние общие предки бактерий и архей – термофилами (Boussau et al., 2008).

Реконструированная на основе сравнения геномов современных организмов LUCA имел ДНК, транскрипцию, но не имел репликации ДНК, т.к. ДНК-полимеразы у бактерий и архей не родственны друг другу, а другие ферменты для работы с ДНК – родственны. Ферменты для синтеза тимина тоже неродственны, т.е. ДНК у LUCA была еще с урацилом. Предковая форма имела мембрану, скорее всего, иной структуры, чем у современных организмов. Имела не менее 1300 белковых семейств (как у современных прокариот), что, возможно, связано с большим числом биохимических путей, в т.ч. таких, которые у современных организмов не встречаются вместе.

Скорее всего, он был не одним организмом, а целым сообществом, в котором шел активный горизонтальный перенос генов. В полиморфном множестве репликаторов может сложиться ситуация, когда преимущество получают индивиды, наиболее похожие по каким-то ключевым параметрам на своих соседей. Этому должна способствовать интенсивная рекомбинация, обмен наследственной информацией.

В этом случае отбор «на конформизм» будет вести к формированию постепенно увеличивающихся областей гомогенности с «гибридными зонами» на границах между ними.

Таким образом, на древней Земле геохимические ниши никогда и нигде не были однородными, т.е. изначально существовала сеть гетерогенных геохимических ниш. Например, широкое распространение в архее железа и сероводорода при совместном их присутствии должно было привести к повсеместному образованию в осадочных породах сульфидов железа, однако палеонтологические данные это не подтверждают. Вероятно, на древней Земле циклы серы и железа были разделены в пространстве, что свидетельствует о гетерогенности и мозаичности процессов в геохимических нишах биосферы того периода. В данном случае геохимическая ниша рассматривается не как сумма градиентов физико-химических условий среды, а как своеобразный вектор, индуцирующий формирование и специфичность того или иного метаболизма (Костяев, 2001). В этих нишах сначала происходила биохимическая эволюция, а затем возникновение и эволюция прокариотных организмов. Вероятно, одновременно с формированием ферментативных структур протекали и неферментативные реакции, по скорости и специфичности несопоставимые с ферментативными, но приводящие к образованию сходных продуктов (Попов и др., 1994). При этом биологические макромолекулы не «учились» взаимодействовать друг с другом, как и неорганические соединения, вступающие между собой в разнообразные химические реакции на основе химического родства.

Существенное влияние на характер химической эволюции (а вслед за этим — биологической) в земной коре могли оказать известные фотокаталитические процессы с участием неорганических фоторецепторов: окислов титана, вольфрама, цинка. Эти окислы, напр., способны в водной среде фотосенсибилизировать выделение кислорода и водорода.

Только с появлением в геохимических нишах прокариотных организмов можно обоснованно говорить об экологических нишах, рассматривая их как результат взаимодействия физико-химических условий среды с продуктами метаболизма населяющих эту нишу организмов, в результате чего среда обитания становится для них более оптимальной. Всё это привело и приводит к биогеохимической мозаичности биосферы. По подсчётам И.С. Шкловского (1976), лишь слой воды в несколько десятков метров толщиной мог полностью снять губительное воздействие жёсткого ультрафиолетового излучения того периода. По-видимому, следствием этой неблагоприятной обстановки явилось также приобретение цианеями фикобилиновых пигментов, способных поглощать свет в области 530-620 нм на глубинах свыше 200 м, куда проникает не более 0,15 % видимого света (Partensky et al., 1999). Эти примеры свидетельствуют об адаптивности дополнительных пигментов, наличие которых у тех или иных организмов является следствием экологического приспособления к определённым условиям освещённости. И по мере необходимости природа неоднократно использует свойство фикобилиновых пигментов: они имеются у криптофитовых водорослей и выполняют роль стигмы; составляют основу фоторегулятора морфогенеза растений — фитохрома. У синезелёных водорослей роль фитохрома выполняют сами фикобилиновые пигменты (Синещев, Литвин, 1982).

Таким образом, разнообразие гетерогенных мозаичных геохимических ниш с тем или иным набором субстратов и окислительно-восстановительных условий определило различный набор прокариотных метаболизмов с широким анаэробно-аэробным спектром микроорганизмов. По этой причине должен был возникнуть комплекс, т.е. совокупность организмов не в виде отдельных особей, а в виде популяций.

На сегодня не решен вопрос, когда и в какой последовательности появились автотрофы и гетеротрофы.

Из теории биохимической эволюции А.И. Опарина выходит, что первыми были гетеротрофы. Сравнительная геномика указывает на древность архайческих прокариот (архей) – хемоавтотрофов (метаногены), но есть среди них и гетеротрофы (напр., *Thermoplasma*, *Rubrococcus*). Предполагают, что первые живые существа были гетеротрофами, которые жили в таком биотопе, где постоянно шел абиогенный синтез органики (не в «первичном бульоне», а в «первичном биореакторе»), напр., в гидротермальных источниках. В теории цинкового мира первичные гетеротрофы дали начало фотоавтотрофам – бактериям и хемоавтотрофам – археям (по 32 белкам, гены которых редко участвуют в горизонтальном обмене). Расшифровка геномов большинства организмов показало широкую распространенность горизонтального переноса генов, что многие сейчас вообще склоняются к мысли, что древовидные схемы принципиально не в состоянии адекватно отразить эволюцию и родственные связи прокариот. Деревья адекватны только для отдельных генов.

В кембрии происходило устойчивое увеличение биоразнообразия, удлинение трофических уровней экосистем, связанное с увеличением новых экологических ниш. В силуре появляются первые наземные сообщества, хотя из силура почти неизвестно ископаемых остатков наземных животных. Достоверно с девона начинается бурная эволюция наземных животных, происходили крупные ароморфозы, прогрессивная эволюция их анатомо-морфологической и физиологической организации. Несомненно, первыми наземными обитателями были членистоногие.

Доминирующей жизненной формой растительного покрова была древесная растительность. Во влажном и тёплом климате широкое распространение получила наземная флора, имевшая характер густых влажных тропических лесов, представленных древовидными папоротниками, хвощами и семенными папоротниками. В карбоне появляются первые хвойные и гинкговые.

Процветали водные и наземные позвоночные — рыбы, земноводные, появились первые рептилии. Во второй половине раннекарбоновой эпохи появились высшие насекомые.

Уже в ранней перми была выражена климатическая зональность. Под влиянием значительных изменений природных условий (сокращение акватории морских бассейнов, усиление континентальности, изменения температурных условий и т.д.) произошло изменение облика растительности: исчезли папоротники, каламиты, древовидные плаунообразные и другие влаголюбивые растения тропических лесов. Утратили ведущее положение высшие споровые и примитивные голосеменные, основную роль в сложении растительного покрова стали играть высокоорганизованные голосеменные растения — цикадовые (сагообразные), хвойные и гинкговые. Представители бывших флор существовали в роли карбоновых реликтов.

Росла роль пресмыкающихся. Конец перми знаменуется вымиранием подавляющего большинства палеозойских групп. В наибольшей степени это коснулось морских животных.

В мезозое в глобальном масштабе произошла смена мезофита кайнофитом. Предвестники надвигающихся перемен в структуре биомов и экосистем появились задолго до их наступления, ещё в начале мела. Появились первые покрытосеменные растения в Центральной Азии, а отсюда началось их распространение в Азию, Африку, затем в Америку, Европу. Позднее они появляются и в Австралии. За несколько миллионов лет — в самом конце первой половины мела — покрытосеменные замещают в палеонтологических захоронениях большую часть характерных мезофитных растений. В это же время уцелевшие от вымирания мезофитные группы — папоротники и хвойные — меняются, становятся похожими на современные. Остатки же других мезофитных растений хотя и продолжают встречаться во второй половине мела, но становятся всё более и более редкими.

Одновременно с растениями меняются и животные, что и понятно, поскольку при смене растительности смена животного мира совершенно неизбежна. Всё живое выстроено в экологическую пирамиду, в основании которой стоят растения — продуценты.

В конце раннего мела обнаруживаются древнейшие остатки плацентарных млекопитающих. Становятся многочисленными птицы. Резко меняется состав насекомых. Переживают меловую катастрофу рептилии — динозавры.

В разрушенных, незаполненных сообществах естественный отбор благоприятствовал изменениям и не поощрял консерватизма. И чем менее совершенна структура сообществ, тем быстрее в нём идёт эволюция.

Фауна мела, особенно насекомых на уровне семейств, имела уже в значительной мере кайнозойский облик. В середине мела произошла последняя из крупнейших флористических смен. В это время начинается стремительный рост общего таксономического разнообразия флоры за счёт цветковых растений, сопровождавшийся сменой мезофитных голосеменных кайнофитными хвойными. Процесс окончательного вытеснения флоры мезофита флорой кайнофита растянулся практически на весь поздний мел, что и позволило В.А. Красилову писать о совпадении нижних границ кайнозоя и кайнофита (1972) и о связи вымирания динозавров со сменой флоры (1979). Однако перелом, несомненно, произошёл в середине мела. Теснейшая, причём обычно высокоспецифическая связь, выражающаяся в «фитофилии» насекомых и энтомофилии растений, не вызывает сомнений. Смена одного устойчивого биоценоза другим, тоже устойчивым, должна сопровождаться пороговым изменением не только структуры биоценоза, но и состава его биоты. Что, по-видимому, и произошло в этом случае, и других подобных случаях более или менее резкой смены биот. Таким образом, кризисный характер смены биот косвенно указывал на существование устойчивых биоценозов в геологическом прошлом. Эта смена, сопровождавшаяся кризисом, кроме флоры и насекомых затронула многие группы животных суши и континентальных водоёмов, хотя и в разной степени. Это хелицерные, ракообразные, двустворчатые и брюхоногие моллюски, рыбы, амфибии, рептилии и млекопитающие (Жерихин,

1979).

Таким образом, меловой кризис мезозойской эры, произошедший ~100 млн. лет назад, оказался одной из наиболее важных смен в истории биосферы. В это время природные сообщества (биоценозы) изменились чрезвычайно резко и очень быстро (по палеонтологическим меркам) — особенно на суше и в пресных водоёмах, хотя и морские сообщества не остались в стороне от происходящего.

В кайнозое происходила общая аридизация климата, снижение среднелобальных температур и формирование новых природных сред. Некоторые из доминирующих биосистем становятся при этом открытыми биотомами — саванны, степи, прерии.

Глобальное понижение температуры в позднем кайнозое создаёт новые природные системы — перигляциальные среды. В соответствии с изменениями количественной и качественной структуры продуцентов происходили коэволюционные изменения и в составе консументов, вырабатывались новые коадаптивные комплексы.

Процесс появления новых таксонов в кайнозое был явно неравномерным. Он, по-видимому, ускорился в конце эоцена, но недостаточная изученность палеоценовых и раннеэоценовых фаун мешает оценить величину этого ускорения. Другой пик или несколько последовательных пиков появления приходится на конец олигоцена и начало миоцена. Отчасти это происходит за счёт обитателей формирующихся в это время открытых травянистых ландшафтов, отчасти — за счёт обогащения фауны озёр, разнообразие которой впервые после мелового спада начинает, по-видимому, приближаться к мезозойскому. Позднее, особенно в конце неогена, географическая дифференциация фаун явно ещё усиливается в связи с ростом крутизны широтного градиента температуры (так, из верхнего миоцена арктической Канады известны древнейшие комплексы лесотундрового характера).

Конец плиоцена и начало плейстоцена — один из величайших рубежей в истории органического мира. Около 3-4 млн. лет назад появились первые предки человека.

Очень сильно в это время выражены миграции различных групп организмов под непосредственным влиянием климатических условий. Растительный покров субтропического и тропического поясов по существу оставался прежним. Лишь изменение влажности в межледниковые и ледниковые эпохи приводило к смене ландшафтных обстановок: саванны сменялись полупустынями и наоборот.

В умеренных и высоких широтах в это время особенно сильно менялся состав растительности. Появились новые природные обстановки — тундровые, лесотундровые, которые по мере развития покровного оледенения продвигались в сторону низких широт. Появилась северная тайга. В северном полушарии доминирующими становятся перигляциальные среды, которые и в настоящее время занимают значительные площади.

В целом для эволюции биологических систем в геологическом времени характерны их сопряженная эволюция, связанная с «цепной реакцией» по созданию новых экологических ниш для следующих «поколений» новых видов. Так задается общие характеристики эволюционного процесса: канализованность, направленность, необратимость. Эволюционный процесс — процесс непрерывный, идущий постоянно и в каждый момент времени. Творцом эволюции является естественный отбор. Когда рассматриваешь множество механизмов, определяющих эволюцию биологических систем, то она становится не таким уж маловероятным событием.

Литература

- Аветисов, В.А. Сильное нарушение зеркальной симметрии как необходимое условие возникновения саморепликации / В.А. Аветисов, С.А. Аникин, В.И. Гольдманский, В.В. Кузьмин // Докл. АН СССР. – 1985. – Т. 282. – № 1. – С. 184-186.
- Азаханянц, О.Е. Аридные горы СССР / О.Е. Азаханянц. – М., 1981.
- Александрова, В.Д. Надземная и подземная масса растений в сообществах разных подзон Арктики / В.Д. Александрова // Биологические основы использования природы Севера. – Сыктывкар, 1970.
- Алексеев, А.С. Глобальные биотические кризисы и массовые вымирания в фанерозойской истории / А.С. Алексеев // Биотические события на основных рубежах фанерозоя. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – С. 22-47.
- Алексеев, А.С. Типизация массовых вымираний фанерозоя: Стратиграфия. Геологическая корреляция / А.С. Алексеев // Журн. общ. биологии. – 1996. – Т. 52. – № 2. – С. 109-118.
- Алексеев, А.С. Экология таксономического разнообразия / А.С. Алексеев, В.Ю. Дмитриев, А.Г. Пономаренко // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: Геос, 2001. – Вып. 5. – 126 с.
- Алексеев, С.С. Формирование морфологических линий между острокрылым и тупокрылым ленком (род *Brachymystax*, Salmonidae) в онтогенезе и роль гетерохронии в их дивергенции / С.С. Алексеев // Вопросы ихтиологии. – 1994. – Т. 34. – № 6. – С. 759-774.
- Алексеев, В.П. Очерки экологии человека: учеб. пособие / В.П. Алексеев. – М.: Изд-во МНЭПУ, 1998. – 232 с.
- Антонов, А.С. Эволюция генов растений: вызов теории «молекулярных часов» / А.С. Антонов // Природа. – 1986. – № 7. – С. 68-78.
- Арманд, Д.Л. Некоторые задачи и методы физики ландшафта / Д.Л. Арманд // Геофизика ландшафта. – М., 1967.
- Астауров, Б.Л. К итогам моей научной деятельности в области генетики / Б.Л. Астауров // Историко-биологические исследования. – М.: Наука, 1978. – Вып. 6. – С. 116-160.
- Баев, А.А. Ассоциация молекул биополимеров, её функциональное и биологическое значение / А.А. Баев // Вестн. АН СССР. – 1971. – № 2. – С. 57.
- Баженова, О.К. Особенности состава биомаркеров докембрийского органического вещества Вост.-Европейской платформы / О.К. Баженова, О.А. Арефьев // Геохимия. – 1998. – № 3. – С. 286-294. Базилевич, Н.И. Географические аспекты изучения продуктивности / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин, Л.Е. Розов. – М.: Изд-во РГО, 1970.
- Барсков, И.С. Позднесилурийский-раннедевонский экологический кризис / И.С. Барсков // Эволюция экосистем. – М.: Изд-во ПИН РАН, 1995. – С. 13-14.
- Барсков, И.С. Проблемы эволюции биологического разнообразия / И.С. Барсков, В.В. Жерихин, А.С. Раутиан // Журн. общ. биологии. – 1996. – Т. 57. – № 2. – С. 14-39.
- Беклемишев, В.Н. Методология систематики / В.Н. Беклемишев. – М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. – 250 с.
- Брукс, Л. Климаты прошлого / Л. Брукс. – М.: Изд-во ИЛ, 1952. – 356 с.
- Брюнелли, Б.Е. Высокоширотные геофизические явления / Б.Е. Брюнелли. – Л., 1974.
- Будыко, М.И. Глобальная экология / М.И. Будыко. – М.: Мысль, 1977. – 327 с.
- Будыко, М.И. Изменения окружающей среды и смены последовательностей фаун / М.И. Будыко. – Л.: Гидрометеиздат, 1982. – 77 с.
- Будыко, М.И. О применении количественных методов в физико-географических исследованиях / М.И. Будыко, В.М. Котляков, Ю.А. Мецержаков. – Л.: Изд-во РГО, 1970.
- Бузун, В.А. Некрофагия, хищничество, клептопаразитизм: развитие и взаимосвязь трофических стратегий серебристой чайки (*Larus argentatus*) / В.А. Бузун // Зоол. журн. – 1989. – Т. 68. – № 1. – С. 89-99.
- Бэр, К.М. История развития животных. Наблюдения и размышления. Т. 1. / К.М. Бэр; под ред. Е.Н. Павловского; коммент. Б.Е. Райкова. – Л.: Изд-во АН СССР, 1950.
- Бэр, К.-Э. Ф. Избранные работы / К.-Э.Ф. Бэр; пер., предисл., примеч. Ю.А. Филиппенко. – Л.: ГИЗ, 1924.
- Вавилов, Н.И. Законы гомологических рядов наследственной изменчивости // Тр. по прикладной ботанике и селекции / Н.И. Вавилов. – Саратов, 1922. – Т. 16. – Вып. 2.
- Вавилов, Н.И. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости / Н.И. Вавилов // Классики сов. Генетики. – Л.: Наука, 1968. – С. 9-50.
- Васильчук, Ю.К. Изотопно-кислородный состав подземных льдов: Т. 1 / Ю.К. Васильчук. – М., 1992.
- Вахромеев, В.А. Хвойно-гинкговые леса / В.А. Вахромеев // Вестн. АН СССР. – 1985. – № 8. – С. 30-42.
- Величко, А.А. Возможное будущее земных ландшафтов / А.А. Величко // Природа. – 1992. – № 12. – С. 8-16.
- Верещагин, Н.К. Почему вымерли мамонты / Н.К. Верещагин. – Л., 1979.
- Вернадский, В.И. Биогеохимические очерки / В.И. Вернадский. – М.: Изд-во АН СССР, 1940. – 250 с.
- Вернадский, В.И. Биосфера: избр. тр. по биогеохимии / В.И. Вернадский. – М.: Мысль, 1967. – 374 с.
- Вернадский, В.И. Проблемы биогеохимии: Тр. Биогеохимической лаборатории: Т. 16 / В.И. Вернадский. – М., 1980.
- Вернадский, В.И. Живое вещество и биосфера / В.И. Вернадский. – М.: Наука, 1994. – 671 с.
- Верховская, Н.Б. Мамонтовые экосистемы и причины их исчезновения / Н.Б. Верховская // Журн. общ. биологии. – 1998. – Т. 49. – Вып. 1. – С. 70-83.
- Вильямс, В.Р. Собрание сочинений: Т. 5 / В.Р. Вильямс. – М., 1950.
- Виноградов, А.П. Введение в геохимию океана / А.П. Виноградов. – М., 1967.
- Виноградский, С.Н. О роли микробов в общем круговороте жизни / С.Н. Виноградский // Вестн. РАН. – 1996. – Т. 66. – № 2. – С. 1116-1120.
- Воейков, А.И. Климаты земного шара, в особенности в России / А.И. Воейков. – СПб., 1884.
- Волковинцер, В.Н. Степные криоаридные почвы / В.Н. Волковинцер. – Новосибирск, 1978.
- Воронцов, Н.Н. Макромутация и эволюция: фиксация гольдшмидтовских макромутаций как видовых и родовых признаков. Мутации безволосости у млекопитающих / Н.Н. Воронцов // Генетика. – 1988. – Т. 26. – № 6. – С. 1081-1087.
- Воронцов, Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии / Н.Н. Воронцов. – М.: Прогресс, 1999. – 640 с.
- Воскресенский, С.С. Динамическая геоморфология / С.С. Воскресенский. – М., 1971.
- Габуния, Л.К. Наземные млекопитающие / Л.К. Габуния // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. Полутон 2. – М.: Недра, 1986. – С. 310-327.
- Гайсинович, А.Е. К.Ф. Вольф и учение о развитии организмов / А.Е. Гайсинович. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 548 с.
- Галимов, Э.М. Новый взгляд на происхождение биосферы / Э.М. Галимов // Природа. – 1988. – № 10. – С. 117.
- Гаузе, Г.Ф. Проблема стабилизирующего отбора / Г.Ф. Гаузе // Журн. общ. биологии. – 1941. – Т. 2. – № 2. – С. 193-209.
- Гаузе, Г.Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов / Г.Ф. Гаузе // Экология и эволюционная теория. – Л.: Наука, 1984. – С. 5-106.
- Гаффрон, Г. Эволюция фотосинтеза / Г. Гаффрон // Тр. V Междунар. биохим. конгр. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 25.
- Геккель, Э. Мировые загадки / Э. Геккель; пер. с нем. С.Г. Займовского. – М.: ОГИЗ, 1937.
- Гершензон, С.М. Происхождение жизни и эволюция генома / С.М. Гершензон // Химия и жизнь. – 1996. – № 4/6. – С. 20-26.
- Гилберт, С. Биология развития / С. Гилберт. – М.: Мир, 1995. – Т. 3. – 352 с.
- Гиляров, А.М. Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорнополевой растительности / А.М. Гиляров // Докл. АН СССР. – 1951. – Т. 59. – № 2. – С. 236-237.
- Гиляров, М.С. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии /

М.С. Гиляров // Зоологич. журн. – 1966. – Т. 45. – № 1. – С. 3-23.

Гладилин, К.Л. Теория А.И. Опарина о возникновении жизни и современное состояние проблемы / К.Л. Гладилин, А.Н. Суворов // Успехи биол. химии. – 1994. – Т. 34. – С. 3-39.

Глазко, В.И. Доместификация как генетический феномен / В.И. Глазко // Современные концепции эволюционной генетики. – Новосибирск: ИГиГ СО РАН, 2000. – С. 334-340.

Глазовская, М.А. Рыхлые продукты выветривания горных пород и первичные почвы в нивальном поясе хр. Терский Ала-Тоо / М.А.

Глазовская // Тр. Ин-та географии АН СССР. – 1952. – Т. 49.

Глазовская, М.А. Почвы мира: Т. 2 / М.А. Глазовская. – М., 1973.

Головлев, Е.Л. О старых проблемах новой систематики бактерий / Е.Л. Головлев // Микробиология. – 1998. – Т. 67. – № 2. – С. 281-286.

Голубчиков, Ю.Н. География горных и полярных стран / Ю.Н. Голубчиков. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.

Голубчиков, Ю.Н. Устойчивость медальонных тундр к антропогенному воздействию / Ю.Н. Голубчиков, Н.Н. Григорьева, А.П. Хольнов // Исследование устойчивости северных геосистем. – М., 1988.

Горчаковский, П.Л. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях / П.Л. Горчаковский, С.Г. Шиятов. – М., 1985.

Грант, В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории / В. Грант. – М.: Мир, 1991. – 488 с.

Грант, В. Эволюция организмов / В. Грант. – М., 1980.

Григорьев, А.А. Типы географической среды / А.А. Григорьев. – М., 1970

Григорьев, А.А. О сезонных изменениях климатических факторов географической зональности / А.А. Григорьев, М.И. Будыко // Докл. АН СССР. – 1962. – Т. 143. – № 2.

Гродницкий, Д.Л. Логика и неопределенность морфологических объяснений (Принцип минимальных изменений в эволюции) / Д.Л. Гродницкий // Журн. общ. биологии. – 1998. – Т. 59. – № 6. – С. 606-622.

Гродницкий, Д.Л. Две теории биологической эволюции / Д.Л. Гродницкий. – 2-е изд., перераб. и доп. – Саратов: Изд-во Науч. книга, 2001. – 160 с.

Гросвальд, М.Г. Последнее великое оледенение территории СССР / М.Г. Гросвальд. – М., 1989.

Гросвальд, М.Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики / М.Г. Гросвальд. – М., 1999. – 212 с.

Дарвин, Ч. Сочинения: Т. 3 / Ч. Дарвин. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 636 с.

Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприобретенных признаков рас в борьбе за жизнь / Ч. Дарвин. – СПб., 1911. – 540 с. (Пер. 6-го изд. - Лондон, 1872).

Дарнелл, Дж.Э. РНК / Дж.Э. Дарнелл // В мире науки. – 1985. – № 12. – С. 28-39.

Дементьев, Г.П. В стуже и зное (животное и ландшафт) / Г.П. Дементьев, А.К. Рустамов, С.М. Успенский. – М., 1976.

Деревянко, А.П. Развитие растительности низкогогорного пояса Алтая в плейстоцене / А.П. Деревянко, Е.М. Малаева, Е.В. Шуньков // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. – Красноярск, 2000. – С. 162-174.

Джон, Б. Ритм, причина, прогноз / Б. Джон // Зимы нашей планеты. – М.: Мир, 1982. – С. 282-298.

Дикерсон, Р.Е. Химическая эволюция и происхождение жизни / Р.Е. Дикерсон // Эволюция. – М.: Мир, 1981. – С. 67-107.

Длусский, Г.М. Муравьи пустынь / Г.М. Длусский. – М.: Наука, 1981. – 230 с.

Дмитриев, Ю.В. Некоторые вопросы изучения изменений систематического разнообразия ископаемых организмов / Ю.В. Дмитриев // Палеонтологический журн. – 1978. – № 2. – С. 122-132.

Дмитриев, Ю.В. О диверсификации морских животных фанерозоя / Ю.В. Дмитриев // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. – М.: Наука, 1989. – С. 6-13.

Дмитриев, Ю.В. Изменения разнообразия насекомых по данным метода накопленных появлений / Ю.В. Дмитриев, В.В. Жерихин // Меловой биоценологический кризис и эволюция насекомых. – М.: Наука, 1988. – С. 208-215.

Дмитриев, Ю.В. Разнообразие организмов геологического прошлого / Ю.В. Дмитриев, А.Г. Пономаренко, А.П. Расницын // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. – М.: Наука, 1994. – С. 12-19.

Дмитриев, Ю.В. Динамика таксономического разнообразия неморской биоты / Ю.В. Дмитриев, А.Г. Пономаренко, А.П. Расницын // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы: Вып. 1. – М.: Недра, 1994. – С. 167-174.

Догель, В.А. Олигомеризация гомологичных органов / В.А. Догель. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. – 368 с.

Дорн, А. Принцип смены функций / А. Дорн. – М.: ОГИЗ, 1975.

Друшиц, В.В. Геохронологическая таблица / В.В. Друшиц, В.И. Верещагин. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – 1 с.

Емельянов, А.Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным / А.Ф. Емельянов // Морфологические основы филогении насекомых. – Л.: Наука, 1987. – С. 19-109.

Жданов, В.М. Тайна третьего царства / В.М. Жданов. – М.: Знание, 1973. – 176 с.

Жданов, В.М. Эволюция вирусов / В.М. Жданов. – М.: Медицина, 1990. – 470 с.

Жедалло, В.И. Гиппарионы Центральной Азии: Тр. Совместной Советско-Монг. палеонтологич. экспедиции / В.И. Жедалло. – М.: Наука, 1978. – Вып. 7. – 155 с.

Жерихин, В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) / В.В. Жерихин. – М.: Наука, 1978. – 198 с.

Жерихин, В.В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании / В.В. Жерихин // Экологическое прогнозирование. – М.: Наука, 1979. – С. 113-132.

Жерихин, В.В. Насекомые в экосистемах суши / В.В. Жерихин // Историческое развитие класса насекомых: Тр. Палеонтологич. ин-та. АН СССР. – М.: Наука, 1980. – Т. 175. – С. 189-224.

Жерихин, В.В. Биоценологическая регуляция эволюции / В.В. Жерихин // Палеонтологич. журн. – 1987. – № 1. – С. 3-12.

Жерихин, В.В. Исторические изменения разнообразия насекомых / В.В. Жерихин // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб.: ЗИН РАН, 1992. – С. 53-65.

Жерихин, В.В. История биомов дождевых тропических лесов / В.В. Жерихин // Журн. общ. биологии. – 1993. – Т. 54. – № 6. – С. 659-666.

Жерихин, В.В. Природа и история травяных биомов / В.В. Жерихин // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления / Ред. 3.В. Карамышев. – СПб.; М.: Ин-т географии РАН, Ботанич. ин-т РАН, Рос. ботанич. общ-во, 1993. – С. 29-49.

Жерихин, В.В. Генезис травяных биомов / В.В. Жерихин // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: Недра, 1994. – Вып. 1. – С. 132-137.

Жерихин, В.В. Эволюционная биоценология: проблема выбора модели / В.В. Жерихин // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы: Вып. 1. – М.: Недра, 1994. – С. 13-20.

Жерихин, В.В. Основные закономерности филогенетических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя): Дис. ... докт. биол. наук на основе науч. докл. / В.В. Жерихин. – М.: Палеонтол. ин-т РАН, 1997. – 53 с.

Жерихин, В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике / В.В. Жерихин. – М.: Товарищество науч. изд-ний КМК, 2003. – 542 с.

Забелин, В.И. К истории становления центральноазиатского материкового пути пролётных птиц в верхнем плейстоцене — голоцене / В.И. Забелин // Состояние и освоение природных ресурсов Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии. Геоэкология природной среды и общества / Отв. ред. докт. геол.-мин. наук В.И. Лебедев. — Кызыл: ТуВИКОПР СО РАН, 2001. — С. 148-151.

Заварзин, Г.А. Алкалофильные микробы реликтовых сообществ / Г.А. Заварзин // Российская наука: выстоять и возродиться. — М.:

Наука, 1997. — С. 337-343.

Заварзин, Г.А. Биоразнообразие и устойчивость микробных сообществ / Г.А. Заварзин // Журн. общ. биологии. — 1992. — Т. 53. — № 3. — С. 394-406.

Заварзин, Г.А. Особенности эволюции прокариот / Г.А. Заварзин // Эволюция и биоэкологические кризисы. — М.: Наука, 1987. — С. 144-158.

Заварзин, Г.А. Смена парадигмы в биологии / Г.А. Заварзин // Вестн. РАН. — 1995. — Т. 65. — № 1. — С. 8-23.

Заварзин, Г.А. Содовое озеро — колыбель жизни: От космоса к человеку / Г.А. Заварзин, Т.Н. Жилина // Короткие рассказы об исследованиях российских учёных, поддержанных РФФИ. — М.: Химия и жизнь, 2002. — С. 63-64.

Заварзин, Г.А. Цианобактериальные сообщества — колодец в прошлое / Г.А. Заварзин, И.Н. Крылов // Природа. — 1983. — № 3. — С. 69-69.

Затуркин, В.Е. О масштабах накопления органического вещества в докембрии и фанерозе / В.Е. Затуркин // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. — М.: Наука, 1993. — С. 202-212.

Захаров В.А. Основные биотические события в фанерозе Сибири / В.А. Захаров и др. // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. — М.: Наука, 1993. — С. 25-54.

Захаров, В.М. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход / В.М. Захаров. — М.: Наука, 1987. — 216 с.

Захаров, В.М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) / В.М. Захаров // Экология. — 2001. — № 3. — С. 164-168.

Зимов, С.А. Установление основных механизмов устойчивости и изменчивости ландшафтных систем / С.А. Зимов, В.И. Чупрынин // Факторы и механизмы устойчивости геосистем. — М., 1989.

Зимов, С.А. Устойчивость криогосистем / С.А. Зимов, В.И. Чупрынин. — Новосибирск, 1991.

Злотин, Р.И. Жизнь в высокогорьях / Р.И. Злотин. — М., 1975.

Зоогеография палеогена Азии. — М.: Наука, 1974. — 302 с.

Иванов, А.В. Периодическое изменение признаков в эволюции некоторых групп организмов / А.В. Иванов. — Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1998. — 76 с.

Ивахненко, М.Ф. Живое прошлое Земли / М.Ф. Ивахненко, В.А. Корабельников. — М.: Просвещение, 1987. — 255 с.

Игамбердиев, А.У. Закономерности метаболических трансформаций и порождение пространственно-временной организации биосистем / А.У. Игамбердиев // Журн. общ. биологии. — 1992. — Т. 53. — № 4. — С. 521-541.

Иорданский, Н.Н. Макроэволюция. Системная теория / Н.Н. Иорданский. — М.: Наука, 1994. — 112 с.

Итоговая сессия Учен. совета главной геофизической обсерватории им. А.И. Воейкова (18-22 янв. 1955 г.) // Изв. АН СССР. Сер. геогр. — 1955. — № 3.

Казанский, В.И. Начало рудообразования в истории Земли / В.И. Казанский // Природа. — 1983. — № 5 — С. 56-64.

Кайданов, Л.З. Генетические процессы при длительной селекции по приспособительным признакам / Л.З. Кайданов // Проблемы генетики и теории эволюции. — Новосибирск, 1991. — С. 198-213.

Каландадзе, Н.Н. Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя / Н.Н. Каландадзе, А.С. Раутиан // Ископаемые рептилии Монголии: Тр. ССМПЭ. — Вып. 24. — М.: Наука, 1983. — С. 6-44.

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

Каландадзе, Н.Н. Симптоматика экологических кризисов / Н.Н. Каландадзе, А.С. Раутиан // Стратиграфия. Геологическая корреляция. — 1993. — Т. 1. — № 5. — С. 3-8.

Калмыкова, В.Г. Биоклиматические черты горной природы / В.Г. Калмыкова. — Калинин, 1975.

Калугина, Н.С. Изменения лимнофауны насекомых в мезозое и кайнозое и их экологическая интерпретация / Н.С. Калугина, В.В. Жерихин // История озёр в мезозое, палеогене и неогене: Тез. докл. IV Всесоюз. симп. по истории озёр. — Л.: Ин-т озераведения АН СССР, 1975. — Т. 1. — С. 55-61.

Кальвин, М. Химическая эволюция / М. Кальвин. — М.: Мир, 1971. — 238 с.

Камшилов, М.М. Влияние ультрафиолетового света на бесцветных жгутиконосцев // Биологич. процессы во внутренних водоёмах / М.М. Камшилов. — М.; Л.: Наука, 1965. — С. 255-299.

Камшилов, М.М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции / М.М. Камшилов. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — 134 с.

Камшилов, М.М. Проблема сущности жизни и круговорот органического вещества // Лучистые факторы жизни водных организмов / М.М. Камшилов. — Л.: Наука, 1967. — С. 112-141.

Камшилов, М.М. Эволюция биосферы / М.М. Камшилов. — М.: Наука, 1979.

Катастрофы и история Земли. — М.: Мир, 1986. — 471 с.

Кашкаров, Д.Н. Холодная пустыня Центрального Тянь-Шаня / Д.Н. Кашкаров, А.Н. Жуков, К.В. Станюкович. — Л., 1937.

Кернс-Смит, А.Дж. Первые организмы / А.Дж. Кернс-Смит // В мире науки. — 1985. — № 8. — С. 46-57.

Кислов, А.В. Генезис глобальных флуктуаций климата позднеледникового и голоцена: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук / А.В. Кислов. — М., 1993.

Кищинский, А.А. Воздействие пастбы гусей на растительный покров (по наблюдениям на Чукотском полуострове) / А.А. Кищинский, Р.И. Злотин // Тез. докл. 7-й Всесоюз. зоогеограф. конф. — М., 1979. — С. 242-245.

Коган, А.Х. Углекислый газ — естественный регулятор свободнорадикального гомеостаза на разных ступенях эволюции организмов / А.Х. Коган, С.В. Грачев, С.В. Елисеева // Докл. АН СССР. — 1998. — Т. 362. — № 5. — С. 705-708.

Кокшайский, Н.В. О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе / Н.В. Кокшайский // Морфологические аспекты эволюции. — М.: Наука, 1980. — С. 37-53.

Колчинская, Э.Н. Эволюция биосферы: Историко-критические очерки исследований в СССР / Э.Н. Колчинская. — Л.: Наука, 1990. — 236 с.

Кондратьев, К.Я. Полярные регионы и их вклад в формирование глобальных экологических изменений / К.Я. Кондратьев, В.М. Котляков // Изв. АН СССР. Сер. геогр. — 1991. — № 1.

Кононский, А.И. Биохимия животных / А.И. Кононский. — Киев: Висща шк., 1984. — 415 с.

Коржуев, С.С. Средняя Сибирь / С.С. Коржуев // Равнины и горы Сибири. — М., 1975. — С. 69-87.

Короткий, А.М. Мерзлотные и нивационные образования в вершинном поясе Сихотэ-Алиня / А.М. Короткий // Климатическая геоморфология Дальнего Востока. — Владивосток, 1976.

Корочкин, Л.И. Введение в генетику развития / Л.И. Корочкин. — М.: Наука, 1999.

Корочкин, Л.И. Связь онто- и филогенеза в генетическом освещении. Проблема макромутаций (морфологич. и молекулярн. аспекты) / Л.И. Корочкин // Генетика. — 2002. — Т. 38. — № 6. — С. 727-739.

Корочкин, Л.И. Эволюционная теория: драма в биологии / Л.И. Корочкин // Химия и жизнь. — 1993. — № 12. — С. 44-51.

Корочкин, Л.И. Эволюционное значение подвижных генетических элементов / Л.И. Корочкин // Цитология и генетика, 1983. — Т. 17. — С. 67-75.

Костяев, В.Я. Фотосинтез водорослей в ультрафиолетовом свете / В.Я. Костяев, С.Н. Ягодка // Докл. АН СССР. — 1977. — Т. 237. — № 3. — С. 743-745.

Костяев, В.Я. Фиксация молекулярного азота и фотосинтез у синезелёной водоросли *Anabaena spiroides* в длинноволновых

- ультрафиолетовых лучах / В.Я. Костяев // Докл. АН СССР.—1979. —Т. 248. — № 4. — С. 1018-1020.
- Костяев, В.Я. Синезеленые водоросли и эволюция эукариотных организмов / В.Я. Костяев. — М.: Наука, 2001. — 126 с.
- Красилов, В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции / В.А. Красилов. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. — 140 с.
- Красилов, В.А. Типы палеофлористических сукцессий и их причины / В.А. Красилов // Палеонтологический журн. — 1969. — № 3. — С. 7-33.
- Красилов, В.А. О совпадении нижних границ кайнозоя и кайнофита / В.А. Красилов // Изв. АН СССР Сер. геол. — 1972. — Т. 207. — № 3. — С. 9-15.
- Красилов, В.А. Предки покрытосеменных / В.А. Красилов // Проблемы эволюции: Т. 4. — Новосибирск: Наука, 1975. — С. 76.
- Красилов, В.А. Смена растительности и вымирание динозавров / В.А. Красилов // Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сессии Всесоюз. Палеонтол. об-ва (5-9 февр. 1979). — Л.: ПКОВ ВСЕГЕИ, 1979. — С. 25-26.
- Красилов, В.А. Теория эволюции: необходимость нового синтеза / В.А. Красилов // Эволюционные исследования. Макроэволюция. — Владивосток, 1984. — С. 4-12.
- Красилов, В.А. Периодичность развития органического мира / В.А. Красилов // Палеонтологич. журн.—1987. — № 3. — С. 9-15.
- Красилов, В.А. Проангиспермы и происхождение цветковых растений / В.А. Красилов, Е.В. Бугдаева, В.С. Маркевич, Н.П. Маслова // Российская наука: выстоять и возродиться.—М.: Наука, 1997. — С. 294-302.
- Креславский, А.Г. Неслучайная миграция. Последствия для изменчивости количественных признаков / А.Г. Креславский // Журн. общ. биологии. — 1987. —Т. 48. — № 5. — С. 602-613.
- Кривоулицкий, А.Е. Жизнь земной поверхности / А.Е. Кривоулицкий. — М., 1979.
- Крылов, И.Н. Древнейшие следы жизни / И.Н. Крылов // Природа: Материалы 27-й сессии Междунар. геол. конгр. — 1985. — № 9. — С. 68-76.
- Куваев, В.Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария / В.Б. Куваев. — М., 1991.
- Кювье, Ж. Рассуждения о переворотах на поверхности Земного шара / Ж. Кювье; пер. с фр. Д.Е. Жуковского.— М.; Л.: Биомедгиз, 1937. — 368 с.
- Ламарк, Ж.Б. Философия зоологии: Избр. тр. / Ж.Б. Ламарк. — М.: Изд-во АН СССР, 1955. —Т. 1.
- Ланно, А.В. Следы былых биосфер / А.В. Ланно. — М., 1987.
- Лебедекина, Н.С. Эволюция черепа амфибий / Н.С. Лебедекина. — М.: Наука, 1979. — 283 с.
- Левков, Э.А. Гляциотектоника / Э.А. Левков. — Минск, 1980.
- Левченко, В.Ф. Направленность биологической эволюции как следствие развития биосферы / В.Ф. Левченко // Журн. общ. биологии. — 1992. — Т. 53. — № 1. — С. 58-70.
- Левченко, В.Ф. Моделирование макроэволюционного процесса на ЭВМ / В.Ф. Левченко, В.В. Менишуткин, М.Л. Цендина // Математич. моделирование сложных биологич. систем.—М.: Наука, 1988. — С. 64-80.
- Левченко, В.Ф. Два аспекта эволюции жизни: физический и биологический / В.Ф. Левченко, Я.И. Старобогатов // Физика: проблемы, история, люди. — Л.: Наука, 1986. — С. 102-142.
- Любарев, А.Е. Биохимическая эволюция в свете концепции биохимической организации / А.Е. Любарев, Б.И. Курганов // Журн. эволюции биохимии и физиологии. — 1994. — Т. 30. — № 1. — С. 126-133.
- Макунина, Г.С. Экосфера и ландшафтная оболочка / Г.С. Макунина // География и природные ресурсы. — Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2003. — С. 20-26.
- Маргулис, Л. Роль симбиоза в эволюции клетки / Л. Маргулис. — М.: Мир, 1983. — 351 с.
- Марков, А.В. Возвращение Черной Королевы или закон роста продолжительности существования в процессе эволюции / А.В. Марков // Журн. общ. биологии. — 2000. — Т. 61.— № 4. — С. 357-370.
- Марков, А.В. Новый подход к оценке динамики разнообразия фанерозойской морской биоты / А.В. Марков // Палеонтологич. журн. — 2000. — № 6. — С. 3-12.
- Марков, А.В. Новый подход к моделированию динамики / А.В. Марков // Журн. общ. биологии.—2001. — Т. 62. — № 6. — С. 454-460.
- Мартин, Ю.Л. Лихонометрическая индикация времени образования каменистого субстрата / Ю.Л. Мартин // Экология. — 1970. — № 5.
- Маслов, С.П. Ограничение возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода / С.П. Маслов // Уровни организации биологических систем. — М.: Наука, 1980. — С. 8-19.
- Матвеев, Л.Т. Курс общей метеорологии. Физика атмосферы / Л.Т. Матвеев. — Л., 1984.
- Матвеева, Н.В. Полярные пустыни полуострова Таймыр / Н.В. Матвеева, Ю.И. Чернов // Ботанич. журн. — 1976. — Т. 61. — № 3.
- Мейен, С.В. География макроэволюции у высших растений / С.В. Мейен // Журн. общ. биологии.—1987. — Т. 48. — Вып. 3. — С. 281-309.
- Мейен, С.В. Проблема направленности эволюции / С.В. Мейен // Зоология позвоночных. — М.: ВИНТИ АН СССР, 1975. — Т. 7. — С. 66-117.
- Мейен, С.В. Принципы исторических реконструкций в биологии / С.В. Мейен // Системность и эволюция. — М.: Наука, 1984. — С. 7-32.
- Мейен, С.В. Флорогенез и эволюция / С.В. Мейен // Природа. — 1986. — № 11. — С. 47-58.
- Меклер, Л.Б. О возникновении живой клетки. Специфические взаимодействия полинуклеотида (гена) с кодируемым им белком — ключевая реакция, приводящая к зарождению жизни / Л.Б. Меклер // Вестн. АН СССР. — 1978. — № 9. — С. 97-111.
- Меннер, В.В. Биотические события и событийная стратиграфия / В.В. Меннер, И.С. Барсков, А.С. Алексеев // Вестн. МГУ. Геология. — 1987. — № 5. — С. 47-55.
- Мечников, И.И. О дарвинизме / И.И. Мечников. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1943.
- Миланкович, М. Математическая климатология и астрономическая теория колебаний климата / М. Миланкович. — М.; Л., 1939.
- Михайлов, А.Ю. Циркуляционные и орографические факторы выпадения летних осадков на юго-западе Монголии / А.Ю. Михайлов, А.Н. Золотокрылин, П.Д. Гунин // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии: Сб. науч. тр. — Пущино: НЦБИ АН СССР, 1988. — С. 38-45.
- Монин, А.С. История климата / А.С. Монин, Ю.А. Шнишков. — Л., 1979.
- Судьба степей / В.Г. Мордович и др. — Новосибирск, 1997. — 208 с.
- Муратова, М.В. Температуры поверхностных вод Сев. Атлантики во время голоценового оптимума / М.В. Муратова, О.В. Денисенко // Вестн. МГУ. География. — 1995. — № 2.
- Мухин, Л.М. Химическая эволюция / Л.М. Мухин // Журн. ВХО. — 1980. — Т. 25. — С. 460-473.
- Мюллер, Ф. Основной биогенетический закон / Ф. Мюллер, Э. Геккель. — М.; Л.: Биомедгиз, 1938.
- Назаров, В.И. Учение о макроэволюции / В.И. Назаров. — М.: Наука, 1991.
- Наливкин, Д.В. Ураганы, бури и смерчи / Д.В. Наливкин. — М., 1969.
- Намзалов, Б.Б. Степи Южной Сибири / Б.Б. Намзалов. — Новосибирск; Улан-Удэ, 1994. — 309 с.
- Наточин, Ю.В. Океан и эволюция водно-солевого гомеостаза / Ю.В. Наточин // Природа. — 1981. — № 4. — С. 48-55.
- Наугольных, С.В. Экологическая катастрофа в пермском периоде? / С.В. Наугольных // Природа. —1992. — № 4. — С. 64-67.
- Науумов, Н.П. Экология животных / Н.П. Науумов. — 2-е изд. —М.: Высш. шк., 1963. — 618 с.
- Невесская, Л.А. Изменение систематического и этолого-трофического состава донных шельфовых сообществ на границе мела и палеогена / Л.А. Невесская // Стратиграфия. Геологическая корреляция. —1995. — Т. 3. — № 2. — С. 3-14.

- Николаев, В.А. Ландшафтоведение / В.А. Николаев. – М., 2000.
- Николаев, С.Д. Палеогеография океанов и морей в кайнозое (по изотопным и микропалеонтологическим данным) / С.Д. Николаев, С. Блюм, В.И. Николаев // Итоги науки и техники: Палеогеография. – М.: ВИНТИ, 1989. – Т. 6. – 194 с.
- Николаев, В.А. Фациальная структура полупустынного ландшафта в Сев. Прикаспии / В.А. Николаев, И.В. Копыл // Вестн. МГУ. – 1995. – № 2.
- Никольская, В.В. Морфоструктура бассейна Амура / В.В. Никольская. – М., 1972.
- Одум, Е. Экология / Е. Одум. – М.: Просвещение, 1968. – 167 с.
- Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
- Околовцов, Ю.Б. Классификация и филогения динофлагеллат (*Dinoflagellata*) / Ю.Б. Околовцов // Ботанич. журн. – 2000. – Т. 85. – № 4. – С. 1-14.
- Олюнин, В.Н. Горы Южной Сибири / В.Н. Олюнин // Равнины и горы Сибири. – М., 1975. – С. 213-221.
- Омхольт, А. Вторжение частиц: ионизация и возбуждение / А. Омхольт // Космическая геофизика. – М., 1976.
- Опарин, А.И. Материя — жизнь — интеллект / А.И. Опарин. – М.: Наука, 1977.
- Пармузин, Ю.П. Тайга СССР / Ю.П. Пармузин. – М., 1985.
- Перельман, А.И. Геохимия эпигенетических процессов / А.И. Перельман. – М.: Недра, 1965.
- Перов, В.Ф. Снежники, ледники и мерзлотный режим хибинских тундр / В.Ф. Перов. – М., 1968. – 227.
- Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М., 1981.
- Плате, Л. Эволюционная теория / Л. Плате. – М.; Л.: ГИЗ, 1928. – 223 с.
- Полынов, Б.Б. Избранные труды / Б.Б. Полынов. – М., 1956.
- Попов, А.И. Криолитология / А.И. Попов, Г.Э. Розенбаум, Н.В. Тумель. – М., 1985.
- Попов, Е.М. Представление о механизме действия аспартатных протеаз. Общая теория биологического катализа / Е.М. Попов, И.В. Кашипаров, М.Е. Попов // Успехи биол. химии. – 1994. – Т. 34. – С. 40-82.
- Преображенский, В.С. Альпийские и голцовые явления в природе хребтов Станового нагорья (Кодар и Удокан) / В.С. Преображенский // Изв. АН СССР Сер. геогр. – 1959. – № 4.
- Пригожин, И. Введение в термодинамику необратимых процессов / И. Пригожин. – М.: ИЛ, 1960.
- Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 296 с.
- Разумовский, С.М. О границах ареалов и флористических линиях / С.М. Разумовский // Бюл. Главн. ботанич. сада АН СССР. – 1969. – Вып. 72. – С. 20-28.
- Разумовский, С.М. Закономерности динамики биоценозов / С.М. Разумовский. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
- Раменский Л.Г. Избр. работы / Л.Г. Раменский. – М.: Наука, 1971. – 334 с.
- Рапопорт, И.А. Гены, эволюция, селекция / И.А. Рапопорт. – М.: Наука, 1996. – 247 с.
- Расницын, А.П. Адаптация и эвадация / А.П. Расницын // Палеонтологич. журн. – 1986. – № 4. – С. 3-7.
- Расницын, А.П. Проблемы глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода / А.П. Расницын // Меловой биоценоотический кризис и эволюция насекомых / Ред. А.Г. Пономаренко. – М.: Наука, 1988. – С. 191-207.
- Расницын, А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) / А.П. Расницын // Эволюция и биоценоотические кризисы. – М.: Наука, 1987. – С. 46-63.
- Ратнер, В.А. Внешние и внутренние факторы ограничения молекулярной эволюции / В.А. Ратнер // Современные проблемы теории эволюции. – М.: Наука, 1993. – С. 60-80.
- Рауш, Д. Основы палеонтологии / Д. Рауш, С. Стенли. – М.: Мир, 1974.
- Раутиан, А.С. Отношения «хищник-жертва» в филогенетическом масштабе времени / А.С. Раутиан, А.Г. Сенников // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы / Ред.: А.Г. Пономаренко, А.Ю. Розанов, М.А. Федонкин. – М.: Палеонтологич. ин-т РАН, 2001. – Вып. 4. – С. 29-46.
- Раушенбах, И.Ю. Нейроэндокринная регуляция развития насекомых в условиях стресса / И.Ю. Раушенбах. – Новосибирск: Наука, 1990.
- Рейвин, А.У. Эволюция генетики / А.У. Рейвин. – М.: Мир, 1967. – 223 с.
- Ретеюм, А.Ю. Земные миры / А.Ю. Ретеюм. – М., 1988.
- Рихтер, Г.Д. Роль снежного покрова в физико-географическом процессе / Г.Д. Рихтер // Тр. Ин-та географии АН СССР. – М.; Л., 1948.
- Ронов, А.Б. Вулканизм, карбонатакопление, жизнь / А.Б. Ронов // Геохимия. – 1976. – № 8. – С. 1252-1277.
- Рославцева, С.А. Инсектициды и резистентность членистоногих к ним / С.А. Рославцева // Агрохимия. – 1991. – Вып. 5. – С. 141-148.
- Рудной, А.Н. Ледниковые катастрофы в новейшей истории Земли / А.Н. Рудной // Природа. – 2000. – № 9. – С. 36-45.
- Рэфф, Ф. Эмбрионы, гены и эволюция / Ф. Рэфф, Т. Кофмен. – М.: Мир, 1986. – 370 с.
- Самойлова, Г.С. Ландшафты гор Южной Сибири / Г.С. Самойлова. – М., 1973.
- Сапунов, В.Б. Адаптация к перемене экологических условий и фенотипическая изменчивость тлей / В.Б. Сапунов // Журн. общ. биологии. – 1983. – Т. 44. – № 4. – С. 557-567.
- Северина, И.И. Искусственный фотосинтез: Модельный светозависимый протонный насос без участия белков генерирует мембранный потенциал, используемый H⁺-АТФ-синтазой для образования АТФ / И.И. Северина, В.П. Скулачев // Биохимия. – 1998. – Т. 63. – № 11. – С. 1580-1583.
- Северцов, А.Н. Этюды по теории эволюции / А.Н. Северцов. – Берлин; М.: Госиздат РСФСР, 1921. – 303 с.
- Северцов, А.Н. Морфологические закономерности эволюции / А.Н. Северцов. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 610 с.
- Северцов, А.Н. Собр. соч. Т. V / А.Н. Северцов. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.
- Северцов, А.Н. Проблемы эволюции биосферы / А.Н. Северцов. – М.: Изд-во МГУ, 1967. – 202 с.
- Северцов, А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции / А.Н. Северцов. – 3-е изд. – М.: Изд-во МГУ, 1967. – 201 с.
- Северцов, С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных / С.А. Северцов. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941.
- Северцов, С.А. Проблемы экологии животных / С.А. Северцов. – М.: Изд-во АН СССР, 1951. – 266 с.
- Северцов, А.С. Эволюция гиобранхиального аппарата личинок хвостатых амфибий / А.С. Северцов // Тр. ЗИН АН СССР. – 1970. – Т. 46. – С. 128-165.
- Северцов, А.С. Основы теории эволюции / А.С. Северцов. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 320 с. 268.
- Северцов, А.С. Направленность эволюции / А.С. Северцов. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 272 с. 269.
- Северцов, А.С. Возможные микроэволюционные следствия иерархической организации популяций позвоночных животных / А.С. Северцов // Зоологич. журн. – 2003. – Т. 82. – № 4. – С. 434-442.
- Северцов, А.С. О причинах эволюционного стаза / А.С. Северцов // Зоологич. журн. – 2004. – Т. 83. – № 8. – С. 927-935.
- Северцов, А.С. О причинах рекапитуляции / А.С. Северцов // Зоологич. журн. – 2004. – Т. 83. – № 8. – С. 1187-1196.
- Северцов, А.С. Эписелекционные процессы в эволюции / А.С. Северцов, А.Г. Креславский, В.Г. Черданцев // Журн. общ. биологии. – 1991. – Т. 52. – № 4. – С. 464-475.
- Седельников, В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области / В.П. Седельников. – Новосибирск, 1988.
- Серавин, Л.Н. Организация, интеграция и регуляция биологических систем / Л.Н. Серавин. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1990.
- Серебровский, П.В. Последлениковское формирование современной фауны и воздействие человека на природу. Животный мир СССР: Т. 4 / П.В. Серебровский. – М.; Л., 1937.
- Серебряный, Л.Р. Древнее оледенение и жизнь / Л.Р. Серебряный. – М., 1980.

- Сидоренков, Н.С. Неравномерность вращения Земли и движение полюсов / Н.С. Сидоренков // Природа. – 1982. – № 4. – С. 82-92.
- Сидоров А.А. Глубины и проклятия конвергенции / А.А. Сидоров // Вестн. РАН. – 1996. – Т. 66. – № 9. – С. 836-840.
- Симпсон, Дж. Великолепная иллюзия. История млекопитающих Южной Америки / Дж. Симпсон. – М.: Мир, 1983. – 256 с.
- Симпсон, Дж. Темпы и формы эволюции / Дж. Симпсон. – М.: Изд-во ИЛ, 1948. – 369 с.
- Синецких, О.А. Фоторегуляция движения микроорганизмов / О.А. Синецких, В.Ф. Литвин // Успехи микробиологии. – 1982. – Т. 17. – С. 62-82.
- Смирнов, М.Н. Крупные хищные млекопитающие в центре Азии / М.Н. Смирнов. – Красноярск: Изд-во Красноярск. гос. ун-та, 2002. – 256 с.
- Соколов, В.Е. Пространственно-временная организация биосферы в связи с проблемами изучения ее устойчивости / В.Е. Соколов, Ю.Г. Пузаченко // Проблемы устойчивого развития биосферы: Тр. Междунар. симп. / Под ред. Ю.Я. Израэля (13-16 марта 1985 г., Москва). – М., 1988. – С. 99-105.
- Солнцев, Н.А. Снежные как геоморфологический фактор / Н.А. Солнцев. – М., 1949.
- Соломатин, В.И. Петрогенез подземных льдов / В.И. Соломатин. – Новосибирск, 1986.
- Сочава, В.П. Географические аспекты сибирской тайги / В.П. Сочава. – Новосибирск, 1980.
- Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии: поздний плейстоцен - голоцен, элементы прогноза / О.Ю. Спасская и др. // Региональная палеогеография: Вып. 1. – М.: Наука, 1993. – С. 31-58.
- Станюкович, К.В. Растительность гор СССР / К.В. Станюкович. – Душанбе, 1973.
- Стегний, В.Н. Архитектоника генома. Системные мутации и эволюция / В.Н. Стегний. – Новосибирск: Изд-во НГУ, 1991.
- Стил, Э. Что, если Ламарк прав? Иммуногенетика и эволюция / Э. Стил, Р. Линдл, Р. Бландэн; пер. с англ. – М.: Мир, 2002. – 237 с.
- Струнников, В.А. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда. Проблемы генетики и теории эволюции / В.А. Струнников, И.М. Вышинский. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 99-114.
- Суходолец, В.В. Биологический прогресс и природа генетических рекомбинаций / В.В. Суходолец. – М.: Биоинформсервис, 1996. – 175 с.
- Суходолец, В.В. Генетическое объяснение вертикальной эволюции / В.В. Суходолец // Генетика. – 2001. – Т. 37. – № 2. – С. 165-175.
- Суходолец, В.В. Естественный отбор в контексте теории вертикальной эволюции / В.В. Суходолец // Генетика. – 1995. – Т. 31. – № 1. – С. 5-14.
- Суходолец, В.В. Природа и механизмы биологического эволюционного прогресса / В.В. Суходолец // Генетика. – 1982. – Т. 18. – № 4. – С. 517-528.
- Суходолец, В.В. Приспособленность, экологическая устойчивость и эволюция диплоидных организмов / В.В. Суходолец // Генетика. – 2000. – Т. 36. – № 1. – С. 5-16.
- Татаринев, Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики / Л.П. Татаринев. – М.: Наука, 1976. – 257 с.
- Тахтаджян, А.Л. Система и филогения цветковых растений / А.Л. Тахтаджян. – М.; Л.: Наука, 1966.
- Тихоненко, Т.И. О возможности межвидового обмена генетической информацией в биосфере / Т.И. Тихоненко // Вестн. АН СССР. – 1979. – № 8. – С. 57-67.
- Тишков, А.А. Первичные сукцессии арктических тундр и проблемы устойчивости и изменчивости растительного покрова. Новые аспекты исследования биологии флоры и фауны СССР / А.А. Тишков // Докл. МОИП. Зоология и ботаника. – 1986. – М., 1988.
- Толмачев, А.И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов Северного полушария / А.И. Толмачев // Ботанич. журн. – 1948. – Т. 33. – № 2.
- Толмачев, А.И. Введение в географию растений / А.И. Толмачев. – Л., 1974.
- Трут, Л.Н. Проблема дестабилизирующего отбора в развитии // Современные концепции эволюционной генетики / Л.Н. Трут. – Новосибирск: ИГиГ СО РАН, 2000. – С. 7-21.
- Тугаринов, А.Я. Пути пролётов птиц как свидетельство былых ландшафтов и территориальных связей / А.Я. Тугаринов // Зоологич. журн. – 1952. – Т. 31. – В. 5. – С. 700-712.
- Уголев, А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций / А.М. Уголев. – М.: Наука, 1985. – 544 с.
- Уголев, А.М. Концепция универсальных функциональных блоков и дальнейшее развитие учений о биосфере, экосистемах и биологических адаптациях / А.М. Уголев // Журн. эволюции биохимии и физиологии. – 1990. – Т. 26. – № 4. – С. 441-453.
- Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
- Уоддингтон, К.Х. Основные биологические концепции / К.Х. Уоддингтон // На пути к теоретической биологии: 1. Прологомены. – М.: Мир, 1970. – С. 11-38.
- Уорд, Р. Живые часы / Р. Уорд. – М.: Мир, 1974. – 226 с.
- Уошборн, А.Л. Мир холода / А.Л. Уошборн. – М., 1988.
- Успенский, С.М. Живая Арктика / С.М. Успенский. – М., 1987.
- Федер, У. Фракталы / У. Федер. – М.: Мир, 1991. – 254 с.
- Федонкин, М.А. Второе рождение кимбереллы / М.А. Федонкин // Природа. – 1998. – № 1. – С. 3-10.
- Федоров, В.Д. Экология / В.Д. Федоров, Т.Г. Гильманов. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 464 с.
- Федоров, Л.А. Пестициды — токсичный удар по биосфере и человеку / Л.А. Федоров, А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1999. – 461 с.
- Федорович, Б.А. Нерешенные вопросы древних оледенений гор. Рельеф горных стран / Б.А. Федорович // Вопр. географии: Т. 74. – М., 1968.
- Роль мембранно-связанных аппаратов транскрипции и трансляции в биогенезе мембран хлоропластов / И.И. Филиппович и др. // Биохимия. – 1995. – Т. 60. – № 1. – С. 20-34.
- Фокс, С. Молекулярная эволюция и возникновение жизни / С. Фокс, К. Дозе. – М.: Мир, 1975. – 373 с.
- Хаин, В.Е. Историческая геология / В.Е. Хаин, Н.В. Короновский, Н.А. Ясаманов. – М.: Изд-во МГУ, 1997. – 448 с.
- Хакен, Г. Синергетика / Г. Хакен. – М.: Мир, 1980. – 404 с.
- Хакен, Г. Синергетика. Иерархия неустойчивостей в самоорганизующихся системах в устройствах / Г. Хакен. – М.: Мир, 1985. – 423 с.
- Холден, Дж. Факторы эволюции / Дж. Холден. – М.; Л.: Биомедгиз, 1935. – 122 с. (Переизд. – М.: Биомедгиз, 1965)
- Храмов, А.Н. Палеомагнетизм верхнего докембрия / А.Н. Храмов. – Л., 1983.
- Хэм, Л. Гистология / Л. Хэм, Д. Корман. – М.: Мир, 1983. – Т. 3. – 215 с.
- Чек, Т.Р. РНК-фермент / Т.Р. Чек // В мире науки. – 1987. – № 1. – С. 26-36.
- Чернов, Ю.И. Жизнь тундры / Ю.И. Чернов. – М., 1980.
- Чернов, Ю.И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами разных таксонов / Ю.И. Чернов // Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 154-174.
- Чернов, Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ / Ю.И. Чернов // Фауногенез и филоценогенез. – М., 1984 б.
- Чернов, Ю.И. Проблема эволюции на биогеоценоотическом уровне жизни / Ю.И. Чернов // Развитие эволюционной теории в СССР. – М., 1984 в. – С. 421-435.
- Чернов, Ю.И. Среда и сообщества тундровой зоны / Ю.И. Чернов // Сообщества Крайнего Севера и человек. – М., 1985.
- Чернова, Н.П. Атмосферный перенос влаги и водный режим Южной Америки / Н.П. Чернова. – М., 1979.
- Четверикова, С.С. Волны жизни (из лепидоптерологических наблюдений за лето 1903 года) / С.С. Четверикова // Вестн. зоологического отд-ния Императорского об-ва любителей естествознания. – М., 1905. – Вып. 3. – С. 106-110.
- Чумаков, Н.М. Какой климат типичен для Земли? / Н.М. Чумаков // Природа. – 1986. – № 10. – С. 34-45.

- Чумаков, Н.М. Климатический парадокс позднего докембрия / Н.М. Чумаков // Природа. – 1992. – № 4 (920). – С. 34-42.
- Чумаков, Н.М. Проблемы палеоклимата в исследованиях по эволюции биосферы / Н.М. Чумаков // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. – М.: Наука, 1993. – С. 106-122.
- Шапошников, В.Н. Роль кислорода в жизнедеятельности некоторых синезелёных водорослей / В.Н. Шапошников, М.В. Гусев // Вестн. АН СССР. – М.: Изд-во МГУ, 1964. – С. 119-140.
- Шапошников, Г.Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (*Homoptera*, *Aphidoidea*) / Г.Х. Шапошников // Энтомологическое обозр. – 1965. – Т. 44. – №1 – С. 3-25.
- Шапошников, Г.Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (*Homoptera*, *Aphidoidea*) в процессе естественного отбора (экспериментальные исследования) / Г.Х. Шапошников // Энтомологическое обозр. – 1961. – Т. 40. – № 4. – С. 739-762.
- Шаталкин, А.И. Проблема архетипа и современная биология / А.И. Шаталкин // Журн. общ. биологии. – 2002. – Т. 63. – № 4. – С. 275-292.
- Шварц, С.С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование / С.С. Шварц // Вестн. АН СССР. – 1976. – № 2. – С. 61-72.
- Шварц, С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. – М.: Наука, 1980. – 278 с.
- Шеррингтон, Ч. Интегративная деятельность нервной системы / Ч. Шеррингтон. – Л.: Наука, 1969. – 391 с.
- Шилов, И.А. Экология / И.А. Шилов. – М.: Высш. шк., 1997. – 511 с.
- Шишкин, М.А. Закономерности эволюции онтогенеза / М.А. Шишкин // Журн. общ. биологии. – 1981. – Т. 42. – № 1. – С. 38-54.
- Шишкин, М.А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория / М.А. Шишкин // Эволюция и биоэкологические кризисы / Ред. Л.П. Татаринов, А.П. Расницын. – М.: Наука, 1987. – С. 76-123.
- Шишкин, М.А. Эволюция как эпигенетический процесс / М.А. Шишкин // Современная палеонтология / Ред. В.В. Меннер, В.П. Макридин. – М.: Недра, 1988. – С. 142-169.
- Шишкин, М.А. Закономерности эволюции онтогенеза / М.А. Шишкин // Там же. – 1988. – С. 169-209.
- Шкловский, И.С. Вселенная, жизнь, разум / И.С. Шкловский. – М.: Наука, 1976. – 333 с.
- Шлегель, Г. Общая микробиология / Г. Шлегель. – М.: Мир, 1987. – 567 с.
- Шмальгаузен, И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса / И.И. Шмальгаузен. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Шмальгаузен, И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – М.: Изд-во АН СССР, 1946. – 396 с. (Переизд. – М.: Наука, 1968)
- Шмальгаузен, И.И. Проблемы Дарвинизма / И.И. Шмальгаузен. – Л.: Наука, 1969. – 494 с.
- Шмальгаузен, И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии / И.И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1982. – 228 с. (1-е изд. – М.: Наука, 1942)
- Шноль, С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции / С.Э. Шноль. – М.: Наука, 1979. – 262 с.
- Шноль, С.Э. Хватает ли времени для дарвиновской эволюции? / С.Э. Шноль // Природа. – 1990.-№ 11. – С. 215-223.
- Щипанов, Н.А. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие / Н.А. Щипанов. // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82. – № 4. – С. 450-469.
- Эфроимсон, В.П. Иммуногенетика / В.П. Эфроимсон. – М., 1971.
- Эйби, У.Р. Введение в кибернетику / У.Р. Эйби. – М.: Изд-во ИЛ, 1959. – 432 с.
- Эйби, У.Р. Конструкция мозга. Происхождение адаптивного поведения / У.Р. Эйби. – М.: ИЛ. – 398 с.
- Юдин, К.А. Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц / К.А. Юдин // Тр. Зоол. ин-та. АН СССР. – 1970. – Т. 47.
- Юрцев, Б.А. Растительный покров полярной безлесной области: проблемы изучения и охраны / Б.А. Юрцев // Проблемы экологии полярных областей. – М., 1983.
- Яблоков, А.В. Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. – М.: Высш. шк., 1981. – 343 с.
- Янишин, А.Л. Каким образом меняется состав воздуха? / А.Л. Янишин // Вестн. РАН. – 1997. – № 2. – С. 109-112.
- Ярошевский, А.А. О геохимической эволюции биосферы / А.А. Ярошевский // Природа. – 1988. – №1 – С. 59-67.
- Биология: Ч. 1 / В.Н. Ярыгин и др. – М.: Высш. шк., 1999. – 448 с.
- Ясаманов, Н.А. Популярная палеогеография / Н.А. Ясаманов. – М.: Недра, 1985. – 136 с.
- Abel, O. Palaobiologie und Stammesgeschichte / O. Abel. – Jena: Gustav Fischer Verlag, 1929.
- Adamala K., J.W. Szostak. Nonenzymatic Template-Directed RNA Synthesis Inside Model Protocells // Science. 2013. V. 342. P. 1098–1100.
- Adoutte, A. The new animal phylogeny: reliability and implications / A. Adoutte, G. Balavoine, N. Lartillot, O. Lespinet, Prud, homme B., de Rosa R. // Proc. nat. Acad. Sci. USA. - 2000.- Vol. 97. – № 9. – P. 4453-4456.
- Alberch, P. The logic of monsters: Evidence for internal constraint in development and evolution / P. Alberch // Geobios. – 1989. – Spec. № 12. – P. 21-57.
- Alberch, P. A Developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians / P. Alberch, E.A. Gale // Evolution. – 1985. – Vol. 39. – № 1. – P. 8-23.
- Alekseyev, S.S. Studies of Charrs, *Salvelinus alpinus* Complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) / S.S. Alekseyev, M.Yu. Pichulin, V.P. Samisenok // Proc. of the seventh ISACF Workshop on Arctic Char (ISACF, Information Series). – 1998. – Suppl. 4. – P. 17-26.
- Andreils, R.R. Paleosuelos de la formation Musters (Eocene medio), Laguna del Mate, Prov. De Chubut, Rep. Argentina / R.R. Andreils // Revista Asoc. Mineral., Petrol. Sedimentol. – Argentina, 1972. – Vol. 3. – P. 91-97.
- Archer, M.A. A review of the origin and radiations of Australian mammals / M.A. Archer // Ecological biogeography of Australia. – The Hague: W. Junk, 1981. – Vol. 3. – P. 1435-1488.
- Attwater J., Wochner A., Holliger P. In-ice evolution of RNA polymerase ribozyme activity // Nature Chemistry, 2013.
- Avisé, J.C. A speciation history of «living fossils»: Molecular evolutionary patterns in horseshoe crabs / J.C. Avisé, W.S. Nelson, H. Sugita // Evolution (USA). – 1994. – Vol. 48. – №– P. 1986-2001.
- Ayala, F.J. Molecular polymorphisms and rates of evolution / F.J. Ayala // 20 Int. Congr. Entomol., Firenze (Aug. 25-31, 1996). – Proc.-Firenze, 1996. – P. 25-28.
- C.R.Baker, V. Hanson-Smith, A.D. Johnson. Following Gene Duplication, Paralog Interference Constrains Transcriptional Circuit Evolution // Science. 2013. V. 342. P. 104–108.
- Bambach, R.K. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic / R.K. Bambach // Paleobiology. – 1977. – № 3. – P. 152-167.
- Barry, R.G. Introduction. Arctic I Alpine Environments / R.G. Barry, J.D. Ives. – London, 1974.
- Barton, N.H. Adaptation, speciation and hybrid zones / N.H. Barton, G.M. Hewitt // Nature. – 1989. – Vol. 341. – P. 497-503.
- Benton, M. Mass extinction in the fossil record of reptiles / M.J. Benton // Extinction and Survival in the Fossil record. Syst. Assoc. – 1988. – Spec. Vol. – № 34. – P. 269-294.
- Benton, M.J. Mass extinction among tetrapods and the quality of the fossil / M.J. Benton // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B. – 1989. – Vol. 325. – P. 369-386.
- Billings, W.D. Arctic and Alpine vegetations: Plant adaptations to cold summer climates / W.D. Billings // Arctic and Alpine Environments. – London, 1974.
- Blackman, R.L. Species, sex and parthenogenesis in aphids / R.L. Blackman // The Evolving Biosphere.-Cambridge Univ. Press, 1981. – P. 75-85.

- Borisov, VI. Developmental stability of the mink *Mustela vison* under the impact of PCB / VI. Borisov, A.S. Baranov, A.V. Valetsky, V.M. Zakharov // *Acta theriologica*. – 1997. – Suppl. 4. – P. 109-116.
- Boucot, A.J. Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution / A.J. Boucot. – Amsterdam: Elsevier, 1990. – 725 p.
- Boucot, A.J. Epilogue / A.J. Boucot // *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. – 1996. – Vol. 127. – P. 339-359.
- Boussau et al., 2008. Parallel adaptations to high temperatures in the Archaean eon // *Nature*. V. 456. P. 942-945
- Bouverot, P. Adaptation to High-Altitude Hypoxia in Vertebrates / P. Bouverot. – Berlin: Springer-Verlag, 1985. – 176 p.
- Breese, E.L. Somatic selection in perennial rye grass / E.L. Breese, A.C. Thomas // *Heredity*. – 1965. – Vol. 20. – P. 367-379.
- Brink, P. Strategy and dynamics of high altitude faunas / P. Brink // *Arctic and Alpine Res.* – 1974. – Vol. 6. – № 2.
- Briones C., Stich M., Manrubia S.C. The dawn of the RNA World: Toward functional complexity through ligation of random RNA oligomers // *RNA*. 2009. V. 15. P. 743-749
- Buskirk, E.R. Work capacity of high-altitude natives / E.R. Buskirk // *Biology of high-altitude peoples* / Ed. PT. Baker. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1978. – P. 173-187.
- Butler, P.J. Exercise in birds / P.J. Butler // *J. Exp. Biol.* – 1991. – Vol. 160. – P. 233-262.
- Cairns, J. The Origin of Mutants / J. Cairns, J. Overbaugh, S. Miller // *Nature*. – 1988. – Vol. 335. – P. 142-145.
- Carothers, S.W. Abnormal bill of a Western Meadowlark, *Sturnella n. neglecta* / S.W. Carothers, R.P. Balda // *The Auk*. – 1970. – Vol. 87. – № 1. – P. 173-174.
- Chela-Flores, J. Preservation of relics from the RNA world through natural selection, symbioses and horizontal gene transfer / J. Chela-Flores // *Acta biotheor.* – 1996. – Vol. 44. – № 2. – P. 169-176.
- Chen, C. Immunoglobulin Heavy Chain Gene Replacement / C. Chen, Z. Nagy, E.L. Prak, M. Weigert // *A Mechanism of Receptor Editing. Immunity*. – 1995. – Vol. 3. – P. 747-755.
- Collins, M.M. Termites / M.M. Collins // *Tropical rain forests ecosystems: biogeographic and ecological studies*. – Amsterdam: Elsevier, 1989. – P. 455-471.
- Conway, Morris S. Early metazoan evolution: Reconciling paleontology and molecular biology / Morris S. Conway // *Amer. Zool.* – 1998. – Vol. 38. – № 6. – P. 867-877.
- Cook, M.A. Prehistory and Earth Models / M.A. Cook. – London, 1966.
- Cope, E.D. The primary factors of organic evolution / E.D. Cope. – Chicago: Open Court. Publ. C°, 1896. – 335 p.
- Crawley, M.J. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions / M.J. Crawley // *Studies in Ecology*. Oxford: Blackwell, 1983. – Vol. 10. – 437 p.
- Cronin, T.M. Speciation and status in marine ostracoda: climatic modulation of evolution / T.M. Cronin // *Science*. – 1985. – Vol. 227. – P. 60-63.
- Dalcq, A. Les ontogenèses et l'origine des mammifères / A. Dalcq // *Bull. Soc. Zool. France*. – 1951. Vol. 79. – P. 240-255.
- De Beer, G.R. *Archaeopteryx* Litographica / G.R. De Beer. – London, 1954.
- De Swaan A. Metabolic adaptations of intertidal invertebrates to environmental hypoxia (a comparison of environmental anoxia to exercise anoxia) / A. De Swaan, Vol Putzer // *Physiological Adaptations of Marine Animals* / Ed. M.S. Laverach. – Cambridge: The Company of Biologists, Ltd., 1985. – P. 63-94.
- Dempsey, J.A. The lung: hypoxia, acid-base changes, and the control of breathing Hypoxia: Man and Altitude / J.A. Dempsey, A. Bersenbrugge, T. Musch, J. Skatrud Eds: J.R. Sutton, N.L. Jones, C.S. Houston. – New York: Thieme-Stratton Inc., 1982. – P. 24-28.
- Dewel, R.A. Colonial origin for Metazoa: major morphological transition and the origin of bilaterian complexity / R.A. Dewel // *J. Morphol.* – 2000. – Vol. 243. – № 1. – P. 35-74.
- Dickinson, W.J. Molecules and morphology: where's the morphology? / W.J. Dickinson // *TIG*. – 1995. – Vol. 11 (4). – P. 119-121.
- Dobzhansky, Th. Genetics and the Origin of Species / Th. Dobzhansky. – New York: Columbia Univ. Press, 1937.
- Dobzhansky, Th. Speciation as in evolutionary divergence / Th. Dobzhansky // *Amer. Natur.* – 1940. – Vol. 74. – P. 312-321.
- Dobzhansky, Th. Genetics of the evolutionary process / Th. Dobzhansky. – New York: Columbia Univ. Press, 1970. – 505 p.
- Doebleya, J. Transcriptional regulators and the evolution of plant form / J. Doebleya, L. Lukensa // *Plant Cell*. – 1996.
- Doolittle, W.F. selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution / W.F. Doolittle, C. Sapienza // *Nature*. – 1980. – Vol. 284. – P. 601-603.
- Doolittle, W.F. Phylogenetic Classification and the Universal Tree. *Science*, 1999. Vol. 284. N. 5423. P. 2124-2128
- Dover, G. Molecular drive: a cohesive mode of species evolution / G. Dover // *Nature*. – 1982. – Vol. 299. – P. 111-117.
- Dover, G.A. The evolution of DNA sequences common to closely related insect genomes / G.A. Dover // *Insect Cytogenetica* / Eds. R.L. Blackman, G.M. Hewitt, M. Ashburner (Symp. Roy Ent. Soc.). – London, 1981. – Vol. 10. – P. 13-35.
- Doyle, J.A. Pollen and leaves from the Mid. Cretaceous Potomac Group and their bearing on early Angiosperm evolution / J.A. Doyle, L.J. Hickey // *Origin and early evolution of angiosperms* / Eds. C.B. Beck. – New York: Columbia Univ. Press, 1976. – P. 139-206.
- Eldridge, N. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism // *Models in paleobiology* / N. Eldridge, S.J. Gould, Eds. T.J.M. Schopf. – San Francisco: Freeman, 1972. – P. 82-115.
- Elias, M.K. Taxonomy of Tertiary flowers and nerbaseous seeds / M.K. Elias // *Amer. Midland Naturalist*. – 1946. – Vol. 36. – P. 373-380.
- Erwin, T.L. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species / T.L. Erwin // *Coleopterist's Bull.* – 1982. – Vol. 36. – № 1. – P. 74-75.
- Evgeniev, M. Transposition of mobile genetic elements in interspecific hybrids of *Drosophila* / M. Evgeniev, G. Yenikolopov, N. Peunova, Y. Iljin // *Chromosoma*. – 1983. – Vol. 85. – P. 375-386.
- Falconer, D.S. Introduction to Quantitative Genetics: 3rd edition / D.S. Falconer. – Harlow (U.K.): Longman Scientific & Technical, 1989. – 438 p.
- Fisher, R.A. The genetical theory of natural selection: 2nd ed. / R.A. Fisher. – New York: Dover Publ. Inc., 1958. – 291 p.
- Forbes, V.E. Intrapopulation variability in sublethal response to heavy metal stress in sexual and asexual gastropod populations / V.E. Forbes, V. Moller, M.H. Depledge // *Functional Ecology*. – 1995. – Vol. 9. – P. 477-484.
- French, H.M. The Periglacial Environment / H.M. French. – London, 1983.
- Futuyma, D.J. Genetic constraints on macroevolution. The evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella* / D.J. Futuyma, M.C. Keese, D.J. Funk // *Evolution*. – 1995. – Vol. 49. – № 5. – P. 797-809.
- Futuyma, D.J. Genetic constraints and the phylogeny of insect-plant associations — responses of *Ophraella communa* (Coleoptera, Chrysomelidae) to host plants of its congeners / D.J. Futuyma, M.C. Keese, S.J. Scheffer // *Evolution*. – 1993. – Vol. 47. – № 3. – P. 888-905.
- Futuyma, D.J. Genetic variation in a phylogenetic context — responses of 2 specialized leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) to host plants of their congeners / D.J. Futuyma, J.S. Walsh, D.J. Morton, T. Funk, M.C. Kee-se // *J. Evol. Biol.* – 1994. – Vol. 7. – № 2 – P. 127-147.
- Galbreath, E.C. Stipoid grass «seeds» from the Oligocene and Miocene deposits of northeastern Colorado / E.C. Galbreath // *Trans. Illinois State Acad. Sc.* – 1974. – Vol. 67. – № 3. – P. 366-368.
- Gans, C. Biomechanics: an approach to vertebrate biology / C. Gans. – Philadelphia: J.B. Lippincott Co., 1974. – 261 p.
- Garey, A. The essential role of “minor” phyla in molecular studies of animal evolution / A. Garey, J.R. Schmidt-Rhaesa // *Amer. Zool.* – 1998. – Vol. 38. – № 6. – P. 907-917.
- Gehring, W.L. Eye evolution / W.L. Gehring // *Science*. – 1996. – Vol. 272. – P. 468-469.
- Gehring, W.L. Pax 6: mastering eye morphogenesis and eye evolution / W.L. Gehring // *Trends Genet.* – 1999. – Vol. 15. – P. 371-377.
- Godfray, H.C.J. Seed of destruction / H.C.J. Godfray, W.L. Gehring, P.H. Harvey // *Evolution*. – 1989. – Vol. 337. – P. 645-647.

- Goldschmidt, R. Physiological genetics / R. Goldschmidt. – New York; London: McGraw-Hill, 1938. – 375 p.
- Goldschmidt, R. The material basis of evolution / R. Goldschmidt. – New Haven: Yale Univ. Press, 1940. – 436 p.
- Goldschmidt, R. Theoretical genetics / R. Goldschmidt. – Los Angeles: Univ. California Press, 1955. – 563 p.
- Gordon, M.S. The concept of monophyly: A speculative essay / M.S. Gordon // *Diol and Phil.* – 1999. – Vol. 14. – № 3. – P. 331-348.
- Gould, S.J. Punctuated equilibrium comes of age / S.J. Gould, N. Eldridge // *Nature.* – 1993. – Vol. 366. – P. 223-227.
- Grant, V. Origin of Adaptations / V. Grant. – Columbia Univ. Press, 1963.
- Hales, D.F. Evolutionary and genetic aspects of aphid biology A review / D.F. J. Tomiuk, K. Wohrmann, P. Sunnucks // *Eur. J. Entomol.* – 1997. – Vol. 94. – P. 1-55.
- HallB, K. Epigenetic control in development and evolution // *Development and Evolution* / K. HallB, Eds. B.C. Goodwin, N. Holder, C.C. Wylie. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983. – P. 353-379.
- Hama, H. Insecticide resistance of diamond back moth, *Plutella xylostella* in Japan / H. Hama // *Japan Agr. Res. Quart.* – 1990. – Vol. 24. – № 1. – P. 22-30.
- Hart, M.M. The evolution of the atmosphere of the earth / M.M. Hart // *Icarus.* – 1978. – Vol. 33. – P. 23-29.
- Hastings, H.M. Fractals: A user's guide for the natural sciences / H.M. Hastings, G. Sugihara. – Oxford Univ. Press, 1993. – 235 p.
- Haur, L.R. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions / L.R. Haur, J.S. Mc Govan, P. Wiebe // *Spatial pattern in plankton communities* / Ed. J. Steel. – New York: Plenum Press, 1978. – P. 277-327.
- Hein, J.E., Tse, E., Blackmond, D.G. A route to enantiopure RNA precursors from nearly racemic starting materials // *Nat. Chem.* 3, 2011. – P. 704-706.
- Ho, M.-W. Effects of successive generations of ether treatment on penetrance and expression of the *Bithorax* phenocopy in *Drosophila melanogaster* / M.-W. Ho, C. Tucker, D. Keeley, P.T. Saunders // *J. exp. Zool.* – 1983. – Vol. 225. – P. 357-368.
- Holling, C.S. Cross-scale morphology, geometry and dynamics of ecosystems / C.S. Holling // *Ecol. Monogr.* – 1992. – Vol. 62. – № 4. – P. 477-502.
- Holloway, G.J. The effects of novel and stressful environments on trait distribution / G.J. Holloway, H.J. Crocker, A. Callaghan // *Functional Ecology.* – 1997. – Vol. 11. – № 5. – P. 579-584.
- Houston, C.S. Going Higher. The Story of Man and Altitude / C.S. Houston. – Burlington (VT): C.S. Houston, 1983. – 273 p.
- C. Huber, G. Wächtershäuser. α -Hydroxy and α -Amino Acids Under Possible Hadean, Volcanic Origin-of-Life Conditions // *Science.* 2006. V. 314. P. 630-632.
- Hussner, H. Die Faunenwende Perm / H. Hussner // *Trias. Geol. Rundschau: B.* 72. – 1983. – № 1. – S. 1-22.
- Imasheva, A.G. Effects of extreme temperatures on phenotypic variation and developmental stability in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila buzzatii* / A.G. Imasheva, G. Loeschke, L.A. Zhivotovsky, O.E. Lazebny // *Biol. J. Linnean Soc.* – 1997. – Vol. 61. – № 1. – P. 117-126.
- Jablonka, E. The inheritance of acquired epigenetic variations / E. Jablonka, M.J. Lamb // *J. Theor. Biol.* – 1989. – Vol. 139. – № 1. – P. 69-83.
- Janzen, D.H. Food webs: who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? / D.H. Janzen // *Tropical rain forest ecosystems: structure and function. Ecosystems of the World.* – Amsterdam: W. Junk., 1983. – Vol. 14 A. – P. 167-182.
- Jenkin, F. Origin of species / F. Jenkin // *North British Rev.* – Edinburgh, 1867. – Vol. 45. – № 92. – P. 129-159.
- Kapitonov & Jurka. "RAG1 core and V(D)J recombination signal sequences were derived from Transib transposons". *PLoS Biology*, 2005. 3 (6): 998-1011
- Kemp, E.M. Tertiary paleogeography and the evolution of Australian climate / E.M. Kemp // *Ecological biogeography of Australia.* – The Hague: W. Junk, 1981. – Vol. 1. – P. 33-80.
- King, A.W. Translating models across scales in the landscape / A.W. King // *Quantitative methods in landscape ecology* / Eds. M.G. Turner, R.H. Gardner. – New York: Springer-Verlag, 1991. – P. 470-517.
- Klein, R. The human career: Human biological and cultural origins / R. Klein. – Chicago; L., 1989.
- Korochkin, L. Hopeful monsters and jumping genes / L. Korochkin // *Evol. Biol.* – 1993. – Vol. 7. – P. 153-172.
- Labandeira, C.C. Early insect diversification: Evidence from a Lower Devonian bristletail from Quebec / C.C. Labandeira, B.S. Beall, F.M. Hueber // *Science.* – 1988. – Vol. 242. – P. 913-916.
- Labandeira, C.C., Insect diversity in the fossil record / J.J. Sepkovsky // *Science.* – 1993. – Vol. 261. – P. 310-315.
- Lake, T.A. Prokaryotes and archaebacteria are not monophyletic: Rate invariance analysis of r-RNA genes indicated that eukaryotes cocytos form a monophyletic taxon / T.A. Lake // *Cold Spring Harbor Symp. Quant Biol.* – 1988. – Vol. 52. – P. 839-846.
- Landman, O.E. The inheritance of acquired characters / O.E. Landman // *Ann. Rev. Genetics.* – 1991. – Vol. 25. – P. 1-20.
- Leakey, R. A New Miocene hominoid from Kenya / R. Leakey, M. Leakey // *Nature.* – 1986. – Vol. 324.
- Lewis, J. A new Sivalik correlation / J. Lewis // *Amer. J. Sci.: Ser. 5.* – 1934. – Vol. 33.
- Lovtrup, S. Epigenetics / S. Lovtrup // *Ontogeny and Systematics* / Ed. C.J. Humphries. – New York: Columbia Univ. Press, 1988. – P. 189-227.
- Magurran, A.E. Ecological diversity and its measurement / A.E. Magurran. – Princeton: Princeton Univ. Press, 1988. – 128 p.
- Mansy S.S., J.P. Schrum, M. Krishnamurthy, S. Tobé, D.A. Treco, J.W. Szostak. Template-directed synthesis of a genetic polymer in a model protocell // *Nature.* 2008.
- Marchant, A. New molecular genetics techniques for the inference of evolutionary relationships / A. Marchant // *Biol. Vestn.* – 1991. – Vol. 39. – № 1/2. – P. 1-22.
- Martin, H.A. The Tertiary flora / H.A. Martin // *Ecological biogeography of Australia.* – The Hague: W. Junk, 1981. – Vol. 1. – P. 391-406.
- Matthews, J.V. Arctic steppe — an extinct biome / J.V. Matthews // *AMQUA Abstracts.* – 1976. – Vol. 4. – P. 73-77.
- Maureen E. Hillenmeyer et al. The Chemical Genomic Portrait of Yeast: Uncovering a Phenotype for All Genes // *Science.* 2008. V. 320. P. 362-365.
- Maynard, Smith J. The Major Transitions in the Evolution / Smith J. Maynard, E. Szathmary. – Oxford: W.H. Freeman, 1995. – 346 p.
- McKinney, M.L. Rare species and scale-dependence in ecosystem studies / M.L. McKinney, J.L. Lockwood, D.R. Frederick // *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology.* – 1996. – Vol. 127. – P. 191-207.
- Mikkelsen T.S. et al. Genome of the marsupial *Monodelphis domestica* reveals innovation in non-coding sequences // *Nature.* 2007
- Mina, M.V. Morphometry of Barbell of Lake Tana, Ethiopia: Multivariate ontogenetic channels / M.V. Mina, A.N. Mironovsky, Y.Y. Dgebuadze // *Folia Zoologica.* – 1996. – Vol. 45. – Suppl. 1. – P. 109-116.
- Mooers, A. Digging up the roots of life / A. Mooers, R.J. Redfield // *Nature.* – 1996. – Vol. 379. – № 6566. – P. 587-588.
- Morowitz, H.J. Genome size and life cycle of the mycoplasma / H.J. Morowitz, D.C. Wallace // *Ann.* – New York: Acad. Sci., 1973. – Vol. 225. – P. 69-73.
- Mueller, L.D. Evolution of competitive ability in *Drosophila* by density-dependent natural selection / L.D. Mueller // *Proc Natl Acad. Sci. USA.* – 1988. – Vol. 85. – P. 4383-4386.
- Mulkidjanian, A.Y. On the origin of life in the zinc world. 2009.
- Nelson, H. Introduction to physical anthropology: 5-th ed / H. Nelson, R. Jurmain. – St. Paul; New York; Los Angeles; San Francisco, 1991. – 349 p.
- S. Nelson-Sathi, F. L.Sousa, ... W.F. Martin. Origins of major archaeal clades correspond to gene acquisitions from bacteria // *Nature.* 2014
- Newell, N.D. Revolution in the history of life / N.D. Newell // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. «Uniformity and simplicity».* – 1967. – № 89. – P. 63-89.
- Orgel, L.E. Selfish DNA: the ultimate parasite / L.E. Orgel, F.H.C. Crick // *Nature.* – 1980. – Vol. 284. – P. 645-646.
- Oster, G.F. Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny / G.F. Oster, N. Shubin, J.D. Murray,

- P. Alberch // Evolution. – 1988. – Vol. 42. – № 5. – P. 862-884.
- Owen, R. Lectures on comparative anatomy / R. Owen. – L.: Longman, 1843. – 440 p.
- Pagel, M. Inferring the historical patterns of biological evolution / M. Pagel // Nature. – 1999. – Vol. 401. – № 6756. – P. 877-884.
- Partensky, F. Differential distribution and ecology of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in oceanic waters: A review / F. Partensky, J. Blanchot, D. Vanlot // Bull. Inst. Oceanogr. – 1999. – № 19. – P. 457-475.
- Pasteur, L. Etudes sur le biere / L. Pasteur // Oeuvres. – Paris, 1953. – Vol. 5. – P. 91.
- Powner M.W., B. Gerland, J.D. Sutherland. Synthesis of activated pyrimidine ribonucleotides in prebiotically plausible conditions // Nature. 2009. V. 459. P. 239–242.
- Peters, D.S. Behavior plus «pathology» — the origin of adaptations? // Constructional Morphology and Evolution / D.S. Peters, Eds. N. Schmidt-Kittler, K. Vogel. – Berlin: Springer-Verlag. – P. 141-150.
- Peterson, K.J. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: interferences from morphology and 18S rDNA gene sequences / K.J. Peterson, F.J. Eernisse // Evol. Dev. – 2001. – Vol. 3. – P. 170-205.
- Pickford, M. Sequence ad environments of the Lower and Middle and Middle Miocene Hominoids of Western Kenya / M. Pickford // New interpretations of ape and human ancestry / Eds. R. Giochon, R. Corruccini. – New York, 1983.
- Price, L.W. Mountains and Man / L.W. Price // A study of Processes and Environment. – London, 1981.
- Raff, R.A. The shape of life. Genes, development and the evolution of animal form / R.A. Raff. – Chicago: Univ. Chicago Press, 1996. – 520 p.
- Rainey, P.B. Adaptive radiation in a heterogeneous environment / P.B. Rainey, M. Travisano // Nature. – 1998. – Vol. 394. – P. 69-72.
- Raup, D.M. Species diversity in the Phanerozoic: a tabulation / D.M. Raup // Paleobiology. – 1976. – Vol. 3. – P. 279-288.
- Raup, D.M. Mass extinction in the marine fossil record / D.M. Raup, J.J. Sepkosky // Science. – 1982. – Vol. 215. – № 4539. – P. 1501-1503.
- Raup, D.M., Sepkosky J.J. Periodicity of extinction in the geological past / D.M. Raup, J.J. Sepkosky // Proc. Nat. Acad. Sci. US Biol. Ser. – 1984. – Vol. 81. – № 3. – P. 801-805.
- Reeve H.K., Hölldobler B. The emergence of a superorganism through intergroup competition // PNAS, 2007.
- Remane, A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik / A. Remane. – Leipzig, 1952. – 364 s.
- Retallack, G.J. Fossil soils as grounds for interpreting the advent of large plants and animals on land / G.J. Retallack // Phil. Trans. Roy. Soc. – London, 1985. – Vol. B309. – № 1138. – P. 105-142.
- Ricklefs, R.E. Taxon cycles in the land bird fauna of the West Indies / R.E. Ricklefs, G.W. Cox // Ibid. – 1972. – Vol. 106. – P. 497-503.
- Robinson, P. Selection response and the properties of genetic variation / P. Robinson // Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology. – 1971. – Vol. 20. – P. 166-177.
- Rolfe, W.D.I. Early terrestrial arthropods: a fragmentary records / W.D.I. Rolfe // Phil. Trans. Roy. Soc. – London, 1985. – Vol. B309. – № 1138. – P. 207-218.
- Romer, A.S. Vertebrate Paleontology: Ed. 3. / A.S. Romer. – Chicago Univ. Press, Chicago, 1966. (см. также: Ромер А. Палеонтология позвоночных: Пер. 1-го изд. – М.; Л.: Гос. науч.-техн. изд-во нефтяной и горно-топл. пром-ти, 1939).
- Rouget et al. Maternal mRNA deadenylation and decay by the piRNA pathway in the early *Drosophila* embryo // Nature. 2010.
- Rose, M.R. Laboratory evolution: The experimental wonderland and the Cheshire Cat syndrome / M.R. Rose, T.J. Nussbaum, A.K. Chippindale // Adaptation / Eds. M.R. Rose, G.V. Lauder. – San Diego: Acad. Press, 1996. – P. 221-241.
- Rotherfuih, H.S. Hypothesis: a Memory Lymphocyte-Specific Soma-to-Germline Genetic Feedback Loop / H.S. Rotherfuih // Immunology and Cell Biology. – 1995. – Vol. 73. – P. 174-180.
- Roubik, D.W. Loose niches in tropical communities: why are there so few bees and so many trees? / D.W. Roubik // Abstr. 5th Internat. Congr. Ecol. – Yokohama, 1990. – P. 15.
- Rutherford S.L., Lindquist S. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution (550 K6) // Nature. 1998. V. 396. P. 336–342
- Sanchez, F. Soils / F. Sanchez // Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies. – Amsterdam: Elsevier, 1989. – P. 73-88.
- Saunders, D.K. Exercise performance of birds / D.K. Saunders, M.R. Fedde // Advances in Vet. Sci. and Comp. Medicine. – 1994. – B 38. – P. 139-190.
- Schindewolf, O.H. Grundfragen der Paleontologie / O.H. Schindewolf. – Stuttgart: E. Schweizerbart, sche Verlag. (E. Nagele), 1950. – 506 s.
- Schopf, J.W. Earth's earliest biosphere, its origin and evolution / J.W. Schopf. – Princeton; New York: Princeton Univ. Press, 1983.
- Schopf, J.W. Deep divisions in the tree of life what does fossil record reveal / J.W. Schopf // Bull. – 1999. – Vol. 196. – № 3. – P. 351-355.
- Jack W Szostak. The eightfold path to non-enzymatic RNA replication // Journal of Systems Chemistry. 2012. V. 3. P. 2.
- Sepkosky, J.J. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity / J.J. Sepkosky // Paleontology. – 1984. – Vol. 10. – № 2. – P. 246-267.
- Sepkosky, J.J. Alpha, beta or gamma: Where does all the diversity go? / J.J. Sepkosky // Paleobiology. – 1988. – Vol. 14. – № 3. – P. 221-234.
- Sepkosky, J.J. Phylogenetic and ecologic patterns in the phanerozoic history of marine biodiversity crisis / J.J. Sepkosky. – New York: Columbia Univ. Press, 1992.
- Sepkosky, J.J., Phanerozoic marine diversity and the fossil record / J.J. Sepkosky, R.K. Bambach, D.M. Raup, J.W. Valentine // Nature. – 1981. – Vol. 293. – P. 435-437.
- Simpson, B.B. Glacial migrations of plants: Island biogeographical evidence / B.B. Simpson // Science. – 1974. – № 185.
- Simpson, G.G. Factors of evolution / B.B. Simpson // J. Hered. – 1944. – Vol. 20. – № 12. – P. 322-324.
- Simpson, G.G. Species density of North American recent mammals / B.B. Simpson // Syst. Zool. – 1969. – Vol. 13. – P. 57-73.
- Simpson, G.G. The major features of evolution / B.B. Simpson. – New York: Columbia Univ. Press, 1953. – 434 p.
- S.V. Sobolev, A.V. Sobolev, D.V. Kuzmin, N.A. Krivolutsкая, A.G. Petrunin, N.T. Arndt, V.A. Radko, Y.R. Vasiliev. Linking mantle plumes, large igneous provinces and environmental catastrophes // Nature. 2011. V. 477. P. 312–316.
- Steele, J.H. Can ecological theory cross the land-sea boundary? / J.H. Steele // J. Theor. Biol. – 1991. – Vol. 153. – P. 425-436.
- Steele, J.H. Coupling between physical and biological scales / J.H. Steele, E.W. Henderson // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. – 1994. – № 343. – P. 5-9.
- Steenis, C.G.J. Plant Speciation in Malesia, with special reference to the theory of non-adaptive salutatory evolution / C.G.J. Steenis, van Valen L. // Boil. J. Linnean Soc. – 1969. – № 1-2. – P. 97-133.
- Steffensen, J.K. Gill ventilation and O₂ extraction during graded hypoxia in two ecologically distinct species of flatfish, the flounder (*Platychthys flesus*) and the plaice (*Pleuronectes platessa*) / J.K. Steffensen, J.P. Lomholt, K. Johansen // Environ. Biol. Fishes. – 1982. – Vol. – P. 157-163.
- Sunnucks, P. Micro satellite and chromosome evolution of parthenogenetic *Sitobion* aphids in Australia / P. Sunnucks, P.R. England, A.C. Taylor, D.F. Hales // Genetics. – 1996. – Vol. 144. – P. 747-756.
- M. Suntsova, E.V. Gogvadze, S. Salozhin, N. Gaifullin, F. Eroshkin, S.E. Dmitriev, N. Martynova, K. Kulikov, G. Malakhova, G. Tukhbatova, A.P. Bolshakov, D. Ghilarov, A. Garazha, A. Aliper, C.R. Cantor, Y. Solokhin, S. Roumiantsev, P. Balaban, A. Zhavoronkov, and A. Buzdin. Human-specific endogenous retroviral insert serves as an enhancer for the schizophrenia-linked gene PRODH // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2013
- Syvanen, M. Horizontal gene transfer and patterns of angiosperm evolution / M. Syvanen // VI Congr. Europ. Soc. Evol. Biol., Arnhem (Aug. 24-28, 1997): Progr. abstr. Heteren. – Wageningen, 1997. – P. 2.
- Thomasson, J.P. Late Miocene plants from north-eastern Nebraska / J.P. Thomasson // J. Paleontol. – 1987. – Vol. 61. – № 5. – P. 1065-1079.
- Thomasson, J.R. Miocene fossil grasses: possible adaptation in reproductive bracts (Lemma and palea) / J.P. Thomasson // Ann. Missouri Bot. Garden. – 1985. – Vol. 72. – № 4. – P. 843-851.
- Thorpe, W.H. Animal learning and evolution / W.H. Thorpe // Nature. – 1945. – Vol. 156. – № 3950. – P. 46.

- Tiffney, B.H. Clonal growth in land plants: A paleobotanical perspective // Population Biology and Evolution / B.H. Tiffney, K.J. Niklas, Eds. J.B.C. Jackson, L.W. Buss, R.E. Cook. – New Haven; London: Yale Univ. Press, 1985. – P. 35-66.
- Timofeev-Ressovsky, N.W. Genetic und Evolution / N.W. Timofeev-Ressovsky // Zeitschr. für induktive. – Abstammungs und Vererbungslehre, 1939. – B. 76. – S. 158-211.
- Towe, K.M. Aerobic respiration in the Archaean? / K.M. Towe // Nature. – 1990. – Vol. 348. – № 6296. – P. 54-56.
- Troll, C. High mountain belts between the polar caps and the equator: their definition and lower limit / C. Troll // Arctic and Alpine Res. – 1973. – Vol. 5.
- Ueda, K. Molecular phylogeny of seed plants and the origin of angiosperms / K. Ueda // 15th Int. Bot. Congr., Yokogama (Aug. 28-Sept. 3, 1993): Abstr. – Yokogama, 1993. – P. 21.
- Urban, D.L. Landscape ecology / D.L. Urban, R.V. O'Neill, H.H. Shugart // BioScience. – 1987. – № 37. – P. 119-127.
- Van der Hammen, T. The palaeoecology and palaeogeography of savannas / T. Van der Hammen // Tropical savannas. – Amsterdam: Elsevier, 1983. – P. 19-35.
- Van Valen, L.M. A resetting of Phanerozoic community evolution / L.M. Van Valen // Nature. – 1984. – Vol. 307. – № 5. – P. 50-52.
- Vermeij, G.J. Evolution and Escalation. An Ecological History of Life / G.J. Vermeij. – Princeton; New York: Princeton Univ. Press, 1987. – 528 p.
- Vrba, E.S. Patterns in the fossil record and evolutionary processes / E.S. Vrba // Beyond Neo-Darwinism. An introduction to the new evolutionary paradigm / Eds. M. – W. Ho, P.T. Saunders. – London: Acad. Press, Inc. Ltd, 1984. – P. 115-142.
- Waddington, C.H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters / C.H. Waddington // Nature. – 1942. – Vol. 150. – P. 563-564.
- Waddington, C.H. Genetic assimilation / C.H. Waddington // Adv. Genet. – 1961. – Vol. 10. – P. 257-293.
- Waddington, C.H. Genetic assimilation of an acquired character / C.H. Waddington // Evolution. – 1953. – Vol. 7. – P. 118-126.
- Waddington, C.H. Selection of the genetic basis for an acquired character / C.H. Waddington // Nature. 1952. – Vol. 169. – P. 278.
- Waddington, C.H. The Evolution of an Evolutionist / C.H. Waddington. – Edinburgh: Edinburgh Univ. Press. – 328 p.
- Waddington, C.H. The genetic basis of the bithorax phenotype / C.H. Waddington // Evolution. – 1957. – Vol. 55. – P. 241-255.
- Walker, D. Tropical rain forest / D. Walker // Sci. Progr. – 1986. – Vol. 70. – № 280. – P. 461-472.
- Wang, H. Reassessment of data on DNA sequences eggs found in the vicinity of Chichia in Province Chenan / H. Wang // Acta genet. sin. – 1996. – Vol. 23. – № 3. – P. 183-189.
- Ward, R.T. Alpine tundra on Mt. Cathedral in the Southern Andes / R.T. Ward, M.J. Dimitri // New Zeland Jour. Bot. – 1966. – № 4.
- Wardle, P. Alpine timberlines. Arctic and Alpine Environments / P. Wardle. – London, 1974.
- Webb, S.O. A history of savanna vertebrates in the New World. Part. I: North America / S.O. Webb // Annual Rev. Ecol. System. – 1977. – Vol. 8. – P. 183-241.
- Weber, R.E. Molecular studies in the adaptation of vertebrate hemoglobin function / R.E. Weber // Physiological Adaptations in Vertebrates. Respiration, Circulation, and Metabolism / Eds. S.C. Wood, R.E. Weber, A.R. Hargens, R.W. Millard. – New York: Marcel dekker, 1992. – P. 257-277.
- Webster, G. The origin of species: a structuralism approach / G. Webster, B.C. Goodwin // J. Social. and Biol. Structures. – 1982. – Vol. 5. – P. 15-47.
- Weismann, A. The evolution theory / A. Weismann. – London: E. Arnold, 1904. – Vol. 1 & 2. – 405 p.
- Williams, G.C. Sex and Evolution / G.C. Williams. – Princeton: Princeton Univ. Press, 1975. – Vol. 112. – № 5. – P. 441-465.
- Wilson, E.O. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna / E.O. Wilson // Amer. Natur. – 1961. – Vol. 95. – P. 169-193.
- Wootton, R.J. The evolution of insects in fresh water ecosystems / R.J. Wootton // Essays in Hydrobiology / Eds. R.B. Clark, R.J. Wootton. – Exeter: Exeter Univ., 1972. – P. 69-85.
- Wright, S. Evolution in Mendelian populations / S. Wright // Genetics. – 1931. – Vol. 16. – № 1. – P. 97-159.
- Wright, S. Adaptation and selection. In: Genetics, Paleontology and Evolution / S. Wright, Eds. G.L., Jepsen, E. Mayr and G.G. Simpson. – Princeton; New York: Princeton Univ. Press, 1949.
- Wright, S. Physiological genetics, ecology of populations and natural selection / S. Wright // Evolution After Darwin: Vol. 1. – Chicago: Chicago Univ. Press, 1960.
- Zakharov, V.M. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* / V.M. Zakharov, E. Pankakoski, B.I. Sheftel, A. Peltinen, Hanski // Am. Nat. – 1991. – Vol. 138. – № 4. – P. 797-810.
- Zakharov, V.M. Phenotypic diversity and population dynamics: another look (with particular reference to the common shrew *Sorex araneus*) / V.M. Zakharov, E. Pankakoski, B.I. Sheftel // Acta theriologica, – 1997. – Suppl. 4. – P. 49-56.
- Zhang Q., Raoof M., Chen Y., Sumi Y., Sursal T., Junger W., Brohi K., Hayser C.J. Circulating mitochondrial DAMPs cause inflammatory responses to injury // Nature. 2010. V. 464. P. 104-107.

Учебное издание

Ондар Сергей Октябревич

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВРЕМЕНИ
(введение в эволюционную биологию)

Редактор А.Р. Норбу
Дизайн обложки К.К. Сарыглар

Сдано в набор: 19.03.2020. Подписано в печать: 18.05.2020.
Формат бумаги 60×84 ¹/₈. Бумага офсетная.
Физ. печ. л. 32,9. Усл. печ. л. 30,6. Заказ № 1628. Тираж 500 экз.

667000, Республика Тыва, г. Кызыл, ул. Ленина, 36
Тувинский государственный университет
Издательство ТувГУ