

УДК 56 : 57

КРАСИЛОВ В. А.

ПЕРИОДИЧНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Охарактеризована периодичность основных экосистемных перестроек в позднем палеозое — кайнозое. Более подробно рассмотрены события на рубеже мела и палеогена. Возможные причины периодичности об-суждаются с позиций экосистемной теории эволюции, противопоставляе-мой катастрофическим моделям и синтетической теории эволюции.

В этой статье я попытаюсь кратко подытожить некоторые соображе-ния о природе этапности (периодичности) эволюции и остановлюсь на новых аспектах проблемы. В отношении макроэволюции сейчас сосущест-вуют три соперничающие объяснительные модели. Назовем их в порядке старшинства.

I. Катастрофическая. В XVIII в. развивалась в философском плане как антипод лейбницевского принципа непрерывности. Французский философ и математик П.-Л.-М. Мопертюи высказал мысль, что такие на-рушения принципа непрерывности, как резкие границы между видами, объясняются падением кометы, вызвавшим массовое вымирание и обра-зовавшим брешь в изначально непрерывной цепи форм. Интерес к ката-строфизму в наши дни связан с открытием иридиевой аномалии на гра-нице мела и палеогена и других важных геохронологических рубежах. Предполагается, что падение крупных небесных тел весом более 10 т имеет определенную периодичность, около 33 млн. лет, чем можно объяс-нить те макроэволюционные события, с которыми геологи традиционно связывают рубежи эр и периодов (причиной вымирания считают главным образом затмение солнечного света импактной пылью и сокращение фото-синтеза, а также кратковременное похолодание) [5].

II. Синтетическая. Название происходит от синтеза идей классическо-го дарвинизма и теории мутагенеза, что связано в первую очередь с име-нами С. С. Четверикова, Т. Моргана и Дж. Хаксли. Это теория микро-эволюции, которую нередко экстраполируют на макроэволюцию, считая, что разница между ними лишь количественная и объясняется разными масштабами времени. Заметим, что правомочность подобной экстраполя-ции уже давно подвергали сомнению такие ученые, как Ю. А. Филип-ченко, внесший большой вклад в синтетическую теорию эволюции (СТЭ). Классическая теория эволюции противостояла катастрофизму Кювье и его последователей. Ч. Ляйель и затем Ч. Дарвин выступали с позиций градуализма — постепенного, одновременного в различных линиях изме-нения аддитивного характера, складывающегося из бесчисленных, едва заметных сдвигов. Противоречащие градуализму факты интерпретирова-лись как артефакты, зависящие от неполноты геологической летописи (впечатление скачков из-за пробелов, превышающих по длительности уцелевшие фрагменты летописи) и диахронности однопорядковых (гомо-таксальных) событий в разных странах.

Ч. Дарвин, впрочем, не исключал возможности периодического уско-рения эволюции как биоты в целом («Во время поднятий площадь суши и прилегающих морских мелководий возрастает и появляются новые ме-стообитания — условия, благоприятные... для возникновения новых раз-новидностей и видов» [8, с. 358]), так и отдельных видов («Периоды, в течение которых вид претерпевает изменения, хотя и продолжитель-ные, если измерять в годах, все же кратковременны по сравнению с

периодами, когда он остается неизменным» [8, с. 364]). Эти как будто противоречащие общей идее «Происхождения видов» высказывания свидетельствуют о конструктивной позиции Дарвина, выгодно отличающейся от прямолинейного редукционизма некоторых его последователей.

Основу СТЭ составляет восходящая причинность: цепочки причинных связей протягиваются снизу вверх, от мутаций (случайных) к популяциям, видам, сообществам, биосфере. Каждый последующий уровень рассматривается как эпифеномен предыдущего. СТЭ унаследовала от классического дарвинизма приверженность градуализму, хотя и допускает частные отклонения от него. Так, скорость мутагенеза долгое время считали постоянной, но сейчас показано, что она испытывает периодические изменения [7]. На популяционном уровне скорость эволюции, согласно СТЭ, контролируется такими факторами, как размеры популяции, полиморфизм, репродуктивная стратегия и т. д. Общим местом текстов на эволюционные темы стало утверждение, что временные границы «палеонтологических видов» условны. В то же время широко известны представления Дж. Симпсона о квантовой эволюции при освоении новых адаптивных зон и Э. Майра о генетической революции в периферических изолятах. Они получили дальнейшее развитие в модели прерывистых равновесий Н. Эдриджа — С. Гулда [10], вызывающей сейчас много споров [16]. Квантовая и пунктуационная модели не ведут, однако, к признанию периодичности эволюции всей биоты, так как не постулируют одновременности адаптивных сдвигов или периферических революций в разных эволюционных линиях.

III. Экосистемная. Наметки этой теории можно найти в трудах Ж. Бюффона, связывавшего изменение биоты с прогрессирующим похолоданием, и Ч. Дарвина, как видно из приведенных выше цитат, однако ее развитие стало возможным лишь после утверждения экологии как самостоятельной науки и появления общей теории систем, также имеющей экологические корни. Центральными положениями экосистемной теории можно считать следующие.

1. Основной эволюционирующей единицей является экосистема — совокупность взаимодействующих геологических и биологических компонентов.

2. В своем развитии экосистема проходит ряд стадий и наконец достигает наиболее устойчивой в данных условиях климаксовой стадии, на которой поддерживается динамическое равновесие. В ходе этого развития доминирование переходит от видов, быстро размножающихся, слабоспециализированных, малоэффективных в отношении использования ресурсов, к высокоспециализированным, конкурентомощным и усложняется трофическая структура экосистемы. Процессу сопутствует специализация и коадаптация видов, эволюция носит когерентный характер [2].

3. Развитие компонентов определяется развитием системы в целом. Отсюда следует «нисходящая» причинность — от экосистемы к биоценозам, к популяциям, к генофонду (в противовес «восходящей» причинности СТЭ).

4. Толчок к дальнейшему развитию возникает в результате взаимодействия параллельно развивающихся систем — биосферы и земной коры (подобная ситуация в термодинамике названа тандемизмом [11]). Тектономагматическая активизация и сопутствующие ей явления, в первую очередь климатические, оказывают дестабилизирующее воздействие на экосистемы, структура которых испытывает упрощение. Неизбежное следствие этого — сокращение разнообразия, переход доминирования от «специалистов» к «генералистам».

5. Ослабление конкуренции и стабилизирующего отбора в кризисные периоды открывает возможность некогерентной эволюции, макроэволюционного экспериментирования, появления «небезнадежных монстров», по выражению Р. Гольдшмидта. Новое возникает главным образом в результате ускорения развития и телескопирования онтогенетических стадий. Преимущество получают новообразования, способные снизить очень высокий в кризисные периоды уровень неизбежной элиминации

(термин И. И. Шмальгаузена). Это и есть новые гомеостатические механизмы (терморегуляция, интеллект и т. п.), с которыми мы в первую очередь связываем представление о прогрессе жизни. Некогерентные эпизоды возможны в разное время, но имеют тенденцию концентрироваться в интервалах дестабилизации планетарных систем, вызванной изменением ротационных параметров, определяя естественные рубежи в эволюции всей биоты.

Это лишь грубый набросок экосистемной теории эволюции. Поскольку в ней большую роль играют геологические события, ее нередко смешивают с катастрофической. В действительности геологические события в экосистемной теории выступают не как фактор прямого уничтожения видов, а как причина дестабилизации структуры экосистемы, служащая пусковым механизмом некогерентного развития. В сущности, именно экосистемная теория противостоит катастрофизму, тогда как СТЭ не может предложить альтернативного объяснения прерывистости эволюции (кроме, разумеется, отрицания самой прерывистости). Дарвин писал, что тот, кто считает скачкообразные обновления всей биоты реальным явлением (а не иллюзией, возникшей в результате пробелов в летописи), вправе отвергнуть всю его теорию. В то время не существовало точных способов измерения длительности перерывов и проверки синхронности событий. Можно было предположить, что одноплановые события лишь кажутся одновременными, на самом деле они разновременны. Другое характерное рассуждение: сначала проводят границу по вымиранию динозавров, а затем заявляют, что динозавры внезапно вымерли на этой границе,— порочный логический круг. Да и вообще, что означает вымирание динозавров? Ведь высшие таксоны не существуют как биологические реалии, мы выделяем их для собственного удобства. Вымирание отдельных видов рептилий с признаками, по которым мы (условно) различаем надотряды, имеет не большее значение, чем вымирание любых других видов. Так, Т. Дж. Шопф [21] вообще не усматривает в проблеме вымирания динозавров никакого биологического значения. 30 родам динозавров, вымерших в конце маастрихта, можно противопоставить более 30 родов моллюсков, перешедших границу мела и палеогена.

Вся эта система взглядов оказала сильное (на мой взгляд, негативное) влияние на такую область практического применения эволюционных идей, как биостратиграфия. Между тем развитие радиогеохронологии, палеомагнитных и геохимических методов стратиграфической корреляции открыло возможность проверки теоретических построений, которые в XIX в. были практически непроверяемыми.

Геохронологическая шкала в основных чертах была разработана во второй половине XIX в. Рубежи между эрами и их подразделениями были проведены по сокращению разнообразия и смене самых многочисленных организмов, т. е. по наиболее очевидным палеоэкологическим признакам, выявление которых не требовало применения статистических методов. Поэтому, хотя создатели шкалы действовали «интуитивно», она оказалась весьма устойчивой и практичной. Давно была замечена периодичность шкалы. Многие исследователи указывали на соответствие или по крайней мере соизмеримость геологических эр галактическому году — периоду обращения Солнечной системы вокруг центра Галактики. Современные статистические методы подтвердили периодичность явлений (изменение разнообразия, вымирания), на которых основано деление геологической истории. Чаще всего указывается периодичность в 27—35 млн. лет [49]. Хотя привлечение большого цифрового материала придает таким построениям видимую убедительность, они не имеют серьезных преимуществ перед «интуитивными», поскольку цифры зависят от таксономических различий, невозможности разграничить действительно вымершие и трансформированные группы организмов, неполноты палеонтологической летописи в отношении малочисленных групп. Гораздо более объективно распознаются планетарные экосистемные события, к которым следует в первую очередь отнести смену доминирующих видов (часто, но не обязательно сопряженную с массовыми вымираниями) в наиболее крупных

Таблица 1

Периодичность геосхронологических рубежей в позднем палеозое – кайнозое

Периодичность		Наиболее резкие рубежи	Радиометрические даты. млн. лет
35 млн. лет	23 млн. лет		
1	1	Плиоцен/плейстоцен	1,2–1,6
	24		
36	47	Эоцен/олигоцен	36–37
71	70	Мел/палеоген	65–66
	93		
106	116	Ранний/поздний мел	107–113
141	139	Юра/мел	134–140
	162		
176	185	Лейас/доггер	176–178
211	208	Средний/поздний триас	211–213
	231		
246	254	Казанский/татарский	245

экосистемах. В табл. 1 приведены рубежи, признаваемые большинством исследователей в качестве наиболее резких. Это большей частью границы периодов и эпох, а также некоторых веков (например, баррема, отмеченная повсеместным вымиранием кальционелловых сообществ). Они соответствуют двум периодам – 23 и 35 млн. лет (часто приводимый в литературе период в 27 млн. лет скорее всего усредненный). В основе ярусной шкалы в большинстве случаев лежит период 6 млн. лет, подъярусной – 2 млн. лет и зональной – около 400–500 тыс. лет.

Обращаясь к причинам периодичности, попытаемся определить характер экосистемных событий на примере наиболее детально изученной в настоящее время границы мела и палеогена. Число исчезнувших вблизи этой границы видов составляет, по разным оценкам, 80–90%, родов – 50–60% [4], но ее значение определяется в первую очередь утратой таких экологических доминантов различных планетарных систем, как глоботрунканиды, аммоноидеи, рудисты, иноцерамы, морские рептилии, динозавры, летающие рептилии и зубастые птицы, среди растений – беннетиты, нильссонии, чекановские, ряд экологически важных родов папоротников и хвойных (которые, если и перешли границу, то утратили доминирующее положение). В ряде случаев были утрачены целые сообщества, например рудистовых рифов и «реклайнеров» – неподвижных, взвешенных в тонком иле двустворок, характерных для биоты эпиконтинентальных морей, на суше – папоротниковые (*Cladophlebis arctica* – *Amenia dickoniana*), нильссониевые, хвойные (*Parataxodium* – *Sequoia* – *Protophyllocladus*) и чешуелистные (*Brachyphyllum*, пыльца *Classopollis*) группировки. Сопутствующие геологические события – регрессии, похолодание, развитие океанической циркуляции – так или иначе затрагивали все планетарные экосистемы и могли служить пусковым механизмом сложных процессов, развивавшихся, например, по таким схемам: циркуляция водных масс – окислительные условия на границе воды и осадка – распространение илоедов – дестабилизация грунта – вымирание «реклайнеров» – или: циркуляция – нарушение термогалинной слоистости водной толщи – вымирание специализированных фораминифер со сложным жизненным циклом и приспособлениями для фиксации в определенном слое воды во время размножения. Импульс перемен мог распространяться от низших трофических уровней к высшим, от планктона к сообществам морских беспозвоночных [22], рыбам, мозазаврам и зуба-

стым птицам; от наземной растительности — к динозаврам, связанным в течение всей их истории с высокопродуктивными, быстро восстанавливающими фитомассу сообществами [15].

Подобному ходу событий не противоречит то хорошо известное обстоятельство, что одни экосистемы (например, пресноводные) претерпели меньшие изменения, чем другие, и что многие виды перешли мел-палеогеновую границу без заметных изменений. Зависимость вида от структуры сообщества может колебаться от очень жесткой до почти неощутимой.

Распространение иридиевой аномалии в пограничных слоях породило довольно популярное сейчас представление о внезапной массовой гибели организмов в результате падения гигантского небесного тела («импакта»). По этой гипотезе, повсеместно одновременное вымирание произошло в течение нескольких лет или нескольких десятков лет. Сейчас показано, что смена в морской и континентальной биотах приходится на магнитохрон 29R, т. е. в пределах разрешающей способности стратиграфической корреляции действительно одновременна [17]. Но разрешающая способность метода для мела и палеогена не превышает 300 тыс. лет. Кроме того, установлено, что полнота пограничных разрезов во всех случаях недостаточна для выявления событий, продолжительность которых менее 100 тыс. лет [9]. Таким образом, импактную гипотезу подтвердить невозможно. Но ее довольно легко опровергнуть, поскольку мощность иридиевых слоев, достигающая в скважинах глубоководного бурения 50–60 см, свидетельствует о длительном накоплении, измеряемом по меньшей мере тысячелетиями (а учитывая неполноту разрезов, — сотнями тысяч лет). Кроме того, сокращение численности исчезающих видов, как правило, обнаруживается стратиграфически ниже иридиевых слоев.

Мы знаем два основных источника обогащения иридием — космос и вещество мантии. Ни кратеров, ни каких-либо других объективных свидетельств массивного поступления материала из космоса на границе мела и палеогена нет. Зато к ней приурочено поднятие мощных блоков ультраосновных пород мантийного происхождения (содержащих промышленные месторождения платиноидов) в Тихоокеанском и Альпийском поясах, в зонах океанских трансформных разломов, широкое распространение ультраосновного вулканизма. В силу этого мантийный источник иридиевой аномалии кажется более вероятным.

Периодичность эволюции пытались связать с периодичностью импактных событий, рассчитанной по распределению крупных кратеров, но эта статистика оказалась недостоверной [13]. Астрономы, заинтересовавшиеся импактной гипотезой, выдвинули такие возможные причины периодичности импактов, как вертикальные колебания Солнечной системы около плоскости Галактики или движение звездной напарницы Солнца Немезиды по эксцентрической орбите [12, 18]. Те и другие имеют периодичность, близкую 30 млн. лет, но, как показали специальные расчеты, не могут вызвать кометный дождь [13]. В то же время гравитационное воздействие этих процессов на скорость вращения Земли может оказаться достаточным для включения ряда планетарных механизмов, способных вызвать экосистемные события первостепенной важности. Известно, что скорость вращения — определяющий фактор не только тектонической расчлененности литосферы, но также формы гипсометрической кривой (в свою очередь контролирующей трансгрессии и регрессии) и климатической зональности. Сложная полиритмичность эволюционных событий получает таким образом естественное объяснение.

Хотя, согласно экосистемной модели, вымирание не носит катастрофического характера, она предполагает уменьшение разнообразия в некогерентные периоды, которым соответствуют переходные интервалы — стратозкотоны — между основными подразделениями геохронологической шкалы. На родовом уровне падение разнообразия на рубежах перми и триаса, мела и палеогена оценивается в пределах 50–75%. В. В. Жерихин [1] предложил индекс когерентности — меру компенсации вымирания появлением новых таксонов. Для энтомофаун низкие значения

этого индекса получены для середины мела и вблизи границы мела и палеогена.

Параллельно изменяются и другие системные характеристики биосферы — биомасса и продуктивность. Большая часть биомассы приходится на доминирующие виды. Для позднемеловых динозавров Альберты подсчитана биомасса до 2 т на гектар [6]. Вымирание доминантов в основных экосистемах не могло не отразиться на общей массе живого. Грубую оценку продуктивности биосферы дает усредненное по многим пробам отношение изотопов $C^{13}:C^{14}$ в осадочных породах. В течение фанерозоя это отношение довольно устойчиво, но на границе мела и палеогена и других биостратиграфических рубежах высшего ранга испытывает заметные колебания [20].

Группы, перешедшие границу геологических эр и периодов, как правило, обновляют свой видовой состав. Новые доминирующие формы выдвигаются из числа эксплерентов — организмов, компенсирующих невысокую конкурентоспособность быстрым размножением. Ослабление конкуренции и стабилизирующего отбора обеспечивают им высокие темпы эволюции.

Разумеется, это самая общая схема, которая в конкретных случаях может претерпевать те или иные модификации. Нередко можно встретить утверждение, что видообразование не зависит от изменений среды (смены фаций), что виды пересекают литологические границы или, наоборот, появляются внутри однородных толщ. Однако стратиграфическая практика показывает, что такие случаи скорее исключение, чем правило. Гораздо чаще каждая свита имеет свой комплекс видов. Связь между событиями экосистемного и популяционного уровней, наверное, стала бы еще более отчетливой, если бы палеонтологи фиксировали изменения фенетических спектров — реальные эволюционные события, на которые при выделении новых видов накладываются предубеждения систематиков.

Наиболее существенная черта экосистемной эволюционной модели, отличающая ее от СТЭ, заключается в нисходящей причинности: нарушение структуры биосферы в результате неустойчивости сопряженных с нею земных оболочек влечет за собой перестройку сообществ, приводящую в действие популяционные и генетические механизмы. Генетические процессы рассматриваются как эпифеномен фенетических, а эти в свою очередь как эпифеномен эволюции сообществ, т. е. спнгенеза.

Последовательная разработка модели предполагает пересмотр многих традиционных убеждений, например в отношении высших таксонов (не условные подразделения, а естественные адаптивные типы, как и виды), видообразования (преимущественно симпатрическое, путем дифференциации экотипов), макромутаций и модификаций (основанных на динамике повторяющихся генов и транспозонов, выступающих в роли основных факторов эволюции генома). Здесь нет места для обсуждения этих проблем [3, 14]. Отмечу лишь, что складывающееся на наших глазах новое представление о геноме как о многокомпонентной, лабильной и динамичной системе во многом способствует обновлению идейного арсенала эволюционизма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жерихин В. В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. М.: Наука, 1979. С. 113—132.
2. Красилов В. А. Филогенез и систематика // Проблемы филогенеза и систематики. Владивосток, 1969. С. 12—30.
3. Красилов В. А. Роль случайности в эволюции // Эволюционные исследования. Владивосток, 1979. С. 7—19.
4. Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981. 82 с.
5. Alvarez L. W., Alvarez W., Asaro F., Michel H. V. Extraterrestrial cause for the Cretaceous — Tertiary extinction // Science. 1980. V. 208. P. 1095—1108.
6. Beland P., Russell D. A. Paleocology of Dinosaur Provincial Park (Cretaceous), Alberta, interpreted from the distribution of articulated vertebrate remains // Canad. J. Earth Sci. 1978. V. 15. № 6. P. 1012—1024.
7. Corruccini R. S., Baba M., Goodman M., Ciochon R. L., Cronin J. E. Non-linear macromolecular evolution and the molecular clock // Evolution. 1980. V. 34. № 6. P. 1216—1219.

8. *Darwin Ch.* The origin of species // World's Classics. London: Oxford Univ. Press. 1956. 592 p.
9. *Dingus L.* Effects of stratigraphic completeness on interpretations of extinction rates across the Cretaceous – Tertiary boundary // *Paleobiology*. 1984. V. 10. № 4. P. 420–438.
10. *Eldredge N., Gould S. J.* Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in paleontology*. San Francisco/ Freeman, Cooper. 1972. P. 82–115.
11. *Gladyshev G. P.* Classical thermodynamics, tandemism and biological evolution // *J. Theor. Biol.* 1982. V. 94. P. 225–239.
12. *Hill J. C.* Dynamical constraints on the mass and perihelion distance of Nemesis and the stability of its orbit // *Nature*. 1984. V. 311. № 5987. P. 636–638.
13. *Kerr R. A.* Periodic extinctions and impacts challenged // *Science*. 1985. V. 227. № 4693. P. 1451–1453.
14. *Krassilov V. A.* Directional evolution: a new hypothesis // *Evol. Theory*. 1980. V. 4. P. 203–220.
15. *Krassilov V. A.* Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1981. V. 34. P. 207–224.
16. *Levinton J. S., Simon C. M.* A critique of the punctuated equilibria model and implications for the detection of speciation in the fossil record // *Syst. Zool.* 1980. V. 29. P. 130–142.
17. *Lindsay E. H., Butler R. F., Johnson N. M.* Magnetic polarity zonation and biostratigraphy of late Cretaceous and Paleocene deposits of San Juan Basin, New Mexico // *Amer. J. Sci.* 1981. V. 281. P. 390–435.
18. *Rampino M. R., Strothers R. B.* Terrestrial mass extinctions, cometary impacts and the Sun's motion perpendicular to the galactic plane // *Nature*. 1984. V. 308. P. 709–711.
19. *Raup D. M.* Rise and fall of periodicity // *Nature*. 1985. V. 316. № 6036. P. 384–385.
20. *Scholle R. A., Arthur M. A.* Carbon isotope fluctuations in Cretaceous pelagic limestones: potential stratigraphic and petroleum exploration tool // *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geologists*. 1980. V. 64. № 1. P. 67–87.
21. *Schopf T. J. M.* Extinction of the dinosaurs // *Abstr. 134-th Nat. Meeting AAAS*. 1982. P. 49.
22. *Tappan H., Loeblich A. R.* Geobiologic implications of fossil phytoplankton evolution and time-space distribution // *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*. 1971. V. 127. P. 247–340.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР
Владивосток

Поступила в редакцию
15.XII.1985