

УДК 574.3

ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМ: ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ И ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

© 2003 г. Э. Лекавичюс

Aplinkos studijų centras, Vilniaus Universitetas, Čiurlionio 21/27, LT 2009 Vilnius, Lietuva (Литва)
e-mail: *Edmundas.Lekevicius@asc.vu.lt*

Поступила в редакцию 20.03.2003 г.

Описаны основные различия между “западной” и “русской” (Заварзин, 1995) парадигмами в экологии и эволюционной биологии. “Русская” парадигма обосновывает идею о наличии не одной, а двух вполне самостоятельных линий – эволюции видов и эволюции экосистем. Такая позиция в свою очередь опирается на идею, согласно которой жизнь может существовать только в виде круговорота веществ. Уточнены основные понятия и концепции “русской” парадигмы. Сделана попытка ее дальнейшего развития до такой степени, чтобы с ее помощью можно было бы описать не только феноменологию, но и механизмы эволюции экосистем. В целях логического упрощения явлений эволюции предложено использовать концепцию условно полного причинного объяснения (Лекавичюс, 1984, 1985), т.е. вывести эволюционные механизмы из основных принципов функционирования. Эта методология применяется для моделирования главных этапов в эволюции круговоротов веществ (3.8–2.0 млрд. лет назад), а также появления и эволюции биофагии (1.7–0 млрд. лет назад). На многочисленных примерах показано, что в качестве сил, направляющих эволюцию, выступают функциональные ограничения, возникающие в ходе взаимодействия организмов между собой и с абиотической средой. Ввиду отсутствия жесткой организации на уровне экосистемы каждый вид способен накапливать как признаки, способствующие поддержанию экосистемы, так и признаки, полезные только ему самому. Гибнут и воспроизводятся особи, а эволюционируют все структуры, начиная с макромолекул и кончая экосистемами.

Вот уже около трех десятилетий в эволюционной биологии явно чувствуется застой, если не сказать кризис. Даже те эволюционисты, которых по праву считали ведущими специалистами в этой области, начали постепенно отходить от неodarвинизма. Под сомнение была поставлена даже основа основ дарвинизма – адаптационистская парадигма, служившая биологам, как известно, больше столетия (Gould, Lewontin, 1979; Gould, 1994; Lewontin, 2000). Выход из этой ситуации указанные авторитеты видят в применении теорий катастроф, хаоса и сложности. Однако, насколько мне известно, пока эти теории не привели к каким-нибудь весомым результатам.

Впечатление кризиса усиливается и тем, что на Западе в последнее время никак не проявляет себя другая эволюционная доктрина, не уместившаяся в рамках неodarвинизма, но обещавшая существенно обогатить теорию эволюции. Имею в виду представления об эволюции экосистем, понимаемой как постепенное изменение круговоротов веществ, структуры экологических сообществ, а также интегрирующих параметров локальных экосистем и биосферы в целом. Это направление эволюционной мысли сложилось в 60–70-х годах прошлого столетия (см., например, Odum et al., 1960; Lewontin, 1970; Cloud, 1974; Cowen, 1976; Richardson, 1977; May, 1978; Cloud, 1978; Walker, 1980; Schopf, 1983).

Однако затем на смену холистическому подходу пришел аналитический, и он доминирует до сих пор. В результате в конце прошлого столетия эта тема потеряла значительную часть своих поклонников. И дело не в том, что ученые разуверились в наличии эволюции экосистем, отнюдь – сам факт преобразования по ходу эволюции круговоротов веществ и структуры сообществ никем вроде и не отрицается. Объяснение состоит в другом: во-первых, западные экологи перестали рассматривать экосистемы как некие организованные системы, там сейчас доминирует индивидуалистическая концепция, основы которой были заложены еще Г. Глисоном (см., например, Golley, 1993; Begon et al., 1996); во-вторых, даже специалистам в области эволюции экосистем не удалось в целях объяснения развития этих громоздких структур привлечь неodarвинистские представления, в то время еще бывшие в моде. Мнение о том, что к такого рода эволюции скорее всего причастен “групповой отбор”, экосистемный отбор или другие нетрадиционные формы отбора, не получило широкого признания.

В государствах бывшего советского лагеря сложилась несколько другая ситуация. Тут, как мне кажется, никогда и не было глубокой и всеобщей преданности представлениям об эволюции как процессе изменения генных частот. Достаточно вспомнить хотя бы довольно резкие высказывания

крупнейшего корифея в области теории эволюции И.И. Шмальгаузена (1969) в адрес новой редакции дарвинизма, так популярной на Западе. Поэтому здесь, как мне показалось, не особенно почувствовали и наступивший кризис неodarвинизма. Похоже, что представители советской школы были заняты другими проблемами, и в первую очередь разработкой теории эволюции экосистем. По этому поводу А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов (1981, с. 31) писали:

“На наших глазах происходит процесс нового синтеза – синтеза микроэволюционного учения, биогеоценологии, экологии и популяционной биологии, результатом которого должно стать выяснение закономерностей эволюции биогеоценозов (выделено авторами) и других экосистем... Пока этот раздел эволюционного учения еще не создан. Его создание, пожалуй, важнейшая задача в области развития всего эволюционного учения в наше время”.

Даже в 80-х годах, когда на Западе холистическое направление окончательно заглохло, в Советском Союзе оно продолжало развиваться, и тема эволюции экосистем широко обсуждалась (например, Базилевич, 1979; Заварзин, 1979; Лекявичюс, 1980; Родендорф, 1980; Жерихин, Расницын, 1980; Мешерякова, Пахомов, 1980; Лекявичюс, 1986). Этот интерес к данной теме, похоже, не погас до сих пор (например, Левченко, Старобогатов, 1990; Левченко, 1992; Старобогатов, Левченко, 1993; Zavarzin, 1997; Северцов, 1998; Заварзин, 2000; Lekevičius, 2000; Красилов, 2001; Zavarzin, 2002; Lekevičius, 2002).

Различие между подходами, применяемыми в экосистемной экологии и эволюционной биологии западными и советскими школами, стало настолько большим, что Г.А. Заварзин (1995) нашел основание для выделения “западной” и “русской” парадигм. Не возражая против такого противопоставления, хочу добавить следующее. В отличие от физиков и химиков представители русской (а вернее, советской) школы биологов, как мне показалось, куда меньше их западных коллег тяготеют к неопозитивизму, этой новейшей религии ученых. Им кажется не особенно приемлемой и крайняя форма позитивизма – сциентизм, т.е. в отличие от своих западных коллег они не исповедуют столь глубокой веры во всемогущество математических методов, они куда чаще, на мой взгляд, позволяют себе всякого рода вольности в научных публикациях, порой не отягощенные мыслями о возможности фальсификации или верификации. Такое раскрепощение мысли, безусловно, будоражит умы и способствует продукции новейших идей, что нельзя не ценить в условиях кризиса жанра. Однако это привело к тому, что западные эволюционисты порой с трудом воспринимают публикации представителей “русской” парадигмы, а иногда и вовсе не следят за ними, ибо эти публикации “подготовлены не по правилам”.

Мы часто им платим той же валютой. Такое положение дел не ведет к обмену идеями и не способствует развитию науки.

Настоящей статьёй автор имеет намерение показать, что западная и “русская” парадигмы могут выиграть от объединения их в одну. Что и говорить, “русские” сильны в своей раскрепощенности и в своем холизме, однако надо отдать должное и Западу с его вполне обоснованной тягой к строгости высказываний и к изучению конкретных механизмов. Я представлю на суд русскоязычного читателя также свой вариант такого объединения – своего рода конспект моих представлений о ходе и механизмах эволюции экосистем.

ОСОБЕННОСТИ МЕТОДОЛОГИИ, ПРИГОДНОЙ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ

Явления, изучаемые экологами и эволюционистами, кажутся нам настолько сложными, что мы порой теряем терпение и называем их непознаваемыми в принципе. Тем не менее такое суждение в корне неверно, ибо сложность реального мира всегда относительна, и зависит она только лишь от того, адекватна ли применяемая нами методология изучаемому объекту или явлению. В случае адекватности происходит снятие кажущейся сложности. Смело утверждать, что предпринятые биологами в прошлом веке попытки создания собственной методологии, учитывающей особенности их объекта изучения, не были успешными. Я бы даже сказал, что весь XX в. был отмечен крайне недостаточным вниманием биологов и экологов к специфике методов, диктуемых особенностью живых систем. Наибольшие усилия в этой области биологии были проделаны представителями советской школы, однако для завершения поставленной задачи им не хватило то ли времени, то ли удачи, то ли еще чего-то. Так или иначе, но, как мне кажется, мы так и не нашли методов логического упрощения нашего объекта, поэтому нам ничего не оставалось как только проигнорировать особенности этого объекта и заимствовать методологию из других наук, в основном химии и физики. В конечном итоге мы остались с тем, с чего начали: эволюционные и экологические объекты и явления до сих пор с трудом поддаются описанию, объяснению и предсказанию. Отсюда – лишь один шаг до пессимизма и нигилизма, так хорошо заметного в публикациях наших западных коллег. Нет сомнения в том, что именно неудачи методологического плана послужили основным поводом тех отдающих кризисом настроений, о которых я упомянул во введении. И вряд ли нам может помочь теория катастроф, теория хаоса или какая-нибудь другая заимствованная методология; выработка собственной биологической методологии – дело самих биологов.

Мне думается, что одно из главных препятствий на этом пути – разъединение биологии функцио-

нирования и биологии развития. Принцип актуализма, введенный в науку еще в XIX в., был, наверное, первой и весьма успешной попыткой такого синтеза. Однако при более внимательном взгляде нетрудно прийти к выводу, что такому синтезу препятствует наличие в этих областях биологии двух принципиально разных типов научного объяснения – функционального и причинного. Соответственно различаются и конечные цели, преследуемые представителями этих областей. Недаром некоторые крупные методологи задачу синтеза этих двух типов объяснения считали главной для теоретической биологии (Сетров, 1971; Сержантов, 1972). Попытка такого синтеза была предпринята В.Г. Ерохиным (1981) и Э.К. Лекавичюсом (1984, 1985). В результате появилась концепция условно полного причинного объяснения, следуя которой развитие живого объекта рекомендуется моделировать путем проецирования его предшествующего состояния в последующее, получаемое согласно правилам преобразования, в роли которых выступают принципы функционирования. Выражаясь проще, при описании эволюционных событий законы функционирования должны выступать в роли главного объясняющего инструмента. К сожалению, здесь нет места для основательного разъяснения этой концепции, но я надеюсь, что ее суть проявится в ходе ее применения, что и последует ниже. Кстати, Дарвин при конструировании теории естественного отбора пользовался сходной методологией, хотя и не столь детально разработанной и к тому же нигде не выделенной явным образом.

В контексте целей настоящей статьи и в связи с изложенным первостепенным является вопрос о статусе экосистем. И вот почему: если сосуществующие виды проявляют черты исключительно сильной функциональной взаимозависимости, они, следуя концепции условно полного причинного объяснения, должны проявлять ее и в ходе эволюции. И наоборот, если на уровне сообщества проявляется лишь конкуренция, виды в своей эволюции скорее всего должны вести себя независимым образом. В первом случае мы имели бы лишь эволюцию экосистем, во втором – лишь эволюцию видов, и вообще не имели бы никаких экосистем.

Отличительная черта “русской” парадигмы состоит в том, что, согласно ей, жизнь может неограниченно долго существовать только в виде биогеоценоза, а точнее – круговорота веществ. Ни один биологический вид не может обеспечить круговорот собственными силами. Это справедливо и по отношению к продуцентам в целом: они могут длительное время сохранять свою жизнеспособность только при содействии детритофагов (сапрофагов). Как известно, эти идеи исходят от Л. Пастера, а также от С.Н. Виноградского и В.И. Вернадского – двух великих холистов прошлого (Заварзин, 1995, 1996, 2000).

Если следовать “русской” парадигме до логического конца, применив при этом язык теории систем, то можно заключить, что на уровне экологического сообщества (биоценоза) мы имеем типичную функциональную иерархию. Хотя и состоящее из относительно самостоятельных видов сообщество, оказывается, имеет и общую функцию – поддержание круговорота веществ. Отдельный биологический вид есть не только самоцель, но и средство. В этом я усматриваю суть “русской” парадигмы. То, что западные экологи называют эмерджентными свойствами экосистем, легко объяснить применяя понятие функциональной иерархии.

Было бы ошибкой, однако, считать, что взгляд на экосистемы как на организованные системы с присущей им функцией круговорота веществ является свойством исключительно “русской” парадигмы. Достаточно вспомнить хотя бы гипотезу суперорганизма Ф. Клементса, а также концепцию экосистемы, разработанную в 60-х годах Ю. и Г. Одумами, Дж. Хатчинсоном, Б. Паттенном и Р. Маргалефом. Эти исследователи не только полагали, что жизнь вряд ли возможна без круговорота веществ, но и были склонны рассматривать экосистему как “единицу коэволюции”, причем, согласно их точке зрения, организмы изменяются и эволюционируют вместе со своей абиотической средой (например, Patten, 1975). Жаль, что эти весьма плодотворные идеи, насколько мне известно, не получили должного развития и впоследствии были забыты. Правда, в последние годы, в связи с повышением интереса к гипотезе Геи, выдвинутой Лавлоком и Маргелис (Lovelock, 1979), идея суперорганизма, хоть и в несколько иной форме, опять широко обсуждается.

Однако жизнь – это не только функциональная иерархия, а экосистемы не есть суперорганизмы. Кроме функциональной взаимозависимости (сил биотического притяжения) на экосистемном уровне присутствует и конкуренция (силы биотического отталкивания). Как следует из анализа межвидовых отношений (Лекавичюс, 1986), природные экосистемы в большинстве своем организованы не настолько жестким образом, чтобы лишить входящие в их состав виды определенной самостоятельности. Дилемму “взаимозависимость или конкуренция” я склонен решать не по логике “или то, или другое”, а скорее “и то, и другое”. Той порции самостоятельности, которой наделены биологические виды, видимо, вполне хватает для того, чтобы экосистемы не превратились в своеобразных великанов на глиняных ногах – только благодаря ней экосистемы приобретают достаточную лабильность и пластичность, так необходимые в условиях постоянно меняющихся условий среды.

Решив таким путем задачу о статусе экосистем, мы не только приходим к выводу о неизбежности взаимокорректировки эволюции сосуществующих видов, но и делаем возможным предположение,

что все без исключения виды способны в ходе эволюции накапливать также признаки, повышающие их собственную конкурентоспособность. Выходит, ввиду наличия определенного баланса между силами биотического притяжения и биотического отталкивания в развитии жизни на Земле должны были присутствовать по крайней мере две вполне самостоятельные линии: эволюция экосистем и эволюция видов.

Если жизнь может существовать только в виде круговорота веществ, то из этого следует, что с возникновением жизни на Земле должна была возникнуть и первая экосистема. Этот вывод опять же не новый, он неоднократно упоминается в работах представителей "русской" парадигмы. С почти такой же логической неизбежностью возникает и догадка относительно основного механизма эволюции экосистем. Конечные продукты жизнедеятельности одних организмов служили в качестве свободных ниш (отходов, никем не используемых ресурсов), которые соответствующим образом направляли эволюцию других организмов – потенциальных потребителей этих отходов (Лекавичюс, 1986). После того как эти отходы находили в ходе эволюции своих потребителей, круговорот веществ становился безотходным до следующего раза. Схожим образом могла происходить и комплектация блока биофагов. Продуценты, впервые возникнув, автоматически превратились в свободные ниши, потенциально открытые для будущих первичных консументов (фитофагов). Эти, возникнув, таким же образом провоцировали эволюцию хищников первого порядка и т.д., пока на эволюционной сцене не появились крупные хищники, находящиеся на вершине трофической цепи. После того, как сообщества становились укомплектованными, т.е. при отсутствии свободных ниш, новообразованные виды могли вклиниться в сообщество только путем конкурентного исключения. Истинны ли эти догадки, должны показать, конечно же, эмпирические данные.

Благодаря только что описанной методологии, опирающейся на концепцию условно полного причинного объяснения, как мне кажется, заметно упрощается поиск эволюционных закономерностей и механизмов. Для этого нет надобности обращаться к палеонтологам, ответы можно найти прямо у наших ног, на каждом заброшенном лугу или в выгоревшем лесу, ибо оказывается, что те силы, которые управляют сегодняшней работой экосистемы, направляли и ее эволюцию на протяжении миллионов лет. В ходе эволюции, как и при сукцессии, действуют те же ограничения, вынуждающие жизнь принять форму круговорота. Как сукцессия, так и эволюция являются ни чем иным как способами самоорганизации. Развитие и функционирование неотделимы, биологическое время и биологическое пространство составляют континуум.

Еще одна отличительная черта той методологии, которую я использовал для моделирования эволюции экосистем, это сравнительно большой упор на дедуктивные методы. Оправдание им я вижу в том, что экосистемы, в отличие от организмов, не сохранились в ископаемом виде. Поэтому построить теорию эволюции, опираясь лишь на индуктивные обобщения, на мой взгляд, вообще невозможно. Крайне ценной я считаю ту особенность дедуктивного подхода, при которой исследователь неизбежно вынужден оперировать не только фактическими данными, реализованными событиями, но и теоретически мыслимыми. Благодаря этому имеется возможность получить объяснение того, почему в реальности имел место именно данный исход. Как известно, индуктивный подход не интересуется несостоявшимися событиями. Особенность дедуктивного метода состоит также в том, что он строится на предположении "что, если...", т.е. он заведомо гипотетичен. В случае несоответствия между результатами моделирования и эмпирическими данными, исследователь просто производит корректировку исходных утверждений, пока не достигнет такого соответствия. Такая свобода в выборе исходных положений делает этот метод весьма удобным при работе над малоизученной проблемой. Тем не менее дедуктивный подход с трудом находит себе дорогу в биологию. Как писал Г. Селье (1987), "...никто не верит в гипотезу, кроме того, кто ее выдвинул, но все верят в эксперимент, за исключением того, кто его проводил".

Обычно научная аргументация, имеющая черты дедуктивного умозаключения, сопровождается каким-либо математическим аппаратом. (Кстати, обратное утверждение верно отнюдь не всегда: по крайней мере в экологии и эволюционной биологии математические модели в лучшем случае представляют собой, как правило, индуктивные обобщения, пригодные больше для описания, нежели объяснения – Murtagh, 2001.) Пока я не нашел такой математики, которая не требовала бы от эволюциониста уступок, делающих процесс моделирования если не бессмысленным, то сомнительной ценности. Имея в виду цели, преследуемые настоящей статьей, мне видится, что при помощи качественного (концептуального) моделирования на данной стадии изученности проблемы можно достичь куда большего результата нежели при помощи количественного (математического) моделирования. Качественное моделирование, как известно, получило право на существование благодаря работам специалистов по теории систем (Gigch, 1981). Обычно оно применяется при моделировании сверхсложных систем, которым свойственна черта "неделимости". Единственное требование при этом – достаточно строгие исходные понятия и утверждения, делающие возможным фальсификацию полученных результатов.

РАЗВИТИЕ ЭКОСИСТЕМНОГО МЕТАБОЛИЗМА

Сейчас попробую с использованием только что описанной методики проделать реконструкцию некоторых прошлых экосистем. При этом в качестве "сырья" для моделирования буду привлекать в основном хорошо известные палеонтологам эмпирические данные. Кое-где, однако, принятые на веру исходные предпосылки и метод будут диктовать выводы, не содержащиеся в фактическом материале и поэтому, думаю, мало известные читателю а, может быть, даже и неожиданные.

Согласно современным представлениям, жизнь зародилась примерно 3.8 млрд. лет назад. Первые живые организмы – протобионты – скорее всего были анаэробными гетеротрофами, а точнее – хемоорганогетеротрофами. Они потребляли "первичный бульон", синтезировавшийся из неорганических веществ чисто химическим путем. Продукты жизнедеятельности протобионтов могли опять использоваться для новых актов химического синтеза. Так что первая экосистема Земли имела, видимо, совсем уж необычный вид (рис. 1). Ее главным недостатком, надо думать, должна была быть несбалансированность скоростей химического синтеза "первичного бульона" и его потребления. Это и неудивительно, ибо протобионты скорее всего потребляли вещества и энергию не только для поддержания жизнедеятельности, но и для роста и репродукции, так что рано или поздно "бульон" должен был быть съеден без остатка. Возник первый в истории жизни экологический кризис.

Хотя этот эпизод, конечно же, полностью гипотетичен, можно полагать, что кризис был преодолен с появлением первых автотрофов. Были ли они фото- или хемоавтотрофами (скажем, ме-

танообразующими бактериями), сказать трудно, на этот счет мнения специалистов расходятся. Ввиду этого я пока придерживаюсь мнения, что ими все-таки стали фототрофы. Скорее всего зеленые и пурпурные несерные бактерии или аналогичные им по метаболизму более древние формы (Xiong et al., 2000). Эти бактерии не были истинными автотрофами, ибо в качестве источника водорода (электронов) им требовались, как и теперешним зеленым и пурпурным несерным бактериям, органические соединения. Для синтеза органического углерода они использовали, видимо, углекислый газ.

Таким образом, есть некоторое основание полагать, что в промежутке времени примерно 3.8–3.7 млрд. лет назад экосистемы Земли были составлены в основном из двух живых блоков (рис. 2): продуцентов и детритофагов (сапрофагов). Появление на этом этапе детритофагов не должно нас удивлять, так как и протобионты по сути были сапрофагами. Однако с большой долей уверенности (несмотря на гипотетичность всей этой схемы) можно сказать, что это не были те же протобионты, о которых речь шла раньше. Дело в том, что детритофаги были вынуждены приспосабливаться к новым специфическим соединениям, скорее всего содержавшимся в детрите, составленном из погибших клеток продуцентов. Имеются в виду, например, бактериохлорофиллы, каротиноиды и пептидогликаны, т.е. соединения, и сейчас присутствующие у зеленых и пурпурных несерных бактерий. Некоторое время, надо полагать, эти новые для детритофагов соединения накапливались в детрите, ибо у консументов отсутствовали необходимые ферменты. Однако благодаря наследственной изменчивости и отбору эти свободные ниши

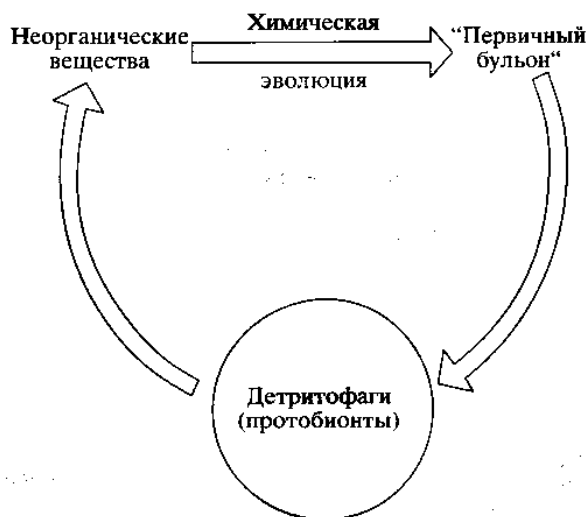


Рис. 1. Гипотетическая модель первого круговорота веществ, первой экосистемы.

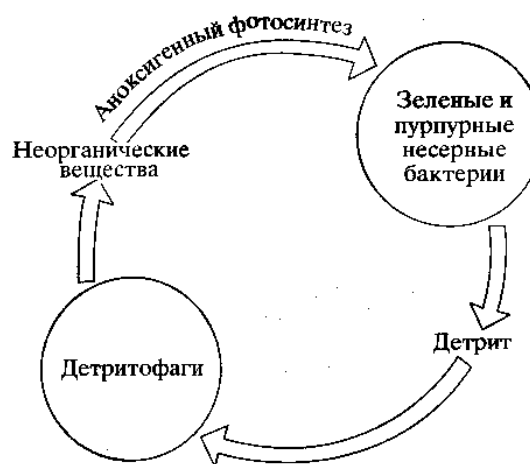


Рис. 2. Реконструкция экосистем, существовавших примерно 3.7 млрд. лет назад. В целях упрощения не показана петля, идущая от детритофагов к детриту, которая, наверное, имела.

все-таки были заняты, и цикл веществ опять стал безотходным.

На роль тогдашних детритофагов из теперешних бактерий вполне могли бы подойти роды *Clostridium*, *Bacteroides* и *Ruminococcus* (Schlegel, 1985), хотя прямых свидетельств этому, конечно же, нет. Как известно, эти организмы способны в отсутствие кислорода разлагать органические соединения вплоть до CO_2 , NH_3 , H_2S , CH_4 и H_2 , т.е. до веществ, пригодных для новых актов фотосинтеза.

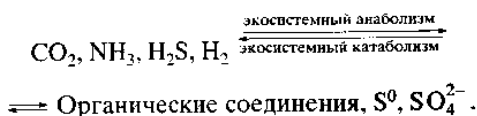
Истинные автотрофы могли появиться примерно 3.6 млрд. лет назад. Есть некоторое основание полагать, что ими стали зеленые и пурпурные серобактерии или некие более древние их аналоги. Эти бактерии производят фотосинтез такого рода:



Некоторые из этих бактерий данную реакцию продолжают до образования сульфатов. Кроме того, в качестве источника водорода (электронов) они могут использовать и сам водород.

С появлением серобактерий в среде начали накапливаться новые отходы – избыток элементной серы и сульфатов. Это создало давление отбора, провоцировавшее эволюцию организмов – потребителей этих отходов. Так на эволюционной сцене появились восстанавливающие серу и сульфаты бактерии – десульфуромонасы и десульфобактерии. Сера и сульфаты оказались весьма пригодными как конечные акцепторы электронов, т.е. для анаэробного дыхания – серного и сульфатного соответственно. Цикл серы стал безотходным, ибо восстановление сопровождается образованием H_2S .

Итак, в этот период времени, видимо, имел место такой экосистемный метаболизм:



Относительно круговорота азота уместно упомянуть, что теперешние серные фотосинтетические фиксируют молекулярный азот, но трудно сказать, проделывали ли они это в обсуждаемый период времени. Вполне возможно, что тогда в водах хватало ионов аммония, хотя его количество со временем должно было непременно убывать хотя бы ввиду предполагаемого многими постоянным ростом суммарной биомассы и, вполне вероятно, детрита. Как бы то ни было, до современного цикла азота было еще далеко (см. Kasting, 1993; Beaumont, Robert, 1999).

Думаю, что рост биомассы вследствие истощения запасов H_2S достиг своего потолка 3.5–3.0 млрд. лет назад. Создалось новое давление отбора, подхватывающее любые вариации, способствующие усвоению других источников водорода (электронов). Эволюция была вынуждена произвести авто-

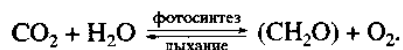
трофов нового типа – на этот раз, вероятно, окисляющих фотосинтетиков. Существует мнение, что ими стали цианобактерии. Однако специалисты пока окончательно не разобрались, когда возник этот фотосинтез и каким организмам он был сначала свойственен (см., например, Buick, 1992; Schopf, 1993; Des Marais, 1997). Более или менее достоверно только то, что 2.7 млрд. лет назад кислородный фотосинтез уже существовал, хотя многие склонны называть куда более раннюю дату.

Кем бы ни были первые окисляющие фотосинтетические (для удобства пока будем считать, что ими были цианобактерии), они должны были пользоваться немалым преимуществом перед другими продуцентами ввиду того, что источником водорода (электронов) на этот раз стала находившаяся в избытке вода. К тому же в среде они выделяли высоко токсичный газ – кислород. Правда, вначале он был токсичен и по отношению к самим цианобактериям, так что они должны были приобрести устойчивость к кислороду, которой намного позже предстояло превратиться в облигатную зависимость от него. Накопление в среде кислорода происходило, как сейчас принято думать, весьма медленно, так как в тогдашних водах и атмосфере содержалось огромное количество восстановленных и не полностью окисленных веществ: Fe^{2+} , Mn^{2+} , S^0 , H_2S , CO , H_2 , CH_4 , NH_3 (Cloud, Gibor, 1970; Broda, 1975; Holland, 1984; Lekevičius, 2002). Под действием кислорода они самопроизвольно могли при определенных обстоятельствах превратиться в Fe^{3+} и Fe^{++} (магнетиты и гематиты), Mn^{4+} , SO_4^{2-} , CO_2 , H_2O , NO_x . Выделявшаяся при этом энергия никем из тогдашних организмов не использовалась и превращалась в тепло, которое рассеивалось в окружающее пространство. Такое положение вещей не должно было продолжаться бесконечно долго, поскольку пары окислителя – восстановителя, по определению, представляли собой ни что иное как свободные ниши, ждущие своих хозяев. Поэтому не стоит удивляться тому, что эти хозяева и в самом деле были произведены эволюцией, причем их количество в точности соответствовало числу свободных ниш. Речь идет об аэробных хемолитоавтотрофах: железобактериях, бактериях, окисляющих марганец, бесцветных серобактериях, бактериях, окисляющих окись углерода, водородных, метанооксидающих и нитрифицирующих бактериях. Эти события разворачивались, надо думать, примерно 2.5–2.0 млрд. лет назад.

Необходимо подчеркнуть, что такое объяснение происхождения аэробных хемолитоавтотрофов – всего лишь гипотетическая дедуктивная схема, продиктованная теми исходными положениями и методом, которые были приняты мною в качестве основы (см. предыдущий раздел). Если читатель по каким-либо причинам склонен не согласиться с этими положениями и методом, он,

конечно же, имеет право на иную интерпретацию. К сожалению, я не смог в литературе найти ни подтверждения, ни опровержения своим выводам относительно происхождения аэробных хемоавтотрофов.

Накопление в среде кислорода привело к тому, что количество восстановленных и не полностью окисленных веществ постепенно понижалось, сперва в гидросфере, а затем – в атмосфере и литосфере. Это в корне изменило условия существования тогдашней жизни, и появление аэробного дыхания тому свидетельство. В контексте данной статьи важно то, что с появлением аэробного дыхания и всего теперешнего набора хемолитотрофов оформляются также круговороты веществ современного типа. Как и сегодня, 2 млрд. лет назад в цикле углерода и кислорода главная роль принадлежала реакциям кислородного фотосинтеза и аэробного дыхания:



Возможно, уже тогда экосистемы Земли были недалеко от стационарного состояния, когда скорости прямой и обратной реакций в масштабах экосистемы становятся равными. Однако такое утверждение вряд ли справедливо по отношению к эволюционному времени: хоть и медленно, но биомасса Земли скорее всего увеличивалась, а это означает, что дыхание все-таки отставало от фотосинтеза, количество кислорода увеличивалось, в то время как запасы углекислого газа должны были непременно уменьшаться. Такой ход событий диктуется стехиометрией реакций кислородного фотосинтеза и аэробного дыхания. К такому же исходу должно было приводить и накопление детрита, а также горючих ископаемых, если таковое тогда имело место. Несмотря на кажущуюся логичность этих рассуждений, они, однако, не учитывают возможного влияния чисто геологических процессов. Скажем, запасы углекислого газа могли значительно пополняться в результате вулканической деятельности. Поэтому по количеству биомассы определить первоначальные запасы углекислого газа вряд ли возможно.

Есть основания полагать, что к тому времени (2 млрд. лет назад) уже имелся цикл азота, напоминающий современный. Его эволюцию можно представить примерно следующим образом. Локальные и весьма простые круговороты азота (ассимиляция и аммонификация) существовали, как я уже отмечал, еще во времена господства анаэробных фотосинтетиков, если не раньше. Позже, по истощении атмосферных запасов аммиака, создалось давление отбора, провоцировавшее эволюцию первых азотфиксаторов, которыми стали, можно думать, те же фотосинтетики. С появлением цианобактерий и началом накопления в среде кислорода, как уже отмечалось, возникли нитрифициру-

ющие бактерии. В результате их жизнедеятельности, а также благодаря абиотическим реакциям в среде накапливались нитраты. Они в свою очередь могли стать в анаэробных зонах океана свободной нишей, ибо нитраты в этих зонах могли представлять собой незаменимый окислитель глюкозы. Так, видимо, возникли первые денитрификаторы. Они превращали нитраты в молекулярный азот и этим замыкали цикл. С тех пор вплоть до наших дней этот цикл в химическом отношении не претерпел существенных изменений, несмотря даже на то, что за эти 2 млрд. лет появилось огромное множество новых участников цикла.

Несмотря на кажущуюся логичность описанной последовательности формирования цикла азота, это всего лишь догадка, требующая эмпирической проверки. В литературе имеются некоторые подкрепляющие эту последовательность данные (Falkowski, 1997; Raven, Yin, 1998; Beaumont, Robert, 1999), однако до окончательного решения этих вопросов, видимо, еще далеко.

Не вызывает сомнения то, что к описываемому периоду времени была завершена также эволюция циклов серы и фосфора, ибо их главные исполнители возникли задолго до этого. Итак, есть некоторое основание полагать, что примерно 2 млрд. лет назад установился тот экосистемный метаболизм, который мы имеем и сейчас, и эволюция жизни с этого момента устремляется в иное русло.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОФАГИИ. КОМПЛЕКТОВАНИЕ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Как свидетельствует палеонтологическая летопись (Schopf, 1992; хотя см. Brocks et al., 1999), первые эукариотные организмы – одноклеточные водоросли и простейшие – возникли примерно 1.7 млрд. лет назад. Хотя их появление не повлекло за собой существенной перестройки экосистемного метаболизма, от других членов “коалиции” кое-какие коадаптивные усилия все-таки явно потребовались. Скажем, с появлением в детрите нового соединения, на этот раз синтезируемой водорослями целлюлозы, круговороты углерода и кислорода перестали быть безотходными по той простой причине, что некоторое время отсутствовали целлюлолитические организмы – фермент не мог появиться раньше субстрата. Трудно сказать, насколько затянулась такая разбалансировка цикла и привела ли она к значительному накоплению детрита и горючих ископаемых, но ясно, что и эта свободная ниша наконец была занята новой группой детритофагов, существующих и по сей день.

Появление первых биофагов (фитофагов и/или паразитов) примерно в этот период времени следует, по-видимому, объяснить следующим образом. На протяжении примерно 2 млрд. лет экосистемы Земли были составлены всего из двух функциональных царств – продуцентов и детритофагов.

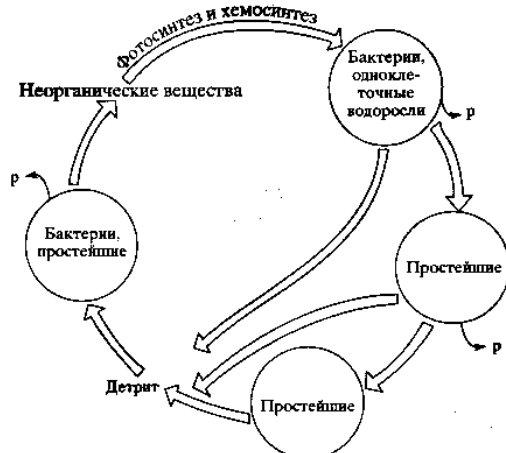


Рис. 3. Гипотетическая модель экосистем, существовавших 1.5–1.2 млрд. лет назад. Здесь р – паразиты.

Последние живых клеток не потребляли, так что при жизни все без исключения организмы представляли собой огромную свободную нишу. Ввиду этого появления биофагов не должно нас удивлять, тут скорее не очень понятно, почему они эволюционировали так долго.

Есть основание полагать, что первыми биофагами стали простейшие. Сперва, конечно же, должны были образоваться простейшие, потребляющие продуцентов, и/или детритофаги, и лишь затем — по настоящему хищные простейшие, питающиеся своими более мирными собратьями. Вполне возможно, что наряду с этим шла эволюция первых паразитирующих организмов, однако на этот счет пока у специалистов нет определенного мнения. Не ясно даже, что они собой представляли — бактерии, простейшие или вирусы.

Итак, почти что с уверенностью можно утверждать, что примерно 1.5–1.2 млрд. лет назад уже существовали три функциональные царства (рис. 3), а биофаги были представлены двумя трофическими уровнями (рис. 4).

Первые эукариоты, хотя и были одноклеточными организмами, как свидетельствуют палеонтологические данные (Schopf, 1992), были намного крупнее своих прокариотных предшественников. Особенно больших размеров они достигли 1.1–0.7 млрд. лет назад – вплоть до 1 см. Объясняется это скорее всего тем, что организмам, поглощающим свою жертву целиком, выгоднее быть крупнее, и отбор в этом направлении работал в течение миллионов лет.

Дополнительные крупные изменения в структуре экосистем произошли в промежутке 1–0.6 млрд. лет назад. Появляются первые многоклеточные организмы – красные водоросли и какие-то трудно классифицируемые животные; вслед за некоторыми специалистами (Runnegar, 1992; Knoll, Carroll,

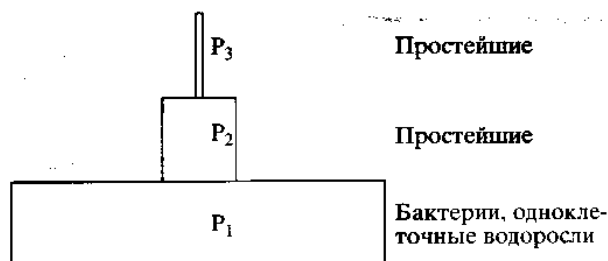


Рис. 4. Одна из первых в истории жизни пирамид продукции (энергии). Конечно, количественное соотношение между P_1 , P_2 и P_3 не может быть воспроизведено с достаточной точностью.

1999) я буду называть их примитивными губками, гребневиками и книдариями, хотя некоторые палеонтологи (например, Narbonne, 1998) и не склонны с этим согласиться. По-видимому, губки стали первыми фильтраторами, т.е. организмами, потребляющими бактерио- и фитопланктон, а также взвешенный детрит путем процеживания. Большинство гребневиков и книдарий, как и подобает хищникам, расположились на третьем трофическом уровне, а некоторые наиболее крупные из них – и на четвертом.

В кембрии (540–500 млн. лет назад), как известно, произошла первая действительно крупная адаптивная радиация животных – появились черви, трилобиты, ракообразные, плеченогие, моллюски, иглокожие, хелицеровые. Сперва они были в основном мелких размеров, однако к концу этого периода некоторые из них (часть головоногих) достигают нескольких десятков сантиметров и даже 1 м (хелицеровые). Головоногие и хелицеровые стали наиболее грозными хищниками того периода, некоторые из них, если судить по размерам, лакомились иногда более мелкими организмами, занимающими третий и четвертый уровни, так что это уже почти что типичные для наших дней “верховные” хищники.

Строительство экологических пирамид заканчивается в ордовике (500—435 млн. лет назад) с появлением очень крупных головоногих моллюсков длина некоторых из них достигает нескольких метров. От них ненамного отстают и новая группа хелицерофов — эвриттериды. Надо думать, что, начиная с конца этого периода, конкуренция усиливается ввиду дефицита свободных ниш. Нет сомнения в том, что к этому моменту все фитофаги и хищники обзавелись своими паразитами, так что экосистемы были укомплектованы полностью. В дальнейшем новые виды могли вклиниться в сообщества в основном путем конкурентного исключения (хотя мог, конечно, происходить процесс специализации, или дробления ниш, а также завоевание новых адаптивных зон).

В силуре и особенно в девоне видовой состав биофагов основательно меняется – на всех верх-

них трофических уровнях начинают господствовать рыбы, потеснившие хелицеровых, головоногих моллюсков, иглокожих и кишечнополостных. Однако вид самих экологических пирамид при этом почти не меняется.

Покинем водные экосистемы и вкратце остановимся на том, как комплектовались экосистемы суши. Завоевание островов и континентов началось, как полагают специалисты (DiMichele, Hook, 1992) примерно 600 млн. лет назад, а может, и раньше. Первыми поселенцами влажных местностей скорее всего были цианобактерии (Richardson, 1992), а за ними – вернее, за их детритом – следовали грибы и бактерии. Так на суше образовались первые настоящие экосистемы, составленные всего из двух живых блоков – продуцентов и детритофагов, и этим они напоминали первые водные биогеоценозы. Видовое разнообразие в обоих случаях, надо полагать, было крайне низким. Трудно сказать, когда на суше образовались круговороты веществ со своими азотфиксаторами, нитрификаторами и другими полагающимися при этом группами бактерий, однако с некоторой долей уверенности можно полагать, что это случилось не позже ордовика. По настоящему мы можем быть убеждены только в одном – эти круговороты были аналогичны тем, которые задолго до этого сформировались в водной среде.

По-видимому, и на суше, как и перед этим в водной среде, в становлении круговоротов были свои особенности и даже кризисы. Например, критическая ситуация могла создаться, когда некоторые наземные растения начали вырабатывать лигнин (Richardson, 1992), представляющий собой, как известно, особо стойкое соединение. Надо полагать, достаточно длительное время оно накапливалось в почве как недоступный для потребления отход, ибо в составе детритофагов, конечно же, не могли оказаться в готовом виде организмы, синтезирующие соответствующие ферменты. И несмотря на некоторые довольно очевидные преимущества, которыми пользовались растения – первые обладатели лигнина, их дальнейшая судьба в это роковое время, как ни странно, зависела от того, как сложится эволюция расщепляющих лигнин грибов. Как мы знаем, конец этой истории был счастливым.

В ордовике на суше появляются первые, еще весьма примитивные печеночники и лишайники. Вместе с сопутствующими им детритофагами они постепенно превращали безжизненную породу в плодородную почву. Механизм ее образования, если не вникать в детали, был довольно простой: ввиду вполне понятного отставания эволюции детритофагов от таковой продуцентов количество детрита и/или гумуса неуклонно росло, причем скорее всего мертвая органика изменялась и в качественном отношении. Накопление мертвой органики влекло за собой не только увеличение численности детритофагов, но и рост их разнообразия.



Рис. 5. Реконструкция пирамиды продукции наземных экосистем середины девона (примерно 380 млн. лет назад).

разия. Уже в силуре в состав детритофагов включаются черви, многоножки и ногохвостки.

Можно полагать, что многоножки (представители архиполипид, артроплеурид и/или диплопод) стали первыми наземными фитофагами (Lekevičius, 2002 – по см. Beerbower, 1993). Они в свою очередь создали свободные ниши для появления первых наземных хищников, которыми стали, видимо, скорпионы. Затем к ним присоединились хищные (губоногие) многоножки, а в начале девона – и пауки (DiMichele, Hook, 1992). К этому времени охотившиеся в основном на мирных многоножек скорпионы достигают впечатляющих размеров – до 1 м.

Итак, в середине девона на суше строительство экологических пирамид шло полным ходом, хотя имелись всего три трофических уровня и весьма низкое видовое разнообразие (рис. 5). С другой стороны, как раз в это время произошла усиленная диверсификация растений с настоящими корнями (первых плаунов, папоротников и хвощей), в результате чего впервые образуется дерн. Его значение трудно переоценить – с этого времени, можно сказать, было покончено с эрозией почв. Еще одним крупным новшеством этого времени стало появление первых древесных растений (прогимносperms). Они весьма быстро распространились по огромной территории, вытесняя при этом многие травянистые растения. Вскоре древесную форму принимают и часть плаунов, папоротников и хвощей.

Строительство экологических пирамид на суше заканчивается уже в каменноугольном периоде (355–295 млн. лет назад), когда на эволюционной сцене появляется новая группа животных – земноводные. Наиболее крупные их представители (лабиринтодонты) достигают нескольких метров длины и представляют собой весьма эффективное орудие управления численностью своих жертв, в основном более мелких земноводных и растительноядных многоножек. Кстати, к этому времени и многоножки “вырастают” до 2 м длины. Из хищников присутствуют также паукообразные и насекомые, а в конце данного периода к ним присоединяются и первые пресмыкающиеся. Ряды фитофагов в каменноугольном периоде пополняются не только новыми видами многоножек, но

и насекомыми, а также легочными моллюсками. В конце периода даже некоторые земноводные становятся всеядными, опускаясь при этом несколько ниже по трофической пирамиде.

Таким образом, в каменноугольном периоде комплектация наземных экосистем в основном заканчивается, и, так же как и в случае с водными экосистемами, позднее появление новых групп организмов обычно влекло за собой конкурентное исключение части более древних форм.

В пермском периоде (295–250 млн. лет назад) особенно интенсивную диверсификацию претерпевают насекомые и пресмыкающиеся. В конце периода эти две группы животных, потеснив некоторые более древние формы, начинают доминировать практически на всех по праву принадлежащих биофагам трофических уровнях, начиная со второго и кончая пятым. Особенно сильно пострадало многообразие земноводных: сперва они уступают свои позиции в истинно сухопутных биотопах, затем – в полусухопутных и, наконец, уже в триасе – и в полуводных, и даже водных местобитаниях. Из бывшего разнообразия земноводных остается только малая часть (Carroll, 1988; DiMichele, Hook, 1992). В перми не без давления со стороны пресмыкающихся вымирают некогда многочисленные группы многоножек – артроплеуриды и архиполиподы.

Однако усиливается конкуренция и внутри пресмыкающихся, поэтому смена их видового состава следует одна за другой. В перми уже хорошо заметны те основные направления в эволюции на уровне вида, которые впоследствии будут играть столь важную роль и в эволюции экосистем. Это и цефализация, и возникновение все более утонченных способов внутривидовой кооперации, включая и присмотр за кладками яиц, а также за детенышами (Ostrom, 1992), что влечет за собой увеличение эффективности репродукции (доли новорожденных, достигающих зрелого возраста). Конечно, при этом я имею в виду в первую очередь пресмыкающихся, хотя схожая линия развития просматривается, например, и у насекомых, и даже земноводных. Все эти видовые признаки наряду с тенденцией к приобретению эндотермии, надо думать, придавали их обладателям дополнительную конкурентоспособность. Если не брать во внимание эти тенденции, для специалиста по эволюции экосистем мезозой (триас, юра и мел) не представляет большого интереса, ибо в течение его на уровне экосистемы существенных изменений не наблюдалось. Интрига возникает лишь в самом конце мела, когда в течение нескольких миллионов лет исчезает большинство пресмыкающихся, остаются главным образом некоторые виды черепах, ящеры и змеи. Принято думать, что тут не обошлось без крупного болида, ударившего в Землю примерно 66 млн. лет назад, хотя мне, как и некоторым другим эволюционистам, этот эпизод в истории жизни отнюдь не кажется столь ясным.

Однако, экономя место, я не буду вдаваться в дебаты по этому поводу, так как и я полагаю, что какая-то космического рода катастрофа тут действительно имела место.

Так или иначе вымирание существенным образом отразилось на форме пирамиды продукции (энергии): вершина отсутствовала вовсе, имелись большие бреши на втором и третьем трофических уровнях, исчезли многие цепи питания целиком, однако это не должно нас удивлять, так как хорошо известно, скажем, что те же динозавры были представлены таким обилием видов, что были просто вынуждены питаться друг другом: крупные хищники – фитофагами и всеядными динозаврами, а также другими хищными динозаврами, взрослые особи одних видов – яйцами и молодой других (Sereno, 1999). Вымирание, а точнее, появление большого числа свободных ниш, стало подобием стартового выстрела, разбудившего всех оставшихся в живых биофагов. “Проснулись” все бывшие до этого момента в “тени” у пресмыкающихся: млекопитающие и птицы, а также земноводные. Началась чрезвычайно быстрая адаптивная радиация.

Млекопитающие оказались наиболее удачливыми в борьбе за вакантные ниши, оставленные растительноядными динозаврами. В течение примерно 10 млн. лет адаптивная радиация плацентарных млекопитающих породила копытообразных, грызунов, хоботообразных, зайцеобразных и приматов. Размеры их тела постоянно росли. Птицы тоже преуспели на этом поприще: в конце палеогена, т.е. примерно 30 млн. лет назад, уже присутствовали все современные отряды и семейства, причем большинство их составляли фитофаги и всеядные.

Борьба за верхнюю часть пирамиды, похоже, была более драматичной. В нее включились не только млекопитающие и птицы, но и оставшиеся в живых пресмыкающиеся, а также земноводные. Сперва первенство было за птицами, и это понятно, ибо уже в мелу их разнообразие было, кажется, выше, чем млекопитающих, поскольку включало и хищные формы (Feduccia, 1995; Padian, Chiappe, 1998), тогда как млекопитающие были представлены только мелкими фитофагами и всеядными (Carroll, 1988). Из пресмыкающихся наибольшие шансы на успех были у крокодилов, однако они были недостаточно приспособлены к охоте на суше. Палеонтологические данные свидетельствуют (Carroll, 1988; Potts, Behrensmeyer, 1992; Marshall, 1994), что в палеогене (65–23 млн. лет назад) первыми крупными наземными хищниками, кроме летающих хищных птиц, стали также нелетающие хищные птицы (форусракоиды), млекопитающие – плацентарные (креодонты) и сумчатые (боргиены), а также наземные крокодилы. Среди этих хищников особенно выделялись форусракоиды – некоторые из них достигали 3 м высоты и были прекрасными бегунами, а их жертвами были в ос-

новом копытообразные, хоботообразные, грызуны и зайцеобразные.

Есть основание полагать, что уже в начале эоцена, т.е. 50–40 млн. лет назад, экологические пирамиды были полностью восстановлены и стали напоминать те, что были в пору господства динозавров. А когда на смену креодонтам пришли настоящие плацентарные хищники (*Carnivora*), вытеснившие впоследствии не только своих прародителей, но и форусракоидов, наземных крокодилов и (в доступных для них регионах) хищных сумчатых, на уровне экосистемы это не стало большим событием.

Нельзя сказать, что борьба за вакантные места шла в основном между млекопитающими и птицами. Адаптивная радиация охватила также ящеров, змей и даже земноводных (Cartoll, 1988). Однако в отличие от прошлых эпох, эти волны адаптивной радиации порождают всего лишь невыразительно однообразную в экологическом отношении массу организмов, питающихся в основном беспозвоночными, мелкими земноводными и столь же мелкими млекопитающими. Думаю, читателю уже нет надобности объяснять, почему на этот раз все сложилось по иному – ясно же, что пресмыкающиеся и земноводные встретили сильное сопротивление со стороны более удачливых млекопитающих и птиц. Только в тех местообитаниях, куда по каким-либо причинам не проникли хищные млекопитающие и хищные птицы, пресмыкающимся удалось взобраться на вершину пирамиды (часть удавов и варановых).

Неоген (23–1.8 млн. лет назад) в истории экосистем примечателен тем, что биомасса Земли, кажется, наконец достигает максимально возможных при данных астрофизических условиях величин (емкость среды). Есть несколько аргументов в пользу такого предположения. Во-первых, вполне возможно, что именно в этот период был достигнут предел в продвижении жизни по направлению к полюсам Земли. Однако у меня пока отсутствуют строгие доказательства такого утверждения. Более твердыми я считаю аргументы в пользу другой причины указанной стабилизации: дальнейший рост биомассы стал невозможным ввиду того, что в неогене концентрации атмосферного кислорода и углекислого газа становятся критическими, кислорода – критически высокой, а углекислого газа – критически низкой. Как уже упоминалось, в течение свыше 3 млрд. лет количество углекислого газа в среде постоянно понижалось вследствие использования его для наращивания биомассы биосферы. К этому же результату приводило и накопление детрита, а также запасов горючих ископаемых. Вдобавок, как известно, огромное количество этого газа ушло на карбонатизацию и кальцификацию, в чем тоже “повинны” живые организмы. Что касается кислорода, то с ростом биомассы Земли, как и при накоплении детрита, запасов горючих ископае-

мых, его количество (в химически связанном, растворенном и свободном состояниях) должно было расти. Эти выводы следуют из реакций окислительного фотосинтеза и аэробного дыхания. Критичность теперешних концентраций этих газов в атмосфере обусловлена тем, что при дальнейшем росте, скажем, количества кислорода, непременно возрастает вероятность самопроизвольного возгорания биомассы, даже влажных тропических лесов. Дальнейший спад концентрации углекислого газа, вызванный ростом биомассы, сделал бы невозможным сам фотосинтез. Снижение интенсивности фотосинтеза создало бы достаточную для стабилизации отрицательную обратную связь. К сожалению, у нас нет возможности здесь более основательно разобраться в этом интереснейшем вопросе, поэтому заинтересованного читателя отсылаю к более подробным обзорам (Lovelock, Margulis, 1974; Lovelock, 1979; Lekevičius, 2002).

Следовавший за неогеном четвертичный период (1.8–0 млн. лет назад) специфичен появлением человека. Феномен человека настолько многогранный и интересный, особенно в контексте эволюции экосистем, что ему одному следовало бы посвятить отдельную статью, однако и здесь уместно упомянуть некоторые наиболее важные, на мой взгляд, моменты.

Как было сказано, уже в мезозое ярко проявилась главная стратегия в эволюции на уровне вида (по крайней мере у животных) – это цефализация и социализация, а также эндотермия. В свою очередь это влекло за собой повышение эффективности репродукции в выше оговоренном смысле этого термина. Появление человека можно, полагая, рассматривать как дальнейшее продолжение данного тренда вплоть до логического финала (настоящего или промежуточного?). В этом свете феномен человека отнюдь не кажется из ряда вон выходящим явлением, из других аналогичных явлений его выделяет, пожалуй, только то, что человек за свою предыдущую историю накопил гораздо больше обычных признаков, повышающих его конкурентоспособность как вида (“селфинговых” признаков – см. Лекавичюс, 1986). В результате наш вид превратился в суперконкурента. Однако и этот статус вряд ли относим только к человеку. Я склонен думать, что суперконкурентами были в свое время и первые цианобактерии, и первые водоросли, и первые древесные растения, и, может быть, еще какие-то группы организмов. Наиболее характерной их особенностью было то, что они, только возникнув, обычно за весьма короткое время распространялись по огромным территориям, причем их экспансия сопровождалась массовым вымиранием других организмов, в первую очередь конкурентов. В определенном смысле суперконкурент – это потребитель разнообразия. Это понятие тем более относимо и к человеку – ведь по его вине каждый год с лица Земли исчезает, по некоторым

оценкам, несколько десятков тысяч видов (Wilson, 1994).

Тем не менее следует признать, что, в отличие от суперконкурентов прошлых эпох, человек способен к мышлению, рефлексии, и это делает, на мой взгляд, его действия особенно трудно предсказуемыми. В этой связи возникают крайне интригующие вопросы примерно следующего плана. Является ли простым ничего не значащим совпадением то, что наметившаяся стагнация экосистемной эволюции совпала по времени с появлением на эволюционной сцене гоминид? Означает ли все случившееся в четвертичном периоде, что эволюция становится неподвластной сугубо природным силам и отдается в руки одного единственного вида, пусть и наделенного разумом? Если да, то станет ли человечество своими преобразованиями продолжать те тенденции в развитии нашей планеты, которые присутствовали до него, или оно в силах повернуть колесо истории? Слишком много вопросов и, увы, мало удовлетворительных ответов.

О ВОЗМОЖНЫХ МЕХАНИЗМАХ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ

Моя позиция по отношению к механизмам эволюции основана на упомянутой выше методологии. Она требует строить эволюционную теорию на основе законов функционирования и в первую очередь – экологических концепций. Так что в механизмах эволюции и механизмах экологической сукцессии должно быть много общего, недаром в обоих случаях глобальные показатели экосистем (биомасса, видовое разнообразие, эффективность использования энергетических и вещественных ресурсов и др.) обладают тенденцией меняться в одном и том же направлении. Эти методологические приемы значительно упрощают поиск механизмов. Однако в целях более ясного представления своей точки зрения сперва необходимо, как мне кажется, остановиться на логической структуре дарвинизма, т.е. единственной эволюционной теории, успешно прошедшей проверку временем.

Теория естественного отбора построена, как мне кажется (Лекавичюс, 1986), на основе четырех постулатов. Первые два говорят: 1) об ограниченности имеющихся в наличии ресурсов и 2) о потенции организмов к неограниченному размножению. Из этой коллизии следует, что в каждом поколении должен продуцироваться избыток потомков, отсюда и борьба за существование, понимаемая как неизбежное противостояние неблагоприятным внешним силам, и, конечно же, гибель под действием этих сил. Еще один постулат Дарвина – 3) утверждение о том, что в каждой генерации имеет место ненаправленная изменчивость по признакам, определяющим способность к “борьбе”, поэтому среди потомков обычно имеются как приспособленные к неблагоприятным условиям среды особи, так и неприспособленные. В резуль-

тате гибнут в основном неприспособленные, а приспособленные выживают. И, наконец, последний постулат утверждает, что 4) упомянутая ненаправленная изменчивость имеет наследственный характер. Обобщающий вывод таков: естественный отбор работает благодаря ненаправленной наследственной изменчивости и выживанию наиболее приспособленных особей, причем с каждой генерацией приспособленность должна увеличиваться. Иными словами, должна повышаться устойчивость особей к действию неблагоприятных абиотических условий, их конкурентоспособность, а также способность избежать гибели от хищников и паразитов. От себя я бы добавил, что при этом с каждой генерацией выживаемость, конечно же, должна повышаться, а смертность, наоборот, – падать, в этом и состоит достигаемое микроэволюцией приспособление.

Хочется обратить внимание на одну особенность дарвинизма. Если у Дарвина речь идет в основном о популяциях, находящихся в стационарном режиме – а именно такие популяции он и видел в дикой природе, – то за снижением смертности, предписываемым теорией, должно следовать такое же снижение рождаемости (в стационарном режиме $r = 0$ и $b = d$, где r – скорость роста популяции, b – рождаемость, d – смертность). Таким образом, теорией Дарвина предписывается постоянное, из генерации в генерацию продолжающееся снижение рождаемости. Прав ли тут Дарвин? Дж. Тудей (Thoday, 1958) и К.М. Завадский (1958) на этот вопрос ответили положительно, хотя они говорили, насколько я понял, больше о снижении смертности и повышении эффективности репродукции, чем о снижении рождаемости. Они использовали эти тенденции как показатели прогресса, причем не только микроэволюционного, но и макроэволюционного. И действительно, даже весьма приблизительные подсчеты показывают, что эффективность репродукции (r/b или, в стационарном режиме, $b^{-1} = d^{-1}$), скажем, у рыб равняется порядка одной десятичной доли процента, у земноводных – одной сотой процента, у пресмыкающихся – 1%, у птиц и млекопитающих – порядка нескольких процентов, у современного человека – около 90%. Выходит, если следовать теории Дарвина, то человек и на самом деле является наиболее приспособленным видом, он меньше других склонен предоставлять своих детей на корм другим организмам. Кстати, человеку, как известно, характерна и наиболее низкая рождаемость при пересчете на одну особь.

Можно ли из теории естественного отбора делать заключения о механизмах эволюции экосистем? Думаю, вряд ли, хотя это не означает, что Дарвин в “Происхождении видов” совсем не касается данной темы. Пытаясь объяснить, почему в природе существует не один вид, вытеснивший в борьбе за существование всех других, он пишет (Darwin, 1998, p. 87):

"...the more diversified the descendants from any one species become in structure, constitution, and habits, by so much will they be better enabled to seize on many and widely diversified places in the polity of nature, and so be enabled to increase in numbers."

Согласно Дарвину, дивергенцию, а значит, и увеличение видового разнообразия, вызывает не что иное как все та же конкуренция. Читатель, наверное, припоминает и дарвиновскую схему диверсификации видов, а также уместающиеся на нескольких страницах пояснения к этой схеме. Конечно, критически настроенного эволюциониста вряд ли удовлетворит такое не по Дарвину лаконичное объяснение происхождения видового разнообразия, так же как и ссылка на "polity of nature", понимай – экосистему. И хотя Левонтин (Lewontin, 1974) определенно прав, утверждая, что естественный отбор нельзя понять иначе как антитезу биологического разнообразия, не будем чересчур требовательны к создателю эволюционной теории, ведь надо помнить, что в его времена экология как научная дисциплина отсутствовала вовсе. Единственное, чего не доставало Дарвину для полноценной теории разнообразия – это указаний на ограничивающие дивергенцию видов условия, т.е. на факторы, управляющие дивергенцией и заставляющие эволюцию произвести такой, а не иной набор видов. Конкуренция пригодна лишь в качестве своеобразной центробежной силы, способной расщепить виды, но как при этом появляются на свет столь организованные структуры, каковыми без всякого сомнения являются экосистемы – на данный вопрос дарвинизм, конечно, ответа не дает. Сказанное тем более относится к синтетической теории эволюции.

В XX в. были попытки вывести механизмы эволюции экосистем при помощи, как мне кажется, весьма простого приема. Он заключался в идее, согласно которой эволюция на определенном уровне требует естественного отбора, действующего на том же уровне (Williams, 1966; Gould, 1982; Wilson, 1997; Gould, Lloyd, 1999; Keller, 1999). Так появились концепции группового (Wynne-Edwards, 1962), видового (Stanley, 1975) и экосистемного (Dunbar, 1960; Lewontin, 1970) отборов. Неудивительно, что такая лобовая атака ни к чему значительному не привела, и сейчас понятия о групповом, видовом и экосистемном отборах мало кем вспоминаются. Представители "русской" парадигмы и в этом вопросе держатся обособленно. Еще в 1946 г. И.И. Шмальгаузен (1968) писал, что биогеоценоз выступает как регулирующий аппарат эволюции, в то время как отдельный вид является объектом управления. Более того, "...сам естественный отбор протекает под руководящим влиянием взаимоотношений в биогеоценозе" (там же, с. 213). Эти идеи дальше развивались в работах Ю.М. Свиричева (1977), Н.И. Базилевич (1979), Б.Б. Родендорфа (1980), В.В. Жерихина и А.Н. Расницына (1980), Н.А. Мещеряковой и Б.Я. Пахомова (1980) и ряда

других эволюционистов. Наиболее ценным я считаю содержащуюся в этих работах мысль о том, что естественный отбор на экосистемном уровне действует посредством ограничений, возникающих при взаимодействии видов.

Особенный интерес представляет и хорошо известная работа Н.В. Тимофеева-Ресовского и др. (1977), в которой обосновывается мысль о том, что мутация сперва проходит испытание на внутривидовую коадаптацию, затем – проверку на пригодность в качестве элемента популяции и, наконец, в качестве составной части биогеоценоза. Причем в этой концепции не говорится об экосистемном отборе, коадаптация на уровне экосистемы достигается путем взаимодействия эволюционирующих видов между собой.

Мои представления о механизмах эволюции были весьма обстоятельно изложены в монографии (Лекавичюс, 1986; см. также Lekevičius, 1987) и с тех пор существенно не менялись. Здесь я представлю упрощенную версию той концепции, которую тогда назвал каскадным отбором. Суть ее состоит в следующем. Эволюцию движут в принципе те же механизмы, которые управляют и каждодневным функционированием биологических объектов. Уяснив себе, скажем, что в теперешних экосистемах обычно имеет место как функциональная взаимозависимость, так и конкуренция, мы тем самым, как странно это бы ни звучало, вплотную подходим к выяснению механизмов эволюции. Таков методологический остов понятия каскадного отбора. Он в основных своих чертах близок тому, который применял и Дарвин. Однако в конкретно содержательном плане теория естественного отбора не является полной в том смысле, что Дарвин сделал упор главным образом на конкурентные взаимоотношения, в то время как несомненно, что кооперация в функционировании и эволюции живого мира играла не меньшую роль. Дополнив исходные постулаты дарвинизма новыми, мы тем самым неизбежно должны прийти к другим выводам относительно механизмов эволюции. Итак, сперва вкратце упомяну те силы, которые, по моему мнению, участвуют в управлении функционированием экосистем.

Наличие на экосистемном уровне функциональной иерархии заставляет думать, что без управления (координации) тут не обойтись. Поскольку никакого специально предназначенного для управления аппарата в экосистеме нет, то очевидно, что оно является диффузным, т.е. осуществляется посредством простого взаимодействия более или менее равноправных в отношении управления частей – видовых популяций. Таким образом и возникают взаимоограничения, управляющие каждодневной работой экосистем и их эволюцией тоже. Поскольку тут под управлением понимается самоуправление, то, значит, и экологическую сукцессию, и эволюцию можно с пол-



Рис. 6. Естественный отбор – это своего рода “черный ящик”, налагающий некие ограничения на поле потенциальных возможностей, создаваемое наследственной изменчивостью (Лекявичюс, 1986).

ным правом рассматривать как своего рода самоорганизацию, движимую теми же силами. Знаю, что сторонники механицизма могут усмотреть в этом проявление виталистических взглядов, но для обоснования своей позиции у меня, думаю, имеется достаточно аргументов.

Читатель, наверное, уже желает узнать о связи понятия ограничений с более привычным для него понятием отбора. Естественный отбор принято определять как дифференциальное выживание и такую же репродукцию особей. Не имею ничего против такого определения, однако суть отбора я вижу в другом. Естественный отбор можно рассматривать как тот “черный ящик”, который превращает ненаправленную генетическую изменчивость на входе в куда более направленное изменение неких характеристик живых объектов на выходе (рис. 6). Последнее мы и склонны называть эволюцией. Иными словами, суть отбора сводится к неким ограничениям, налагаемым на поле потенциальных возможностей, создаваемое наследственной изменчивостью. Дифференциальное выживание и такая же репродукция – это всего лишь внешняя и поэтому бросающаяся в глаза сторона отбора, не менее важно было бы уяснить причины, приведшие к выживанию одних и гибели других особей. Акцент предлагаю ставить не столько на том, что отбирается, сколько на том, какие силы осуществляют отбор. Остается добавить, что те ограничения, которые выполняют роль отбора, конечно же, есть ни что иное как координационные ограничения, о которых шла речь чуть раньше.

В контексте изложенных выше положений проблема единиц отбора решается почти автоматически: гибнут и воспроизводятся особи, а эволюционируют все структуры, начиная с макромолекул и кончая экосистемами. Только причины гибели или низкого воспроизводства бывают разными – то ли недееспособность фермента, то ли низкая конкурентоспособность особи, то ли что-нибудь другое. По-моему, Дарвин здесь был совершенно прав. На экосистемы целиком отбор мог бы действовать лишь в том случае, если бы они и на самом деле были суперорганизмами.

Под ограничениями я имею в виду определенные запреты и разрешения. Когда фотосинтезирующие серобактерии, только что появившись, начали выделять в среду избыток элементной серы и сульфатов, эти отходы сразу же преврати-

лись в факторы, направляющие эволюцию сапрофагов в сторону приобретения способности восстанавливать эти вещества. Возникшие таким образом восстанавливающие серу и сульфаты бактерии замкнули цикл, ибо при восстановлении производился необходимый для новых актов фотосинтеза биоген (сероводород). В этом эпизоде мутации, надо думать, создавали куда более обширное поле потенциальных возможностей, однако запретов было больше, чем разрешений. Можно ли на такие эволюционные события, повлекшие за собой также и перестройки на уровне экосистемы, смотреть как на своего рода самоорганизацию? Думаю, что да.

Возникновение хемолитотрофов можно объяснить аналогичным образом (см. предыдущий раздел): появление в среде избытка кислорода примерно 2.5 млрд. лет назад привело к образованию ряда свободных ниш, представленных в виде пар “кислород – восстановленное или не полностью окисленное неорганическое вещество”, что раньше или позже должно было привести к появлению того набора аэробных хемолитотрофов, который мы имеем и сейчас. Тут разрешений было больше, чем в предыдущем случае, но и тут не произошло ничего, чего нельзя было бы предсказать. Этот эпизод в истории жизни был знаменит еще и тем, что он закончился появлением современного типа круговоротов веществ, что случилось примерно 2.0 млрд. лет назад. Вряд ли возникают сомнения по поводу того, что эти циклы позволили экосистемам Земли куда эффективнее использовать энергетические и вещественные ресурсы и тем самым достичь большей суммарной биомассы. И удивительно, что все это было достигнуто без привлечения каких-либо витальных сил и без всякого аппарата управления – все участники этой сцены преследовали, конечно, лишь свои собственные цели.

История с биофагами, думаю, убедительно показывает, что свободными нишами могут стать и сами организмы, причем еще при жизни. Утрируя до карикатуры, можно сказать, что продуценты сами произвели на свет фитофагов, фитофаги – хищников первого порядка и так далее до хищников, находящихся на самых верхних уровнях. Одни канализировали эволюцию других.

Следы такого канализирования хорошо заметны и на примере явления, которое можно назвать функциональной конвергенцией экосистем. Имею в виду в первую очередь тот очевидный факт, что теперешние экосистемы удивительно схожи в функциональном отношении. Сравните, скажем, экосистемы влажных тропических лесов Южной Америки, Африки и Юго-Восточной Азии. Несмотря на бросающиеся в глаза различия в видовом составе, вы найдете в этих экосистемах массу экологически эквивалентных видов, а продукции пирамид (энергии), если вам, конечно, удастся их изучить, окажутся идентичны одна другой.

И все это несмотря на явную стохастичность генетической изменчивости и вопреки многим другим случайного рода событиям, которым, конечно же, подвергались в течение миллионов лет организмы, жившие на данных территориях.

Кстати, явление функциональной конвергенции экосистем было хорошо знакомо создателям концепции экосистемы еще 30 лет назад, и эта особенность эволюции сослужила им на пользу, ибо в ее отсутствие пришлось бы создавать не одну, а много концепций – отдельно для каждой экосистемы. Однако, насколько мне известно, интерес к этому феномену угас после не особенно успешных попыток найти ему объяснение.

Представленная мною картина эволюции была бы неполной без соотнесения эволюции на экосистемном уровне с таковой на уровне вида. Моя позиция в этом вопросе опять же основана на той методологии, которую я вкратце уже описал. Поскольку функциональная иерархия на экосистемном уровне не является строгой в том смысле, что составляющим биоценоз видам обычно бывает предоставлена некоторая свобода (меньшая, скажем, в коралловом рифе, и большая в лесах умеренной зоны), можно полагать, что виды в своей эволюции накапливают двоякого рода признаки: полезные всей экосистеме и полезные только им самим (“селфинговые” признаки). Так что в эволюции прослеживаются две главные линии – эволюция экосистем и эволюция видов. Когда мы говорим, что млекопитающие и птицы являются наиболее продвинутыми существами на Земле, то мы, может быть, и весьма недалеко от истины, однако с позиции эволюции экосистем все виды, сосуществующие в экосистеме, имеют примерно равную приспособленность. Поэтому они и не способны вытеснить один другого. Очень часто виды производятся эволюцией как бы по заказу экосистем, эти случаи мною в основном и описывались, однако иногда случалось, что виды на эволюционной сцене появляются вроде бы без такого заказа, и тогда происходит основательная ломка устоявшегося статуса видов и экосистемы в целом, что мы и наблюдаем в случае с человеком. Мы можем винить в этом свободу, однако надо помнить, что без нее не было бы никакой эволюции вообще. Этот люфт в организации экосистем крайне важен и тем, что он придает им необходимую для бесперебойного функционирования лабильность. С другой стороны, феномен человека не должен заслонять наши глаза настолько, чтобы мы окончательно забыли про наличие другой линии эволюции.

Еще одна немаловажная тема – это проблема направленности эволюции, иногда называемая также проблемой прогресса. В контексте эволюции экосистем важно выяснить, явилось ли изменение, скажем, круговоротов веществ самоцелью, или всего лишь средством для достижения других “целей”. Когда-то, примерно 20 лет назад,

я впервые обратил внимание на то, что те тенденции в изменении параметров экосистем, которые наблюдаются при экологической сукцессии (Odum, 1969), почти в точности соответствуют эволюционным. Сперва я считал это простым совпадением, каких в биологии предостаточно. Однако несколько лет спустя, когда мною была сформулирована концепция условно полного причинного объяснения, я уже почти был уверен в том, что такое “совпадение” указывает на наличие в обоих случаях одних и тех же сил, тех же ограничений. В одном случае эти ограничения направляют процесс колонизации, а в другом – наследственную изменчивость *in situ*, но на этом различия и кончаются.

Сейчас соотношение целей и средств я себе представляю следующим образом. При эволюции происходил рост суммарной для всей Земли биомассы (Simpson, 1969; Wicken, 1980), причем она росла и экстенсивным, и интенсивным путем. Это предполагает увеличение эффективности использования энергетических и вещественных ресурсов нашей планеты. С учетом этого можно полагать, что усовершенствование круговоротов веществ, которое мы наблюдаем по ходу эволюции, было всего лишь средством для накопления живыми организмами как можно большего количества химической энергии. Эволюция экосистем сопровождалась и увеличением видового разнообразия (Signor, 1990), однако и оно было, как мне кажется, всего лишь средством, служащим той же цели. Вряд ли можно сомневаться в том, что по ходу эволюции росла и первичная продукция, как в масштабе локальных экосистем, так и всей биосферы. Тем не менее этот рост был, кажется, менее интенсивным, нежели рост суммарной биомассы, так что интенсивность метаболизма ($A/B = R/B$, где A – общая продукция, или ассимиляция; R – дыхание; B – биомасса) понижалась, т.е. уменьшались энергетические траты на поддержание жизнеспособности одной единицы биомассы. Как известно, особенно низкая интенсивность метаболизма характерна для древесных растений и они же до последнего времени составляли значительную часть биомассы Земли.

Такой я вижу физическую суть тех ограничений, которые исполняют роль естественного отбора на экосистемном уровне. Что касается природы ограничений на видовом (популяционном) уровне, то есть соблазн и эту проблему решить аналогичным образом: цефализация, социализация и эндотермия, так же как и увеличение эффективности репродукции, возможно, были всего лишь средствами для как можно большего увеличения собственной (видовой) биомассы, независимо от того, как это может повлиять на экосистему в целом. Такое предположение многим может показаться чересчур материалистичным, да что и говорить – таким оно кажется и мне самому. Мне оно симпатично лишь своей простотой.

Однако ~~ввиду~~ того, что в реальной жизни эволюция всегда представляла собой некий компромисс между двумя указанными линиями развития, все виды, включая и суперконкурентов, должны были накапливать также признаки, полезные для экосистемы в целом. Это дает основание надеяться, что и наш вид в будущем сумеет приноровиться к совместному обитанию с другими соучастниками всеобщего круговорота.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этой статье я попытался дать объяснение главным образом тому, под действием каких сил эволюция порождала те или иные наборы видов и гильдий (функциональных группировок). Мне самому трудно судить, насколько удалось эту задачу решить. Не берусь гадать и о том, насколько изложенные в данной статье положения близки тому, что Г.А. Заварзин называет русской парадигмой в эволюционном учении. И все-таки мне думается, что они намного ближе ей, нежели теперешней западной точке зрения. С другой стороны, настоящую статью можно рассматривать как попытку придать "русской" парадигме некоторую строгость, так характерную для западной школы, и тем самым сделать дальнейшее обсуждение проблем эволюции более конструктивным. Как бы то ни было, надеюсь, что после ознакомления с этой статьей некоторые читатели станут хотя бы чуть более оптимистичны насчет того, что эти разные точки зрения когда-нибудь удастся объединить, при этом извлекая пользу от тех преимуществ, которыми каждая из них обладает.

В разделе, описывающем методологию данной работы, я подчеркнул, что главным препятствием на пути выхода из теперешнего кризиса считаю отсутствие эффективных методов логического упрощения (моделирования) процессов эволюции. В настоящей статье я попытался продемонстрировать некоторые методологические приемы, при помощи которых, как мне кажется, удастся снять кажущуюся сложность этих процессов. В этом контексте метод важнее, чем сами результаты. Хотел бы, чтобы русскоязычный читатель взглянул на статью в первую очередь с этих позиций. И, может быть, мне удастся среди моих читателей найти не только конструктивных критиков, но и будущих соратников и соавторов.

Все наиболее крупные в моей научной биографии изыскания прошли под пристальным вниманием и с поддержкой со стороны моего старшего коллеги – В. Контримавичуса, действительного члена Литовской АН, члена-корреспондента Российской АН. Настоящая статья в этом плане не есть исключение. Я ему от души признателен за это, как и за те поправки, которые, по его советам, я внес в текст настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базилиевич Н.И., 1979. Биогеохимия Земли и функциональные модели обменных процессов природных экосистем // Тр. биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. хим. АН СССР. Вып. 17. С. 55–73.
- Ерохин В.Г., 1981. Гносеологические аспекты проблемы причинности в медицине. М.: Медицина, 88 с.
- Жерихин В.В., Расницын А.П., 1980. Биоэкологическая регуляция макроэволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. Тарту: АН Эстонской ССР. С. 77–81.
- Завадский К.М., 1958. К пониманию прогресса в органической природе // Проблемы развития в природе и обществе. М.: Л.: Изд. АН СССР. С. 78–120.
- Заварзин Г.А., 1979. Прокариотные системы в связи с филогенией бактерий // Журн. общ. биологии. Т. 40. № 1. С. 5–16.
- Заварзин Г.А., 1995. Смена парадигмы в биологии // Вестн. РАН. Т. 65. № 1. С. 8–23.
- Заварзин Г.А., 1996. Биосфера – "огромный организм" // Вестн. РАН. Т. 66. № 12. С. 1114–1115.
- Заварзин Г.А., 2000. Недарвиновская область эволюции // Вестн. РАН. Т. 70. № 5. С. 403–411.
- Красилов В.А., 2001. Макроэволюция и эволюционный синтез // Эволюция, экология, биоразнообразие. Матер. конф. памяти Н.Н. Воронцова. М.: УНЦ ДО МГУ. С. 27–47.
- Левченко В.Ф., 1992. Направленность биологической эволюции как следствие развития биосферы // Журн. общ. биологии. Т. 53. № 1. С. 58–70.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И., 1990. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 5. С. 619–631.
- Лекявичюс Э.К., 1980. Многоуровневый отбор как следствие функциональной иерархии // Микро- и макроэволюция. Тарту: АН Эстонской ССР. С. 175–179.
- Лекявичюс Э.К., 1984. Синтез функциональной и эволюционной биологии как проблема объединения двух основных типов объяснения // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту: АН Эстонской ССР. С. 23–25.
- Лекявичюс Э.К., 1985. Объяснение в биологии: попытка синтеза функционального и причинного подходов // Научное знание: системный аспект. Вильнюс: Ин-т философии, социологии и права. С. 119–135.
- Лекявичюс Э., 1986. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас. 273 с.
- Мещерякова Н.А., Пахомов Б.Я., 1980. Идеи кибернетики в развитии концептуального аппарата биологии // Биология и современное научное познание. М.: Наука. С. 160–176.
- Родендорф Б.Б., 1980. Общие закономерности эволюции насекомых // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука. С. 174–187.
- Свирижев Ю.М., 1977. Системный анализ биосферы: современное состояние концепций русской классической школы // Проблемы кибернетики. № 32. С. 225–236.
- Северцов А.С., 1998. Эволюция популяций и эволюция биоценозов // Зоол. журн. Т. 77. № 5. С. 517–526.
- Селье Г., 1987. От мечты к открытию. М.: Прогресс. 368 с.
- Сержантов В.Ф., 1972. Введение в методологию современной биологии. Л.: Наука. 282 с.

- Сетров М.И.**, 1971. Организация биосистем. Л.: Наука. 276 с.
- Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф.**, 1993. Экоцентрическая концепция макроэволюции // Журн. общ. биологии. Т. 54. № 4. С. 389–407.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.**, 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 297 с.
- Шмальгаузен И.И.**, 1968. Факторы эволюции. М.: Наука. 451 с.
- Шмальгаузен И.И.**, 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 494 с.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.**, 1981. Эволюционное учение. 2-е изд. М.: Высш. шк. 343 с.
- Beaumont V., Robert F.**, 1999. Nitrogen isotope ratios of kerogens in Precambrian cherts: a record of the evolution of atmosphere chemistry? // Precambrian Research. V. 96. P. 63–82.
- Beerbower R.**, 1993. Ends and beginnings: early tracheophyte evolution // Geological Society of America Abstracts with Program. V. 25. A – 82.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R.**, 1996. Ecology: Individuals, Populations and Communities. 3rd ed. Oxford, etc.: Blackwell Sci. Ltd. 1068 p.
- Brocks J.J., Logan G.A., Buick R., Summons R.E.**, 1999. Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes // Science. V. 285. № 5430. P. 1033–1036.
- Broda E.**, 1975. The Evolution of the Bioenergetic Processes. Oxford, etc.: Pergamon Press.
- Buick R.**, 1992. The antiquity of oxygenic photosynthesis: evidence from stromatolites in sulphate-deficient Archean lakes // Nature. V. 255. P. 74–77.
- Carroll R.L.**, 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. N. Y.: W.H. Freeman and Co.
- Cloud P.E., Jr.**, 1974. Evolution of ecosystems // Amer. Sci. V. 62. № 1. P. 54–66.
- Cloud P.E., Jr.**, 1978. Cosmos, Earth and Man: A Short History of the Universe. New Haven: Yale Univ. Press.
- Cloud P., Gihor A.**, 1970. The oxygen cycle of the biosphere // Sci. Amer. V. 223. № 3. P. 110–123.
- Cowen R.**, 1976. History of Life. N.Y.: McGraw-Hill.
- Darwin Ch.**, 1998. The Origin of Species by Means of Natural Selection. 6th ed. Middlesex: Tiger Books Intern. 458 p.
- Des Marais D.J.**, 1997. Isotopic evolution of the biogeochemical carbon cycle during the Proterozoic eon // Organic Geochemistry. V. 27. P. 185–193.
- DiMichele W.A., Hook R.W.**, 1992. Paleozoic terrestrial ecosystems // Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals / Eds Behrensmeyer A.K. et al. Chicago: London: Univ. of Chicago Press. P. 205–325.
- Dunbar H.J.**, 1960. The evolution of stability in marine environments: natural selection at the level of the ecosystem // Amer. Natur. V. 94. P. 129–136.
- Falkowski P.G.**, 1997. Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO₂ in the ocean // Nature. V. 387. № 6630. P. 272–275.
- Feduccia A.**, 1995. Explosive evolution in Tertiary birds and mammals // Science. V. 267. № 5198. P. 637–638.
- Gigch J., van.**, 1981. Applied General Systems Theory (Russian transl.). Book 1. Moscow: Mir Publ. 336 p.
- Golley F.B.**, 1993. A History of the Ecosystem Concept in Ecology: More than the Sum of the Parts. New Haven; London: Yale Univ. Press. 254 p.
- Gould S.J.**, 1982. Darwinism and the expansion of evolutionary theory // Science. V. 216. № 4544. P. 380–387.
- Gould S.J.**, 1994. The evolution of life on the earth // Sci. Amer. V. 271. № 4. P. 63–69.
- Gould S.J., Lewontin R.C.**, 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 205. P. 581–598.
- Gould S.J., Lloyd E.A.**, 1999. Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism? // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 96. № 21. P. 11904–11909.
- Holland H.D.**, 1984. The Chemical Evolution of the Atmosphere and the Oceans. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Kasting J.F.**, 1993. Earth's early atmosphere // Science. V. 259. P. 920–926.
- Keller L. (ed.)**, 1999. Levels of Selection in Evolution. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press.
- Knoll A.H., Carroll S.B.**, 1999. Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology // Science. V. 284. № 5423. P. 2129–2137.
- Lekevičius E.**, 1987. The conception of cascade selection: natural selection as functional constraints // Eds Mlikovsky J., Novak V.J.A. Towards a New Synthesis in Evolutionary Biology. Praha: Czechosl. Acad. Sci. P. 193–195.
- Lekevičius E.**, 2000. Gyva tik ekosistema: ne visai tradicinis požiūris į gyvybės evoliuciją (Жива только экосистема: не совсем традиционный подход к эволюции жизни, на литовском яз.) Vilnius: Vilnius Univ. Publ. 108 p.
- Lekevičius E.**, 2002. The Origin of Ecosystems by Means of Natural Selection. Vilnius: Inst. of Ecology Publ. 88 p.
- Lewontin R.C.**, 1970. The units of selection // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 1. P. 1–18.
- Lewontin R.C.**, 1974. The Genetic Basis of Evolutionary Change. New York; London: Columbia Univ. Press.
- Lewontin R.**, 2000. The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment. Cambridge, USA and London: Harvard Univ. Press. 136 p.
- Lovelock J.E.**, 1979. Gaia. A New Look at Life on Earth. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Lovelock J.E., Margulis L.**, 1974. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis // Tellus. V. 26. P. 2–10.
- Marshall L.G.**, 1994. The terror birds of South America // Sci. Amer. V. 270. № 2. P. 64–69.
- May R.M.**, 1978. The evolution of ecological systems // Sci. Amer. V. 239. № 3. P. 161–175.
- Murray B.G.**, 2001. Are ecological and evolutionary theories scientific? // Biol. Rev. V. 76. P. 255–289.
- Narbonne G.M.**, 1998. The Ediacara biota: a terminal Neoproterozoic experiment in the evolution of life // GSA Today. V. 8. № 2. P. 1–6.
- Odum E.P.**, 1969. The strategy of ecosystem development // Science. V. 164. P. 262–270.
- Odum H.T., Cantlon J.E., Konricker L.S.**, 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species – individuals distribution, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of a species – variety index // Ecology. V. 41. P. 395–399.
- Ostrom J.H.**, 1992. A history of vertebrate successes // Major Events in the History of Life / Ed. Schopf J.W. Boston: Jones and Bartlett. P. 119–139.
- Padian K., Chiappe L.M.**, 1998. The origin of birds and their flight // Sci. Amer. V. 278. № 2. P. 28–37.

- Patten B.C., 1975. Ecosystem as a coevolutionary unit: a theme for teaching system ecology // Ed. Innis G.S. New Directions in the Analysis of Ecological Systems. Simul. Coun. Proc. Ser. V. 5. № 1. P. 1–8, Soc. Comp. Simul., La Jolla, CA.
- Potts R., Behrensmeyer A.K., 1992. Late Cenozoic terrestrial ecosystems // Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals / Eds Behrensmeyer A.K. et al. Chicago; London: Univ. Chicago Press. P. 419–541.
- Raven J.A., Yin Z.-H., 1998. The past, present and future of nitrogenous compounds in the atmosphere, and their interactions with plants // New Phytol. V. 139. P. 205–219.
- Richardson J.B., 1992. Origin and evolution of the earliest land plants // Major Events in the History of Life / Ed. Schopf J.W. Boston: Jones and Bartlett. P. 95–118.
- Richardson J.L., 1977. Dimensions of Ecology. Baltimore: Williams and Wilkins Comp. 412 p.
- Runnegar B., 1992. Evolution of the Earliest Animals // Major Events in the History of Life / Ed. Schopf J.W. Boston: Jones and Bartlett. P. 65–93.
- Schlegel H.G., 1985. Allgemeine Mikrobiologie. Stuttgart; New York: Georg Thieme Verlag.
- Schopf J.W. (ed.), 1983. Earth's Earliest Biosphere, Its Origin and Evolution. Princeton, N. J.: Princeton Univ. Press.
- Schopf J.W., 1992. The oldest fossils and what they mean // Major Events in the History of Life / Ed. Schopf J.W. Boston: Jones and Bartlett. P. 29–63.
- Schopf J.W., 1993. Microfossils of the early Archean apex chert: new evidence of the antiquity of life // Science. V. 260. P. 640–646.
- Sereno P.C., 1999. The evolution of dinosaurs // Science. V. 284. № 5423. P. 2137–2147.
- Signor P.W., 1990. The geological history of diversity // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 21. P. 509–539.
- Simpson G.G., 1969. The first three billion years of community evolution // Brookhaven Symposia in Biology. V. 22. P. 162–167.
- Stanley S.M., 1975. A theory of evolution above the species level // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 72. № 2. P. 646–650.
- Thoday J.M., 1958. Natural selection and biological progress // A Century of Darwin / Ed. Barnett S.A. London: G. Allen and Unwin.
- Walker J.C.G., 1980. Atmospheric constraints on the evolution of metabolism // Origins of Life. V. 10. P. 93–104.
- Wicken J.S., 1980. A thermodynamic theory of evolution // J. Theor. Biol. V. 87. № 1. P. 9–23.
- Williams G.C., 1966. Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Wilson D.S., 1980. The natural selection of populations and communities. Menlo Park, CA: Benjamin / Cummings.
- Wilson D.S., 1997. Biological communities as functionally organized units // Ecology. V. 78. № 7. P. 2018–2024.
- Wilson E.O., 1994. The Diversity of Life. London: Penguin Books. 406 p.
- Wynne-Edwards V.C., 1962. Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. Edinburgh; London: Oliver and Boyd.
- Xiong J., Fischer W.M., Inoue K., Nakahara M., Bauer C.E., 2000. Molecular evidence for the early evolution of photosynthesis // Science. V. 289. P. 1724–1730.
- Zavarzin G.A., 1997. The rise of the biosphere // Microbiology. V. 66. № 6. P. 603–611.
- Zavarzin G.A., 2002. Microbial geochemical calcium cycle // Microbiology. V. 71. № 1. P. 1–17.

Ecosystem Evolution: Major Stages and Possible Mechanisms

E. Lekevičius

Aplinkos studijų centras, Vilniaus Universitetas, Čiurlionio 21/27, LT 2009 Vilnius, Lietuva (Lithuania)
e-mail: *Edmundas.Lekevicius@asc.vu.lt*

Major differences between the Western and "Russian" (Zavarzin, 1995) paradigms in ecology and evolutionary biology are described. The "Russian" paradigm suggests that there exist two, rather than one, quite independent lineages – species evolution and ecosystem evolution. This is based on the idea that life may exist just as a nutrient cycle. The main terms and concepts of the "Russian" paradigm are defined more exactly. An attempt is made to develop this paradigm so that it would be possible to describe not only phenomenology, but also mechanisms of ecosystem evolution. To simplify evolutionary phenomena logically, it is suggested to use the concept of conditionally complete causal explanation (Lekevičius, 1984; 1985), i. e. deduce evolutionary mechanisms from major principles of functioning. This methodology is adapted to model the main stages of the evolution of nutrient cycles (3.8–2.0 bln. y.a.) and the appearance and evolution of biophagy (1.7–0 bln. y.a.). Based on a multitude of examples, it is shown that these are functional constraints that are the forces directing evolution; those constraints emerge during the interaction of organisms and while the latter interact with the abiotic environment. Since the structure of an ecosystem is non-rigid, each species is able to accumulate features useful to both an ecosystem and itself. Those are individuals that die and reproduce, whereas all structures, from macromolecules to ecosystems, evolve.