

Как одна экологическая ниша два рода прокормила

...Описав серию форм как отдельные виды, я рвал свою рукопись и делал из них один вид, снова рвал и делал их отдельными, а затем опять объединял (такие случаи со мной бывали); я скрежетал зубами, проклинал виды и спрашивал, за какие грехи я осужден на такие муки...

Из письма Ч.Дарвина Дж.Д.Гукеру

С.В.Наугольных

Идея эволюции, развития всего сущего, живет с человечеством с Античности, с первых попыток объяснить, как возникло разнообразие органического мира и как появился человек. Вспомним «Протагора» Платона. Рассуждая о возможности научить добродетели, Протагор рассказывает миф:

...Было некогда время, когда боги-то были, а смертных родов не было. Когда же и для них пришло предназначенное время рождения, стали боги создавать их в глубине земли, из земли и огня, примешав еще и того, что вступает в соединение с огнем и землей. Когда же вознамерились боги вывести их на свет, то приказали Прометею и Эпиметею украсить их и распределить способности, подобающие каждому роду... (перевод Вл.С.Соловьева).

Слово «род» имеет двойственное значение. Это и степень близости, связывающая членов одной общины чуть ли не со времен палеолита, и общность внутреннего сходства. В последнем значении это слово иногда применяется и к неодушевленным предметам. Таковыми были «минеральные виды», «роды» и «семейства» геогностов позапрошлого века.

В современной биологии при обсуждении эволюционных процессов в качестве главной, базовой единицы обычно используется понятие вида. К ро-



Сергей Владимирович Наугольных, доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник Геологического института РАН. Область научных интересов — палеоэкология, систематика и эволюция высших растений, изучение палеопочв. Постоянный автор «Природы».

дам и, уж конечно, к таксонам более высокого ранга, часто возникает некоторое предубеждение, связанное с договорной основой этих категорий. Многие систематики предусматривают, что такие таксоны — это результат компромисса между специалистами, принимающими данный род (семейство и т.д.) как условное объединение видов по определенной степени родства.

Но и в быту, и в биологической практике люди часто обращаются не к видам, а именно к родам. Мы говорим «клен» (*Acer*), «береза» (*Betula*), «сосна» (*Pinus*), «заяц» (*Lepus*), «медведь» (*Ursus*), не ссылаясь на конкретный вид данного растения или животного.

Как выясняется, это не случайно. В действительности у ро-

дов и даже более высоких таксонов обнаруживают тесно связанные между собой системные свойства [1, 2]. Это заставляет считать «род» вполне естественной категорией. Об одной интересной особенности эволюционных процессов, происходящих на родовом уровне, и пойдет речь.

Феномен парных родов

В систематике ископаемых растений известны случаи, когда два очень близких рода из одних и тех же или смежных по возрасту отложений отличаются на фрагментарном материале весьма небольшим набором признаков (а иногда даже единственным). Эти диагностичес-

кие признаки (или признак), несмотря на сходство анализируемых родов, могут быть настолько важными, что признанные специалисты без сомнения относят данные формы к разным (пусть даже и близкородственным) родам.

Особенно часто такие «парные роды» (назовем их так) встречаются во временной окрестности крупных биосферных перестроек. В чем же может заключаться эволюционная природа этого явления?

Безусловное морфологическое сходство парных родов указывает на то, что, скорее всего, они занимали очень близкие экологические ниши и конкурировали между собой в пределах одного сообщества или группы смежных сообществ.

В процессе выработки приспособлений в какой-либо группе общий уровень организации может и не повышаться (по А.Н.Северцову это идиоадаптация [3]). Обычно считается, что при этом представители рода или близких родов одного семейства, находящиеся примерно в одинаковой степени развития, при освоении различных экологических ниш вырабатывают признаки, наиболее соответствующие конкретной нише. В идеале действие этих процессов по закону Гаузе (принципу конкурентного взаимоисключения) приводит к системе «одна экологическая ниша — один вид».

Что касается парных родов, то имеется в виду эволюция внутри исходно единого сообщества и, как правило, в пределах одной экологической ниши. Далее, в ходе эволюции парные роды (потомки общего рода-предка) могут быть разделены географически или же один из них вымрет (иногда только на какой-то одной территории).

Способно ли появление одного или немногих важных признаков привести к расщеплению экологической ниши (а точнее, адаптивного пространства), к которой был приспособлен

предковый род? Это главный вопрос, возникающий при анализе феномена парных родов.

В случае с высшими растениями большое, вероятно, даже определяющее, значение могли иметь признаки, связанные с процессами размножения: со временем прорастания семян или продолжительностью периода репродуктивной активности. Помимо этого, для расщепления экологической ниши, видимо, важна и длительность сезонной вегетации. Именно это послужило бы материалом для естественного отбора, если в ходе эволюции таксоны разделялись не географически (как это происходит при аллопатрическом видообразовании), а вследствие несовпадения жизненных ритмов или, скажем, благодаря особенностям репродуктивных процессов. Например, растению достаточно перейти на другой тип пыльцы, оплодотворяющей семязачатки, как это тут же скажется на всей его биологии. Разумеется, такой переход уже и сам по себе станет важным структурным преобразованием (парадоксально — но растение может практически сохранить фенотипический архетип, форму роста и т.п.).

Такие эффекты, обусловленные появлением (или исчезновением) тесно связанных единичных признаков и предполагаемых перестроек репродуктивного цикла, мне кажется, можно назвать **«супраидеоадаптивными»**. С одной стороны, они не вписываются в классическую северцовскую схему идиоадаптивных преобразований, а с другой — связаны с филогенетической дивергенцией исходного таксона в результате адаптивных процессов. «Супраидеоадаптивные» события и эффекты возникают не как результат прямого приспособления к условиям среды, а, скорее, как следствие оптимизации потребления ресурсов и коэволюции близкородственных таксонов в одном сообществе.

Парные роды высших растений

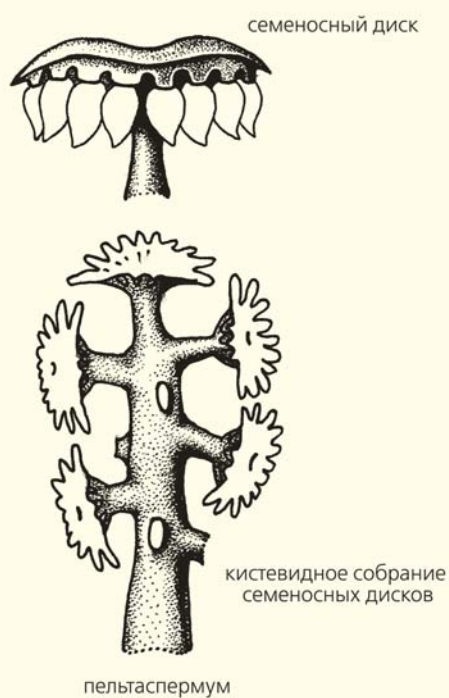
Примеров парных родов, указывающих на эволюционные супраидеоадаптивные эффекты среди ископаемых высших растений можно привести довольно много. Все они объединяются большим морфологическим сходством, а также приуроченностью к одним и тем же или очень близким по возрасту отложениям. Большинство из таких парных родов, имевших единого общего предка, произрастали в одном регионе и в одинаковых фитоценозах.

В качестве таких примеров приведу две пары родов позднемеловых голосеменных, относящихся к двум семействам (*Angaropeltaceae* и *Vetlugospermaceae*) порядка пельтаспермовых (*Peltaspermales*). Ископаемые остатки растений одной пары (пермоксилокарпус и сылкокарпус) встречаются в отложениях нижней перми в Среднем Приуралье, а другой — в отложениях верхней перми и/или нижнего триаса (навипельта) и нижнего триаса (ветлугоспермум) Русской платформы.

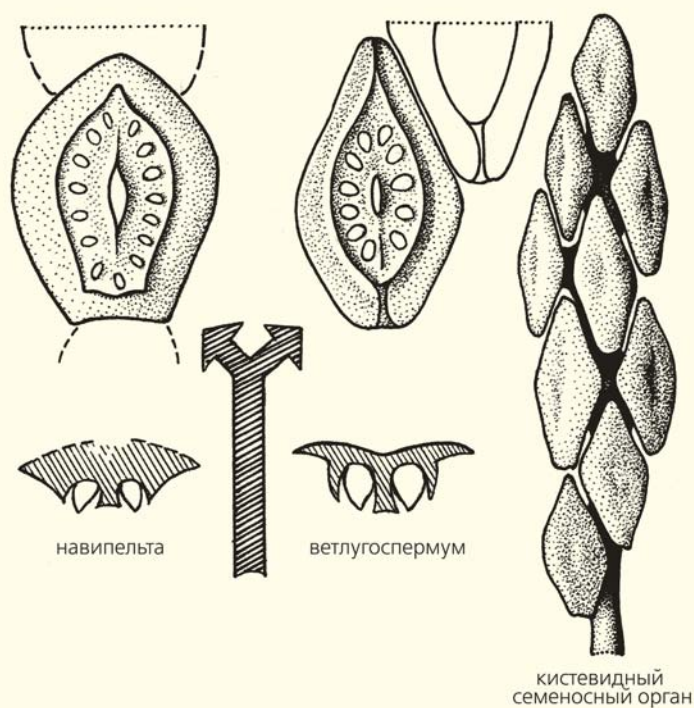
У растений первых двух родов (оба монотипные) — пермоксилокарпуса (*Permoxylocarpus*) и сылкокарпуса (*Sylvocarpus*), — строение женских репродуктивных органов очень сходно. И, тем не менее, есть явные отличия в рельефе поверхности семенных капсул: у сылкокарпуса она гладкая, а у пермоксилокарпуса на ней отчетливо видны хорошо развитые радиальные ребра. Второе отличие — разная степень замкнутости краевых частей семенных капсул, отражающая уровень защищенности семязачатков.

Каждая семенная капсула пермоксилокарпусов, внутри которой созревали от 14 до 16 семян, имела ножку. Сильно загнутые книзу края капсулы (ее средний диаметр 12–14 мм) не доходили до ножки всего на один миллиметр и, следовательно,

пелтаспермовые



ветлугоспермовые



ангаропельтовые

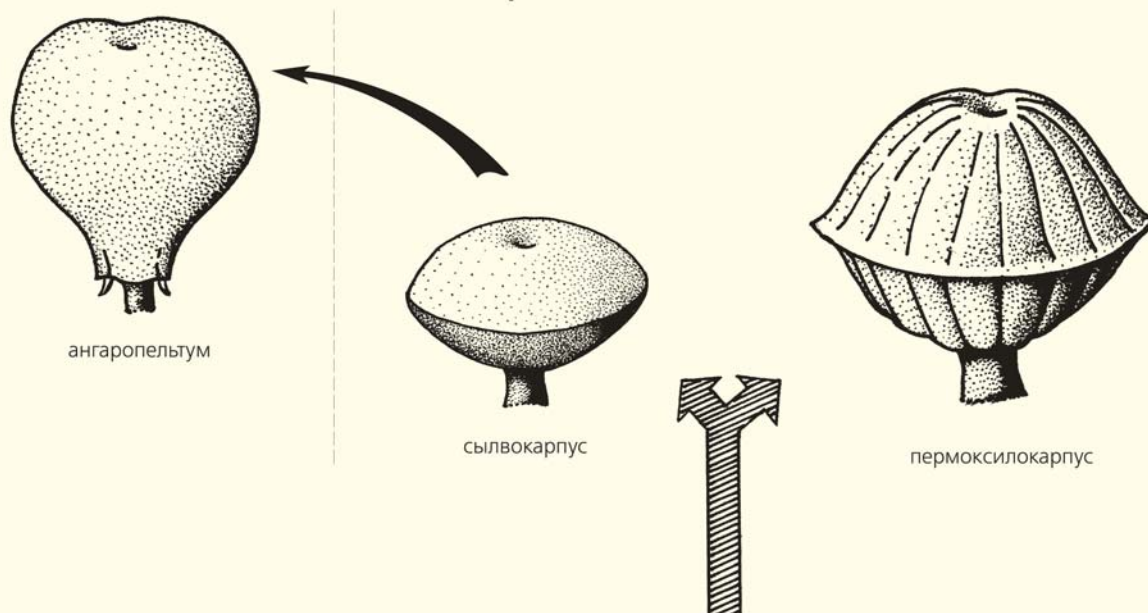


Схема образования парных родов из двух семейств голосеменных за счет супраидеоадаптации (расходящиеся стрелки). Слева вверху — одиночный семеносный диск и кистевидное собрание семеносных дисков, принадлежащих предковому роду пелтаспермовых. На верхней схеме показаны семенные щитки и их поперечные сечения навивельты и ветлугоспермума, справа вверху — реконструкция части кистевидного собрания семеносных щитков. Изображение навивельты дано по реконструкции [4, фиг. 1, 2]. Внизу семенные капсулы пермоксилокарпуса и сылкокарпуса и его предполагаемого потомка ангаропельтума (прежнее название — кардиолепис, рисунок по реконструкции [5, 6]).



Семенная капсула *Permoxylocarpus trojanus* (1 — фотография образца, 2 и 3 — прорисовки по фотографиям) и реконструкция семенной капсулы ангаропельтовых (4). Стрелкой показан путь проникновения насекомых-опылителей к семязачаткам.

но, оставляли семенной орган полузамкнутым.

Растения рода сылкокарпус имели семенные капсулы (их диаметр не превышал 6 мм), края которых практически доходили до ножки фруктификации. Таким образом, внутреннее пространство, где вызревали пять-шесть семязачатков, было почти полностью закрытым.

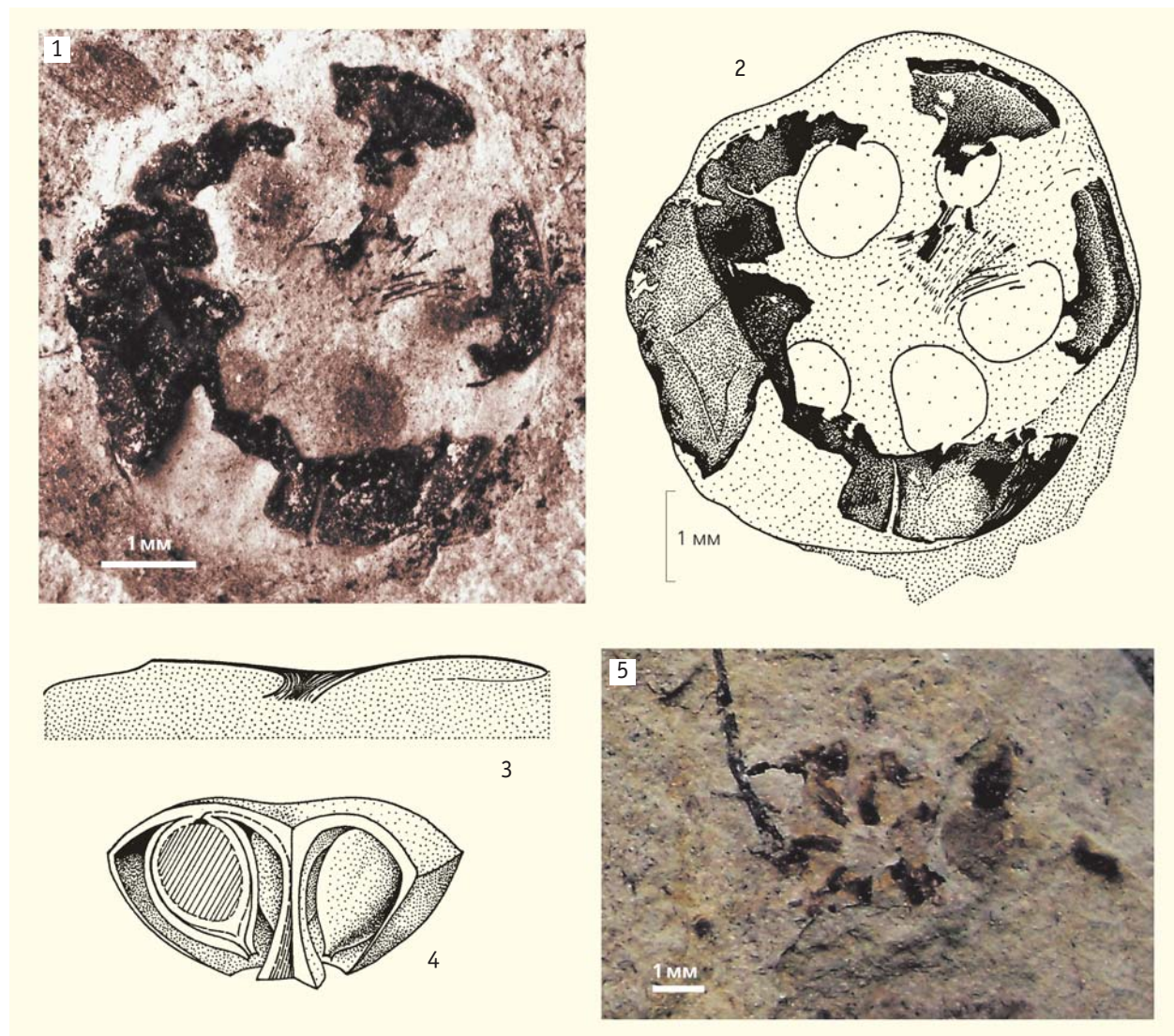
Само по себе появление семенных капсул, произошедших от открытых семенных дисков классических пельтаспермовых [5], было важным ароморфозом (повышением уровня организа-

ции), возможно, связанным с переходом от ветроопыления к опылению насекомыми [7]. Но каким образом пермоксилокарпус и сылкокарпус со столь сходным строением семенных органов сосуществовали в одном экологическом пространстве?

Мне думается, что растения двух близких родов могли быть изолированы друг от друга, например, по времени опыления или созревания семян. Так проявился эффект супраидиадаптации.

У представителей второй пары парных родов — навипельты

(*Navipelta*) и ветлугоспермума (*Vetlugospermum*) семенные щитки, в отличие от большинства остальных представителей пельтаспермовых, были билатерально-симметричными, однако на несущих осях они, скорее всего, сидели по-разному. У навипельты предположительно верхний край щитка был заострен, а в середине нижнего края была выемка. Логично предположить, что на фертильном побеге щитки располагались строго один над другим, так что верхний заостренный край одного примыкал к выемке друго-



Семенная капсула *Sylvocarpus armatus* Naug. 1 — фотография голотипа; 2 — прорисовка голотипа, показывающая пять семенных рубцов; 3 — предполагаемое поперечное сечение через центральную часть голотипа; 4 — реконструкция семенной капсулы сывокарпуса; 5 — верхняя часть семенной капсулы сывокарпуса с шестью семенными рубцами.

го. Таким образом, щитки навипельты образовывали плотные, смыкающиеся вертикальные ряды. У ветлугоспермума щитки тоже смыкались, но, судя по их ромбической форме, ряды эти были не вертикальными, а наклонными, и располагались на побеге по спирали.

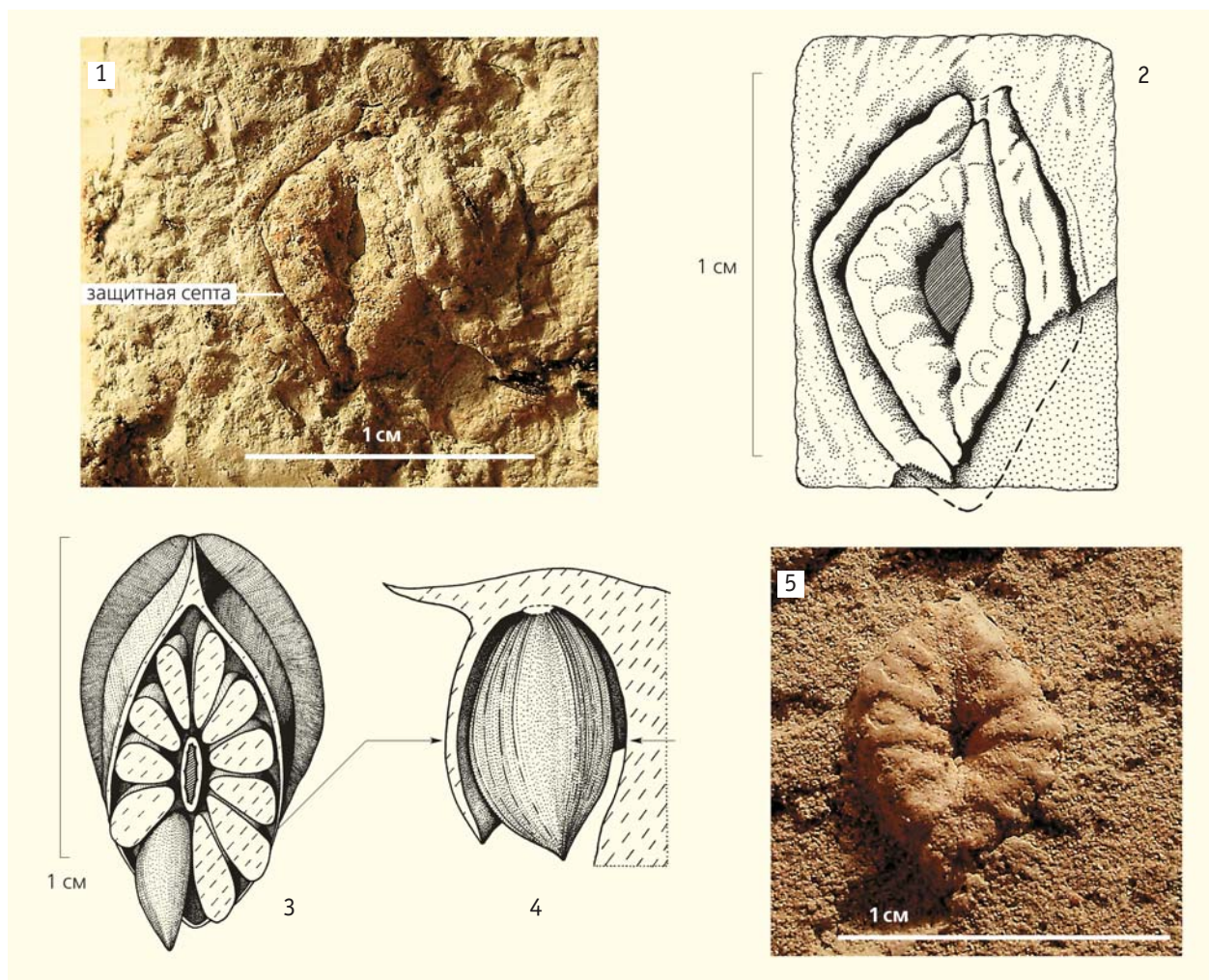
Еще одно исключительно важное различие между навипельтой и ветлугоспермумом — наличие на семенном щитке последнего защитной септы, важного новообразования, способствовавшего защите семязачатков. Защитная септа косвен-

но указывает на иной тип опыления семязачатков. Открытые семенные щитки навипельты вполне могли быть ветроопыляемыми, как и у всех классических представителей пельтаспермовых, однако семязачатки ветлугоспермума, прикрытые защитной септой, были, скорее всего, приспособлены к опылению членистоногими.

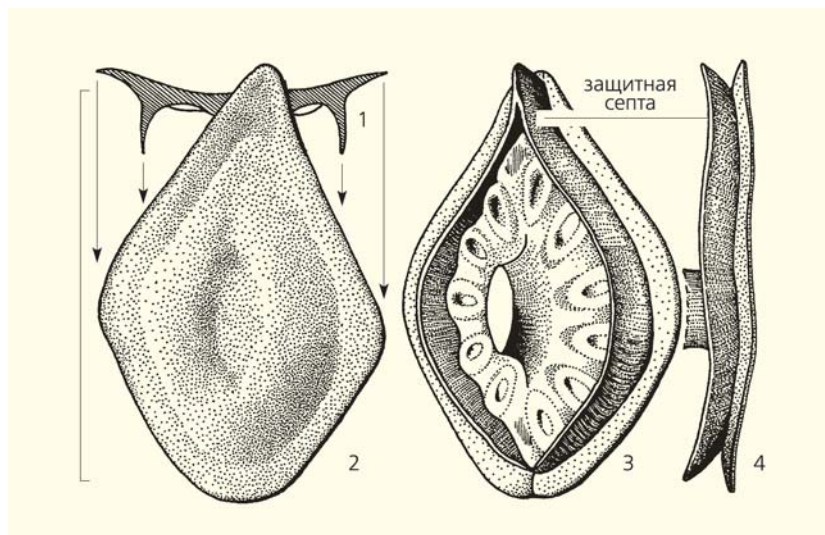
Но, несмотря на ряд различий, оба рода очень близки морфологически и, безусловно, происходят от одного общего предка. Следует добавить, что, судя по новейшим стратиграфи-

ческим данным, возраст обоих родов был примерно одинаковым. Произрастали эти растения в начале триаса на Русской платформе.

Обе пары парных родов (тавтология неизбежна) — хороший пример супраидеоадаптивных процессов в эволюции единой филетической ветви. Морфологически очень близкие роды могли резко обособиться, предположительно, за счет репродуктивной стратегии, благодаря появлению одного-двух важных структурных морфологических признаков. Возможно, проявле-



Строение семенных органов ветлугосперму. 1 — фотография экземпляра, сохранившегося в виде объемного отпечатка нижней (адаксиальной) поверхности семеносного органа, отмечена защитная септа; 2 — детальная прорисовка того же экземпляра, защитная септа сохранилась в виде глубокой щели, окружающей семеносный щиток по периметру; 3 — реконструкция семеносного органа, поперечное сечение через семена и защитную септу (одно из семян показано целым); 4 — схема прикрепления семени к семеносному щитку, слева видна защитная септа; 5 — объемный отпечаток нижней (адаксиальной) поверхности семеносного органа, хорошо видны округлые семенные рубцы; защитная септа вместе с внешней каймой репродуктивного органа были оборваны до захоронения остатка.



Реконструкция семеносного органа ветлугосперму. 1 — сечение через семеносный щиток (условно показано положение овальных семенных рубцов); 2 — верхняя (абаксиальная) поверхность семеносного щитка; 3 — строение нижней (адаксиальной) поверхности семеносного щитка (хорошо видны овальные семенные рубцы и защитная септа); 4 — вид на семеносный щиток сбоку.

нию супраидеоадаптивного эффекта способствовали обострение конкурентной борьбы за ресурсы, стремление к оптимизации их использования с неизбежным, как следствие, расщеплением экологических ниш в условиях биосферной перестройки на рубеже перми и триаса, на которую пришлось время существования этих парных родов.

А нет ли примеров парных родов среди других высших растений позднего палеозоя и мезозоя? Оказалось, что их довольно много. Более того, обратившись к палеозоологам на предмет обсуждения выявленных закономерностей, я с удивлением понял, что среди ископаемых животных примеров парных родов ничуть не меньше.

Парные роды животных

Хорошо известны крупные и эффектные раковины среднеюрских аммонитов очень близких родов *Indosphinctes* и *Choffatia*, различающиеся скульптурой раковин и скоростью навивания оборотов. Их систематическая самостоятельность признается большинством палеонтологов-«аммонитологов». Встречаются аммониты в одном местонахождении (у села Никитино, на правом берегу Оки в Рязанской обл.) и даже в одном слое. Это типичный пример парных родов. А вот еще один — среднеюрские аммониты родов *Lunuloceras* и *Hecticoceras*. Они постоянно встречаются вместе и вообще неотличимы на ранней стадии развития, но раковины взрослых форм, а тем более на геронтической фазе, различаются очень существенно.

Если проанализировать современный органический мир, то без особого труда можно будет найти примеры парных родов с очень близкой морфологией, но серьезно различающиеся своим поведением. Возьмем для примера два рода рыб-бабочек, прекрасно известных всем россиянам, отдыхающим на Крас-



Раковины парных родов среднеюрских аммонитов *Indosphinctes* (слева) и *Choffatia* (экземпляр предоставлен Д.В.Бувевым).



Современные тропические рыбы-бабочки семейства щетинозубовых из Красного моря. Вверху — *Chaetodon* (*Ch.auriga*), длина тела 18 см; внизу — *Heniochus* (*H.intermedius*), длина тела 12 см.

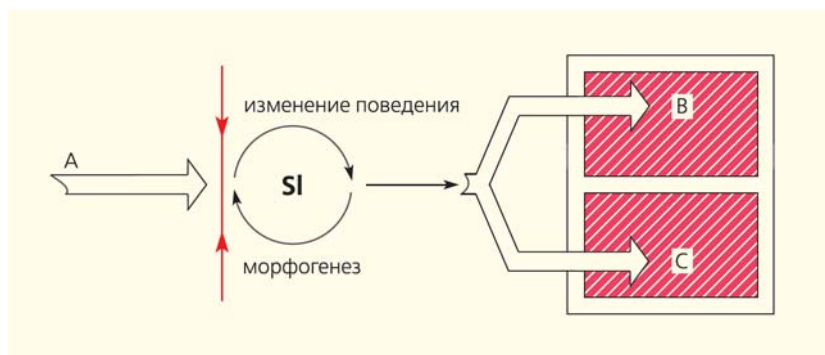


Схема развития супраидеоадаптивных процессов, приводящих к образованию парных родов. А — исходный род, вертикальные стрелки означают обострение борьбы за существование, сокращение ресурсов; SI — супраидеоадаптивный процесс, взаимодополняющие неморфологические и морфогенетические изменения, образующие систему с обратной связью; В, С — парные роды, обитающие в пределах единого экологического пространства (черный прямоугольник), но разделенные по неморфологическим признакам (поведенческое пространство показано диагональной красной штриховкой).

ном море: *Chaetodon* и *Heniochus*. Эти тропические рыбы, относящиеся к одному семейству щетинозубовых (Chaetodontidae), сходны по морфологии, общему размеру и расцветке и населяют одни и те же сообщества коралловых рифов в Красном море и в близлежащих акваториях. Но при таком поразительном сходстве и близком соседстве они существенно различаются этологически, о чем, кстати сказать, очень хорошо осведомлены

аквариумисты [8]. Снова супраидеоадаптивный эффект?

По моему глубокому убеждению, отбор по поведенческим признакам не менее важен для эволюционного процесса, чем отбор собственно по морфологическим признакам. Увы, их не удастся наблюдать при работе с палеонтологическим материалом — но зато можно дедуктивно выводить из всего комплекса наблюдений [9]. Именно этологический отбор может обуслови-

вать супраидеоадаптивные явления в эволюции близких родов.

* * *

Попробую кратко обозначить основные составляющие супраидеоадаптивного процесса. Они могут включать:

— эволюционное (идеоадаптивное) развитие исходного рода;

— сокращение ресурсов (не только за счет уменьшения их количества, но и в результате увеличения плотности населения экотопа);

— начало действия взаимодополняющих процессов морфогенеза и разделения адаптаций, представляющих собой систему с обратной связью;

— супраидеоадаптацию — разделение исходного рода на два парных по неморфологическим и морфологическим признакам в рамках единого экологического пространства.

Я вполне отдаю себе отчет в спорности некоторых высказанных мыслей. Но уверен, что эволюционное учение — не догма, принятая раз и навсегда, а потому следует обсуждать его положения, спорить — и в конечном итоге узнаем больше о многообразии окружающего мира и законах его развития. ■

Литература

1. Барсков И.С. Морфофункциональный анализ спирально свернутой раковины головоногих моллюсков // Современная палеонтология. Т.1. М., 1988. С.139—159.
2. Марков А.В., Наймарк Е.Б. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. М., 1998.
3. Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. М., 1967.
4. Karasev E.V. A new genus *Navipelta* (Peltaspermales, Pteridospermae) from the Permian/Triassic Boundary Deposits of the Moscow Syncline // Paleontological Journal. 2009. V.43. №10. P.1262—1271.
5. Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland: a synthesis // Biological Memoirs. 1982. V.7. P.1—109.
6. Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record // Bot. Rev. 1984. V.50. №1. P.1—111.
7. Naugolnykh S.V., Oskolski A.A. An advanced peltasperm *Permoxylocarpus trojanus* Naug. from the Lower Permian of the Urals (Russia): an ancient case of entomophily in gymnosperms? // Wulfenia. 2010. V.17. P.29—43.
8. Телегин А.В., Судариков А.Ю., Опаленко М.А. // <http://www.aqualogo.ru/book6>
9. Наугольных С.В. Палеоэкологический палимпсест // Природа. 2011. №2. С.69—75.