

# Эволюция наземной биоты в свете биогеографии

А.Ф. Емельянов

*Зоологический институт РАН*

## 1. ВСТУПЛЕНИЕ

Едва ли не любую проблему макроэволюции нужно обсуждать под биогеографическим углом зрения и как неотъемлемую часть биогеографии. Явления макроэволюции выявляются только на больших отрезках времени, которые поэтому исключают возможность адекватного эксперимента и которые не могут быть целиком поняты по аналогии с явлениями микроэволюции. В этой статье я попытался показать и обсудить те моменты, в которых распространение организмов более или менее ясно подкрепляет или опровергает определенные представления об эволюции и ее причинах.

## 2. ГЕОГРАФИЯ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

### 2.1. Движущие силы эволюции. Эндогенез и экзогенез

На движущие причины биотической эволюции существует две крайние точки зрения — одна отдает примат внутренним причинам — саморазвитию, другая на первое место ставит воздействие внешних условий. Между этими точками зрения лежат различные варианты промежуточных представлений.

Можно так показать эти две точки зрения: при историческом, весьма длительном постоянстве внешних природных условий эволюция будет продолжаться как ни в чем не бывало; эволюция будет затухать и остановится, достигнув мирового климаткса. Реально представить полную стабильность рельефа и климата конечно нельзя, соответственно, идея саморазвития в чистом виде остается под вопросом. Тем не менее, эндогенез ни в коем случае нельзя сбрасывать со счетов, и это будет видно по ходу изложения. Биогеография же демонстрирует связь природных условий с эндемизмом биоты на территории этих условий (провинций) — то есть экзогенную обусловленность эволюции. Как далеко она может идти при стабильной абиотической обстановке, как говорилось, неясно.

Жизни, как явлению в целом, но также и каждому отдельному виду ее составляющему, свойственна избыточность, выражающаяся в потенциале размножения. Это и есть первичный эндогенный фактор эволюции. Следствием избыточности становится экспансия и заполнение всех пригодных условий и проникновение в пограничные условия. Одним из ярких проявлений экспансии жизни был выход (многоклеточных) организмов на сушу, еще одним — полет (выход в свободную атмосферу).

Реальная эволюция идет в обстановке колеблющихся и векторно (поступательно) изменяющихся условий. Экзогенно возникающие новые условия путем

позатупного приспособления заполняются соответствующей им биотой, идет процесс макроэволюции. Исторически преходящие природные условия, такие как на территории тундр, пустынь, горных массивов и тому подобное, обретают специфическую и нередко богатую биоту. Процесс освоения новых условий облегчается тем, что градиенты исторического изменения природных условий носят большей частью плавный характер. Поэтому в соседних и замещающихся условиях при богатой биоте всегда есть подходящие кандидаты для преобразований. Напротив, новые условия, возникающие исторически быстро, как например, четвертичные колебания тепла и холода, превосходящие обычную скорость эволюции, ведут главным образом к переселениям и вымираниям.

## 2. ГЕОГРАФИЯ И БОЛЬШАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

### 2.1. МЕГАЭВОЛЮЦИЯ

Касательно места формирования (предковых видов) высоких наземных таксонов — типов, отделов, классов — таких категорий, которые большей частью формируются путем ароморфоза (арогенеза), существует гипотетическая эволюционная модель так называемой **экваториальной помпы** или тропического давления. Согласно этой идее, высокие таксономические группы возникают у экватора в максимально благоприятных условиях теплого и постоянно влажного климата, и распространяются затем шире.

Ядром этой гипотезы является утверждение о преобладающей или исключительной роли экваториального пояса в прогрессивной эволюции. Идея о локализации прогрессивной эволюции в экваториальном влажном поясе высказывалась, по-видимому, неоднократно. Ф. Дарлингтон (1966) дал ей название, позднее С.В. Мейен (19876) на палеоботаническом материале сформулировал ту же закономерность. Надо сказать, что М.Г. Попов в отношении цветковых обосновывал ту же точку зрения (Попов, 1983, его рукопись 1941–1944). Гипотеза экваториальной помпы в неявном виде подразумевает постоянную эндогенную эволюцию в оптимальных условиях на экваторе и ее отсутствие в менее благоприятных условиях за пределами этого пояса.

К.Ю. Еськов (1994, 2000), сохраняя ключевой принцип, модифицировал эту идею с учетом чередования на Земле эпох равномерного и резко зонально дифференцированного климата. Возможный механизм воздействия наиболее благоприятной в вышеобозначенном смысле обстановки на ускорение, усиление эволюции будет обсужден несколько позже, в связи с понятием о нише и об эволюционной роли конкуренции.

Итак, быстрые и крупные преобразования (ароморфозы), по-видимому, могли совершаться в благоприятной среде с мягким действием отбора, позволяющего закрепиться (не вымереть сразу) отклоняющимся морфотипам прогрессивного характера, как об этом, в частности, говорит А.П. Расницын (2002). Думается, что самые крупные такие сдвиги совершались и могли совершаться только в сравнительно простой и ненапряженной обстановке древних эпох (протерозой, палеозой). Можно далее предположить, что в эволюции многоклеточных на Земле был только один

филетический этап (град), когда определялась генеральная архитектоника будущих типов многоклеточных, почти исчерпавшая все возможные варианты. Нынешние упрощенные формы отягощены в генотипе и онтогенезе (эпигенотипе) пройденной непростой дорогой, и даже, будучи внешне сходными с судьбоносными предками, к мезаэволюции непригодны. Это один из аспектов необратимости эволюции. Зоологические типы все сформировались у грани протерозоя и палеозоя. На суше не сформировалось ничего зоологического рангом выше класса, у растений значительная часть эволюции (многоклеточных) прошла на суше и завершилась в мелу образованием отдела (т.е. типа) цветковых и крупнейшей перестройкой наземной биоты. Меловая перестройка может считаться крайним временным пределом, до которого можно хоть сколько-нибудь правдоподобно реконструировать историю той или иной группы организмов, исходя из современного распространения.

Доведенную до крайности идею наиболее благоприятных условий — постоянно влажный (дождевой) экваториальный лес на равнине — трудно представить главным условием эволюционных преобразований, а эта идея приближается к чистому эндогенезу (эндодинамике). В общей форме идею оптимума можно сформулировать несколько шире. Прогрессивные сдвиги наиболее вероятны в благоприятной разнообразной и умеренно переменной природной обстановке, может быть в экотоне: тропики и субтропики влажные, но не чересчур, рельеф низкогорный или среднегорный, чередующийся с низменно-равнинным. Известно, что в теплые эпохи такие условия покрывали почти весь Земной шар (условия “диффузных центров формообразования” по Еськову (цит. соч.), а в холодные стягивались к экватору (“условия экваториальной помпы”)).

Если количество макроэволюционных событий пропорционально площади, на которой выражены оптимальные условия, то эпохи “диффузных центров формообразования” должны быть эпохами ускоренной эволюции. Какой равномерно влажный экваториальный климат по температуре может быть предельным в приближении к тепловому пессимуму, по-видимому, неясно, но, скорее всего, он на Земле не реализовывался.

Касательно тропиков, существует еще гипотеза Разумовского-Жерихина (Разумовский, 1971; Жерихин, 1978) о молодости современных тропиков (неоген), которые якобы возникали на месте экваториальных субтропиков при усилении дифференциации климата в течение кайнозоя. Этой точки зрения придерживается и Еськов. По идее этих авторов похолодание у полюсов компенсаторно позволило разогреться поясу у экватора, но палеотемпературы экваториального пояса в палеогене не подтверждают эту точку зрения (Savin et al., 1975, цит. по: Квасов, 1980) — у экватора всегда были тропические тепловые условия и в этом смысле тропики вечны, хотя в некоторые эпохи на экваторе господствовал не гумидный, а аридный режим (ср. триас – ниж. мел) (Жарков, 1994; Чумаков, 1997). Не углубляясь в сложную сферу климатологии, скажу только, что снег и ледниковые шапки (белые) возвращают существенную часть поступающей от Солнца энергии назад в космос (альbedo высокое), в теплые эпохи этого нет (альbedo низкое). Ископаемые растительные находки в приэкваториальном поясе в палеогене тоже как будто бы не дают основания считать тамошнюю флору субтропической по составу. Если принять по-

студат о наиболее быстрых эволюционных преобразованиях флоры (а за ней и фауны) тропиков, то можно ожидать, что палеогеновые тропики, не переставая быть таковыми, существенно отличались от неогеновых. В пользу гипотезы Разумовско-го-Жерихина как будто бы говорят трансэкваториальные разрывы ареалов ряда групп, но для такого феномена возможны и другие объяснения с привлечением трансэкваториальных миграций при содействии холодных течений без сплошного разрушения тропического пояса как такового.

Существуют и другие точки зрения на географическое место прогрессивных преобразований, так например, их связывают с территориями, где повышенный радиационный фон, способствующий повышенному мутированию, без которого сама эволюция якобы не способна вырваться из застоя. Однако частота мутирования в природе гораздо выше той, которая необходима для реализуемых в природе скоростей эволюции, сошлюсь на Расницына (2002).

Возникновение групп высокого таксономического ранга обычно связано с некоторым комплексом новых адаптаций, который определяет подъем группы на более высокий морфофункциональный уровень и открывает возможность освоения новых, ранее недоступных условий. Это концепция ароморфоза по А.Н. Северцову (Sewertzoff, 1931; Северцов, 1949) и ее многочисленные вариации и гомологи разного масштаба, например, квантовая эволюция по Дж.Г. Симпсону (Simpson, 1944), анагенез по Б. Реншу (Rensch, 1960). Возникновение таких адаптаций, а затем таких комплексов с одной стороны определяется уже сформировавшейся организацией эволюционирующей группы, а с другой — имеющимися и возникающими условиями среды. Счастливое совпадение того и другого может вызвать сначала появление не одной, а последовательно двух–трех разных, но синэргических адаптаций и при возникновении такого затравочного комплекса — цепи дальнейших преобразований, достаточно императивно вытекающих из уже имеющегося комплекса. Само собой понятно, что среда, не развиваясь в нужном направлении, может остановить этот процесс до возникновения затравочного комплекса или на полпути повернуть процесс в сторону частных приспособлений, в сторону узкой специализации. Думается все же, что для прогрессивной эволюции экваториальное однообразие условий — фактор негативный.

В менее масштабной форме, укладывающейся в безразмерное понятие “анагенез”, тоже самое происходит и при формировании групп менее высоких таксономических рангов, когда возникают менее универсальные адаптации и их комплексы более частного морфофункционального значения.

Возможности среды в отношении разнообразия наличных условий четко связаны с обширностью территорий. Подмечено, что большая эволюция идет на континентах, а не на островах и тем более на маленьких островах (MacArthur, Wilson, 1967; Шварц, 1980; Гродницкий 2000, и мн. др.).

## 2.2. МЕСТА РОЖДЕНИЯ ГРУПП СРЕДНИХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ ЭВОЛЮЦИИ

Если спускаться по таксономической лестнице, то несовпадения с правилом экваториальной помпы явно проявляются с уровня ниже отряда. Здесь надо сде-

лать оговорку, что макроэволюционное расселение само по себе медленное, и поэтому классы, которые, возможно, возникли вне тропиков просто успели туда уже проникнуть вопреки основной тенденции, имея большой запас времени. Поэтому на распространение надо смотреть через призму филогении. Локализация колебелей подсемейств, триб уже не подчиняется вышесформулированному правилу. Реликтовые группы в расчет не идут, так как этапы их первичного расселения на карте затемнены или стерты более поздними регрессивными преобразованиями ареалов. На уровне триб мы можем видеть эндемиков биогеографических областей (не царств). На таком уровне выступают группы, охватывающие те или иные ландшафтно-географические условия, локализованные вне тропиков — средиземноморские, внетропические саванновые, пустынные — чаще в пределах определенных регионов, областей, царств, провинций.

### 2.3. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ЛОКАЛИЗАЦИЯ РОДОБРАЗОВАНИЯ, ВИДОБРАЗОВАНИЯ

Такой малый, хотя и очень важный акт как видообразование, регионально уже не ограничен почти ничем. Почти также географически не ограничено и родообразование, но уже с некоторыми оговорками в отношении самых молодых и пессимальных биорегионов.

Наглядную прямую связь богатства и анагенетического уровня биот с условиями по теплообеспеченности для надвидовых таксонов и распределения их рангов дает соответствующий градиент от экватора к северному полюсу, подсчитанный для растений М.Г. Поповым (1983, его рукопись 1930), аналогичные данные для ящериц в пределах США дает Пианка (1981: 315–316). Этот вопрос детально рассмотрен Ю.И. Черновым (1988). Чернов на многочисленных примерах показал известную комплементарность географического распределения более продвинутых — молодых и менее продвинутых — более старых таксономических групп при движении от экватора к полюсам по градиенту теплообеспеченности, то же относится и к градиенту иссушения и т.п. При движении от экватора доля прогрессивных групп убывает. С одной стороны самые северные территории заселены не самыми продвинутыми группами, с другой стороны для экваториальной полосы не характерно наличие реликтов и низка доля малопродвинутых групп. Эта картинка может быть истолкована как результат совместного действия правила экваториальной помпы и правила “возраст-территория” (правило Виллиса: Willis, 1922). Правила описывают внешнюю сторону процессов. Особенно важно представить (1) почему новые группы (среднего ранга), формируясь у экватора, затем освобождают исходную территорию, и (2) почему наиболее продвинутые группы слабо продвигаются на север и на юг от экватора и вообще в пессимальные условия.

Быстрая эволюция у экватора означает быстрое изменение там всей биотической среды, влекущее с неизбежностью вымирание тех представителей, которые не эволюционируют вместе с нею, это касается, естественно, в первую очередь специалистов, приспособленных к частностям биотической среды и в меньшей степени — универсалов. В понятие быстрой эволюции биоты в первую очередь входит массовое видообразование. Этот процесс, именно благодаря своей массовости, вызывает частные преобразования биогеоценотической обстановки (видоизмене-

ние видового состава), влекущие цепную реакцию дальнейших видоизменений. На фоне массовой тривиальной макроэволюции и, как ее неизбежное дополнение, идет и прогрессивная макроэволюция, связанная (в каждом отдельном случае) со случайным появлением адаптаций более общего характера и противостоящая тенденции к специализации. Чем богаче биота и чем быстрее ее эволюция, тем статистически вероятнее появление адаптаций более общего характера.

Тропический пояс в обычном широком смысле включает экваториальный пояс и два тропических в узком смысле. Слово “экваториальный” в выражении экваториальная помпа также не подразумевает узкого смысла, а скорее соответствует понятию “тропический” в широком смысле. Едва ли целесообразно искать точные границы условий, в которых работает экваториальная помпа. Из вышеизложенного видно, что создатели концепции “экваториальной помпы” субтропики в ареал помпы уже не включали. Если назвать степень благоприятности тех или иных природных условий в отношении прогрессивной эволюции креативным потенциалом, то, в соответствии с изложенным в предыдущих параграфах 2.1–2.3, можно заключить, что креативный порог для разных таксономических категорий (таксономический ранг характеризует масштаб эволюционного сдвига) тем ближе к экватору (точнее — к биотическому оптимуму), чем он выше рангом.

Если основной прогресс идет в тропиках, то прогрессивные группы приспособлены в первую очередь к тропическим условиям и, следовательно, могут быть приспособлены к иным условиям лишь в порядке преадаптации, то есть, благодаря тому, что по совей природе адаптации всегда хотя и в различной степени универсальнее тех функций, в связи с которыми они возникли.

Биоценологические системы в благоприятных условиях исторически медленно, но постоянно (за вычетом биотических кризисов) усложняются, растет число и специализация их компонентов и, как следствие, растут трудности перестройки, переналадки адаптационных систем видов, эти трудности растут также при усложнении организации прогрессивных групп, то есть при морфофункциональном прогрессе. Следствием этих обстоятельств и является то, что более молодые прогрессивные группы либо не могут освоить экстремальные условия, либо не успевают это сделать на наблюдаемый момент.

### 3. НИША И КОНКУРЕНЦИЯ

Для рассуждений об эволюции и расселении биот и видов большое значение имеет четкое представление об экологической нише и конкуренции.

#### 3.1. ОТПРАВНЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ

Жизнь зародилась в каких-то конкретных и ограниченных условиях, несравнимых по масштабам потенциального охвата, определяемого условиями, в которых может существовать органическая форма вещества. В процессе дальнейшей эволюции шло расползание, распространение жизни до возможных пределов, сами пределы раздвигались, благодаря усложнению и усовершенствованию жизни, ее приспособлению к внешним условиям и приспособлению к самой себе в разных масштабах от малой ячейки до биосферы в целом.

Среда жизни пространственно и функционально организована. Эта организация создана взаимодействием живого с неживым и живого с живым, она сложно пространственно расчленена на разных уровнях на более единообразные единицы и типы единиц, например, синузии, биогеоценозы, ландшафты, консорции и тому подобное, на сушу и океан. Пространственная организация среды начинается с разделения на водную и наземную, дальнейшее деление больше связано уже с сегрегацией живых организмов, которые организованы в сообщества разной степени сложности. Наличие переходов и в разной степени размытость многих границ не снимает функциональную и пространственную блоковую структуру живой оболочки.

Биогеоценологическая машина, осуществляющая биологический круговорот веществ, выстроила цепь продуцентов, консументов и редуцентов, в каждой группе выработались свои адекватные жизненные формы, спектры или наборы их. Биогеоценологическая оболочка, путем длительной эволюции и коэволюции, создала устойчивые (геологически устойчивые) формы и структуры. Биотическая среда для отдельных видов-участников в значительной мере выступает таким же безликим и неизменным комплексом факторов как и абиотическая.

### 3.2. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША

Важным понятием при анализе среды как условия существования и эволюции отдельного вида или эволюционной группы является понятие **“экологическая ниша”**. Судьба этого термина печальна. Сразу при создании под него была подведена логическая бомба. Сделал это сам создатель термина Гринелл (Grinnell, 1917, 1927, цит. по: Пианка, 1981). Хотя слово “ниша” означает род вместилища, а не вмещаемое, с самого начала в понятие “экологическая ниша” было вложено представление и о том, и о другом. Американские экологи, глухие к словам родного английского языка, или небрежные по отношению к логике, большей частью стали нишей называть именно вмещаемое, т. е. вид с комплексом его потребностей, а не комплекс природных условий, которые могут отвечать этим потребностям, т. е. могут быть заняты видом, наиболее четко это сформулировал Гатчинсон (Hutchinson, 1957). Но термин “ниша” также необходим для обозначения комплекса условий и по смыслу слова подходит именно для него. Понятие ниши как вместилища, независимо от того, занято ли вместилище кем-либо или нет, весьма необходимое понятие, когда мы изучаем общую типологическую конструкцию биогеоценозов и соответствующей оболочки различных территорий, особенно когда мы рассуждаем об эволюции и расселении организмов. Изначальная двойственность понятия породила труднопреодолимую путаницу. Грустно видеть как даже биологи, декларирующие понимание ниши как вмещаемого, в эволюционных рассуждениях (когда практически нужна только ниша как вместилище) то и дело под словом ниша подразумевают именно вместилище, употребляют “недопустимое” выражение “свободная ниша”.

Понятие о нише как о вмещаемом по Гатчинсону порождает, на мой взгляд, парадокс отсутствия-присутствия ниши в зависимости от присутствия-отсутствия в одном ценозе того или иного вида при прочих равных условиях, ибо провозглашается, что одну нишу может занять только один вид и что не может быть по опре-

делению пустых ниш (улетел дятел из рощи и нишу унес, а если вернется, то вместе с нишей). Значит, ниша флуктуирует вместе с численностью вида. Когда численность низка, то та часть экологических условий, которая использовалась при высокой численности, уже не ниша — а что? Если ниша (видовая) это просто конкретное сиюминутное присутствие вида в ценозе, то это понятие превращается в теоретическую пустышку. Процветает крайне односторонний подход когда вмещающее активно изучается, а вмещилище полностью остается за скобками, ибо даже не ощущается потребность его назвать. Все же есть и высказывания о необходимости сохранения понятия свободная ниша (Майр, 1968; Brown, Gibson, 1983). Недавно для ниши-вмещилища, т.е. для ниши, которой больше подходит смысл самого слова, был предложен “капитулянтский” термин лицензия (Левченко, 1993), термин этот закрепляет извращение смысла слова ниша и мне кажется не очень удачным, но главное — я уверен, что слово ниша в своем широком популярно-научном обиходе его оттеснит, не впустит. Обсуждаемые два одноименные понятия (ниша-вмещилище и ниша-вмещающее) большей частью нужны в разных сферах биологии и экологии и большей частью узким специалистам не приходит нужда пользоваться обоими понятиями вместе, поэтому скорее всего тяжба будет продолжаться неопределенно долго. Я предлагаю для ниши-вмещилища эпитет внешняя или потенциальная, имманентная ниша, а для ниши-вмещающего эпитет видовая (популяционно-видовая), которую по моим понятиям нишей бы называть не следовало, здесь бы лучше подошло какое-нибудь более адекватное содержанию слово, например, экосома, экоорбита, экомонада. Ниша-вмещающее удобна для пользования своим локальным и ограниченным смыслом — что есть — то есть, а чего нет — то и выдумывать не надо. Но если мы хотим понять конструкцию биогеоценоза и биогеоценотической оболочки в макроэволюционном плане, то без представлений о месте видовой ниши и взаимодействия всех видовых ниш хотя бы одного биогеоценоза без представления об имманентных нишах и их наполнении видовыми (популяционными) нишами-экосомами обойтись нельзя.

Потенциальные возможности биогеоценозов неизбежно придется анализировать через понятие имманентных ниш. Вопрос о соотношении имманентных и видовых ниш достаточно прост при локальном и поверхностном рассмотрении, но весьма сложен и многогранен, взятый во всей полноте.

Козволюция создала, в частности, и на суше, определенную структуру биогеоценозов, в которых функциональным уровням и блокам соответствуют определенные жизненные формы и их сочетания, которые при всем разнообразии частных деталей типологически достаточно инвариантны. Это позволяет строить типологические классификации имманентных ниш и решать вопрос о полноте и сбалансированности того или иного биогеоценоза или целой биоты. По сложности и многообразности классификация внешних ниш имеет много общего с классификацией жизненных форм и сами эти два понятия, явления, не будучи тождественными, тесно взаимосвязаны.

На суше, например, при благоприятных условиях вырастает лес со всеми его атрибутами. Деревья как основа наземной растительности и, следовательно, как основа древесных экосистем возникли еще в конце девона — с того же времени,



следовательно, могла сформироваться начальная свита ниш и гамма жизненных форм, связанных с деревьями и с теми типовыми условиями, которые создают древесные, лесные заросли. При слишком холодных или недостаточно влажных условиях деревья расти не могут, остаются кустарники, травы — произвол в типологическом составе везде существенно ограничен. Это и создает возможность вычленивать имманентные ниши и типологические категории ниш и создавать их классификации, рассуждая о формировании и эволюции биот, пользоваться понятием имманентных ниш, потенциальных ниш. В этом смысле возможно разделение на ниши в биогеоценозе безотносительно к конкретным видам, которые их заполняют или могут заполнить или должны заполнить в большом масштабе времени. Классификация ниш может быть сложной, многомерной и неоднозначной, но не может быть произвольной, т.к. сочетания условий, создающих нишу, не могут быть произвольными и более того, эти сочетания очень существенно ограничены по самой своей природе. Если бы у организмов не было специализации — не было бы и ниш. Специализация не позволяет одному виду занимать несходные местообитания, но в течении онтогенеза смена местообитаний происходит нередко.

Среднемасштабная эволюция какой-либо группы связана с успешным освоением каких-либо конкретных условий — т. н. адаптивной зоны, т. е. категории ниш. Возможность перехода из одной адаптивной зоны в другую (другие) достаточно четко ограничена и детерминирована соседством и сходством. Потенциальную или свободную нишу мы можем, последовательно удаляясь от конкретики, видеть в свободной видовой нише, которая пустует в одном участке леса, но занята в соседнем, пустует временно как ниша соболя в эпохи его сильного истребления, затем как нишу вида, полностью истребленного человеком, например, нишу тура, затем мы можем перейти к теоретической разбивке биогеоценоза-экосистемы на ниши, исходя из конкретного набора жизненных форм, реализованных какой-либо наличной в близких условиях таксономической группой (гильдией), затем оценивать возможность существования какой-нибудь частной жизненной формы на удаленной и, следовательно, не слишком сходной по условиям территории, например, ниша ленивцев или коалы в тропических лесах Африки или Юго-восточной Азии или сходно о нише ондатры в Палеарктике, тем более, что тут можно опереться на практику, хотя масштаб времени недостаточен. Абстрагируясь еще сильнее, мы можем видеть умственным взором общую конструкцию экосистем с совокупностью возможных жизненных форм, притом допуская альтернативные несоединимые варианты и не допуская нарушения исторической последовательности появления крупных филогенетических группировок организмов, образно выражаясь, не запускать тигра в ранний мезозой. Прояснив все эти обстоятельства, мы сможем как-то оценить насыщенность или ненасыщенность биоценозов, отделить случайное от необходимого.

### 3.3. Межвидовая конкуренция

Одной из движущих сил эволюции считается **конкуренция**, она же тесно связывается с расселением. В обычных рассуждениях конкуренция кого-то “выталкивает” из насыщенных экосистем, очевидно в ненасыщенные. Внутривидовая и меж-

видовая конкуренция сходны, т.к. обе в первую очередь определяются численностью и плотностью населения. Считается, что межвидовая конкуренция вызывает т. н. плотную упаковку ниш, мелкую нарезку ниш, наложение ниш, в данном случае речь идет о видовых нишах.

Когда читаешь работы о сложении биогеоценозов, о большой эволюции, о причинах расселения организмов, о значении отдельных адаптаций, о путях их возникновения — везде как фактор чуть ли не в первую очередь фигурирует конкуренция. Понятие конкуренции является своего рода фетишем или универсальной отмычкой, с помощью которой, не вникая в конкретику, объясняют широкий круг эволюционных и экологических явлений. Конкуренция — прямое состязание за один и тот же ресурс, которого не хватает. В эволюционном плане конкуренцию регулирует отбор. Результатом конкуренции может быть конкурентное вытеснение с вымиранием или т. н. разделением ниш. Конкуренция может идти за уничтожимый или практически неуничтожимый ресурс. Уничтожимым ресурсом чаще всего оказываются живые организмы, их трупы или продукты их жизнедеятельности, неуничтожимыми являются воздух, свет, почва, место и т. п. Когда видов, конкурирующих за один ресурс, много, то для каждого отдельно взятого вида конкуренты выступают как обезличенный фактор внешней среды, отбор в этом случае может вырабатывать только общие адаптации, но никак не средства борьбы с определенными видами-конкурентами.

Ниши сидячих организмов и ниши подвижных организмов весьма различны, на суше при том основные продуценты (макрофиты) сидячие, а консументы подвижные! У наземных продуцентов, по-видимому, всегда имеет место конкуренция за пространство, растения размещаются вплотную друг к другу. Сложная структура растительного покрова отработана отбором, очевидно, именно через конкуренцию.

Однако феномен конкуренции, упоминаемый на каждом шагу, по-видимому, относится к плохо изученным явлениям. Кажется, что между растениями, особенно между доминантами и долголетними формами, конкуренция осуществляется так сказать в замороженной или турнирной форме, когда заранее обусловлены правила и результаты конкуренции. Конкуренция в живой форме проявляется, по-видимому, только у всходов и подроста, а затем переходит в хроническую фазу. Так В.Н. Сукачев (1964) описывает два типа существования климаксного лесного сообщества в отношении подроста — постоянное подновление, по мере выпадения, старых деревьев в еловом и пихтовом лесу и 250-летний цикл в буковом. Той же ритуальностью отличаются и восстановительные сукцессии, заканчивающиеся климаксом. Если нарушенное сообщество каждый раз возвращается к тому же самому климаксу, то конкуренция в этом процессе есть ритуал. Видимо поэтому геоботаник Б.А. Быков предлагал отказаться от неточного или неправильного, по его мнению, термина "конкуренция" (Быков, 1957).

Структура растительных сообществ достаточно строго определена и понятие конкуренции во многих случаях плохо преложимо к взаимоотношениям даже между доминантами (субдоминантами) разных ярусов. Входит ли в стратегию субдоминантов травяного яруса в лесу вытеснение доминантов первого яруса? По-видимому, в большинстве случаев доминанты не могут занять всю почву, на которой

растут, и использовать все ресурсы, заключенные в ней. В плане большой эволюции следует обратить внимание на то, что есть целые большие процветающие семейства растений, среди представителей которых нет или почти нет доминантов-эдификаторов.

Получается, что конкуренция оживает только тогда, когда запускается макроэволюция. (В том числе, в случаях появления заносных вселенцев и интерференций биот при соединении разных участков суши).

В конечном счете растения конкурируют за неуничтожаемые ресурсы. Состояние климакса тому доказательство. Представители последующих трофических уровней имеют дело с уничтожаемыми ресурсами. Растительноядный организм может нанести растению смертельный ущерб, хищник может выесть объект питания (жертву) целиком. Для того, чтобы какой-либо вид вымер, достаточно снизить его плотность ниже определенного уровня.

Даже когда читаешь сводки, которые призваны зафиксировать высший уровень понимания проблемы конкуренции, находишь рассуждения без анализа количественного аспекта явления. Не обсуждаются пороговые размеры ущерба, хотя понятие “емкость растения” для фитофагов предложено (Рафес и др., 1964: 235). Так например, Пианка (1981: 312) в своей книге пишет: “ресурсы используются неполностью крайне редко (если они вообще когда-либо недоиспользуются) даже в тех сообществах, которые представлены неполным списком видов <...> (следовательно, большинство сообществ, вероятно, эффективно насыщено особями, даже тогда, когда они не насыщены видами)”. Между тем, залежи каменного угля и торфа говорят как будто о другом. Там же провозглашается, что в ненасыщенных сообществах конкуренция ослаблена, из чего можно сделать вывод, что конкуренция есть всегда и что она может быть ослаблена. Как кажется, детальнее других анализирует вопрос конкуренции и заполнения ниш Э. Майр (1968), но о принципе “один вид — одна ниша” он говорит в одном месте, а о том, что малочисленные виды со сходными требованиями, по причине малочисленности, не вступают в конкуренцию в другом и неизбежного, казалось бы, вывода не делает.

Из постулата “один вид — одна ниша”, не бывает “пустых ниш”, из представления о том, что (на Земле) преобладают насыщенные (видами) биоценозы, когда вселение пришлого вида результируется вытеснением кого-либо из существовавших ранее, должно вытекать следствие, что можно рассчитать нормы населения конкретного биогеоценоза, указать сколько должно быть продуцентов, консументов, редуцентов, или, если известно число продуцентов, указать число консументов первого порядка, выяснить максимальное число уместяющихся видов и т. п. Если бы была возможна такая подгонка видов друг к другу, то, наверное, биогеоценоз состоял бы из одного вида продуцента и одного вида редуцента безо всяких консументов. Или, не впадая в последнюю крайность, можно было бы представить такую картину: дерево (дуб) с весны развивает листву, накапливает запас веществ для продолжения роста и развития в следующем году и, когда это достигается, из диапаузы выходят фитофаги — съедают всю ненужную теперь дубу листву, и голый дуб без листопада уходит на зимовку вместе с фитофагами, трупы состарившихся фитофагов и собственные съедают зооапрофаги, и, наконец, все завершают бактерии и грибы.

Подвижное равновесие в биогеоценозе, однако, чрезвычайно далеко от этих фантастических картин, число видов в биоценозах по мере эволюции растет и наиболее велико в наиболее благоприятных условиях, притом видов много, а численность (плотность) отдельных видов невелика, она колеблется, да и машина работает не на полную мощность, а в “экономическом режиме”.

Ограничусь обсуждением взаимодействия растений и фитофагов. Как бы можно было себе представить жесткую конкуренцию фитофагов? Очевидно при отчуждении такого количества (%) фитомассы, выше которого возможна гибель или сильное угнетение растений — осязтимое снижение пищевого ресурса. Такое можно наблюдать при массовых размножениях вредителей леса, но это явление исключительное и к тому же, по-видимому, антропогенного происхождения. Наблюдения и подсчеты показывают, что фитофаги суммарно (все вместе) на суше за год отчуждают 10% первичной продукции, а во многих лесных сообществах всего 2% (цит. по: Жерихин, 1993). В травянистых сообществах отчуждение может достигать более высоких процентов — до 30–45%, причем средняя погрешность ведет даже к повышению продуктивности. Каким образом один вид фитофага почувствует другого при таком низком проценте отчуждения, за что здесь может зацепиться естественный отбор? По-видимому, можно констатировать, что в стабильных биогеоценозах конкуренции фитофагов как правило нет. Также ее может не быть на следующих трофических уровнях, если численность жертвы (внезапно) не упала слишком низко. Если же фитофагов потребителей одного и того же растительного ресурса много, то каждый отдельный вид конкурирует с безликим оппонентом.

Постулированная только что второстепенная роль конкуренции как повсеместно ведущего фактора эволюции, ставит под сомнение стандартные рассуждения с причинах укомплектованности биоценозов с полным профилем заполнения ниш. Что их заставляет заполняться, если конкуренция никого не вытесняет? С моей точки зрения генеральной причиной заполненности потенциального биотического пространства является экспансивность жизни — ее расселительный потенциал. При бездействии конкуренции освоение новых условий (абсолютно новых, сопряженных с мегаэволюцией и новых только для данного вида) т. е. таких, в которых они ранее не жили, можно метафорически называть “**пассивной экспансией**” выпадением из оптимальных условий — “по неосторожности”, проваливанием в смежные и часто именно вновь образовавшиеся условия. Уж скорее не “вытеснение”, а “заманивание”. Эволюцию движет не необходимость, а открывающиеся возможности.

Если конкуренция все время кого-то куда-то вытесняет, то заселение суши позвоночными видится как уход от конкуренции в воде (в море), а возврат тюленей и китов в море как уход от конкуренции на суше. На суше создались невыносимые условия, и предки китов и тюленей нашли убежище в море, где почему-то жить стало легче. Предков китов неизвестные злодеи при этом аккуратно толкали в море кажется, несколько миллионов лет. Высокая морфофункциональная организация млекопитающих, сформировавшихся как класс на суше, позволила им на новом уровне перейти также в водную морскую среду с преобразованием биоморфы дотрядного ранга.

Такое выпадение (утечка, проваливание), как можно думать, освобождает выпавших частично или полностью на какой-то короткий исторически важный срок от пресса фитофагов, хищников и паразитов (ненужное исключить), а у перманентно конкурирующих еще и от конкурентов (конкурентного давления). Возможны два варианта — вселение по смежности и занос через непригодные условия. Типы преград и пути их преодоления рассмотрены С.И. Левушкиным (1982).

### 3.4. О НАСЫЩЕННЫХ БИОЦЕНОЗАХ И ПЛОТНОЙ УПАКОВКЕ НИШ

На уровне продуцентов насыщенным биоценоз можно считать как минимум при полном надземном и/или подземном покрытии, далее при ярусном комплексе, при использовании основных питательных свойств почвы и т. д. Насыщенность биоценоза фитофагами (консументами 1-го порядка) по-видимому, подразумевает, что все растения потребляются фитофагами. Ограничимся потребителями зеленой массы — филлофагами в широком смысле. Они могут быть подразделены минимум на три размерных класса — размер насекомого, размер грызуна, размер копытного. Средний и крупный классы содержат практически одних полифагов, съедающих крупные части растений — соизмеримые с общим размером растения. Насекомые (также клещи) съедают (губят) обычно небольшие части листа, зеленого стебля. Среди них имеются полифаги и олигофаги, олигофаги встречаются, однако, не на всех видах растений, а преимущественно на доминантах и растениях крупных и долговечных (Емельянов, 1967). На растениях мелких недолговечных (однолетних) и малочисленных или нестабильных в отношении численности олигофагов практически нет. На крупных и массовых растениях, таких например как дуб (черешчатый), тростник или тамариск (разные виды) известно большое количество специфических олигофагов, многие из которых встречаются вместе на одном растительном индивиде. Питаются этими растениями и полифаги.

Что мы должны считать видовой нишей (одним из ее измерений) для филлофага дуба или, скажем, сосны? То место листа, которым питается филлофаг, лист целиком или дуб целиком? Если один филлофаг съест все листья дуба, завершит индивидуальный цикл и на следующий год снова съест все листья дуба и т. д., то дуб перестанет плодоносить и через несколько лет погибнет. Спрашивается, что в это время делают остальные олигофаги дуба? Объесть дуб целиком может и полифаг. Дубы погибли, олигофаги дуба погибли, включая того, который все съел. “Враг приходит в город, пленных не щадя, оттого что в кузнице не было гвоздя”, т. е. регулятора численности. Кстати — откуда взялись эти фитофаги, которые теперь погибли? Такова несколько утрированная картина массовой гибели деревьев. Массовые размножения, слава богу, не охватывают весь ареал поражаемого дерева и большей частью возникают от хозяйственной деятельности человека. В нормальной природе ни один фитофаг не съедает так много и все вместе, как уже говорилось, только от 2 до 10% листы. Таким образом, ни один вид, ни все вместе не занимают целиком всю нишу — листву дуба, остается еще место полифагам, ниша которых не ограничивается одним видом растения (в данном случае — дуба) и место для неж-

данных гостей. **Фундаментальное свойство природных биоценозов — существенно неполное использование консументами ниши как бы мы ее ни понимали.**

Поэтому одну нишу могут занимать и часто занимают несколько видов, по той или иной причине не расходующих весь ресурс ниши. Возможные сдерживающие факторы — пресс хищников и паразитов, узкие места в приспособленности к абиотическим условиям, авторегуляция численности.

Авторегуляция численности, по-видимому, универсальная адаптация. Имеются немногочисленные и хорошо всем известные виды, способные к вспышкам массового размножения, но большинство видов не подвержено такому явлению.

Полное использование ниши фитофагом это — экологическая катастрофа. Но если один вид потребляет 1% ресурса ниши, другой 2%, а все прочие вместе, скажем, 8%, то как один вид сможет ощутить деятельность другого и всех других вместе взятых? Где здесь конкуренция или почва для нее? А если их много (очень), то они конкурируют не за лист или черешок, а за весь дуб — пока дуб живет, будут и листья. Теперь, постулировав модус пассивной экспансии, можно рассмотреть два варианта освоения новых условий — теплично-экстремальный — заселение удаленных океанических островов и генеральный — освоение новообразующихся условий на континентах.

## 4. ЭВОЛЮЦИЯ БИОТ И ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП

### 4.1. БИОТЫ ОКЕАНИЧЕСКИХ ОСТРОВОВ

Для проверки причин и обстоятельств эволюции и видообразования большой интерес представляют отдаленные от континентов океанические острова, на которых в замедленном темпе происходит сборка и насыщение биоценозов. Она в значительной мере должна идти по порядку, определяемому пищевыми цепями: до появления продуцентов, консументы укорениться не могут. Прибрежные поселения морских птиц и ластоногих (кто еще?) выводим за скобки как неперспективные или несущественные для полноценного заселения. После появления высших растений (немногих) могут появиться фитофаги и детритофаги в первую очередь мелкие — насекомые и т.п., за ними энтомофаги и хищники, каждая фаза отделена от следующей неопределенно длинным временным промежутком — растения приживаются без фитофагов, фитофаги приживаются без хищников и паразитов. Создается необычно смягченная обстановка для укоренения и выживания. Для жителей океанических островов характерны часто морфологически причудливые формы, нетипичный по сравнению с родичами образ жизни, видообразование по типу резкой (быстрой) адаптивной радиации. Примерами могут служить гавайские цветочницы, дарвиновы вьюрки с Галапагосских островов. В обоих случаях речь идет о дивергенции одного прибывшего вида. Весьма интересную иллюстрацию сказанного дают также гавайские же представители цикадовых семейства *Delphacidae*, старопоселенцы которого на Гавайских островах все относятся к огромной всесветной трибе *Delphacini*, специализированной на питании однодольными травами — злаками, в меньшей степени осоками и ситниками, полифагов неизвестно.

Коренная фауна насчитывает не менее восьми эндемичных родов и состоит только из них, не считая антропогенных адвентистов, которых немного (Zimmerman, 1948). Все виды восьми родов, пищевая специализация которых выяснена, а выявлена она неплохо, живут на двудольных и большинство на деревьях, что, можно сказать, чудовищно. Только один род, возможно неописанный и эндемичный, связан со злаками (*Eragrostis*, *Sporobolus*, *Vincentia*, *Deschampsia*). Число инвазий определить не берусь. Даже если представить, что пересадочной эволюционной площадкой для перескока на деревья послужил вид — сперва колонизовавший злак, перестройку пищевой специализации вообразить очень трудно. На континентах есть 3–4 локальных случая аналогичного перехода столь же необъяснимые, но хотя бы не на деревья, а всего лишь на двудольные травы.

По-видимому, в тепличных условиях малозаселенных океанических островов тропического пояса малоадаптивные мутанты-девианты в отсутствии хищников, паразитов и конкурентов способны проскочить критическую фазу, которую Расницын, вслед за Симпсоном, называет инадаптацией (Расницын, 2002), ее можно назвать еще фазой прорыва. О преимуществах, которые имеют новопоселенцы, см. также А.М. Гиляров (2002: 86).

Быстрая эволюция на океанических островах имеет параллель с быстрой эволюцией в континентальных тропиках. В этой связи можно обратиться к вопросу о причинах полидоминантности дождевого тропического леса. С господствующей точки зрения, постулирующей наибольшее напряжение конкуренции во влажных тропиках, полидоминантность дождевых тропических лесов остается неразрешимой загадкой. Пианка (1981) перечисляет целых четыре гипотезы и, признавая их неубедительными, оставляет вопрос открытым. То, что в таком лесу нет преобладающих доминантов, говорит о том, что в самых лучших абиотических условиях большинство растений приобретает равные силы в борьбе за существование, это говорит, по моему мнению, как раз о наибольшем ослаблении конкуренции в лучших на Земле условиях и плохо сочетается с обычным представлением о климаксе. В отношении эволюции, которая здесь идет быстро, эти условия аналогичны тому, что происходит на океанических островах (также в теплых поясах). Я думаю, что в обоих случаях эволюция ускорена именно по причине ослабления или отсутствия конкуренции. На островах эволюция новопоселенцев быстро затухает из-за бедности и неполноты биоценозов, в континентальных же тропиках, благодаря богатству и разнообразию биоты и набора абиотических условий, эволюция идет без видимого предела. О затухании эволюции на малой территории может говорить сравнение фауны весьма древних озер, таких как Байкал или Танганьика, с молодым озером Ланао на Филиппинах. Уровень и масштаб эндемизма фаун этих водоемов различаются не так резко как их возраст.

#### 4.2. Биоты изолированных гор

Промежуточную категорию между океаническим островом и континентом в отношении заселения и формирования эндемичной биоты представляют возникающие изолированные горы среди равнин, такие как Килиманджаро и немногие

другие, а так же глубокие долгоживущие озера, возникшие естественно как мелко-водные или сразу на полную глубину как запрудное вулканическое оз. Ланао на Филиппинах (Myers, 1960). В отличие от предыдущей категории (океанические острова), заселение здесь начинается сразу, идет непрерывно и питается, главным образом, окружающей биотой. Ее ограниченность лимитирует и общий состав эндемичной и общей локальной биоты. Горы редко образуют основательно изолированные массивы, по своей природе они почти всегда составляют протяженные системы, открывающие большие возможности миграций и обменов. В Евразии, в Новом Свете горы предоставляют биоте гигантские по протяженности миграционные коридоры.

### 4.3. Биоты ландшафтно-биогеографических областей

Благодаря изменению климата, чаще вместе с изменением рельефа и соотношения континентов, в истории Земли раз за разом создаются (и исчезают) большие климатические образования, долговременные, территориально обширные и меняющиеся в деталях; условия таких образований, помноженные на время, в ландшафтно-географическом плане соответствуют зонам а в биогеографическом — областям. К категории таких зон — областей, которые в геологическом времени то появляются, то исчезают, относятся образования с различными вариантами ухудшенных, по сравнению с влажными тропиками, условий — сезонно-засушливые, аридные, холодно-аридные.

Если холодные зоны сначала или время от времени моделируются высоко в горах, то аридные зоны зачастую зарождаются с чистого листа, т.к. не имеют поясов-аналогов в гумидном климате. Ближе всего к аридникам обитатели скал и приморских солончаков. Зарождение новых зон во многом сходно с заселением океанических островов. В этих случаях происходит последовательная сборка биоценозов по естественному порядку: 1) появление продуцентов-растений, 2) появление фитофагов, 3) появление хищников и паразитов. На островах каждый такой этап растянут и подчеркнут, при освоении новых климатических условий на континенте он смазан непрерывным потенциалом инвазии. Однако в обоих случаях на какое-то время наступает снижение конкуренции у растений и купирование вышестоящих звеньев пищевых цепей — т.е. ослабление биотического давления. Это, по-видимому, позволяет выживать значительно более широкому спектру отклоняющихся особей, которые были бы элиминированы при более жесткой биотической обстановке.

Современное распространение растений и животных на Земном шаре ясно показывает поэтапное обеднение сухопутной биоты при движении от тропиков-субтропиков к полюсам. Падает число таксонов всех рангов. Хотя, чем холоднее пояс, тем он моложе, похолодание началось в олигоцене, рост гор — горообразование также в общем шло параллельно похолоданию и в горах также шло образование холодовыносливых биот — и в том, и в другом случае для формирования соответствующей биоты времени было предостаточно. Самая молодая из них тундровая равнинная флора по оценкам ботаников имеет возраст в 4 миллиона лет (Ахметьев, 1987). Главной причиной обеднения биоты от экватора к полюсам, конечно является падение теплообеспеченности.



Приспособление к существованию при недостатке тепла, влаги, при избытке солей носит характер специализации, когда, ради жизненно важных адаптаций, приносятся в жертву второстепенные адаптации. Наблюдения над эволюцией самых разнообразных групп показывают, что путь специализации такого рода достаточно быстро становится необратимым, это проявление того же феномена «экваториальной помпы». Естественно, запрет этот на обратимость — не абсолютный.

#### 4.4 ТИПЫ АРЕАЛОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ВЕДУЩИХ ФАКТОРОВ РАССЕЛЕНИЯ

Почти в каждой фаунистической диссертации есть раздел (глава) с распределением видов по типам ареалов. Это показ реальных пространственных результатов эволюции и отражение пространственного распределения тех или иных ландшафтно-экологических условий. Ареалы разных типов показывают (не вполне, хотя бы пока, в явном для нас виде) ведущие факторы (фактор), ограничивающие распространения того или иного вида, группы. Эндемики областей отражают основную дифференциацию факторов, причем в эту группу ареалов попадают виды, связанные и с зональными типами условий и с незональными. Это, так сказать, базис биогеографического деления. Гораздо интереснее с точки зрения анализа путей и форм эволюции рассмотрение более широких ареалов, особенно не обусловленных явно зонально-поясными рубежами — ареалами секторного простираения, ареалами, охватывающими смежные части двух областей и наиболее широкие ареалы. Чем шире ареал вида, тем меньше в нем следов территории его возникновения. Среди видов с узкими и среднеширокими ареалами значительное место принадлежит стенотопам, среди видов с очень широкими ареалами должны резко преобладать эвритопы убиквисты, так как из такой широкой арены как общее можно вычленить только большой спектр сходных, но не тождественных условий маргинально-интеркалярного характера.

#### 4.5. ДИХОТОМИЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ (НОЖНИЦЫ)

С развитием и углублением дифференциации среды в эволюции разных групп постоянно возникает ситуация ножниц широкой и узкой специализации в отношении разных факторов и условий существования. От точки бифуркации возможных направлений эволюции, на малых отрезках эволюции и при малых изменениях характера адаптации оба пути вероятны и даже равновероятны, но в больших масштабах при далеко зашедших явлениях специализации статистически путь расширения специализации или, как говорят, путь деспециализации закрыт. Я склонен думать, что путь деспециализации закрыт неполностью потому, что экониши (внешние) никогда не бывают заполнены целиком — в противном случае специалисты всегда бы вытесняли неспециалистов, а тем не менее путь универсализации постоянно реализуется в малых масштабах эволюции и является основой дальнейшего эволюционного прогресса. При крупных изменениях среды специалисты вымирают в той мере, в какой меняется среда, а универсалы большей частью выживают и порождают новых специалистов, сохраняя баланс этих двух категорий приспособления к среде (правило Копа).

В узких группах (родах, трибах) широкая и узкая специализация отдельных видов довольно отчетливо скоррелирована с шириной их распространения. Причем часто можно видеть политипный род, в котором один продвинутый вид имеет сравнительно с сородичами весьма обширный ареал или даже перекрывает ареал всех остальных, то есть определяет ареал всего рода — это и есть тот самый вид — потенциальный должитель и возможный прародитель новых таксонов. Наверное здесь как раз уместно отметить, что, когда вид с обширным ареалом распадается на викарные виды, такой процесс видообразования (аллопатрический) имеет минимальное значение в перспективе прогрессивной эволюции.

#### 4.6. Контакты больших биот

Соединение (при исчезновении барьера) двух сходных биот в локальном масштабе — соединения двух небольших островов, соединения двух первоначально разделенных горных котловин и тому подобное, надо думать, проходит незаметно по результатам и поэтому в литературе, по-видимому, не описаны. Когда же контакт (слияние) происходит в региональном масштабе, то зонально-секторное положение интерферирующих биот остается разным и полного перемешивания не будет без всякой конкуренции. Известные широкие контакты больших биот: берингийский (неоднократный), межамериканский (с позднего плиоцена) и афроазиатский (с середины миоцена). Еще один важный тип контактов — переселения по цепям островов и через проливы как это имело и имеет место между Ориентальной и Австралийской областями.

## 5. ВИДООБРАЗОВАНИЕ

### 5.1. АЛЛОПАТРИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ КАК СЛЕДСТВИЕ МЕХАНИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) безоговорочно признает только, так сказать, насильственное аллопатрическое видообразование, происходящее вследствие географической изоляции, и только такое видообразование находит в рамках этой теории непротиворечивое объяснение. Под тяжестью доводов, что не все случаи видообразования можно без натяжек подвести под эту модель, был, что называется, снижен уровень аллопатризма до стациального и даже более тесного (узкого) гетеротопного видообразования (Грант, 1991), хотя более узкие случаи описываются (объясняются) туманно. Слабое место в парадигме СТЭ, как об этом говорят ее критики (Гродницкий, 2000; Расницын, 2002) заключается в том, что с ее позиций видообразование является почти автоматическим следствием изоляции при обособлении (превращающейся в изолированную) какой-либо популяции, но таких популяций может быть несметное количество во многих ситуациях. Теоретически вид становится совершенно неустойчивым.

Разделение видов исторически долговременной преградой или переселение через кратковременно открывшийся проход, занос через водную преграду, несомненно может приводить и обычно приводит к викарному разделению вида (чистый кладогенез). Напротив, гипотеза о краевых изолированных популяциях с дрейфом

генов и с принципом основателя главным образом представляет интерес только как микроэволюционный феномен. Значительное число видов постоянно существует по всему ареалу или на большей его части как система изолятов, но, тем не менее не распадается на соответствующее число викарных видов. Так например, виды, связанные с солончаками естественно имеют мозаичный ареал и вопрос о том, как они смогли расселиться, часто весьма труден для разрешения. То же относится к населению изолированных песчаных массивов.

Идея краевых изолированных популяций как зачатков новых видов входит, наконец, в противоречие с распределением эндемичных видов по биогеографическим выделам, в которых обычно и естественно можно различить центральное, наиболее богатое ядро и обедненную периферию. Получится, что идея краевых изолятов предполагает, что виды фабрикуются в одном месте, а будут существовать в другом. Краевые популяции, по-видимому, попадают в русло видообразования только тогда, когда они оказываются в авангарде расселения вслед за изменяющимися, расширяющимися подходящими природными условиями.

Видовой морфотип, видовая биосистема, весьма устойчивое образование, его устойчивость не является прямым продолжением микроэволюционного броуновского движения мелких признаков (отличий, вариантов) и не связана прямо с единообразием — разнообразием фенотипа. Можно даже говорить о групповой различной видообразовательной устойчивости отдельных эволюционных ветвей невысокого таксономического ранга, чаще это род или группа близкородственных родов. Для примера можно взять достаточно родственные группы, живущие в сходных условиях и, тем не менее, по-разному относящиеся к викарному видообразованию.

Природа не ставит чистых опытов, поэтому из реальных последовательностей эволюционных событий трудно вычленить компонент, свидетельствующий о проявлениях, определяемых уровнем видообразовательной способности — низкой или высокой. Эволюционной цепи событий почти всегда можно дать несколько различных толкований из-за невозможности получить достаточный набор ключевых фактов. Рискну предположить, что в семействе лошадей, представители, мигрировавшие из первичного центра (Северная Америка), обладали низкой видообразовательной способностью — имели высоко стабилизированный эпигенотип и т. п. Гиппарионы (*Hipparion*, *Stylohipparion*) проникли в Старый Свет и потом вымерли, настоящие лошади (*Equus*) проникли в Старый Свет позже и дали здесь умеренную радиацию, не выйдя за рамки рода. На грани плиоцена и плейстоцена лошади проникли в Южную Америку (не менее двух ветвей, в том числе *Equus*) и в конце плейстоцена вымерли по неизвестным причинам, открытые пространства (саванны и степи) Южной Америки остались без эквид (Симпсон, 1983; Кэрролл, 1993). Современники лошадей антилопы (сем. Bovidae), обитающие вместе с ними в Азии и Африке, между тем раздробились на множество большей частью олиготипных и монотипных родов.

## 5.2. АВТОТОМИЧЕСКОЕ И АЛЛОТОМИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Главный вопрос видообразования можно сформулировать так: способен ли вид на самодифференциацию с разделением на два без предварительного внешне-го механического разъединения, то есть **автотомически**, или видообразование (кла-

догенетическое) возможно только в результате внешней дизъюнкции — **аллотомически**. В автотомический тип видообразования попадает аллопатрическое видообразование путем самодифференциации и симпатрическое видообразование.

Следствием аллотомии является плоская эволюция — умножение одинаковых видов, прогрессивная эволюция таким путем или невозможна или отодвигается исключительно на филетическую фазу. Если вдуматься, аллопатрическое викарное видообразование в плане большой эволюции вообще является ее побочным продуктом, своего рода топтанием на месте (кладогенез без анагенеза). Автотомия подразумевает разделение исходного вида на два вследствие нарастающего приспособления к двум вариантам внешней среды, завершающегося разрывом — видообразованием. В этом случае кладогенез идет рука об руку с анагенезом, образуются два разных вида, в том смысле, в каком при аллотомии образуются два одинаковых. Сама по себе автотомия не вступает в противоречие с филетической стороной эволюции. Если дизруптивный отбор способен организовывать внутривидовую дифференциацию, то в принципе нет препятствий для завершения этого процесса видообразованием, количество и распределение видов в природе говорит с тем, что это именно так и есть.

Вопрос о возможности симпатрического видообразования и его формах подробно рассмотрен в монографии В.В. Гриценко, А.Г. Креславского и др. (1983) “Концепции вида и симпатрическое видообразование”.

### **5.3. АЛЛОПАТРИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ ПУТЕМ САМОДИФФЕРЕНЦИАЦИИ**

Классическое географическое видообразование представляется как разделение ареала исходного вида на части механическими барьерами, с последующим возникновением эндогенных механизмов изоляции. Это реальный механизм, но совершенно недостаточный для возникновения того видового разнообразия на практически любой территории, которое мы наблюдаем. Особенно ясно решительная недостаточность барьерного видообразования проявляется на континентах в экваториальной концентрации биотического разнообразия. При таком разнообразии следовало бы ожидать какой-то особой насыщенности тропиков механическими барьерами. Между тем, огромные территории тропиков приходятся на равнины — например бассейн Конго, бассейн Амазонки. Далее, рельеф Земли в первом приближении аэонален, а движение континентов происходит не вдоль параллелей, а как угодно. Какая свистопляска скачущих барьеров должна была бы иметь место при отсутствии других форм видовой изоляции, кроме механическо-барьерной для обеспечения реального видового разнообразия!

Нельзя сомневаться в том, что причиной видообразования по аллопатрическому типу служит также внутривидовая географическая дифференциация исходного вида без механической изоляции. Даже в абиотической среде определенные градиенты могут порождать квантованное (провинциальное) подразделение пространства, т. к. только некоторые пороговые значения градиентов могут требовать перестройки каких-то адаптивных реакций, норм, более резко это проявляется через биотическую среду. В пределах распространения какого-либо вида возникают гео-

графические варианты адаптивной нормы, возможно сначала как новообразование в центре ощущаемых видом провинций, но затем распространяющиеся вширь до встречи с аналогично развивающимися другими вариантами видовой нормы — образуются подвиды и в конечном счете узкие полосы межподвидовой интерградации. Эти подвиды могут затем перейти в виды без всяких механических барьеров, благодаря действию дизруптивного отбора.

Разительный пример, не объяснимый с позиций монополии барьерного аллопатрического видообразования, представляет фауна рода *Drosophila* на Гавайских островах — там насчитывается около 1300 эндемичных видов рода (цит. по: Гриценко и др., 1983), т. е. видов по 200 на один остров (больших островов в архипелаге 7). Ко всему прочему эти виды имеют различную пищевую специализацию. Значит ради барьерного аллопатрического видообразования надо разгородить каждый остров на двести выгородок или подгопить так, чтобы из воды торчало 200 изолированных скал и еще на них распределить дифференцированно пищевые субстраты. Объяснение с помощью многократной инвазии также не подходит — этому противоречат данные генетики, говорящие об их взаимном тесном родстве, и необходимость допущения несметных полчищ дрозофил целенаправленно переселяющихся на Гавайи. Ирония ситуации заключается еще в том, что против аллопатрического видообразования свидетельствует *Drosophila*. Если бы дело было (на островах, на Гавайях etc.) в физических барьерах, то в числе эндемичных видов у разных представителей должна бы была еще проявляться кратность числа эндемиков и верхний предел.

Для объяснения обилия близких видов на океанических островах, уединенных горах и в глубоких озерах существует уже упоминавшаяся гипотеза многократного вселения (сколько вселений — столько и видов). Хотя это вполне вероятный процесс, однако он, по-видимому, занимает малое место в реальной эволюции островных и т.п. биот, таких как только что упоминавшиеся Гавайи. Так для Байкала М.М. Кожов (1962) приводит табличку со сравнением предполагаемого количества вселений с наличными видами, образовавшимися в результате этих вселений, в которой везде вторая цифра превосходит первую, иногда очень сильно (в сем. *Gammaridae* вселений 4–5, видов 239). Идея многократного вселения одного и того же вида вступает в противоречие с популярным принципом одна ниша — один вид. Если обособление до вида каждого вселенца требует времени, то, следовательно, вселения не могут к тому же идти слишком быстро одно за другим.

Не следует забывать, что многие представления о биологической эволюции, и, в частности, о видообразовании, формировались специалистами главным образом по позвоночным, особенно по млекопитающим и птицам, а потом стихийно воспринимались как общезоологические и общебиологические явления и закономерности, без скидок на специфику крупных, подвижных, теплокровных, “сообразительных” и т. д. существ. Симпатрическое видообразование у крупных животных, по-видимому, встречается реже, чем у мелких так как для них среда расчленена гораздо слабее — так например, все травоядные копытные полифаги, так как их пасть нередко шире, чем растения, которые они поедают. Кроме того, для поддержания существования им нужны обширные территории: сайгаку, например, для

нормального индивидуального существования желательное совместное наличие зон степей и пустынь и т. д.

Убедительные примеры видообразования без физических преград можно привести в отношении поэтажного видообразования в больших озерах, например в Байкале (Кожов, 1962), Каспии (Старобогатов, 1970), Танганьике. В озере Танганьика наблюдается большое количество близких эндемичных видов, живущих вместе (симпатрически). Смехотворное объяснение этому феномену пытается найти анализирующий его специалист, стоящий на ортодоксальных позициях барьерного аллопатрического видообразования (Brooks, 1950); он пытается найти в озере много (по числу видов?) заливчиков, которые могли послужить инкубаторами этих видов, затем вышедших на просторы самого озера.

В горах восточной Африки представлена эндемичная монофилетическая группа древовидных крестовников — подрод *Dendrosenecio*, 19 видов которого — доминанты в верхних поясах гор этого района (2800—4400 м). На изолированных горах (потухших вулканах) Элгон, Кения, Килиманджаро имеется по три эндемичных вида на каждой, сменяющих друг друга снизу вверх. Считается, что до каждой из этих гор в ледниковый период добралось по одному (и тому же?) виду с массива Рувензори, где эта группа сформировалась ранее. На Рувензори также имеется три своих вида, также сменяющих друг друга по высоте и еще несколько в той же горной системе (Humbert, 1934; Nauman, 1935; цит. по: Jeannel, 1950).

По-видимому, во всех этих случаях расширяющийся диапазон осваиваемых условий на фоне идущей специализации к его поэтажным вариантам просто рвет исходный вид на соответствующие части.

#### 5.4. СИМПАТРИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Неопровержимый пример симпатрического видообразования мух рода *Drosophila* на Гавайях уже был приведен выше (см. стр. 234). Если для гавайских улиток там достаточно механических барьеров, то их нет для хорошо летающих дрозофил.

Для примера видообразования через дизруптивный отбор рассмотрим пару симпатрических сестринских видов мух-хлоропид рода *Platycephala*, живущих в тростнике, образ жизни которых выяснен Э.П. Нарчук (1987). Один вид (*P. planifrons*) живет в растущих надземных побегах тростника, другой (*P. umbraculata*) заселяет подземные но высовывающиеся из земли диапаузирующие побеги. В остальном места питания и тип пищи одинаковы у обоих видов. Автор приводит соотношение этой пары видов как пример ухода от конкуренции путем разделения исходной ниши исходного вида, но где здесь уход от конкуренции, если оба вида угнетают одно и то же растение (один индивид)? Если же численность этих видов в природе невелика, то они не конкурируют потому, что не сталкиваются на одном растении. Наиболее вероятной причиной распада на два вида была растущая несовместимость специализации личинок на развивающихся надземных и спящих подземных конусах роста. Возможно, аналогичную природу имеет пример, приведенный Майром и работы Р. Вагнера (Майр, 1968: 76), когда два близких вида рода *Drosophila* (*D. mulleri* и *D. eddrichi*) живут в плодах *Opuntia*, но потребляют разные грибы, собирающиеся содержимое этих зрелых плодов.

В большинстве случаев или всегда разделение ниши у близких видов, трактуемое обычно как уход от конкуренции, объясняется нарастанием несовместимой в рамках одного вида специализации к двум вариантам местообитаний или вариантам их использования без привлечения конкуренции. Иначе говоря, видообразование как итог разделения ниш, а не дележ ниш после распада одного вида (по какой причине?) на два, занимающих одну и ту же нишу.

Можно привести еще один пример видообразования (его результатов) уже из моей практики, который трудно объяснить как продукт аллопатрического процесса. В роде *Handianus* (Cicadellidae), обильном в степях и пустынях Казахстана, симпатрические виды имеют радикально разную узкую пищевую специализацию, они олигофаги (узкие — в пределах одного рода растений) на представителях разных семейств растений, притом семейств неблизкородственных. Сверх того, встречаются виды со сходной специализацией, но в части случаев они не являются ближайшими родственниками друг друга, сестринскими видами. В подрод *Dlabolia* входят виды олигофаги с эфедры, с бобовых, со сложноцветных, с розоцветных, со свинчатковых, с маревых. В этом же роде в других подродах есть олигофаги злаков (*Pycnoides*), олигофаги злаков только в личиночной фазе (*Ephemerinus*) и, по-видимому, просто полифаги (*Usuironus*). Все кормовые растения видов подрода *Dlabolia* живут рядом, часто в одной стадии, то есть вместе — каков должен быть механизм перехода и как формировалась видовая изоляция? Можно привести примеры родов, где чередуются полифаги и олигофаги, но здесь хотя бы сам переход или сокращение круга кормовых растений до одного представить проще.

Можно твердо говорить, что по крайней мере у мелких животных симпатрическое видообразование занимает в эволюции большое место или преобладает.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ахметьев М.А. 1987. Кайнозойские флоры // Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра. С.354–376.
- Быков Б.А. 1957. Геоботаника. Алма-Ата: изд-во АН КазССР. 382 с.
- Гиляров А.М. 2002. Почему процветают виды-вселенцы? // Природа. № 10. С.86.
- Грант В. 1991. Эволюционный процесс. М.: Мир. 488 с.
- Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. 1983. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: изд-во МГУ. 193 с.
- Гродницкий Д.Л. 2000. Две теории биологической эволюции. Красноярск: Сибирское отделение РАН, ин-т леса им. В.Н. Сукачева. 180 с.
- Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография. Географическое распространение животных. М.: Прогресс. 520 с.
- Емельянов А.Ф. 1967. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям // Нарчук Э.П. (ред.). Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука. С.28–65.
- Еськов К.Ю. 1994. О макробиогеографических закономерностях филогенеза // Розанов А.Ю., Семихатов М.А. (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра. Вып.1. С.199–205.
- Еськов К.Ю. 2000. История Земли и жизни на ней. М.: МИРОС-МАИК. Наука-Интерпериодика. 352 с.

- Жарков М.А. 1994. Зоны экваториального осадконакопления и аридные пояса триаса и мела // Розанов А.Ю., Семихатов М.А. (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра. Вып.1. С.258–264.
- Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов трахейных и хелицерных // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.165. 200 с.
- Жерихин В.В. 1993. Природа и история травяных биомов // Карамышева З.В. (ред.). Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб.-М.: Ин-т географии РАН, Ботанич. ин-т РАН, Росс. ботанич. общ-во. С.29–49.
- Квасов Д.Д. 1980. Изменения климата в Южном полушарии // Природа. № 4. С.90–93.
- Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. М.: изд-во АН СССР. 316 с.
- Кэррол Р. 1993. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т.3. М.: Мир. 310 с.
- Левченко В.Ф. 1993. Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука. 384 с.
- Левушкин С.И. 1982. Проблема островных фаун в свете отношений биогеографии и экологии // Кусакин О.Г. (ред.). Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С.26–52.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 598 с.
- Мейен С.В. 1987а. Основы палеоботаники. М.: Недра. 403 с.
- Мейен С.В. 1987б. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. Т.48. Вып.3. С.291–309.
- Нарчук Э.П. 1987. Злаковые мухи (Diptera: Chloropidae), их система, эволюция и связи с растениями // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т.136. 280 с.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Попов М.Г. 1983. Происхождение и эволюция покрытосеменных растений // Попов М.Г. Избранные труды. Киев: Наук. думка. Ч.2. С.281–290.
- Разумовский С.М. 1971. О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор // Бюл. Главн. Бот. сада АН СССР. Т.82. С.43–51.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. о-ва. Т.73. 107 с.
- Рафес П.М., Динесман Л.Г., Перель Т.С. 1964. Животный мир как компонент лесного биогеоценоза // Сукачев В.Н., Дылис Н.В. (ред.). Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. С.216–299.
- Северцов А.Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции // Северцов А.Н. Собр. соч. М.-Л.: изд-во АН СССР. Т.5. 536 с.
- Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Иностран. лит. 358 с.
- Симпсон Дж.Г. 1983. Великолепная изоляция. М.: Мир. 256 с.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. Л.: Наука, Лен. отд. 372 с.
- Сукачев В.Н. 1964. Динамика лесных биогеоценозов // Сукачев В.Н., Дылис Н.В. (ред.). Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука. С.458–486.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Чернов Ю.И. 1988. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. Т.78. Вып.10. С.1445–1458.
- Чумаков Н.М. 1997. Теплая биосфера // Природа. № 5. С.66–80.
- Brooks J.L. 1950. Speciation in ancient lakes // Quart. Rev. Biol. Vol.5. No.1. P.30-60; No.2. P.131-176.
- Brown J.H., Gibson A.C. 1983. Biogeography. St. Luis, Toronto, London: The C.V. Mosby Co. 643 p.
- Jeannel R. 1950. Hautes montagnes d'Afrique vers le neiges éternelles sous l'équateur. Paris: Édition du Muséum. 253 p.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. // Quant. Biol. Vol.22



P.415–427.

- Mac Arthur R.H., Wilson E.D. 1967. The theory of island biogeography. Princeton. New Jersey: Princeton Univ. Press. 203 p.
- Myers G.S. 1960. The endemic fish fauna of lake Lanao and the evolution of higher taxonomic categories // *Evolution*. Vol.14. No.2–3. P.323–333.
- Rensch B. 1960. Evolution above the species level. N.Y.: Columbia Univ. Press. 483 p.
- Sewertzoff A.N. 1931. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena: Gustav Fischer. 371 S
- Simpson G.G. 1944. Tempo and mode in evolution. N.Y.: Columbia Univ. Press. 237 p.
- Willis J.C. 1922. Age and area: a study in geographic distribution and origin of species. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 259 p.
- Zimmerman E.C. 1948. Homoptera: Auchenorrhyncha // *Insects of Hawaii*. Honolulu: Univ. Hawaii Press. Vol.4. 7+268 p.

## **Evolution of the terrestrial biota from the standpoint of biogeography**

**A.F. Emeljanov**

*Zoological Institute, RAS*

The geographical space (size of the territory, climate, relief, etc.) has evident stimulating or hindering influence upon macroevolution. That determines the exogenous stipulation of evolution. However, the geographic space affects the ready endogenous moving process. The significance of the endogenous component of evolution cannot be detected by the geographic method.

There is an indubitable positive dependence between the richness of the biota and the degree of favorableness of the natural environment: thermal conditions and humidity guarantee, uniformity of the seasonal rhythmic, etc. Such a dependence in the exaggerated form is reflected in the conception of equatorial pump (macrotaxa originate in the equatorial belt). The scale of evolution (classogenesis, ordogenesis, familiogenesis, etc.) and its rate reduce in parallel to deterioration of natural conditions; additional limitation is imposed the geological time.

The diversity of environment on a certain territory and its size are also connected positively with the results of macroevolution. One might speak about macroevolutionary creative potential of any natural conditions.

Relicts are not common in tropics. When the evolution runs with maximum rate, biotic conditions change as a whole and the original conditions for relicts disappear.

The conceptions of ecological niche and interspecific competition are very significant for understanding the geographical component of evolution. The ecological niche is understood in two ways, and different roles are attributed to the interspecific competition. The e- niche is recognized as the typological position in the biocoenosis, which may be occupied or free, i.e. niche as repository, or as the implaceable (after Hutchinson and others), i.e. niche as presence of a particular species in a particular coenosis. The term "econiche" should be retained in the first sense. For the second notion, which does not match the main sense of the word niche, I propose another term, e.g. "ecosoma".

The definitiveness of econiche as repository is stipulated by the common typological structure of biocoenoses, which was formed historically, and the main functions in the biocoenosis can be executed only by a rather limited and definite spectrum of interrelated biomorphs. A biomorph is not an accidental sum of heterogeneous organs, which are not united arbitrarily, but selected as a harmonious whole.

The conception of niche-ecosoma postulates the absence of vacant niches and, hence, "dense packing of niches", which leaves no place for new colonists (if any colonist is implanted, the old holder of the niche is displaced) and proclaims the obligatoriness of interspecific competition. This conception cannot account for the incomplete utilization of the main life resources, which normally take place in the nature (for instance, the terrestrial phytophages alienate about 10% of primary production on the average, and only 2% in forests). The incomplete utilization of present resources remits the competition. Competition is not a necessary or important factor of evolution. Probably, obligatory competition for space can be assumed only for macrophytes, but they have no distinct delimitation (overlap) of specific niches.

In case of incomplete utilization of resources, one niche can be occupied by arbitrary number of species, which do not reach in sum the critical quantity. The notion of complete biocoenosis becomes less distinctive and less productive.

Macroevolution occurs owing to appearance of new opportunities in the course of environment alteration partly determined by the evolution itself. The metaphor of supplanting (species from a biocoenosis) absolutely does not suit description of macroevolution. In the course of macroevolution, the new natural conditions are assimilated by means of passive expansion, i.e. accidental hit in new conditions and implanting here. There is no supplanting, no flight, but rather attraction of new conditions.

“Landing” into new conditions, species temporarily escape the pressure of phytophages (plants), predators and parasites (animals), and possible competition. Release of biotic pressure permits survival of such mutations, which would be lethal in the primary environment. It is most evident that this mode of evolution is accomplished in isolated oceanic islands of tropical zone. Similar processes occur in isolated high mountains and large long-living lakes.

During geological time on the Earth, the epochs of universal warm and humid climate (tropical and quasitropical) alternate with epochs of strong differentiation, when the area of warm and humid climate decreases and areas different cold and dry climates arise. The humid tropical elements can be considered permanent.

The cold and dry climates are geologically temporary, but of long duration: tens Myr. Arising cold and dry regions are occupied by selected and modified, mostly azonal elements from areas neighbouring the evolutionary focus. Endemism as a result of macroevolution in such regions may attain the family level with mass speciation and formation of genera.

Up to the last time, dominated the notion that speciation is realized by allopatric way and is allowed only by external barriers. This conception strongly contradicts the species richness of faunas and floras of most territories. The evolution is put in dependence on the presence or absence of mechanic barriers, or, better to say, depends on too frequent appearance and disappearance of such barriers. It may be ascertained that the conception of sympatric speciation acquires the right of existence. The normal possibility of sympatric speciation in a narrow sense is of principal importance. The geographic speciation can take place under the influence of mechanic barriers (allotomic speciation) or by the means of self-division without external barriers (autotomic speciation); the sympatric speciation is, accordingly, always autotomic. The isolation in itself does not lead automatically to speciation. One may speak about different ability to speciation in different phyletic groups, even close genera.