

УДК 573.7+575.8+574.4

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ – ЗАЧЕМ И ПОЧЕМУ? II. ПОИСКИ СИНТЕТИЧЕСКОГО ОБЪЯСНЕНИЯ

© 2018 г. Э. Лекавичюс

*Центр естественных наук
LT-08412 Литва, Вильнюс, ул. Академиос, 2
E-mail: elekevicius@gmail.com*

Поступила в редакцию 06.03.2017 г.

В первой статье настоящей серии основное внимание я уделял характеру связей между организмами. Пришел к выводу, что в природе “борьба” уравнивается биотическим притяжением, взаимозависимостью. Следовательно, индивиды и виды не могут быть свободными и в своей эволюции, взаимозависимость должна присутствовать и здесь. Более того, должно происходить не только вытеснение менее конкурентоспособных генотипов и видов, но и стимулирующий сам себя рост биологического разнообразия. С целью проверки этих предположений здесь я излагаю новейшие представления о том, как появилась жизнь и происходила сборка круговорота веществ и экологических пирамид на палеозойской суше. Эти сведения сопоставляю с данными о ходе первичной сукцессии на о-вах Кракатау и Сёртси, а также Гавайях.

В итоге я прихожу к следующим выводам. Сборка экосистем начинается с появления продуцентов и/или детрита. Продуценты сразу же становятся пустующими нишами, делающими возможным появление биофагов первого порядка. Такими же нишами становится и детрит, что является условием для эволюции (при сукцессии – вселения) детритофагов. С их появлением начинает осуществляться круговорот веществ, функционированию экосистемы сообщается необходимая, хотя и минимальная, стабильность. В свою очередь биофаги первого порядка, едва появившись, стимулируют появление типичных хищников. Процесс сборки заканчивается вселением или эволюцией хищников верхних трофических уровней. Ввиду этого самоорганизация экологического сообщества идет ускоряющимися темпами. Причем последовательность сборки мало зависит от того, осуществляется ли она посредством иммиграции, путем эволюции или смешанным способом. “Онтогенез” сообществ в определенном смысле повторяет их “филогенез”. В начале пермского периода, по завершении сборки и истощении запаса пустующих ниш, эволюция шла и далее, но при этом учащались случаи конкурентного вытеснения. Беспрецедентный рост разнообразия насекомых-фитофагов в последующие геологические периоды скорее всего говорит об еще одном способе роста разнообразия – дроблении ниш.

Видовому разнообразию в обязательном порядке суждено принять вид трех “функциональных царств”, а внутри них – более или менее инвариантного набора гильдий и трофических уровней (явление функциональной конвергенции экосистем). Тяга сообщества к надлежащей организации особенно ярко проявилась при заселении Гавайев, когда эволюция в спешном порядке произвела малоприспособленные эрзацы из мало пригодного для этого материала. При занятии пустующей ниши виды не только избегают конкуренции, но и своим появлением повышают видовое разнообразие сообщества. Более того, заняв эту нишу, они способствуют стабильности сообщества, приближая его к надлежащей организации. Таким образом, в ходе эволюции виды накапливают признаки двоякого рода. Одни из них повышают их конкурентоспособность. Другие выгодны не только отдельным видам, но и сообществу в целом. Ввиду двойственности накапливаемых признаков целесообразно признать существование двух эволюционных линий – не только эволюции видов, но и эволюции экосистем.

DOI: 10.7868/S0044459618030041

В первой статье настоящей серии мною был сделан набросок функционального объяснения того, почему существует так много генотипов и видов. В настоящей статье речь должна по логике вещей пойти о причинном объяснении. Иначе говоря, предстоит обобщить наше знание того, как

это многообразие появляется в ходе эволюции или сукцессии.

Казалось бы, непосредственные механизмы кладогенеза, или расщепления видов, более или менее известны. Можно упомянуть, например, вполне зрелые концепции, такие как понятие

об аллопатрическом, симпатрическом, парапатрическом и перипатрическом видообразовании (Майр, 1974; Futuyma, 2005), концепцию коэволюции (Erlach, Raven, 1964; Thompson, 1989; Futuyma, 2005), а также понятие об адаптивной радиации (Simpson, 1953; Schluter, 2000; Dieckmann et al., 2004). Вроде бы ясно, что для кладогенеза решающее значение имеет наличие пустующих экологических ниш (Simpson, 1953). Они могут образоваться с появлением новых ресурсов 1), занятием новых мест обитания 2), исчезновением хищников или паразитов 3). И наконец, быстрому видообразованию могут способствовать ключевые инновации (англ. key innovations), т.е. такие, которые сообщают их обладателям решающие преимущества перед конкурентами.

Однако цель данной статьи состоит в выявлении сил, которые порождают не просто разнообразие, а определенное разнообразие. Почему, например, каждый раз на незанятых пространствах со временем появляются близкие наборы гильдий, в принципе те же круговороты веществ и схожие экологические пирамиды? Можно ли эту сборку экосистем называть самосборкой, идет ли она самоускоряющимися темпами и как с этой сборкой связана эволюция разнообразия видов? Словом, в этой статье речь пойдет о силах, ограничивающих и направляющих эволюцию разнообразия тем, а не иным путем.

Нельзя утверждать, что на этом поприще ничего не делается. Несколько десятилетий назад начали появляться теоретические работы, в которых сообщалось, что разнообразие видов может стимулировать само себя, ибо как только эволюционировавшие организмы занимают пустующие ниши, они сами тут же становятся свободными нишами для своих будущих врагов, потребителей. Некоторые авторы даже полагают, что именно таким образом можно объяснить эволюционную сборку экологических пирамид и круговоротов веществ (Stanley, 1973, 1976; Walker, 1980; Левченко, Старобогатов, 1990; Lekevičius, 2002, 2009; Лекавичюс, 2003). Со всем недавно были получены прямые указания на наличие такой возможности: интродукция яблонь в Новый Свет, произошедшая в XVII в., повлекла за собой появление нового вида местных мух р. *Rhagoletis*, который стал специализированным вредителем яблонь. Это в свою очередь стимулировало видообразование у паразитоидов р. *Diachasma*, появился новый вид, предпочитающий в качестве хозяина использовать только что обособившийся вид мух (Forbes et al., 2009). Это явление называют по-разному (Марков, 2009; Markov et al., 2010; Forister, Feldman, 2011): “цепной реакцией” видообразования, филогенетическим каскадом (англ.

phylogenetic cascade), последовательным видообразованием (англ. sequential speciation), автокаталитическим, или самоускоряющимся, видообразованием. Жаль только, что в этой области царит большая путаница вокруг основополагающих понятий, таких как ниша, адаптивная зона, внешняя ниша (англ. environmental niche), пустующая ниша (англ. vacant/unoccupied/free niche) и также “экопространство” (англ. vacant/unoccupied/free ecospace), экологическая лицензия, экологическая возможность (англ. ecological opportunity), экологическое освобождение (англ. ecological release) и целого ряда менее значимых (Lekevičius, 2009). Те же вещи часто называются по-разному, а вроде бы совершенно разные – одинаково. Исследователи, предпочитающие, например, понятие экологической возможности, “не замечают” работ, в которых используется понятие пустующей ниши или “экопространства”. Для теоретика, ищущего путей к синтезу, работа в таких условиях превращается в бег с нарочно выставленными препятствиями.

В контексте целей настоящей статьи возникают следующие вопросы методологического плана. Может ли полученный мною набросок функционального объяснения биологического разнообразия быть использован для получения причинного? Иными словами, можем ли мы законы функционирования при надобности включать в эксплананс объяснений, касающихся процессов развития, и тем самым получить условно полные, или синтетические, объяснения? А может, эти объяснения стоят обособленно друг от друга, так же как и соответствующие области – биология функционирования и биология развития? Думается, что такое объединение не только возможно, но и необходимо (Лекавичюс, 1985). Никакой альтернативы для получения синтетической картины не предвидится. Впрочем, эта процедура имеет свое название – принцип актуализма. В науку его ввел Дж. Хаттон, а применил другой крупный геолог, Ч. Лайелл, друг Дарвина. Многим из нас этот принцип знаком как формула “настоящее есть ключ к познанию прошлого” или “меняются организмы, но не законы природы”. Применял этот принцип и Дарвин. Он своими глазами наблюдал внутривидовую изменчивость и борьбу за существование и распространил понятия о них на геологическое прошлое. Однако фактами, которые оправдали бы такую процедуру, он располагать не мог. Ими не располагаем и мы. Тем не менее я считаю данную процедуру оправданной. Так что закономерности эволюции, выражаясь фигурально, можно обнаружить прямо под нашими ногами, они присутствуют в повседневной жизни популяций

и сообществ. Допустим, мы уяснили, что в природе “борьба” уравнивается взаимозависимостью. Значит, виды не могут быть свободными и в эволюции, взаимозависимость должна присутствовать и здесь. Более того, должна присутствовать не только тенденция снижения разнообразия за счет вытеснения менее конкурентоспособных генотипов и видов более приспособленными. Присутствие взаимозависимости предполагает как раз обратное – стимулирующий сам себя рост биологического разнообразия. Пусть это будет пока лишь предположением.

Представляется целесообразным выяснение хода и механизмов роста видового разнообразия начать не прямо с эволюции, например с заселения суши в палеозое, а, скажем, с первичной сукцессии. Эта стратегия кажется тем более оправданной, что сукцессия изучена куда лучше, нежели эволюция. Как промежуточную между этими двумя способами сборки сообществ я возьму историю заселения Гавайев, наиболее изолированных островов на Земле.

ВУЛКАНИЧЕСКИЕ ОСТРОВА ВБЛИЗИ ОТ ИСТОЧНИКА ВИДОВ

С тех пор как американский ботаник Коулз (Cowles) описал первичную сукцессию, имевшую место на дюнах Мичиганского озера, прошло 117 лет. За это время данный способ самосборки сообществ был изучен весьма досконально. Имеется не менее десяти гипотез относительно возможных механизмов первичной сукцессии. Обсуждать их здесь, однако, не стоит. Остановлюсь лишь на некоторых аспектах, которые редко подчеркиваются экологами, имеют прямое отношение к нашей теме и меньше всего вызывают сомнение.

Еще Ч. Элтон (1960) подчеркивал, что быстрому увеличению видового разнообразия на островах вулканического происхождения способствует наличие пустующих ниш на начальных стадиях сукцессии; по мере того как их число уменьшается, успешное внедрение новых иммигрантов становится менее вероятным. Здесь необходимо остановиться и дать определение некоторым понятиям. Будем считать (Lekevičius, 2009), что пустующая ниша – это потенциально доступные ресурсы энергии и/или веществ, пока не имеющие потребителей. Такими ресурсами может быть солнечный свет, биогены, детрит и даже живые организмы, конечно, только при условии, что эти ресурсы никем не потребляются. При наличии большого числа потенциальных ниш имеем адаптивную зону. Скажем, на только что застывшую лаву

и вулканический пепел можно смотреть как на множество пустующих ниш, адаптивную зону, ждущую первых продуцентов (но никак не детритофагов, хищников или паразитов). Занятие адаптивной зоны эволюционным путем идет весьма быстро с образованием большого числа видов – тогда можно говорить об адаптивной радиации (Simpson, 1953). При сукцессии же занятие предсуществующих пустующих ниш и создание новых идет в основном посредством простой иммиграции.

В качестве примеров возьмем первичную сукцессию на островах вулканического происхождения. Сначала обсудим ситуацию, когда заселяются острова, находящиеся вблизи (на расстоянии до нескольких десятков километров) материка или другого источника видов. Один из таких случаев – сукцессия на острове-вулкане Кракатау (настоящее название – Раката), расположенном между Явой и Суматрой. Беспрецедентное по силе извержение вулкана в 1883 г. уничтожило всякую жизнь на острове. С тех пор неоднократно велись наблюдения за восстановлением этой тропической экосистемы. Еще лучше изучены начальные стадии первичной сукцессии на о-ве Сёртси (Surtsey) близ Исландии. Этот остров появился в результате извержения в 1963 г. Наряду с вполне понятными различиями между ходом заселения того и другого острова существуют и определенные общие черты, и я сосредоточу внимание на них.

Наиболее заметная закономерность, на которую следует обратить внимание, касается соотношения между актами иммиграции, с одной стороны, и колонизацией – с другой. Очередность появления живых организмов на безжизненном острове определяется в основном их способностью к расселению, которая никак не коррелирует с возможностью успешной колонизации. Иммиграция подвластна случаю, чего не скажешь про колонизацию – ей характерна некая очередность, детерминация. Организмы не могут выжить без своей ниши, особенно в отсутствие подходящих источников пищи. Функциональная зависимость порождает зависимость при развитии. Поэтому первые прибывшие погибают массово, успешно вселяются лишь единицы.

Теория предсказывает, что заселение вулканических островов должно начинаться с появления на них продуцентов: цианобактерий, водорослей, лишайников, мхов, а позже и сосудистых растений. Дальше должны следовать фитофаги, детритофаги, а затем и хищники. Причем вселение должно идти ускоряющимися темпами, ибо только что поселившиеся колонизаторы автоматически становятся,

согласно нами принятой терминологии, пустующими нишами для своих потребителей. Те, по прибытии, открывают возможность вселения представителей еще более высокого трофического уровня. Такая картина наращивания биологического разнообразия и сборки экосистем в общем виде подтверждается эмпирическими исследованиями (Bush, Whittaker, 1991; Wilson, 1992; Thornton, 1996; Whittaker et al., 1999). Например, в 1886-м г., спустя всего три года после извержения Кракатау, исследователи обнаружили 13 видов злаковых трав и кустарников, в 1897 г. — 49 видов, а в 1928-м — около 300. Спустя столетие после извержения на острове присутствовало больше 600 видов беспозвоночных, 30 видов наземных птиц, среди них — всеядные и хищные, 2 вида крыс, 9 видов летучих мышей и столько же пресмыкающихся, включая варанов.

Схожую картину вселения нашли и на Сёртси (Frederiksen et al., 2001; Olafsson, Ingimarsdottir, 2009; Magnusson et al., 2009). Не прошло после появления этого острова и полстолетия, как на нем нашли приют не только 69 видов сосудистых растений, но и многие привычные для Исландии виды протистов, нематод, насекомых и клещей, а также некоторых морских и наземных птиц. Среди последних особенно сильное положительное влияние на видовое разнообразие оказало образование нескольких колоний чаек. Остатки пищи, погибшие тела и испражнения птиц стимулировали почвообразовательные процессы и рост разнообразия растений и детритофагов. Другой источник биогенов и детрита — это принесенные с суши сильными ветрами частички почвы. Кроме того, весьма вероятно, что птицы на остров с суши принесли многих мелких детритофагов, прилипших к ногам вместе с частицами почвы. После того как увеличились в числе детритофаги, эту адаптивную зону могли заселить и вновь прибывающие их потребители: хищные простейшие и такие же нематоды, многоножки, насекомые и паукообразные.

Заселение данных островов ускорил скорее всего и аэропланктон — путешествующие по воздуху мириады бактерий, протистов, цист, спор грибов, пыльцевых зерен, мелких семян, насекомых и паукообразных. Это явление наблюдается повсеместно (Wilson, 1992). В первое время после извержения большинство этих организмов, не найдя подходящих ниш, после прибытия на данные острова, конечно, погибали и превращались в адаптивную зону для тех из них, которые могли осуществлять функцию разлагателей. Можно полагать, однако, что со временем смертность аэропланктона уменьшалась до минимума ввиду

появления все новых ниш, пригодных для заселения этими вездесущими иммигрантами.

Ни на одном из этих двух островов сукцессия еще не завершилась, как не пришел конец и увеличению разнообразия видов. Хотя на Кракатау мы находим тропический лес, он намного беднее видами по сравнению с лесами близлежащих регионов даже с учетом занимаемой площади. Доминирование всего нескольких видов деревьев — феномен тоже нетипичный для близлежащей Явы или Суматры. Прибытие новых видов растений повлечет за собой и увеличение разнообразия высокоспециализированных фитофагов, особенно насекомых. За ними должны последовать и новые хищные виды. Исследователи прогнозируют (Bush, Whittaker, 1991; Whittaker et al., 1999), что для достижения равновесного состояния, или климакса, сообществу потребуется не менее нескольких сотен лет. Пока в этой экосистеме еще имеется небольшое число пустующих ниш, а среди занятых есть такие, обитатели которых когда-нибудь будут вынуждены уступить место лучше приспособленным пришельцам. То же самое, видимо, можно сказать и про Сёртси.

ВУЛКАНИЧЕСКИЕ ОСТРОВА ВДАЛИ ОТ ИСТОЧНИКА ВИДОВ

Теперь разберем крайний пример первичной сукцессии — заселение Гавайского архипелага, тоже вулканического происхождения. Ход заселения архипелага изучен неплохо, так что у нас есть хорошая возможность сравнить его с двумя только что изложенными примерами. От ближайшего материка (Северной Америки) он удален на расстояние в 3600 км. Возраст теперешних островов составляет 0.6–5 млн лет, некоторые более древние острова сейчас опять находятся под водой. Когда-то на этих погружившихся участках суши, видимо, присутствовала жизнь, часть которой могла перебраться на соседние острова. Климатические условия на архипелаге варьируют в очень широком диапазоне. Например, годовые осадки — от 450 до 13000 мм, температура воздуха — от тропической в низинах до крайне низкой на вершинах гор, достигающих 4.2 км высоты. Неудивительно, что тут можно найти аналоги почти всех биомов Земли, от скраба и тропического леса до тундры.

В отличие от первых двух примеров, в этом случае сборка экосистем за счет одной лишь иммиграции была затруднена. До поселения людей на архипелаге отсутствовали земноводные и пресмыкающиеся, а млекопитающие были представлены всего одним видом летучих мышей. Не было

и обычных для этих широт термитов, муравьев, тараканов, скорпионов (Howarth, 1990). Зато на островах обнаружены тысячи эндемичных видов как растений, так и животных (Ziegler, 2002; Price, 2009). Например, среди покрытосеменных Гавайев эндемичные виды составляют 90% (905 видов), а среди насекомых – 94% (5462 вида). В этом состоит главное отличие этого примера сукцессии от двух предыдущих. Исследователи сходятся на таком объяснении: из-за крайней изолированности островов пустующие ниши в некоторых случаях заполнялись посредством эволюции быстрее, нежели за счет иммиграции. Причем эволюция, точнее – диверсификация, шла необычайно быстрыми темпами.

Можно полагать, что жизнь на этих островах в начальном периоде была весьма бедной. Морские животные, посещающие острова, оставляли после себя аллохтонные вещества в виде детрита, он пополнялся за счет аэропланктона и, может быть, даже пыли, принесенной ветрами. Так что первыми поселенцами скорее всего могли быть лишь цианобактерии, одноклеточные водоросли, лишайники, мхи и папоротники, а из потребителей – бактерии, протисты, грибы и, может быть, некоторые легко переселяющиеся беспозвоночные. Возможно даже, что тогда на некоторых участках имелся и более или менее эффективный круговорот веществ, что должно было придать обществу функциональную стабильность.

Папоротники и цветковые растения Гавайев имеют индомалайское или американское происхождение. Многие семейства цветковых растений, обычных для тропиков, архипелага так и не достигли. Да и из достигших некоторые представлены всего несколькими видами. Например, до появления человека здесь произрастал всего один род пальмовых, в то время как на островах юго-западной части Тихого океана их число местами достигает 100. Орхидных на архипелаге тоже всего несколько видов, что опять не характерно для материковой флоры тропиков.

Одними из первых на островах около 15 млн лет назад появились лобелии, принадлежащие семейству колокольчиковых (Campanulaceae). Речь идет о всего одной особи или группе особей одного из видов, скорее всего травянистого (Ziegler, 2002; Givnish et al., 2009). Эта особь или их группа выжили и дали начало 125 эндемичным видам. Среди них есть как травы, так и другие формы: розеточные, суккулентные, эпифитные, вьющиеся, а также кустарники и деревья. Правда, это несколько странные деревья: их “древесина” необычайно мягкая, рост не превышает 9 м, растут они

чрезвычайно быстро, а время генерации (период от прорастания до первого цветения) составляет всего 5–10 лет; некоторые отличаются тем, что цветут всего один раз, после чего погибают. Словом, вроде бы деревья, да не совсем, настоящие эрзацы. Такое богатство видов лобелий иногда объясняется их ранним прибытием, куда более ранним, нежели иммиграция орхидных, их главных конкурентов.

Около 5 млн лет назад на островах появился один из видов астровых (сем. Asteraceae). За это время он продуцировал 30 новых видов (Carr, Kyhos, 1981; Baldwin, Sanderson, 1998). Как и в случае с лобелиями, нежное травянистое растение дало начало иным формам – рослым, причудливой внешности травянистым видам, лианам, кустарникам и крупным деревьям. Удивительно то, что при таком различии во внешности эти виды все-таки еще сохраняют способность к скрещиванию, что говорит, видимо, об их юности. На архипелаге ботаники обнаружили также 32 вида гвоздичных (эндемичный р. *Schiedea*, сем. Caryophyllaceae), среди которых есть и древесные формы, произошедшие, как полагают Балдвин и Вагнер (Baldwin, Wagner, 2010), от травянистого иммигранта. Нечто похожее произошло и с семенами одного вида фиалковых (сем. Violaceae), принесенных, как полагают, примерно 3 млн лет назад зимующими птицами из тундры дальнего востока Сибири (Ballard, Sytsma, 2000, хотя см. Baldwin, Wagner, 2010). Это мелкое травянистое растение дало начало 9 новым видам, среди которых есть и крупные кустарниковые. Как шутят ботаники, Гавайские леса были созданы колокольчиками, ромашками, гвоздиками и фиалками.

Такое изобилие и своеобразие эндемичных форм объясняется тем, что из-за нехватки подходящего материала довольно обычные для материков климатические и эдафические ниши были заняты необычными пришельцами, вернее – их наспех состряпанными потомками. Близкородственные виды заняли ниши, которые на материках обычно принадлежат представителям разных родов и даже семейств. Конечно, такому изобилию новых видов способствовала и чрезвычайная гетерогенность климатических и эдафических условий, затрудняющий обмен генами ландшафт и открытое море между рядом расположенными островами. Не может быть сомнения в том, что видовое богатство растений в этом случае было порождено богатством природных условий. Чисто теоретически можно себе представить и иную ситуацию: первые успешные колонизаторы начинают расширять свой ареал и по прошествии многих тысячелетий обзаводятся неимоверно широкой

нормой реакции, которая позволяет им, не дивергируя, более-менее равномерно рассредоточиться как в пределах острова, так и по всему архипелагу. Однако на деле произошло нечто обратное — возникло множество специализированных форм. Но вряд ли стоит сомневаться в том, что среди материковых форм нашлось бы много таких, которые легко вытеснили бы эти наспех созданные эрзацные виды. Возможно об этом свидетельствует и тот факт, что в некоторых местных биомах (горных лесах, сезонных влажных лесах, участках голой лавы) доминируют отнюдь не эрзацные виды — древесные *Metrosideros polymorpha* (сем. Myrtaceae) и *Acacia koa* (сем. Fabaceae). Хотя это и эндемы, их предки уже были древесными, когда достигли Гавайев 1.0–0.5 млн лет назад (Price, Clague, 2002).

С диверсификацией растений образовались новые пустующие ниши, пригодные для фитофагов и потребителей фитодетрита. И они прибыли и распространились, хотя не сразу. Дрозофилы на Гавайях, как полагают (Howarth, 1990; Ziegler, 2002), могли появиться примерно 25 млн лет назад, т.е. даже раньше лобелий. Но в то время, наверно, на островах уже присутствовали мхи, а также папоротники р. *Diellia* (Givnish et al., 2009), так что часть подходящих ниш уже присутствовала. Как полагают, хватило всего одного акта иммиграции для того, чтобы возникло около 1000 эндемичных видов дрозофил. Сейчас на Гавайях нет таких растений, соками или остатками которых не питались бы эти насекомые. Их специализация в отношении интенсивности света, температуры, влажности, рода детрита, а также потребляющих детрит бактерий и грибов впечатляет. Прямокрылые (отр. Orthoptera) — еще одна группа насекомых, вовлеченная в адаптивную радиацию на Гавайях. Она породила 240 новых видов, питающихся в основном детритом, падалью и плодами. Как полагают, они заняли ниши тараканов и муравьев, отсутствующих на архипелаге. Интенсивной диверсификации подверглись и долгоносики р. *Proterhinus* (сем. Curculionidae), их может насчитываться не менее 250 видов, все они — фитофаги. Необычайно много (свыше 500 видов) на Гавайях и бабочек р. *Hypostomota* (сем. Cosmopterigidae). Питаются они главным образом грибами, лишайниками, даже тканями растений и фитодетритом. Когда-то на Гавайях полное отсутствие крупных наземных фитофагов компенсировалось наличием 4 видов эндемичных нелетающих уток *moa-nalo* размером с гуся.

Что касается опылителей, то специалисты полагают, что их долгое время явно не хватало. Об этом свидетельствует хотя бы тот факт, что эту

функцию у насекомых, обычных на материке, переняли проникшие на острова предки Гавайских медососовых (сем. Meliphagidae) и цветочниц (подсем. Drepanidinae, сем. Fringillidae). Медососовые представлены 7 эндемичными видами, а цветочницы — 56. Найдя обилие пустующих ниш, как “своих”, так и “чужих”, медососовые и цветочницы дивергировали и стали опылителями еще раньше распространившихся лобелий (Cowie, Holland, 2008; Baldwin, Wagner, 2010). Цветочницы кормятся также насекомыми, фруктами и семенами, пищевая специализация у них выражена слабо. Почти все они — тоже эрзацные виды, и вряд ли выдержали бы конкуренцию со своими экологически эквивалентами с материка. Например, цветочница *Hemignatus wilsoni*, занимающая нишу наших дятлов, кормится еще и беспозвоночными, обитающими в подстилке, а также нектаром, однако ни к одной из этих функций она не приспособлена так хорошо, как наш дятел, дрозд или американский колибри. Как пишет Вильсон (Wilson, 1992, с. 92): “Эрзацные дятлы Гавайев заслуживают внимания еще и потому, что представляют собой пример неполной эволюционной конвергенции, ибо для завершения столь дерзкой адаптивной радиации не хватило времени”.

Среди хищных беспозвоночных Гавайев можно выделить эндемичных жужелиц, ос, стрекоз и пауков (Zimmerman, 1970; Paulay, 1994). Многие из них тоже заняли не только “свои” ниши. Например, личинки некоторых эндемичных стрекоз живут не в воде, как обычно, а в подстилке, где охотятся за насекомыми. Является ли это результатом отсутствия муравьев и скорпионов, а также недостатка птиц, ищущих в подстилке беспозвоночных? Возможно. Но как объяснить тот факт, что гусеницы бабочек р. *Eupithecia* охотятся за дрозофилами вместо того, чтобы довольствоваться свежей листвой? Удивительно, что эти гусеницы своим способом охоты точь-в-точь напоминают тот, что характерен для богомол (сем. Mantidae), на архипелаге отсутствующих, хотя весьма обильных в тропиках. И еще: гусеницы некоторых видов бабочек упомянутого р. *Hypostomota* тоже перешли на плотоядность, они предпочитают ткать сети, в которые попадают моллюски, их жертвы. Вершину экологической пирамиды, однако, на островах занимают не они, а два вида ворон, несколько видов совиных и местный вид сарычей. Как и следовало ожидать, на архипелаге они появились сравнительно недавно и не успели породить ярко выраженные эрзацы.

Итак, перед появлением человека на Гавайях уже присутствовали не только фитофаги, но

и хищники как мелкие, так и довольно крупные. Тем не менее для завершения сборки экологических сообществ времени явно не хватило, на это указывает сравнительно небольшое видовое разнообразие, полное отсутствие некоторых гильдий и доминирование в лесных биомах всего нескольких видов растений (Ostertag et al., 2014).

С точки зрения эволюционной теории особенно важным может оказаться следующий факт. Ни один из видов растений и животных, которые дали начало такому множеству эрзацных форм на своей родине, похоже, ни в какую эволюционную авантюру втянут не был. Как были обычными видами, так такими и остались на протяжении последних нескольких миллионов лет. Что это могло значить? Осмелюсь предположить, что на материках, откуда прибыли колонисты, не было такого обилия пустующих ниш, все близлежащее экологическое пространство было занято другими хорошо приспособленными видами. Работал лишь стабилизирующий отбор. Конечно, можно предположить и другое: родительская популяция, оставшаяся на материке, просто исчерпала весь запас генетической изменчивости. Или еще: гавайские популяции получали дополнительную дозу проникающей радиации, что и увеличило их эволюционный потенциал. Оставляю читателю самому выбрать наиболее приемлемый для него ответ.

ОВЛАДЕНИЕ СУШЕЙ В ПАЛЕОЗОЕ КАК САМОУСКОРЯЮЩИЙСЯ ПРОЦЕСС ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Еще совсем недавно палеонтологи убеждали нас в том, что жизнь на суше появилась в силу примерно 420 млн лет назад вместе с первыми растениями. Это утверждение казалось логичным и с экологических позиций, ведь одни лишь консументы существовать не могут. Однако сегодня уже почти никто не сомневается в том, что наземная жизнь появилась намного раньше, может даже в докембрии, или криптозое (Heckman et al., 2001; Schaefer et al., 2010; Kenrick et al., 2012; Rota-Stabelli et al., 2013; Miyazawa et al., 2014). Так склонны думать в основном те исследователи, которые пользуются новейшими методами молекулярной филогении, в то время как летопись, основанная на окаменелостях, указывает, как правило, на куда более поздние даты. Кроме того, все чаще слышатся утверждения, что продуцентами в первых наземных экосистемах могли быть не растения, а, скажем, цианобактерии. Палеонтологи действительно находят остатки (по их мнению) цианобактерий в породах докембрийского периода, которые

они называют фоссилизированной почвой, поверхностными отложениями, сухопутными корками или матами (Labandeira, 2005). Такой ход мыслей становится еще более приемлем, если учесть, что на суше мы находим не только цианобактерий, но и еще две группы одноклеточных продуцентов – хемосинтетиков и водорослей. Более того, хрестоматийной истиной является тот факт, что некоторые представители цианобактерий, например р. *Microcoleus*, могут жить как в воде, так и на суше, да это справедливо и в отношении водорослей, скажем, р. *Chlorella*, а также хемосинтетиков, скажем, р. *Nitrosomonas*. Видимо, для переселения на сушу этим организмам требовалось не так уж много генетической изменчивости, в то время как эволюционное расстояние между многоклеточными водорослями и растениями, по общему признанию, огромно. Если такой ход мыслей оправдан, то следовало допустить и другое: в криптозое на суше должен был появиться и детрит, что непременно стимулировало эволюцию наземных детритофагов, в первую очередь бактерий, протистов и грибов. Так что в фоссилизированной почве весьма вероятно удастся обнаружить и их. Когда именно такая или схожая с ней ситуация могла возникнуть, сказать трудно, но, как некоторые полагают (Heckman et al., 2001; Labandeira, 2005; Battistuzzi, Hedges, 2009), не позже чем 1.0–0.7 млрд лет назад.

В последние годы все большее число сторонников приобретает другая гипотеза – “сначала детритофаги” (Schaefer et al., 2010; Christensen, Glenner, 2010; Rota-Stabelli et al., 2013), согласно которой в прибрежной, или интерстициальной, зоне детрит появился давно, может даже на заре земной жизни. Речь идет о выброшенных волнами на берег слоевищах водорослей и целых организмах, живых или мертвых, оставшихся на суше после отлива или сильного шторма. За детритом – вновь появившейся адаптивной зоной – должны были последовать его потребители. Может быть, кто-нибудь из читателей хоть раз копался в прогнивших остатках фитодетрита на берегу моря – в них он мог обнаружить множество мелких белых червячков. Это энхитреи, р. *Enchytraeus*, *Oligochaeta*. Отнеся эти остатки в лабораторию, вы могли бы убедиться в том, что они кишат и другими детритофагами: актиномицетами, оомицетами, грибами, раковинными амебами, нематодами. Возможно, обнаружили бы также хищные с точки зрения экологов виды, например амебы, инфузории, коловратки, онихофоры, хищные нематоды. Могло ли сходное сообщество существовать, скажем, 500 млн лет назад? Почему бы и нет. Многие из этих организмов имеют близких родственников, которые присутствовали в водной стихии по крайней мере с кембрия

или присутствуют там до сих пор (Conway Morris, 2000; Battistuzzi, Hedges, 2009; Christensen, Glenner, 2010; Smith, Ortega-Hernández, 2014).

Думается, в рамках этой гипотезы становятся более понятными некоторые данные молекулярной филогенетики (Verbee, Taylor, 2000; Heckman et al., 2001). Они указывают на то, что диверсификация наземных грибов началась примерно 1.0 млрд лет назад, т.е. задолго до появления на суше растений. Исследователи склоняются к мнению, что многие из этих грибов были сапротрофами, или детритофагами. Вполне возможно, что некоторые грибы уже тогда были вовлечены в мутуалистические связи с цианобактериями и одноклеточными водорослями, однако это только догадка, даже приблизительная дата возникновения лишайников пока остается неизвестной.

Согласно фоссильным данным, первые эмбриофиты (наземные растения), близкие печеночным мхам, появились 473–471 млн лет назад (Rubinstein et al., 2010), в то время как молекулярные данные указывают на другую дату – 700 млн лет назад (Heckman et al., 2001). Дальше я буду придерживаться первой версии. Согласно ей первые 35–45 млн лет до раннего силура были временем чрезвычайно медленной диверсификации растений. Позже она стала несколько интенсивнее (DiMichele, Hook, 1992; Greb et al., 2006): 420–410 млн лет назад уже присутствуют не только антоцеротовые и настоящие мхи, но и первые сосудистые растения (зостерофиты, риниофиты, тримерофиты). За ними следуют примитивные плауновидные. В девоне продолжается диверсификация тримерофитов, появляются хвощи и папоротники, а также первые одревесневшие формы плауновидных и прогимноспермы. Примерно 390 млн лет назад на Земле появляются первые леса, точнее редколесья. Что еще важнее – ввиду широкого распространения травянистых форм с развитой корневой системой появляется дёрн. Он, надо думать, повысил эффективность круговорота веществ, что в свою очередь должно было способствовать росту суммарной биомассы. Все-таки для местных сообществ было характерно чрезвычайно низкое видовое разнообразие деревьев, часто с большим преимуществом доминировал всего один вид (Xue et al., 2015).

Эти события создали множество пустующих ниш в виде фитомассы, в результате чего, видимо, произошла весьма интенсивная радиация фитофагов и детритофагов (Budd, 2001; Labandeira, 2006; Shear, Edgecombe, 2010; Wheat, Wahlberg, 2013; Misof et al., 2014): примерно 420–410 млн лет назад уже присутствовали тихоходки (Tardigrada),

симфилы (Symphyla), пауроподы (Pauropoda), двупарноногие (Diploroda), среди них и знаменитые артроплевры (р. *Arthroplevra*), а также клещи (Acari) и примитивные насекомые – бессяжковые (Protura), ногохвостки (Collembola), двухвостки (Diplura), древнечелюстные (Archaeognatha), щетинохвостки (Thysanura). В это время фитофаги потребляли только спорангии и зеленые стебельки моховидных и споровых сосудистых растений (Labandeira, 2007). С отставанием всего в несколько миллионов лет в адаптивную зону в виде биомассы фитофагов и детритофагов врывается группа наземных хищников. Это были еще раньше возникшие онихофоры (Onychophora), а также только что появившиеся губоногие (Chilopoda), тригонотарбиды (Trigonotarbida), ложные скорпионы (Pseudoscorpiones), скорпионы (Scorpiones) и сенокосцы (Opiliones) (DiMichele, Hook, 1992; Kenrick et al., 2012; Rota-Stabelli et al., 2013). Но в девоне не только занимались пустующие ниши, шла и обычная, дарвиновская, эволюция, основанная на межвидовой конкуренции. В ходе ее, как полагают (Vermeij, 1987; DiMichele, Hook, 1992), были вытеснены зостерофиты, риниофиты, тримерофиты, пришлось потесниться и прогимноспермам.

В карбоне, следующем периоде, число видов сосудистых растений все еще невелико, порядка нескольких сот (Xue et al., 2015), но, в отличие от девона, они занимают уже не только болотистые места обитания, но и перебираются на поймы и истинно сухие места. Явно просматривается разделение ниш (DiMichele et al., 2005): моховидные и споровые сосудистые растут в основном на болотистых местах, а на *terra firma* господствует новая группа растений – голосеменные (семенные папоротники и кордаиты). Возникновение семени стало немаловажным фактором, способствующим росту разнообразия. Семена не рассеиваются на такие большие расстояния, как споры. Может быть, именно поэтому растения девона были космополитами. Снижение миграционной способности у семенных растений повлекло за собой увеличение степени изоляции и более интенсивный кладогенез.

В карбоне продолжается процесс специализации фитофагов: ротовой аппарат одних был приспособлен сосать, других – кусать, третьих – прокалывать листья или вгрызаться в древесину, еще других – питаться спорами, пылью или семенами (DiMichele, Hook, 1992; Labandeira, 2007). Речь идет в первую очередь о примитивных прямокрылых и таракановых, легочных моллюсках, а также о раньше возникших бескрылых насекомых, тихоходках и, возможно (Schneider et al., 2010), артроплеврах. При таком сравнительном достатке животной

Гипотетические стимулы и этапы эволюции наземной биоты в палеозое

Время, млн лет	Пустующие ниши/ Адаптивные зоны	Предполагаемые организмы, занявшие ниши
3800–540 (докембрий)	Солнечный свет, биогены (на прибрежной полосе) Детрит (аллохтонный и автохтонный) на прибрежной полосе	Продуценты: <i>цианобактерии, одноклеточные водоросли, хемосинтетики</i> Детритофаги: <i>бактерии, протисты, грибы</i>
540–475 (кембрий, ранний ордовик)	Детрит Одноклеточные продуценты и детритофаги	Детритофаги: <i>бактерии, протисты, грибы, черви, коловратки, циприиды (Ostracoda), многоножки, клещи</i> Первичные биофаги: <i>протисты, черви, первичнобескрылые (Apterygota), коловратки, тихоходки, многоножки, клещи, моллюски</i>
475–410 (ранний ордовик, силур)	Солнечный свет, биогены (на заболоченной суше) Детрит Лишайники, растения Фитофаги и детритофаги	Продуценты: <i>цианобактерии, одноклеточные водоросли, хемосинтетики, лишайники, споровые растения</i> Детритофаги: <i>бактерии, протисты, грибы, черви, коловратки, первичнобескрылые (Apterygota), многоножки, клещи, моллюски</i> Фитофаги: <i>тихоходки, многоножки, клещи, насекомые, моллюски</i> Хищники первого порядка: <i>онихофоры, многоножки, паукообразные, насекомые</i>
410–295 (девон, карбон)	Свет, биогены (на <i>terra firma</i>) Растения Детрит Фитофаги и детритофаги	Продуценты: Споровые, споровые сосудистые и семенные растения Фитофаги: <i>тихоходки, многоножки, клещи, насекомые, моллюски, тетраподы</i> Детритофаги: <i>бактерии, протисты, грибы, черви, коловратки, первичнобескрылые (Apterygota), моллюски</i> Хищники второго и третьего порядков: <i>насекомые, паукообразные, тетраподы</i>

Примечание. Здесь как стимул понимается присутствие пустующей ниши или адаптивной зоны. Курсивом помечены организмы, предположительно имевшие родственные водные виды (в пределах того же, рода, семейства, отряда или класса). Таблица составлена главным образом на основе выше указанных литературных данных. При неоднократном упоминании той же группы организмов имеются в виду те же, либо другие ее представители.

пищи продолжают диверсифицироваться и хищные: возникают примитивные представители стрекозообразных, среди них – и знаменитая *Meganeura*, а также виды гигантских скорпионов, среди них – не менее известный *Pulmonoscorpius*. Начавшаяся в начале карбона адаптивная радиация земноводных, еще одной группы хищников, примерно за 50 млн лет породила сотни видов. Вначале мелкие, к концу периода некоторые достигают 2–3 м в длину. Часть их расширяет свою пищевую нишу до того, что становятся истинными полифагами, которые не отказываются и от растительной пищи (семян). К концу периода, видимо, не без нажима со стороны земноводных, сильно уменьшается разнообразие гигантских артроплевров и таких же скорпионов (Кэрролл, 1992, 1993; DiMichele, Hook, 1992; Schneider et al., 2010).

Во второй половине карбона возникают пресмыкающиеся. Вдали от воды они не имели сильных конкурентов, но при дальнейшей экспансии, начавшейся уже в перми (299–251 млн лет назад) они неминуемо должны были столкнуться с земноводными. Нет никакого сомнения в том, что последовавшее в триасе (251–200 млн лет назад) многократное снижение разнообразия земноводных было вызвано напором пресмыкающихся (Кэрролл, 1992, 1993; DiMichele, Hook, 1992), в основном текодонтов и терапсид. Среди них были как крупные хищники, так и столь же крупные фитофаги.

Общая картина заселения суши представлена в таблице. Из нее следует, что экологические пирамиды с присутствующими им хищниками верхних трофических

уровней на суше были собраны в конце палеозоя. С этого времени не стало крупных адаптивных зон в виде никем неиспользуемой биомассы (многие паразиты, надо думать, существовали тоже). Как локальное, так и глобальное разнообразие видов уже не могло расти такими быстрыми темпами, а новообразованные виды не могли так просто вклиниться в сообщества. Следовательно, должны были участиться случаи вытеснения из занятых ниш менее конкурентоспособных форм. И действительно, было показано (Venson et al., 2016), что как раз с конца палеозоя до границы с палеогеном, т.е. в течение 190 млн лет, число видов тетрапод оставалось почти на том же уровне, хотя за это время не раз в корне обновлялась вся фауна позвоночных животных. Аналогичный стазис раньше был обнаружен палеонтологами, изучающими эволюцию разнообразия морских животных (Sepkoski, 1979). Только начался он примерно на 150 млн лет раньше, с конца ордовика, а окончился с началом мелового периода. Этого и следовало ожидать (Lekevičius, 2002; Лекавичюс, 2003): именно тогда, в ордовике, впервые в истории жизни появились настоящие верхушечные хищники, головоногие моллюски. Следовательно, наращивание видового разнообразия при сборке экологических пирамид в водной среде заняло свыше 3 млрд лет, а на суше этому же процессу хватило всего 200–300 млн лет. В обоих случаях происходили эволюционные преобразования, но во втором они шли с использованием “заготовок” в виде части водных организмов, потому, надо думать, и шли намного быстрее. Можно ли говорить при этом об адаптивной радиации? Думаю, можно. Эта радиация породила наибольшее число видов из всех известных нам, порядка сотен тысяч. Одно только сообщество организмов, обитающих в почве и подстилке, к концу карбона могло состоять из приблизительно такого же числа видов, которое характерно и для ныне существующих сообществ (Labandeira et al., 1997). Хотя этот всплеск разнообразия нельзя назвать самым интенсивным — всего 1 вид / 1000 лет (?). Как полагают (Seehausen, 2006), цихлиды озер восточной Африки диверсифицировались еще быстрее.

Кроме занятия пустующих ниш, в эволюции все время, наверно, существовал еще один путь к росту разнообразия. Это дробление ниш, более узкая специализация. Именно специализация сейчас рассматривается как основная тенденция, которая и привела в кайнозой к появлению поистине огромного разнообразия насекомых, да и не только их (Janz et al., 2006; Loxdale et al., 2011; Ding et al., 2015). Надо учесть, что за это время растения, особенно тропические, не только узко специализировались в отношении абиотических условий, они

приобрели и сотни тысяч вторичных метаболитов, в том числе монотерпенов. Они защищают растения от фитофагов и как нельзя лучше препятствуют эволюции фитофагов-генералистов (Loxdale et al., 2011; Veselga, 2015), стимулируя возникновение у них как разнообразия видов, так и генотипов.

О ВЫМИРАНИИ, РЕИНКАРНАЦИИ Ж. КЮВЬЕ И ПРОГРЕССЕ

Здесь следует кратко остановиться на проблеме конкурентного вытеснения и вымирания. Часто высказывается мнение, что за все время эволюции вымерло около 99% всех когда-либо существовавших видов, и с этим трудно было бы спорить. Однако насчет причин вымирания, особенно крупномасштабных, согласия нет. Ч. Дарвин (1939, с. 186) писал: “Теория естественного отбора основывается на том убеждении, что каждая новая разновидность и в конце концов каждый новый вид образуется и сохраняется благодаря какому-нибудь преимуществу над тем, с которым он вступает в конкуренцию; из этого почти неизбежно следует вымирание форм менее благоприятствуемых”.

Однако с некоторых пор в литературе преобладает мнение, что вымирание целых отрядов и даже классов (за исключением, может быть, растений) было результатом всякого рода природных катаклизмов: оледенения, усиления вулканической активности, дрейфа материков, изменения солнечной активности, удара астероида и тому подобных. Согласно этому взгляду (Benton, 1996; Futuyma, 2005), палеонтологическая летопись говорит о том, что сначала происходило вымирание и только потом освободившиеся ниши занимали выжившие катастрофу организмы либо их производные. Словом, следует говорить не о вытеснении конкурентов (англ. competitive displacement), а о замещении (англ. replacement).

Такое изменение в настроениях трудно понимать иначе кроме как возврат к теории катастроф Ж. Кювье, которую Дарвин явно не принимал. Не имея возможности более подробно возразить этим взглядам, замечу лишь следующее. При детальном ознакомлении с возникновением и исчезновением в породах разного геологического возраста окаменелостей, скажем, позвоночных животных (Кэрролл, 1992, 1993) не составляет большого труда заметить — даты вымирания семейств и отрядов распределены на оси времени весьма беспорядочно, за исключением периодов более или менее согласованного вымирания в конце триаса и мела. Кроме того, филогенетические диаграммы показывают: увеличение разнообразия в одних отрядах

той же гильдии идет параллельно с уменьшением разнообразия в других, а не после. Причем эти изменения носят постепенный, а не резкий характер. Те данные (Rampino et al., 1997), которые якобы говорят о губительном влиянии частых, но сравнительно мелких, катаклизмов, меня лично не убеждают. Да и селективность воздействий предполагаемых катастроф какая-то “странная” – они почему-то губят главным образом более старые таксоны, освободив путь для более молодых.

Понять причины столь неожиданных выражений в эволюционной биологии трудно. Долго рассуждая, я пришел к заключению, что они могут быть как-то связаны с поменявшейся идеологией, а именно с желанием искоренить из эволюционной теории всякие намеки на детерминизм, на инвариантность в траекториях развития жизни. Когда-то Э. Майр (1970), большой авторитет в области эволюционной биологии, высказал мысль, которая вызвала горячий протест со стороны другого классика, К.Х. Уоддингтона. Вот она (там же, с. 53): “...развитие или поведение особи целенаправленно, а естественный отбор, разумеется, нет”. Но это высказывание тогда еще можно было понять и не так однозначно и реагировать не так категорично, как реагировал Уоддингтон. По прошествии четверти века ситуация прояснилась окончательно. Гоулд (Gould, 1994), другой чрезвычайно влиятельный и столь же харизматичный эволюционист, высказал обобщение, которое, как мне кажется, и вовсе положило конец дарвиновской идиллии: “Естественный отбор – это главное действующее начало при локальной адаптации, но он отнюдь не гарантирует всеобщего улучшения и прогресса (...) История жизни не является с необходимостью прогрессивной; она непредсказуема в принципе. Земные существа эволюционировали посредством серии всевозможных случайных событий”. Помню – прочитал я это, и в моей памяти почему-то всплыли слова многострадальной Исида: “Небо смешалось с землей, тень легла на землю...”.

Значит, “не могло быть” никакого прогресса, никакого вытеснения более старых и, предположительно, менее продвинутых конкурентов, ибо все настоящие виды, как и все когда-то существовавшие, являются одинаково хорошо приспособленными к своей среде? Можно, оказывается, думать и так. Нечего удивляться и тому, что в учебнике для вузов, может быть, наиболее популярном на сегодняшний день, читаем (Futuyma, 2005, p. 518): “Нет смысла сравнивать степени приспособления акулы и сокола (...) Точно так же нет смысла сравнивать степень приспособления какого-либо вида с таковой у давно исчезнувшего его предка, поскольку оба они подвержены влиянию разных

селективных режимов”. И все, точка, о каком-либо прогрессе или даже глобальных трендах больше говорить не стоит.

Все сказанное имеет прямое отношение к нашей теме. Приняв на веру данную точку зрения, не захочется и думать о каких-либо инвариантах или закономерностях в эволюции биологического разнообразия наподобие функциональной конвергенции экосистем или закономерностях в их сборке. Вам скажут, что разнообразие создается генетической изменчивостью, а она, как известно, подвластна случаю, как, впрочем, и природные катаклизмы, вносящие существенные коррективы в число и соотношение видов. Короче, природу как некую совокупность нельзя ни понять, ни прогнозировать. Сосредоточьтесь, дорогие читатели, на “локальных адаптациях”.

Извините за сарказм... А если перейти на серьезный тон, то проблема прогресса, на мой взгляд, решается весьма просто. Виды, как говорилось, эволюционируют так, что становятся все более адаптированными к своему неживому окружению, но при этом они одновременно должны быть и ко-адаптированы в рамках своего сообщества. Следовательно, существовала не одна, как пишут в учебниках, а две линии эволюции: филогенез, или эволюция видов, и эволюция экосистем. С точки зрения первой человек, вне всякого сомнения, как и писал Дарвин, является наиболее приспособленным существом на Земле. Он, надо думать, накопил самый большой репертуар только ему одному как виду выгодных признаков. В этом контексте эволюция есть не что иное как путь от клетки-прародителя к своему наивысшему созданию, которое при желании может вытеснить все без исключения виды, кроме своего собственного. Правда, вряд ли ему это когда-нибудь придет на ум.

Под эволюцией же экосистем следует понимать усовершенствование круговоротов веществ, а также усложнение организации сообществ. С точки зрения этой эволюции все мирно сосуществующие в одном локальном сообществе виды конечно же равны. И даже те, которые в неизменном виде существуют, может быть, в течение уже нескольких миллиардов лет, тоже были на равных с тогдашними. Львиная доля тех, которые не дожили до наших дней – а таких, увы, большинство – скорее всего, как и полагал Дарвин, в чем-то уступали выжившим. Конечно, некоторые погубить мог и случай, не имеющий ничего общего с генеральной линией в самоорганизации биосистем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Моим русским коллегам, думаю, хорошо известно имя П.А. Кропоткина, политика-анархиста, а также ученого с очень широкими интересами. Может известно и то, что в 1902 г. он опубликовал книгу “Взаимная помощь среди животных и людей как двигатель прогресса” (Кропоткин, 2013). Это была по сути антидарвинистская работа, и сейчас мы бы могли в ней усмотреть некоторую предвзятость и найти немало неточностей. Но самая главная идея – что живым миром, его эволюцией управляет не “борьба”, а взаимопомощь, мне кажется, была не так уж далека от истины. Тем более примечательно, что об этом тогда никто и не думал. Да что там говорить, данный вопрос так остро не ставит никто и сейчас.

Считаю себя своеобразным продолжателем идей П.А. Кропоткина. Судите сами: я утверждаю, что организмы не только “борются”, они еще и сотрудничают. Более того, сотрудничество не есть только следствие эволюции, оно еще и ее причина. Это положение содержится и в отстаиваемой мною формуле “жива только экосистема”. Однако, в отличие от П.А. Кропоткина, я полагаю, что сотрудничество и “борьба” выступают на равных правах. Не “либо одно, либо другое”, а “и то, и другое”. Далее, пользуясь дедукцией, я утверждаю, что при наличии одной лишь конкуренции естественный отбор благоприятствовал бы только вариациям, повышающим конкурентоспособность, и неминуемо вел бы к снижению биологического разнообразия. Но вместо того, чтобы падать, разнообразие на самом деле имеет тенденцию расти. Объяснение состоит в том, что в природе конкуренция уравновешивается тягой к специализации и сотрудничеству специализированных структур. Ни один индивид или вид не являются самостоятельными в плане функционирования. Поэтому они не могут быть самостоятельными и в ходе развития. Если так, то все виды из поколения в поколение должны накапливать двоякого рода вариации: выгодные только им самим, а также полезные им и сообществу в целом. Здесь слова “полезные сообществу” следует понимать так: наличие пустующей ниши указывает на отсутствие какого-то звена в надлежащей организации сообщества, на его функциональный дефект, поэтому вид, занявший такую нишу, не только выигрывает в соревновании с другими, но и повышает стабильность всей системы. Это функциональное объяснение того, почему растет биологическое разнообразие, причинным оно становится тогда, когда мы указываем не только на наличие пустующей ниши, но и на наследственные вариации, которые помогли

виду эволюционировать и первому из претендующих занять эту нишу.

Думается, только имея эти обстоятельства в виду, мы можем получить объяснения того, почему в природе мы наблюдаем такие, а не другие наборы гильдий и видов. Экологам хорошо известно, например, что круговороты веществ в разных биомах и локальных экосистемах почти идентичны с точки зрения системы химических превращений. Правило 10% говорит о том, что пирамиды энергии (продукции) тоже во многом инвариантны. И не только в пространстве, но и в определенной степени во времени. Наконец, в любом сообществе почти каждый вид (не говоря уже о гильдии), имеет свой эквивалент в географически отдаленных сообществах того же биома. Это явление функциональной конвергенции экосистем (Lekevičius, 2002; Лекавичюс, 2003). Оно тем более удивительно, что местные экосистемы, как известно, не только претерпевают влияние всевозможных природных катаклизмов, но и собираются двумя совершенно разными способами – путем иммиграции и/или эволюции. “Онтогенез” сообществ, как было мною продемонстрировано, в определенном смысле действительно повторяет их “филогенез”. Означает ли это, что сукцессия и эволюция подвластны тем же ограничениям организационного плана? По-видимому, да. По крайней мере я не вижу альтернативы такому пониманию. В этом свете становится более понятным и наличие тех же этапов в сборке экологических пирамид, в чем мы могли убедиться, сравнив между собой события, происходившие на островах Кракатау и Сёртси, с таковыми на Гавайях и на палеозойской суше. Тяга сообщества к надлежащей организации иногда, как в случае с Гавайями, бывает настолько сильна, что эволюция спешным порядком производит мало приспособленные виды из совершенно не пригодного для этой роли материала.

Предлагаемая мною система взглядов на эволюцию во многом отличается от традиционно неodarвиновской, и на этом останавливаться, думаю, не стоит. Куда полезнее было бы сравнить ее с “обновленным дарвинизмом”, который мы находим, скажем, в весьма престижных и заслуживающих похвалы современных учебниках по эволюционной биологии (например, Futuyma, 2005). От более старых изданий они отличаются главным образом тем, что куда больше внимания уделяют описаниям адаптивной радиации и коэволюции, и намного меньше – сугубо популяционному подходу. И все-таки главным их недостатком я считаю почти полное отсутствие вопросов касательно того, *почему* (а не только *как*) идет увеличение

разнообразия видов в сообществах и генотипов – в популяциях и, что еще важнее, почему образуются такие, а не другие комплексы генотипов, видов и гильдий. Ничего в них не сказано и об эволюционной сборке круговоротов веществ и экологических пирамид. Даже словосочетание “эволюция экосистем” или “эволюция сообществ” у многих современных эволюционистов вызывает раздражение. Тот круг вопросов, который поднимался в моих статьях, не попадает в кругозор тех, кто диктует моду в современной биологии. Трудно найти в литературе и какие-либо попытки поиска методологии, позволяющей объединить экологическое и эволюционное знание. Правда, к так называемой русской парадигме все сказанное относится в куда меньшей степени (Lekevičius, 2006; Лекавичюс, 2009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дарвин Ч., 1939. Происхождение видов. Ч. Дарвин. Сочинения. Т. 3. М.: АН СССР. 270 с.
- Кропоткин П.А., 2013 (1902). Взаимная помощь среди животных и людей как двигатель прогресса. М.: Либроком. 280 с.
- Кэрролл Р., 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 1. М.: Мир. 280 с.
- Кэрролл Р., 1993. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 2. М.: Мир. 282 с.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И., 1990. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 5. С. 619–631.
- Лекавичюс Э.К., 1985. Объяснение в биологии: попытка синтеза функционального и причинного подходов / Под ред. Павилёниса Р. Научное знание: системный аспект. Вильнюс: АН ЛитССР. С. 119–135.
- Лекавичюс Э., 2003. Эволюция экосистем: основные этапы и возможные механизмы // Журн. общ. биологии. Т. 64. № 5. С. 371–388.
- Лекавичюс Э., 2009. О некоторых аналогиях между эволюцией экосистем и развитием экономики: от А. Смита и Ч. Дарвина до новейших идей // Эволюция: космическая, биологическая, социальная / Под ред. Гринина Л.Е., Маркова А.В., Коротасева А.В. М.: Либроком. С. 226–260.
- Майр Э., 1970. Причина и следствие в биологии // На пути к теоретической биологии / Под ред. Уоддингтона К.Х. М.: Мир. С. 47–58.
- Майр Э., 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Марков А., 2009. Цепная реакция видообразования. <http://elementy.ru/news/431001>.
- Элтон Ч., 1960. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 232 с.
- Adaptive speciation., 2004. Ed. Dieckmann U., Doebeli M., Metz J.A.J., Tautz D. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 460 p.
- Baldwin B.G., Sanderson M.J., 1998. Age and rate of diversification of the Hawaiian silversword alliance (Compositae) // *Evol.* V. 95. P. 9402–9406.
- Baldwin B.G., Wagner W.L., 2010. Hawaiian angiosperms radiations of North American origin // *Ann. Bot.* V. 105. P. 849–879.
- Ballard H.E., Jr, Sytsma K.J., 2000. Evolution and biogeography of the woody Hawaiian violets (*Viola*, Violaceae): arctic origins, herbaceous ancestry and bird dispersal // *Evol.* V. 54. P. 1521–1532.
- Battistuzzi F.U., Hedges S.B., 2009. A major clade of prokaryotes with ancient adaptations to life on land // *Mol. Biol. Evol.* V. 26. P. 335–343.
- Becerra J.X., 2015. On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests // *PNAS.* V. 112. P. 6098–6103.
- Benson R.B.J., Butler R.J., Alroy J., Mannion P.D., Carrano M.T., Lloyd G.T., 2016. Near-stasis in the long-term diversification of Mesozoic tetrapods // *PLOS Biol.* V. 14(1): e1002359. doi: 10.1371/journal.pbio.1002359.
- Benton M.J., 1996. On the nonprevalence of competitive replacement in the evolution of tetrapods // *Evolutionary paleobiology* / Eds Jablonski D., Erwin D.H., Lipps J.H. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 185–210.
- Berbee M.L., Taylor J.W., 2001. Fungal molecular evolution: gene trees and geological time // *Systematics and evolution. The Mycota. V. 7B* / Eds McLaughlin D.J., McLaughlin E.G., Lemke P.A. N. Y.: Springer-Verlag. P. 229–245.
- Budd G.E., 2001. Tardigrades as ‘stem-group arthropods’: the evidence from the Cambrian fauna // *Zool. Anz.* V. 240. P. 265–279.
- Bush M.B., Whittaker R.J., 1991. Krakatau: colonization patterns and hierarchies // *J. Biogeogr.* V. 18. P. 341–356.
- Carr G.D., Kyhos, D.W., 1981. Adaptive radiation in the Hawaiian silversword alliance (Compositae-Madiinae). I. Cytogenetics of spontaneous hybrids // *Evolution.* V. 35. P. 543–556.
- Christensen B., Glenner H., 2010. Molecular phylogeny of Enchytraeidae (Oligochaeta) indicates separate invasions of the terrestrial environment // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 48. P. 208–212.
- Conway Morris S., 2000. The Cambrian “explosion”: slow-fuse or megatonnage? // *PNAS.* V. 97. P. 4426–4429.
- Cowie R.H., Holland B.S., 2008. Molecular biogeography and diversification of the endemic terrestrial fauna of the Hawaiian Islands // *Phil. Trans. Royal Soc. Ser. B.* V. 363. P. 3363–3376.
- DiMichele W.A., Hook R.W., 1992. Paleozoic terrestrial ecocystems // *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals* / Eds Behrensmeyer A.K., Damuth J.D. et al. Chicago; London: Univ. Chicago Press. P. 205–325.

- DiMichele W.A., Gastaldo R.A., Pfefferkorn H.W.*, 2005. Plant biodiversity partitioning in the Late Carboniferous and Early Permian and its implications for ecosystem assembly // *Proc. Calif. Acad. Sci.* V. 56. Suppl. I. № 4. P. 32–49.
- Ding Q., Labandeira C.C., Meng Q., Ren D.*, 2015. Insect herbivory, plant-host specialization and tissue partitioning on mid-Mesozoic broadleaved conifers of Northeastern China // *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* V. 440. P. 259–273.
- Ehrlich P.R., Raven P.H.*, 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution // *Evolution.* V. 18. P. 586–608.
- Forbes A.A., Powell T.H.Q., Stelinski L.L., Smith J.J., Feder J.L.*, 2009. Sequential sympatric speciation across trophic levels // *Science.* V. 323. P. 776–779.
- Forister M.L., Feldman C.R.*, 2011. Phylogenetic cascades and the origins of tropical diversity // *Biotropica.* V. 43. P. 270–278.
- Frederiksen H.B., Kraglund H.-O., Ekelund F.*, 2001. Microfaunal primary succession on the volcanic island of Surtsey, Iceland // *Polar Res.* V. 20. P. 61–73.
- Futuyma D.J.*, 2005. *Evolution.* Sunderland, U.S.A.: Sinauer Associates, Inc. 603 p.
- Givnish T.J., Millam K.C., Mast A.R., Paterson T.B., Theim T.J., Hipp A.L.*, 2009. Origin, adaptive radiation and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae) // *Proc. Royal Soc. Ser. B.* V. 276. P. 407–416.
- Gould S.J.*, 1994. The evolution of life on the Earth // *Sci. Am.* V. 271. P. 63–69.
- Greb S.F., DiMichele W.A., Gastaldo R.A.*, 2006. Evolution and importance of wetlands in earth history // *Wetlands through time: Geological society of America special paper* / Eds Greb S.F., DiMichele W.A. V. 399. P. 1–40.
- Heckman D.S., Geiser D.M., Eidell B.R., Stauffer R.L., Kardos N.L., Hedges S.B.*, 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // *Science.* V. 293. P. 1129–1133.
- Howarth F.G.*, 1990. Hawaiian terrestrial arthropods: an overview // *Bishop Museum Occasional Papers.* V. 30. P. 4–26.
- Janz N., Nylin S., Wahlberg N.*, 2006. Diversity begets diversity: host expansions and the diversification of plant-feeding insects // *BMC Evol. Biol.* 6:4 doi:10.1186/1471-2148-6-4.
- Kenrick P., Wellman C.H., Schneider H., Edgecombe G.D.*, 2012. A timeline for terrestrialization: consequences for the carbon cycle in the Palaeozoic // *Phil. Trans. Royal Soc. Ser. B.* V. 367. P. 519–536.
- Labandeira C.C.*, 2005. Invasion of the continents: cyanobacterial crusts to tree-inhabiting arthropods // *Trends Ecol. Evol.* V. 20. P. 253–262.
- Labandeira C.C.*, 2006. The four phases of plant–arthropod associations in deep time // *Geol. Acta.* V. 4. P. 409–438.
- Labandeira C.*, 2007. The origin of herbivory on land: initial patterns of plant tissue consumption by arthropods // *Insect Sci.* V. 14. P. 259–275.
- Labandeira C.C., Phillips T.L., Norton R.A.*, 1997. Oribatid mites and the decomposition of plant tissues in Paleozoic coal-swamp forests // *Palaios.* V. 12. P. 318–353.
- Lekevičius E.*, 2002. The origin of ecosystems by means of natural selection. Vilnius: Institute Ecology Publ. 88 p.
- Lekevičius E.*, 2006. The Russian paradigm in ecology and evolutionary biology: *pro et contra* // *Acta Zool. Lituanica.* V. 16(1). P. 3–19.
- Lekevičius E.*, 2009. Vacant niches in nature, ecology, and evolutionary theory: a mini-review // *Ekologija.* V. 55. P. 165–174.
- Loxdale H.D., Lushai G., Harvey J.A.*, 2011. The evolutionary improbability of ‘generalism’ in nature, with special reference to insects // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 103. P. 1–18.
- Magnússon B., Magnússon S.H., Fridriksson S.*, 2009. Developments in plant colonization and succession on Surtsey during 1999–2008 // *Surtsey Res.* V. 12. P. 5–76.
- Markov A.V., Bondarev A.A., Vinarsky M.V.*, 2010. Relationship between the alpha diversity of communities and the appearance rates of new genera in the evolution of Phanerozoic marine biota // *Paleontol. J.* V. 44. P. 477–488.
- Misof B., Liu S., Meusemann K., Peters R.S., Donath A., Mayer C. et al.*, 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution // *Science.* V. 346. P. 763–767.
- Miyazawa H., Ueda C., Yahata K., Su Z.-H.*, 2014. Molecular phylogeny of Myriapoda provides insights into evolutionary patterns of the mode in post-embryonic development // *Sci. Reports.* V. 4 (4127). P. 1–9.
- Olafsson E., Ingimarsdottir M.*, 2009. The land-invertebrate fauna on Surtsey during 2002–2006 // *Surtsey Res.* V. 12. P. 113–128.
- Ostertag R., Inman-Narahari F., Cordell S., Giardina C.P., Sack L.*, 2014. Forest structure in low-diversity tropical forests: a study of Hawaiian wet and dry forests // *PLoS ONE.* V. 9(8): e103268. doi:10.1371/journal.pone.0103268
- Paulay G.*, 1994. Biodiversity on oceanic islands: its origin and extinction // *Am. Zool.* V. 34. P. 134–144.
- Price J.*, 2009. Hawaiian islands, biology // *Encyclopedia of Islands* / Eds Gillespie R.G., Clague D.A. Berkeley, etc.: Univ. California Press. P. 397–404.
- Price J.P., Clague D.A.*, 2002. How old is the Hawaiian biota? Geology and phylogeny suggest recent divergence // *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B.* V. 269. P. 2429–2435.
- Rampino M.R., Haggerty B.M., Pagano T.C.*, 1997. A unified theory of impact crises and mass extinctions: quantitative tests // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* V. 822. P. 403–431.
- Rota-Stabelli O., Daley A.C., Pisani D.*, 2013. Molecular timetrees reveal a Cambrian colonization of land and a new scenario for ecdysozoan evolution // *Current Biology.* V. 23. P. 39–398.

- Rubinstein C.V., Gerrienne P., Puente G.S., de la, Astini R.A., Steemans P.*, 2010. Early middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana) // *New Phytol.* V. 188. P. 365–369.
- Schaefer I., Norton R.A., Scheu S., Maraun M.*, 2010. Arthropod colonization of land – linking molecules and fossils in oribatid mites (Acari, Oribatida) // *Mol. Phyl. Evol.* V. 57. P. 113–121.
- Schluter D.*, 2000. The ecology of adaptive radiation. N. Y.: Oxford Univ. Press. 296 p.
- Schneider J.W., Lucas S.G., Werneburg R., Rößler R.*, 2010. Euramerican Late Pennsylvanian / Early Permian arthropleurid/tetrapod associations – implications for the habitat and paleobiology of the largest terrestrial arthropod. *New Mexico Museum Nat. Hist. Sci. Bull.* V. 49. P. 49–70.
- Seehausen O.*, 2006. African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research // *Proc. Biol. Sci.* V. 273. P. 1987–1998.
- Sepkoski J.J., Jr.*, 1979. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II: Early Phanerozoic families and multiple equilibria // *Paleobiology.* V. 5. P. 222–252.
- Shear W.A., Edgecombe G.D.*, 2010. The geological record and phylogeny of the Myriapoda // *Arthropod Structure and Development.* V. 39. P. 174–190.
- Simpson G.G.*, 1953. The major features of evolution. N. Y.: Columbia Univ. Press. 434 p.
- Smith M.R., Ortega-Hernández J.*, 2014. *Hallucigenia*'s onychophoran-like claws and the case for Tactopoda // *Nature.* V. 514. P. 363–366.
- Stanley S.M.*, 1973. An ecological theory for the sudden origin of multicellular life in the Late Precambrian // *PNAS.* V. 70. P. 1486–1489.
- Stanley S.M.*, 1976. Ideas on the timing of metazoan diversification // *Paleobiology.* V. 2. P. 209–219.
- Thompson J.N.*, 1989. Concepts of coevolution // *Trends Ecol. Evol.* V. 4. P. 179–183.
- Thornton I.W.*, 1996. Krakatau: the destruction and reassembly of an island ecosystem. Cambridge: Harvard Univ. Press. 346 p.
- Vermeij G.J.*, 1987. Evolution and escalation: an ecological history of life. Princeton: Princeton Univ. Press. 527 p.
- Walker J.C.G.*, 1980. Atmospheric constraints on the evolution of metabolism // *Origins of Life.* V. 10. P. 93–104.
- Wheat C.W., Wahlberg N.*, 2013. Phylogenomic insights into the Cambrian explosion, the colonization of land and the evolution of flight in Arthropoda // *Syst. Biol.* V. 62. P. 93–109.
- Whittaker R.J., Partomihardjo T., Jones S.H.*, 1999. Interesting times on Krakatau: stand dynamics in the 1990s // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B.* V. 354. P. 1857–1867.
- Wilson E.O.*, 1992. The diversity of life. L.: Penguin Books. 406 p.
- Xue J., Huang P., Ruta M., Benton M.J., Hao S., Xiong C. et al.*, 2015. Stepwise evolution of Paleozoic tracheophytes from South China: contrasting leaf disparity and taxic diversity // *Earth-Science Reviews.* V. 148. P. 77–93.
- Ziegler A.C.*, 2002. Hawaiian natural history, ecology, and evolution. Honolulu: Univ. Hawai'i Press. 477 p.
- Zimmerman E.C.*, 1970. Adaptive radiation in Hawaii with special reference to insects // *Biotropica.* V. 2. P. 32–38.

Biodiversity – what for and why? II. In search for a synthetic explanation

E. Lekevicius

*Nature Research Centre
LT-08412 Lithuania, Vilnius, Akademijos str. 2
E-mail: elekevicius@gmail.com*

In the first article of this series, I focused on the relationships between organisms and came to the conclusion that “struggle” in nature is counterbalanced by biotic attraction and mutual interdependence. Consequently, individuals and species cannot evolve unaffected by others, and we should observe interdependence also in this process. Moreover, along with the elimination of less competitive genotypes and species, we should also witness a self-augmenting increase in biodiversity. To verify these assumptions, I present an overview of the latest data on the appearance of life on land in the Palaeozoic and on the accompanying consolidation of nutrient cycles and ecological pyramids. This information is compared with the data about primary succession on the islands of Krakatau, Surtsey and Hawaii.

Summing up, I make the following conclusions. The assembly of ecosystems begins with the appearance of producers and/or detritus. From the very onset, producers represent vacant niches, which allow for the invasion and establishment of primary consumers. Detritus also creates such niches providing conditions for the evolution of decomposers (in succession – for colonization). After their establishment, nutrient cycles are created, providing the necessary, albeit minimal, stability to the functioning of ecosystems. As soon as the primary consumers appear, they, in turn, stimulate the rise of typical predators. Consequently,

self-organization of ecological communities starts gaining pace. The assemblage process is completed with the evolution (or arrival) of top predators. The sequence of stages is hardly dependent on the way this process has taken: through immigration, evolution, or a combination of both. In a certain sense, the “ontogenesis” of communities recapitulates their “phylogenesis”. At the beginning of the Permian period, after the assembly process had been completed and the reserves of vacant niches had been depleted, evolution continued, but the cases of competitive exclusion became more frequent. The unprecedented growth in diversity of herbivorous insects in later geological periods is likely to be associated with another mechanism, the so-called niche splitting.

The diversity of species is destined to take form of the three “functional kingdoms” and to produce relatively invariant sets of trophic levels and guilds within their boundaries (the phenomenon of functional convergence of ecosystems). The tendency of communities to follow a “mandatory” organization was particularly evident in the colonization of Hawaii, when evolution hastily produced poorly adapted ersatz species from poorly-matched material.

By occupying a vacant niche, species not only avoid competition but also increase species diversity in the community. Moreover, by occupying such a niche, they increase stability of the community and bring it closer to the “mandatory” organization. Thus, in the course of evolution species accumulate two different types of traits. Whereas one group enhances their competitive capacities, the other one benefits not only individual species but also the entire community. Due to the dualistic nature of accumulated traits, it is appropriate to recognize the existence of two evolutionary lineages: the evolution of species and the evolution of ecosystems.