

А. П. ГОЛИКОВ, Н. Л. ЦВЕТКОВА

## ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКОГО МЕТОДА ПРИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПОСТРОЕНИЯХ

(Представлено академиком Б. Е. Быховским 11 I 1971)

Для понимания становления и развития фауны и флоры необходимо построение пространственно-временных эволюционных схем. Однако при изучении эволюции и филогении организмов, особенно у групп, не имеющих ископаемых остатков, большинство авторов применяют только сравнительно-морфологический метод, располагая формы по степени сходства и прогрессивности тех или иных признаков, без указания времени и места происхождения видов. Не умаляя значения этого метода, нам кажется весьма перспективным при эволюционных построениях использование также и данных палеоэкологии.

Сопоставление сведений по экологии и распространению современных видов с данными по их ископаемым остаткам и по общему характеру соответствующих этим отложениям осадков определенного геологического прошлого позволяет представить себе картину изменений климата нашей планеты на протяжении известных геологических эпох (1-8).

Для понимания закономерностей расселения организмов весьма существенно знание и палеогеографии соответствующих районов. Примером согласованного анализа биогеографических и палеогеографических данных служит реконструкция биогеографическим методом геологической истории четвертичного периода (9, 10).

Применение палеоэкологического метода основано на теснейшей зависимости формирования и развития современных фаун и флор от развития климата в той или иной части Земного Шара. Эта зависимость определяется решающим влиянием физико-химических факторов на процесс видообразования и последующее расселение видов. Поэтому сопоставление данных по экологии (в первую очередь термотипии) и распространению современных видов со сведениями по истории развития климата и палеогеографии в районах обитания соответствующих родов и семейств позволяет предположить экологическую обстановку, а значит место и время возникновения этих видов и направление эволюции и расселения от примитивных форм к более эволюционно продуктивным. Очевидно, что виды, обитающие в исторически наиболее древних климатических условиях, в пределах распространения рода оказываются наиболее примитивными, с плезиоморфными признаками, а виды, связанные в своем распространении с недавно установившимся климатом, — филогенетически молодыми, с апоморфными признаками. Это положение подтверждается сравнительно-морфологическими и палеонтологическими данными и, вероятно, может быть использовано при анализе эволюции таксонов более высокого ранга.

Особенно наглядный и яркий материал дает сопоставление истории развития климата холодных и умеренных зон северного полушария в третичный и четвертичный периоды с эволюцией видов, населяющих эти зоны и возникших под влиянием направленно развивающегося похолодания именно в этот, относительно короткий, отрезок геологического времени.

Иллюстрацией использования палеоэкологического метода при эволюционных построениях может служить анализ эволюции, распространения и экологии моллюсков рода *Neptunea* <sup>(11, 12)</sup> и бокоплавов рода *Anisogammarus* <sup>(13)</sup>, ограниченных в своем распространении преимущественно холодными и умеренными водами морей северного полушария.

Виды рода *Neptunea* богато представлены в ископаемых остатках, что позволяет, наряду с использованием морфологического принципа, контролировать правильность применения палеоэкологического метода при эволюционных построениях. При анализе эволюции видов рода *Anisogammarus* контрольным является лишь морфологический метод сопоставления плезиоморфных и апоморфных признаков.

Наиболее примитивные ныне живущие виды этих родов (*Neptunea intersculpta*, *N. fukuae*, *Anisogammarus turgimanus*, *A. ryotoensis* и *A. annadalei* \* (рис. 1, 2)) возникли в несколько охлажденных субтропических приазиатских водах, о чем свидетельствует не только их современное распространение в таких условиях, но и нахождение ископаемых остатков предковых форм в палеогене в районах со сходной палеоэкологической обстановкой (*N. altispirata*, *N. sitakaraensis*).

Отсутствие существенных различий в температурном режиме вод северной части Тихого океана в палеогене и раннем неогене способствовало расселению примитивных видов рассматриваемых родов в этой акватории. Похолодание на границе нижнего и среднего миоцена привело к образованию у берегов Берингии широко распространенных бореальных видов (*N. lyrata*, *A. pugettensis*, *A. locustoides*, *A. makarovi*). Подобный характер формирования и расселения фауны подтверждается анализом морфологических признаков, временем и местом нахождения ископаемых остатков, ныне живущих видов брюхоногих моллюсков. На фоне направленно развивающегося похолодания, прерываемого небольшими периодами потепления, при уже существовавших климатических границах между фаунистическими комплексами верхнебореальных и нижнебореальных вод, раньше других возникли в районе современной Японии нижнебореальные виды (*N. bulbacea*, *N. arthritica*, *A. jesoensis* и *A. possjeticus*) и у берегов Берингии — наиболее широко распространенные виды верхнебореальной природы (*N. pribiloffensis*, *A. tiuschovi*, *A. kygi*). Усиление похолодания и погружение Берингийско-Чукотской платформы в верхнем плиоцене привели к возникновению у берегов Камчатки и Алеутских островов многих верхнебореальных видов (*N. oncodi*, *N. aminata*, *N. laticostata*, *N. vinosa*, *N. insularis*, *N. smirnia*, *A. schmidtii*, *A. macginitiei*, *A. subcarinatus*, *A. atchensis*). Немного раньше, приблизительно в районе современного Южного Сахалина, произошла другая часть нижнебореальных видов (*N. tuberculata*, *N. polycostata*, *N. constricta*), расселившихся в более прохладных водах, а также у берегов Камчатки и Орегона, и некоторые виды, более широко расселившиеся в приазиатских (*A. barbatus* и *A. spasskii*) и в приамериканских водах (*A. gamellus*, *A. confervicolus*, *A. oregonensis*).

Позднее, при более широком обмене между водными массами Тихого и Северного Ледовитого океанов, в тихоокеанских «берингийских» водах возникли бореально-арктические виды *N. beringiana*, *N. satura*, *N. communis*, а немного раньше, от проникших вдоль берегов Северной Америки в

---

\* Н. Л. Цветкова относит этот вид, наряду с группой видов *Anisogammarus* (*A. ochotensis*, *A. jesoensis*, *A. annadalei*, *A. spasskii*, *A. subcarinatus*, *A. atchensis*, *A. oregonensis*), к выделяемому ею новому подроду *Spinulogammarus* Tzvetkova subgen. n., характеризующемуся развитием шипов не только на уростомах, но и на I—III сегментах метазомы и обычно отсутствием длинных щетинок на метазоме, уростомах, переподах III—V, тельсоне и уростомах III; межантенная лопасть головы у этих видов с почти вертикальным прямым передним краем и слегка закругленными верхним и нижним углами; уростома III со слабо развитой внутренней ветвью и 2-членной наружной ветвью. Типовой вид подрода: *Gammarus ochotensis* Brandt, 1851.

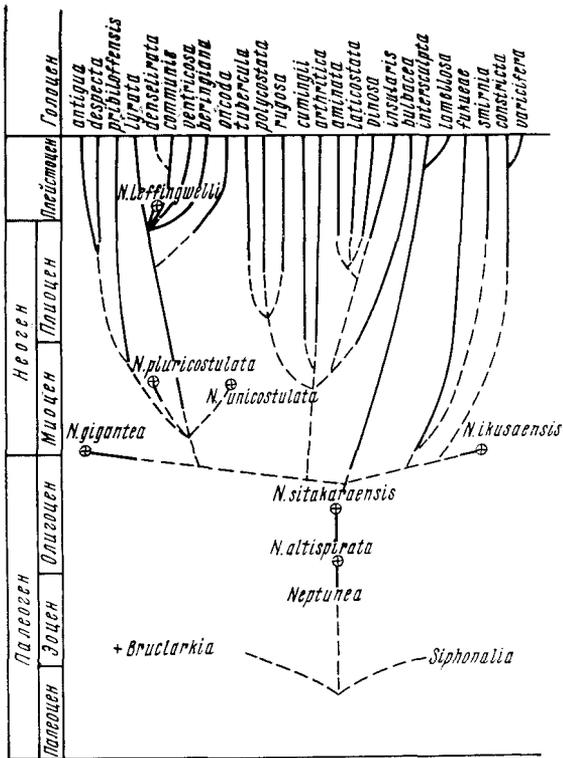


Рис. 1. Схема эволюции брюхоногих моллюсков рода *Neptunea* Bolten

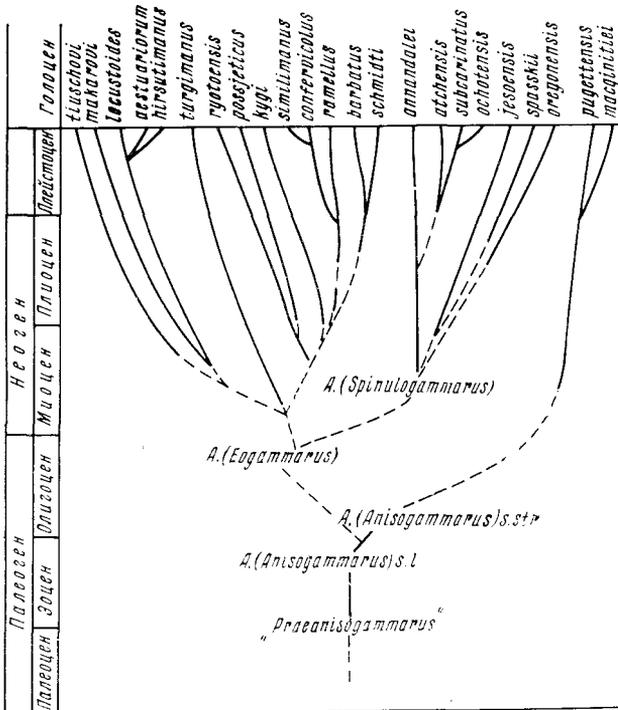


Рис. 2. Схема эволюции бокоплавов рода *Anisogammarus* Derzhavin

Атлантику видов,—бореальные атлантические виды *N. despecta* и *N. antiqua*. В плейстоцене, с образованием охлажденной водной массы в западной части Охотского моря, там возникли гляциально-охотоморские виды *N. varicifera*, *N. lamellosa*, *A. aestuariorum* sp. n., *A. hirsutimanus*, *A. ochotensis*, а в Арктике во время развивающегося оледенения — арктический вид *N. denselirata*.

Очевидно, что при установлении филетических связей между видами используются морфологические признаки видов, а сочетание палеоэкологического и морфологического методов способствует наиболее правильно построению пространственно-временных эволюционных схем. Сходство в месте и времени формирования и направлениях расселения видов различных групп животных, обусловленное одинаково меняющимися факторами среды, дополняет и подтверждает правильность эволюционных построений для каждого из рассмотренных родов в отдельности и позволяет считать возможным построение пространственно-временных эволюционных схем также и для групп организмов, не имеющих ископаемых остатков.

Зоологический институт  
Академии наук СССР  
Ленинград

Поступило  
21 XII 1970

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. Н. Криштофович, Геологический обзор стран Дальнего Востока, Л.—М., 1932, стр. 1. <sup>2</sup> Л. С. Берг, Климат и жизнь, М., 1947, стр. 4. <sup>3</sup> К. Брукс, Климаты прошлого, М., 1952, стр. 1. <sup>4</sup> Л. Б. Рухин, Изв. Всесоюз. геогр. общ., 87, 2, 105 (1955). <sup>5</sup> Р. Ф. Геккер, Введение в палеоэкологию, М., 1957, стр. 1. <sup>6</sup> К. К. Марков, Палеогеография, М., 1960, стр. 1. <sup>7</sup> В. М. Силицын, Древние климаты Евразии, ч. 1, Палеоген и неоген, Л., 1965, стр. 1. <sup>8</sup> В. М. Силицын, Древние климаты Евразии, ч. II, Мезозой, Л., 1966, стр. 1. <sup>9</sup> Г. У. Линдберг, Четвертичный период в свете биогеографических данных, Изд. АН СССР, 1955, стр. 1. <sup>10</sup> Г. У. Линдберг, В сборн. Основные проблемы изуч. четвертич. периода, «Наука», 1965, стр. 135. <sup>11</sup> А. Н. Голиков, Фауна СССР, нов. сер., № 85, Моллюски, 5, в. 1, 1963, стр. 1. <sup>12</sup> А. Н. Голиков, В кн.: Моллюски, Вопросы теоретической и прикладной малакологии, М.—Л., 1964, стр. 109. <sup>13</sup> Н. Л. Цветкова, Отчетная научная сессия Зоол. инст. по итогам работ 1968 г., 24—26 марта 1969 г., Тез. докл., Л., 1969, стр. 4.