

А. С. СЕВЕРЦОВ

---

# ОСНОВЫ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

*Допущено Министерством высшего и среднего  
специального образования СССР в качестве  
учебника для студентов высших учебных заведений,  
обучающихся по специальности «Биология»*

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА  
1987

Северцов А. С. Основы теории эволюции. — М.: Изд-во МГУ, 1987. — 320 с.

В учебнике для студентов-биологов изложены основные вопросы эволюционной теории. В разделе, посвященном микроэволюции, главное внимание уделено движущим силам эволюционного процесса. Рассмотрены генетические и экологические основы адаптивной эволюции популяций, факторы, определяющие динамику генофонда популяций. В отдельных главах говорится о проблеме вида и видообразования. Обсуждается соотношение процессов микро- и макроэволюции. В разделе, посвященном макроэволюции, дается представление об эволюции индивидуального развития, закономерности филогенеза, главных направлениях эволюционного процесса. В заключительной главе дан критический анализ «недарвиновских» теорий эволюций, а также рассмотрены связи эволюционной теории и марксистско-ленинской философии.

#### Рецензенты:

кафедра физиологии растений и дарвинизма  
Дагестанского университета  
(зав. кафедрой проф. А. Г. ЮСУФОВ);  
академик В. Е. СОКОЛОВ

## ПРЕДМЕТ ДАРВИНИЗМА. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ

Представление о живой природе как о развивающейся эволюционирующей системе возникло в античной философии и восходит к философской диалектической системе Гераклита Эфесского (кон. VI — нач. V в. до н. э.). Однако научное обоснование этой идеи разрабатывалось очень медленно, значительно медленнее, чем развивались эмпирические знания. Лишь в XVIII в. трансформизм, учение об изменяемости видов, стал течением не только философской, но и биологической мысли. Э. Дарвин (1731—1802) в Англии, Ж. Бюффон (1707—1788) во Франции, А. Каверзнев (1778) в России и ряд менее известных биологов развивали представление о том, что виды животных и растений не были созданы богом такими и в таком количестве, как это наблюдается сейчас, а возникали друг от друга. Обоснованием служили главным образом два факта: 1) наличие общих признаков у больших групп животных и растений, причем число таких признаков увеличивалось при переходе от таксонов высшего ранга к таксонам более низкого ранга (от классов к отрядам, от отрядов к семействам и т. д.); 2) существование переходных форм между близкими видами.

Однако эти факты не доказывали возникновения видов друг от друга, так как могли быть объяснены и с позиций креационизма (от лат. creatio — творю), т. е. концепции неизменности сотворенных богом видов. Например, соотечественник и современник Ч. Дарвина Р. Оуэн (1804—1892) создал теорию, удачно объяснявшую единство плана строения (сходство признаков в пределах больших таксонов) животных с позиций креационизма. Выделив наиболее общие признаки скелета позвоночных, Оуэн построил обобщенные схемы, архетипы, скелета в целом и ряда его частей (черепа, конечностей), утверждая, что архетип — это и есть план творения, генеральная схема, по которой бог создал животных. Несмотря на отсутствие доказательств эволюции, трансформизм постепенно распространялся среди биологов, прежде всего потому, что наличие переходных форм между видами все же наталкивало на мысль о родстве между ними.

В 1809 г. ученик Ж. Бюффона Ж. Б. Ламарк (1744—1829) издал свою знаменитую книгу «Философия зоологии», в которой он изложил уже не трансформистскую идею изменяемости видов,

а вполне законченную теорию эволюции жизни. Эволюционная теория отличается от трансформистских представлений тем, что представляет эволюцию как всеобщее явление живой природы, а главное, исследует ее движущие силы. Ламарк опирался на две группы наблюдаемых фактов: на наличие переходных форм между видами (как и трансформисты) и на возможность выстроить все живые существа в непрерывный восходящий ряд по признаку возрастания сложности их строения. Собственно, такой ряд, «лестница существ», был построен еще в XVIII в. швейцарским зоологом Ш. Бонне (1730—1793), а представления об уровнях сложности организмов, по сути о степени сходства с человеком, восходят к античной философии. Однако до Ламарка лестница была неподвижной: каждый вид существовал на своей ступени, отведенной ему богом, а читался ряд сверху вниз, т. е. от человека к животным. Ламарк первым понял, что ряд этот не нисходящий, а восходящий, читаемый от низших форм жизни к высшим, и что лестница существ отражает эволюцию, т. е. процесс развития по пути усложнения организации.

Поэтому Ламарк и выделил два независимых направления эволюции: градацию, развитие от простого к сложному, и изменение под воздействием условий среды, создающее разнообразие видов на каждой ступени градации. Усложнение организации происходит, согласно Ламарку, под действием внутренне свойственного всем живым существам стремления к совершенствованию, по сути дела, принципа телеологического. Это стремление заложено в живой природе при сотворении мира. Сосуществование и низших и высших форм жизни Ламарк объяснял ее постоянным самозарождением: низшие существа (например, одноклеточные) возникли недавно и еще не успели продвинуться по пути градации.

Изменение организмов под воздействием среды Ламарк объяснял при помощи двух законов.

Первый закон: «Во всяком животном, не достигшем предела своего развития, более частое и неослабевающее употребление какого-либо органа укрепляет мало-помалу этот орган, развивает его, увеличивает и сообщает ему силу, соразмерную с длительностью самого употребления, тогда как постоянное неупотребление его неприметно ослабляет его, приводит в упадок, последовательно сокращает его способности и, наконец, вызывает его исчезновение».

Второй закон: «Все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием обстоятельств, в которых с давних пор пребывала их порода, а следовательно, под влиянием преобладающего употребления известного органа или под влиянием постоянного неупотребления известной части,— все это она сохраняет путем размножения в новых особях, происходящих от прежних, если только приобретенные изменения общи обоим полам или тем особям, от которых произошли новые».

Первый закон получил впоследствии название принципа



«упражнения и неупражнения органов». Он отражает действительно существующее в природе явление. Второй закон, названный принципом «наследования благоприобретенных признаков», несмотря на многочисленные и продолжающиеся до сих пор эксперименты как сторонников, так и противников Ламарка, не подтвержден.

Для ясного понимания дальнейшего изложения очень важно помнить, что наследования благоприобретенных признаков в природе не происходит. Новые наследственные особенности организмов возникают в результате мутаций и неадекватны условиям их обитания. Иными словами, вновь возникающие признаки, как правило, неблагоприятны для организмов. Однако во времена Ламарка и значительно позже, до начала XX в. (до работ А. Вейсмана и перераскрытия законов Г. Менделя), наследование благоприобретенных свойств считалось само собой разумеющимся и принималось большинством биологов на веру.

Несмотря на это, теория Ламарка не получила признания среди современников, что было обусловлено рядом причин:

1. Из-за политической обстановки в Европе начала XIX в. (наполеоновские войны) эта теория осталась малоизвестной и получила распространение лишь после смерти Ламарка;

2. Фактическое обоснование изменений видов под воздействием среды было явно недостаточным. Действие своих законов Ламарк пояснял лишь вымышленными примерами: «Береговая птица, плавающая неохотно, но вынужденная держаться вблизи воды из-за добычи, постоянно находится в опасности погрузиться в ил. Не желая, однако, погрузиться туловищем в жидкость, она прилагает все усилия, чтобы вытянуть и удлинить свои ноги. В результате продолжительная привычка данной птицы и всей ее породы — привычка постоянно вытягивать и удлинять ноги — мало-помалу привела к тому, что особи данной породы стоят как бы на ходулях на своих длинных и голых ногах, лишенных перьев до бедра и часто выше».

Подобные рассуждения не могли убедить серьезных исследователей, тем более что с позиций упражнения и неупражнения органов невозможно объяснить развитие очень большого класса признаков — органов пассивной защиты. Действительно, панцирь черепахи или броненосца, раковина моллюска, покровительственная окраска и т. п. признаки не могут упражняться, они либо защищают, либо не защищают организм от опасности. Через 50 лет после опубликования «Философии зоологии» Ч. Дарвин в «Происхождении видов...» (1859) отмечал, что принципом наследования благоприобретенных свойств нельзя объяснить эволюцию каст общественных насекомых: рабочие пчелы, рабочие и солдаты у муравьев и термитов не размножаются. Таким образом, при помощи законов Ламарка, даже при признании наследования благоприобретенных свойств, объяснить эволюцию всех видов и признаков было невозможно, что, естественно, вызывало у современников сомнение в справедливости самих законов;

3. Принцип градации вызвал еще более отрицательную реакцию: в самозарождение жизни, как и в стремление организмов к совершенствованию, в то время никто из серьезных биологов не верил.

Ч. Дарвин в письме к своему другу, ботанику Дж. Гукеру, разъясняя свое отношение к теории Ж. Б. Ламарка, писал: «Избави меня бог от глупого Ламаркова стремления организмов к совершенствованию»;

4. Креационистские представления, поддерживаемые религиозной доктриной христианства, были очень сильны и среди биологов, и среди философов, что, естественно, не способствовало принятию на веру эволюционных идей. В год выхода «Происхождения видов...» Ч. Дарвина во Франции была издана монография Д. Годрона (1859), который, сопоставляя признаки видов диких животных и пород домашних животных, доказывал неизменность видов. Согласно Годрону, видовые признаки не могут ни возникать, ни исчезать, так как в противном случае переходных форм было бы больше, чем видов, а на самом деле картина обратная.

Несмотря на успех теории Ламарка, трансформистские представления продолжали развиваться, но их обоснование оставалось на прежнем уровне. Трансформисты не могли объяснить ни механизма, ни причин изменчивости видов. Не могли они представить прямых доказательств подобных изменений. Поэтому позиции креационизма неизменно оказывались прочнее; креационистам не приходилось доказывать неизменность видов, она соответствовала наблюдаемым фактам. Например, веским аргументом в пользу креационизма оказались привезенные во Францию после египетского похода Наполеона мумии священных животных. Крокодилы, кошки и т. д., мумифицированные 5—6 тыс. лет назад, принадлежали к ныне существующим видам.

Поэтому победа в 1830 г. креациониста, блестящего зоолога и палеонтолога Ж. Кювье в публичном диспуте с трансформистом Э. Жоффруа Сент-Илером, также очень крупным зоологом, была не случайна. В угоду идее общности происхождения всех животных Э. Жоффруа Сент-Илер пытался на основании ошибочных данных своих учеников доказать единство плана строения позвоночных животных и головоногих моллюсков в противовес теории Ж. Кювье о четырех совершенно независимых планах строения животных [позвоночные, моллюски, лучистые (иглокожие и кишечнополостные) и панцирные (ракообразные и насекомые)]. Кювье вполне обоснованно доказал несопоставимость строения моллюсков и позвоночных.

Поскольку виды изменяются крайне медленно, единственный способ доказать эволюцию — вскрыть ее реально действующие движущие силы. Эту задачу и решил Ч. Дарвин. Во введении к «Происхождению видов...» он писал: «Что касается вопроса о происхождении видов, то вполне мыслимо, что натуралист, размышляющий о взаимном сродстве между органическими существами, об их эмбриологических отношениях, их географическом

распространении, геологической последовательности и других подобных фактах, мог бы прийти к заключению, что виды не были созданы независимо одни от других, но произошли, подобно разновидностям, от других видов. Тем не менее подобное заключение, хотя бы даже хорошо обоснованное, оставалось бы неудовлетворительным, пока не было бы показано, почему бесчисленные виды, населяющие этот мир, изменялись именно таким образом, что они приобретали то совершенство строения и взаимоприспособления, которое справедливо вызывает наше изумление».

И Дарвин вскрыл эти движущие силы, показав, что неопределенной наследственной изменчивости, борьбы за существование и происходящего в процессе борьбы за существование естественного отбора необходимо и достаточно, чтобы объяснить любые изменения организмов в процессе эволюции.

Следует подчеркнуть, что Ч. Дарвин не был первооткрывателем естественного отбора как явления природы. Он независимо от предшественников открыл это явление, но предшественники были: Э. Блитс и П. Метью до Дарвина, А. Уоллес одновременно с ним пришли к мысли о переживании более приспособленных организмов. Не был Ч. Дарвин и первым биологом, высказавшим представление о всеобщности эволюции. Эта честь принадлежит Ж. Б. Ламарку. Но Ч. Дарвин был первым биологом, доказавшим эволюцию, т. е. вскрывшим ее реально существующие в природе движущие силы (факторы), причем единственно правильным способом: на примере искусственного отбора, гигантского эксперимента, поставленного человечеством в процессе введения в культуру и дальнейшего преобразования пород домашних животных и сортов возделываемых растений.

Более чем столетний период развития теории эволюции подтвердил не только правильность основных положений дарвинизма, но и поразительную логичность рассуждений и доказательств, приводимых его создателем. Этой логики мы и будем придерживаться в дальнейшем изложении дарвинизма, которое в значительной мере будет построено на сопоставлении представлений Ч. Дарвина и современных биологов о факторах и закономерностях эволюции.

Теория эволюции — одна из наиболее разработанных и стройных общебиологических теорий. Без нее, точнее без учета результатов эволюции, уже невозможно работать в ряде областей биологии, а использование эволюционного подхода необходимо любому биологу. Далеко не всякий биолог занимается изучением закономерностей эволюции, но каждый неизбежно сталкивается с результатами их действия.

Более подробно этот вопрос будет рассмотрен в разделе, посвященном «творческой роли» естественного отбора (гл. 4), здесь же лишь напомним об «органической целесообразности», т. е. приспособленности живых существ к условиям их обитания. Главный вопрос, на который отвечает эволюционная теория: как возникает адаптивная организация биологических систем? На во-

прос: как возникают новые признаки? — отвечают генетика и эмбриология. Представления о том, что эволюция сводится к возникновению новых свойств, недостаточно. Оно легко приводит к отождествлению наследственной изменчивости и эволюции, а это разные явления. Поскольку эволюция происходит непрерывно в течение по меньшей мере 3,5 млрд. лет истории Земли, каждый биолог неизбежно сталкивается с результатом эволюции. Игнорирование или непонимание исторической обусловленности организации биологических систем часто ведет к ошибкам. Известно, что, когда великий французский естествоиспытатель Лавуазье исследовал строение человеческого глаза, он воскликнул: «Какой плохой оптик господь бог, я сделал бы глаз значительно лучше». Недостатки, которые усмотрел Лавуазье в строении глаза как оптической системы, и есть следствие эволюции. Ошибка Лавуазье в том, что, не зная о существовании эволюции, он вынужден был сожалеть о несовершенстве бога вместо того, чтобы изучить эволюционные причины несовершенства глаза человека.

Однако значение теории эволюции не исчерпывается чисто научным аспектом. Дарвинизм, эволюционная теория (здесь эти термины употребляются как синонимы), не только общепрограммная теория, но в значительной степени и мировоззренческая система.

С момента возникновения дарвинизма, т. е. с 1859 г., когда вышла в свет основная работа Ч. Дарвина «Происхождение видов...», образовались два лагеря: сторонников и противников эволюционной теории. Эволюционизм старательно ниспровергали все реакционные силы и все религии. Дело доходило до цензурных запретов. Так, в России первый перевод «Происхождения видов...» был издан лишь через пять лет после опубликования этой книги. Запреты теории эволюции продолжают до сих пор. Последний «обезьяний процесс», т. е. суд над учителем биологии, преподававшим в школе дарвинизм, состоялся в Калифорнии в 1964 г. До настоящего времени в ряде штатов США в целях «объективности» в школах на равных правах излагаются и библейская и эволюционная версии происхождения жизни. Подобные явления, которые отнюдь не носят характера академических дискуссий, не имели бы места, если бы дарвинизм был только научной теорией.

В полной мере оценили значение дарвинизма как мировоззрения основоположники марксизма-ленинизма. Философские аспекты дарвинизма — область философии естествознания — выходят за пределы задач курса теории эволюции. Чтобы показать связь теории эволюции и марксистско-ленинской философии, напомним лишь несколько высказываний основоположников марксизма-ленинизма. К. Маркс в своих письмах неоднократно подчеркивал, что теория Ч. Дарвина есть естественно-историческое обоснование теории классовой борьбы. Ф. Энгельс большое место в своих произведениях уделил разбору теории Дарвина. Даже в речи на могиле К. Маркса Ф. Энгельс сказал: «Подобно тому,

как Дарвин открыл закон развития органической природы, Маркс открыл закон развития «человеческой истории». Аналогичную мысль высказал и В. И. Ленин в статье «Что такое «друзья народа» и как они воюют против социал-демократов?»: «Как Дарвин положил конец воззрению на виды животных и растений, как на ничем не связанные, случайные, «богом созданные» и неизменяемые, и впервые поставил биологию на вполне научную почву, установив изменимость видов и преемственность между ними, так и Маркс положил конец воззрению на общество, как на механический агрегат индивидов...»<sup>1</sup>.

Сказанного, пожалуй, достаточно для доказательства мировоззренческого значения теории эволюции, которую должен знать не только каждый биолог, но и каждый мыслящий человек независимо от профессии. Этим и обусловлено преподавание начатков теории эволюции в средней школе.

Попробуем сформулировать определение биологической эволюции как явления. Наиболее распространенное определение следующее: эволюцией называется процесс исторического развития живой природы. В книге А. В. Яблокова и А. Г. Юсуфова «Эволюционное учение» (1976) дано более развернутое определение: «Биологическая эволюция — необратимое и в известной мере направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом».

Оба этих определения, как и многие другие, нечетко характеризуют специфику именно биологической эволюции. Что значит историческое развитие? Жизнь на Земле возникла не позднее 3,5 млрд. лет назад. Во всяком случае, древнейшая палеонтологическая находка формы, близкой к цианеям, обнаруженная в ЮАР (отложения Фиг-Три, серия Онвервахт), датируется возрастом 3,2 млрд. лет. По подсчетам американского палеонтолога Дж. Симпсона, средняя продолжительность существования вида у позвоночных составляет около 3 млн. лет; скорость эволюции, т. е. скорость возникновения новых видов, может быть существенно большей. Так, скорость эволюции от гиракотерия до современной лошади составила в среднем 1,8 новых рода за каждый миллион лет. Род почти за 2 млн. лет — это медленно. Историческое развитие можно так и понимать: медленное, длительное.

Однако В. С. Пустовойту понадобилось всего 20 лет, чтобы поднять содержание масла в семенах подсолнечника с 40 до 54 %. Это не образование нового рода, а лишь усиление выражения одного признака, но и 20 лет — не 2 млн. Изменение же маслянистости подсолнечника — эволюционный процесс, хотя назвать его длительным трудно. В 1965 г. С. Спигельманн с сотрудниками изучали эволюцию вирусов. В качестве объекта был взят фаг Q<sub>φ</sub>, паразитирующий на *Escherichia coli*. За трое суток путем от-

---

<sup>1</sup> Ленин В. И. Полн. собр. соч. Т. 1. С. 139.

бора на скорость репликации, при помощи постепенного сокращения сроков инкубации, удалось уменьшить молекулярную массу РНК этого фага в 6 раз и ускорить репликацию в 4 раза (сократив время репликации с 20 до 5 мин). Это тоже эволюция, только ее уж никак не назовешь медленным процессом.

Следовательно, специфика эволюции не в ее длительности. Это особенно наглядно показывает опыт Спигельманна. Суть метода сводится к тому, что при постепенном сокращении сроков инкубации уничтожали фаговые частицы, не успевшие закончить репликацию, и сохраняли индивиды с реплицированной РНК; они и давали следующее поколение. Важная особенность биологической эволюции состоит в том, что она происходит в чреде поколений, причем потомки отличаются от своих предков. Эта специфическая черта биологической эволюции отличает ее не только от исторических изменений неживой природы, но и от второго известного в живой природе процесса развития — онтогенеза.

Любая особь любого вида живет там, где она может существовать, и только до тех пор, пока она приспособлена к окружающей среде. Поскольку любой вид представляет собой результат эволюции, можно утверждать, что приспособленность организмов, адаптация, есть также результат эволюции.

Несколько перефразируя определение, предложенное И. И. Шмальгаузенем (1946), сформулируем следующее: биологическая эволюция — это происходящий при смене поколений организмов процесс приспособления биологических систем к условиям окружающей среды. Данное определение близко к приводимому К. М. Завадским (1973), который писал: «Эволюционный процесс — это прежде всего образование новых адаптаций, их накопление и координация. Эволюция была бы невозможна без повышения устойчивости и надежности действия таких новых адаптаций».

Ни одно из приведенных определений не идеально, но, зная их, можно представить себе специфику биологической эволюции. Уместно подчеркнуть, что представление об адаптивности эволюции является специфической чертой дарвинизма. Все другие теории эволюции либо признают адаптивность организации животных существ не результатом эволюции, а имманентным свойством самой жизни, либо вообще не рассматривают этот вопрос.

## МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

В современной биологии принято различать два уровня рассмотрения эволюционного процесса: микроэволюционный и макроэволюционный (с. 184). Микроэволюцией называют процесс адаптивного преобразования популяций: от возникновения наследственных изменений особей через формирование на основе этих изменений под действием естественного отбора новых адаптаций до возникновения нового вида.

### *Глава I*

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

### НОРМА РЕАКЦИИ

Изложение дарвинизма обычно начинают с рассмотрения наследственной изменчивости, т. е. с выяснения причин изменения организмов в ходе эволюции. Однако рациональнее, видимо, начать с анализа нормы реакции по следующим причинам: эволюционный процесс непрерывен, и любой исследователь, приступая к изучению этого многогранного процесса, какой бы объект он ни выбрал и какая бы из сторон эволюции его ни интересовала, неизбежно сталкивается с организацией, уже сформировавшейся в ходе предшествовавшей эволюции. Именно эта организация и изменяется в ходе дальнейшей эволюции. Иными словами, движущие силы эволюции действуют на сформировавшуюся в ходе предшествующей эволюции систему. Следовательно, в каждом конкретном случае за «нулевую точку» неизбежно приходится принимать адаптивную организацию поколения той популяции и того вида, которые изучаются. Поэтому и следует начать с анализа нормы реакции, т. е. уже сложившихся адаптивных возможностей организма. При половом размножении следующему поколению передается только генотип, т. е. комплекс наследственной информации, представляющий собой программу онтогенеза этого поколения. Фенотип, формирующийся на основе генотипа, представляет собой результат взаимодействия развивающихся зачатков и окружающей их среды.

Изменчивость фенотипов любой выборки данного вида определяется разнообразием генотипов (генотипическая, наследственная изменчивость) и разнообразием влияний среды на организмы этой выборки (паратипическая, или фенотипическая, изменчивость, не обусловленная различиями генотипов). Среда существенно влияет на действие генов в ходе онтогенеза, а поскольку она неизбежно флуктуирует, организмы вынуждены приспосабливаться к более или менее широкому спектру внешних условий. Популяция может приспособиться к разнообразию условий среды и их колебаний двумя способами: или при помощи генетического полиморфизма — наследственно обусловленных вариантов данного признака, каждый из которых адаптивен к какому-либо из состояний внешней среды, или за счет фенотипического полиморфизма (гетероморфизма) — способности каждого организма подстраиваться к изменениям среды без изменений генотипа. Между этими крайними вариантами, первый из которых характеризуется узкой, а второй — широкой нормой реакции, существует непрерывный ряд переходов. Адаптация на основе фенотипических изменений обусловлена тем, что в процессе эволюции вырабатываются некоторые пределы адаптивного реагирования генотипа и каждого гена в отдельности, т. е. возникает широкая норма реакции организма в целом и отдельных его признаков.

Нормой реакции называют пределы, в которых может изменяться фенотип без изменения генотипа. У разных организмов одного вида и у разных признаков одного и того же организма могут быть различные нормы реакции. Пределы их зависят от многих параметров, например, от уровня организации вида, от разнообразия условий среды, с которыми этот вид постоянно сталкивается, от жесткости генотипического определения данного признака и т. д. Примером узкой нормы реакции может служить икра ручьевой форели, которая развивается лишь в интервале температуры от  $+1$  до  $+4^{\circ}$ ; примером широкой нормы реакции является икра травяной лягушки, нормально развивающаяся в интервале от  $+1$  до  $+20^{\circ}$ . Не следует смешивать широту нормы реакции и ее смещение. Например, один из видов ракообразных, *Thermosbaena mirabilis*, приспособился к жизни в горячих источниках. Он живет при температурах до  $+48^{\circ}$ , однако гибнет от холода уже при  $+30^{\circ}$ . Норма реакции смещена в сторону термофильности, но не расширена.

Более или менее широкая норма реакции может вырабатываться по отношению к любым колеблющимся факторам среды: атмосферному или гидростатическому давлению, метеорологическим или климатическим условиям, газовому режиму, что особенно важно для почвенных и водных организмов, химизму среды, колебаниям состава и количества доступной пищи и т. д. Примеры признаков с широкой нормой реакции крайне многочисленны и многообразны. Ими могут служить почти все онтогенетические реакции (с. 13—18), обычно называемые модификациями, физиологические реакции и большая часть поведенческих реакций.



Жесткое генотипическое закрепление признаков, если не считать случаев сбалансированного генетического полиморфизма (с. 87, 117—120), возникает в тех случаях, когда широкая норма неадаптивна. Это касается тех признаков, которые при любых условиях важны в неизменном виде, или же среда, в которой они существуют, очень стабильна. Например, строение глаза у всех позвоночных варьируется незначительно, законы оптики неизменны в любых условиях. Что касается стабильности среды, то, если не говорить о таких признаках, как сигнальная окраска многих животных, значение которой для размножения постоянно, надо указать на признаки более глубоких уровней организации: тканевые, клеточные, молекулярные. Например, структура хромосом у всех эукариот очень слабо варьирует и не меняется при изменении экологической ситуации. Это понятно, поскольку подобные признаки функционируют в гомеостатической внутренней среде организма, внешняя среда воздействует на них лишь опосредованно или не затрагивает вообще. В тех случаях, когда внешние воздействия влияют на глубокие уровни организации, возникают либо морфозы — неадаптивные изменения фенотипа, либо мутации.

Мутационная изменчивость будет рассмотрена особо как материал эволюции, здесь следует кратко коснуться вопроса о морфозах. Обычно под нормой реакции подразумевают пределы адаптивного реагирования данного генотипа; тогда морфозы — реакции, неадаптивные по определению, — в понятие нормы реакции не включаются. Если же рассматривать норму реакции как не обусловленные генотипически изменения фенотипа, т. е. как паратипическую изменчивость, то морфозы следует включать в понятие нормы реакции. В 60-х гг. нашего века одна из западногерманских фармацевтических фирм выпустила снотворное талидомид, которое благодаря хорошо поставленной рекламе широко распространилось в Западной Европе. Затем выяснилось, что у матерей, принимавших это лекарство в период беременности, рождаются дети с дефектными руками (нехватка пальцев, недоразвитие или полное отсутствие рук) (рис. 1). Степень нарушения зависела от доз и частоты приема препарата. Строение руки — признак, ставший в процессе эволюции стабильным, а эмбриональное развитие человека надежно защищено. Лишь совершенно необычное с эволюционной точки зрения воздействие могло нарушить норму реакции генотипа по этому признаку.

Именно потому, что морфозы возникают в ответ на жесткие, повреждающие, воздействия, они очень часто копируют неадап-

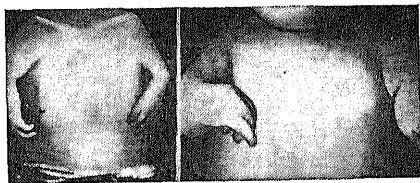


Рис. 1. Фокомелия у человека. Мутация (слева) и вызванная талидомидом фенкопия (справа) (из Маркерт, Уршпрунга, 1973)

| усиление действия внешней среды       |                                                                                               | ослабление действия внешней среды                         |                                |                                                           | смерть                                |        |
|---------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------------------------------|---------------------------------------|--------|
| морфозы и физиологические повреждения | резервные адаптивные реакции, проявляющиеся в ответ на резкие изменения экологических условий | реакции на обычный спектр колебаний экологических условий | экологический оптимум индивида | реакции на обычный спектр колебаний экологических условий | морфозы и физиологические повреждения | смерть |

тивные элементы генотипа — мутации. Последствия действия талидомида имитируют мутацию фокомелии, только дефекты, вызванные снотворным, потомству не передаются, а фокомелия наследуется, как и любое изменение генотипа. Другой пример морфоза — фенкопия мутации *tetraptera Drosophila*. Этот морфоз возникает при воздействии на яйца мух высокой температурой (рис. 2).

Спектр фенотипической изменчивости признака, т. е. норма реакции этого признака у данной особи, представлен схематически слева.

Если изменение фенотипа достаточно резкое и продолжительное, особенно когда оно затрагивает морфологические признаки, его называют адаптивной модификацией. Модификации широко распространены в природе. Наиболее четко они выявляются при изучении реакций организма на изменение абиотических факторов. Световые модификации, т. е. изменения организмов в ответ на изменения освещенности, известны для растений и животных. Например, одуванчик и подорожник, растущие в траве, имеют более крупные стоячие листья, у одуванчика менее рассеченные. Те же растения, растущие на открытом месте (например, на дороге), имеют розетку мелких листьев, плотно прижатых к земле, у одуванчика сильно рассеченных. На открытом месте достаточно света, и поэтому можно сократить поверхность и изменить наклон листьев (перпендикулярно лучам солнца), что в то же время способствует меньшему механическому их повреждению.

Даже на этом примере видно, что модификации, как правило, возникают в ответ на комплекс факторов. Еще лучше это выявляется в классическом опыте Г. Бауэра (рис. 3) с тем же одуванчиком. Крень одуванчика был разрезан вдоль на две части: одна часть посажена на альпийском лугу, другая — в долине. Как видно из рис. 3, высокогорная форма резко отличается от долинной, а различия в данном случае вызваны рядом факторов: температурой, освещенностью, сезонным режимом влажности.

Этот пример интересен также тем, что здесь мы наблюдаем изменения в пределах нормы реакции в чистом виде, генотип у двух поло-

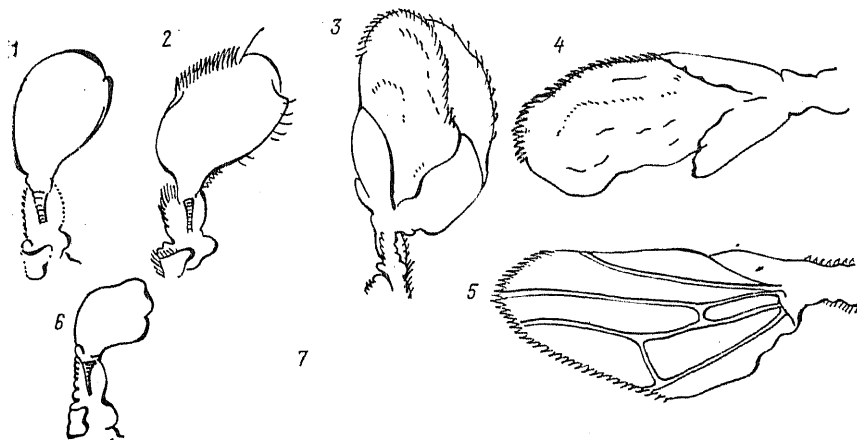


Рис. 2. Вариации проявления мутации tetraptera у *Drosophila melanogaster*: 1 — нормальная гальтера, 2—5 — различные степени увеличения гальтер, 6, 7 — редукция гальтер (из Шмальгаузена, 1968)

винок корня одного и того же растения идентичен.

Рассмотрим еще один тип модификаций. У стрелолиста в зависимости от освещенности и глубины воды появляются три резко отличающихся дискретных типа листьев, по сути дела три типа онтогенеза листьев (рис. 32). Это одна и та же норма, отличие лишь в том, что у одуванчика имеется полный спектр переходов между теневыми и световыми листьями, а у стрелолиста переходов нет.

В качестве примера световой модификации у животных можно привести знаменитый опыт П. Камерера (1904—1926) с пятнистыми саламандрами (рис. 4). У саламандр, воспитанных в ярко освещенных аквариумах, увеличивается количество оранжевых пятен на коже; саламандры, воспитанные в темноте, становятся темнее (меньше оранжевых пятен). Эта модификация также адаптивна: саламандры живут в горных ручьях, и сочетание ярких оранжевых пятен с темным фоном



Рис. 3. Две части рассеченного вдоль растения одуванчика *Toraxacum densleonis*:

вверху — часть, выращенная в горах, внизу — на равнине (из Филлипченко, 1923; по Бауэру)

имитирует игру солнечных бликов на дне ручья (так называемая расчлняющая окраска). Естественно, что чем меньше пятен при затемнении и чем больше их на ярком свете, тем менее заметно животное. Названная модификация вызывается не одним фактором. Такого эффекта можно добиться, воспитывая саламандр при одинаковой освещенности, но на разных субстратах (темном или светлом).

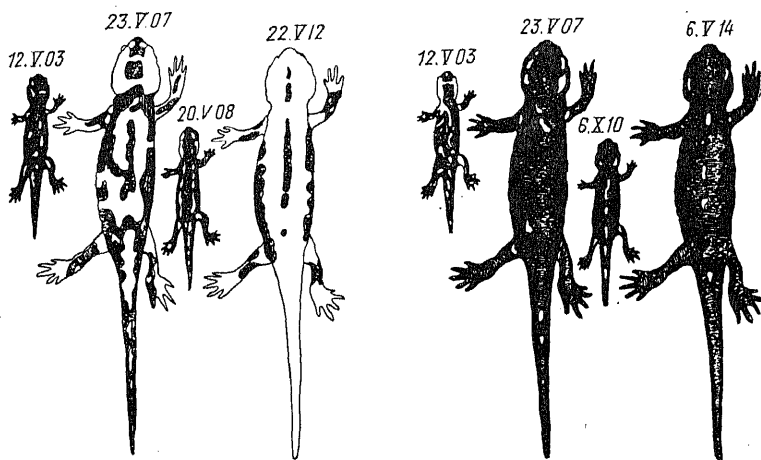


Рис. 4. Изменения окраски пятнистой саламандры *Salamandra maculosa* при выращивании на светлом (слева) и темном (справа) фоне. Над животными даты зарисовки молодых и взрослых особей (из Бермана и др., 1968; по Камеру)

Еще шире, чем световые, распространены в природе температурные модификации. Известный пример для растений — цветки китайской примулы: при  $+20^\circ$  они розовые, при  $+30^\circ$  — белые. Помещая растение поочередно в различные условия, можно на одном растении получить оба цветовых варианта. В данном случае модификация затрагивает не весь онтогенез: цветки и их модификации исчезают при жизни одного поколения.

Примером температурной модификации у животных может служить *Vanessa levana-prorsa*. Весенняя генерация этой бабочки, окрашенная светлее, развивается из зимовавших, охлажденных, яиц при температуре от 0 до  $+10^\circ$ , а более темная, летняя, — при температуре  $+15...+30^\circ$  из недиапаузировавших яиц. Необходимо, однако, отметить, что на развитие светлой или темной модификаций, долгое время считавшихся разными видами, оказывает влияние не только температура, но и освещенность. Так, при одной и той же температуре ( $+26^\circ$ ) гусеницы, воспитывавшиеся в условиях круглосуточного освещения, дают темноокрашенную форму *prosa*, а гусеницы, воспитывавшиеся при 9-часовом световом дне, — только светлую форму *levana*.

Реже встречаются длительные модификации, охватывающие не

одно, а несколько поколений. Примером может служить модификация придатков брюшка рачка *Artemia salina* (рис. 5), вызываемая еще одним фактором среды — соленостью воды; точнее, это реакция на плотность воды, которая обуславливается соленостью. Щетинки на конце брюшка *Artemia* служат парашютом этому планктонному животному, и при низкой солености (низкой плотно-

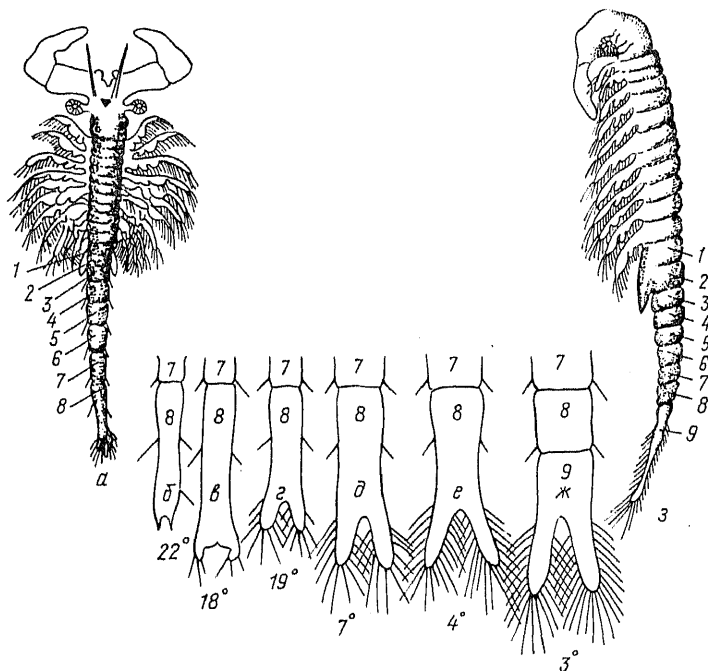


Рис. 5. Изменения строения *Artemia salina* (а—з) в зависимости от солености воды от 22 до 3‰:  
1—9 — членики брюшка (из Дорфмана и др., 1940)

сти воды) они сильно развиты, а при высокой редуцированы. Если переносить культуры рачка из малосоленой воды в сильносоленую и наоборот, соответственные размеры щетинок устанавливаются не за одно, а за три-четыре поколения.

Из приведенных примеров видно, что модификации представляют собой адаптивные реакции данного генотипа на определенные воздействия среды, т. е. являются изменениями в пределах нормы реакции. Если снять воздействие данного фактора, модификация исчезнет. В этом смысле она не наследственна. Однако способность к данной модификации генотипически обусловлена.

Специфичность модификационной изменчивости по отношению к вызывающим ее факторам определила более старое, принадлежащее Ч. Дарвину название — определенная изменчивость. Понятно, что генотипически обусловленная способность к одной и

той же модификации свойственна всем особям данного вида. Именно поэтому такую изменчивость принято, опять-таки со времени Дарвина, называть групповой. Кроме адаптивных модификаций, длящихся в течение жизни целого поколения или даже нескольких поколений, очень многие модификации могут охватывать лишь часть жизненного цикла. Например, цвет венчика китайской примулы неизменен до тех пор, пока неизменна окружающая температура; при обмелении водоема у стрелолиста развивается иная форма листьев. Еще быстрее протекают морфофизиологические адаптации к смене сезонов года, например линька у млекопитающих или листопад у растений.

Можно построить непрерывный ряд продолжительностей изменения фенотипа в пределах нормы реакции. На одном конце ряда будут длительные модификации (изменение абдоминальных щетинок у *Artemia salina*), а на другом — быстрые (поведенческие реакции). Между ними расположатся изменения, исчезающие за поколение (температурные модификации *Vanessa levana-prorsa*), изменения, появляющиеся в одном сезоне (линька у млекопитающих, загар человека), и более быстрые физиологические реакции (высокогорная адаптация альпинистов). Этот ряд показывает очень важный факт: медленные морфофизиологические адаптации в пределах нормы реакции принципиально не отличаются от быстрых адаптивных реакций фенотипа (организма).

Данный пример, кроме того, еще раз говорит о том, что модификации не новоприобретения, а выработанные в ходе предшествовавшей эволюции приспособления. Другим доказательством служит и то, что модификации часто возникают в ответ не на тот фактор среды, к которому они адаптивны, а на другой, более стабильный, имеющий сигнальное значение. Например, запасание жира у птиц перед перелетом, линька млекопитающих, сроки размножения животных и вегетации растений обусловлены не сменой сезонов как таковой, а изменениями фотопериода. Наглядный пример значения сигнального фактора в возникновении модификаций — образование клубней картофеля. Клубни — модификации стебля, служащие для вегетативного размножения, — развиваются в земле, где они и сохраняются (у дикого картофеля) до следующего вегетативного периода. На поверхности земли клубни не образуются. Однако вызвать клубнеобразование можно, не засыпая основания вегетативных стеблей картофеля землей, а лишь затенив их. Снижение освещенности оказывается сигнальным фактором для образования клубней.

Все эти факты подтверждают, что способность давать модификации есть результат эволюции. Изменения в пределах нормы реакции не создают ничего нового. Новые признаки могут возникнуть только путем изменения самой нормы реакции, а оно происходит лишь на основе мутаций, т. е. благодаря генотипической изменчивости.

Это очень важное положение дарвинизма. Дело в том, что все ламаркистские теории базируются на признании в качестве

основы эволюции наследования благоприобретенных признаков, т. е. изменений, адекватных внешним воздействиям. Ламаркисты считают, что адаптивные изменения в пределах нормы реакции закрепляются наследственно и становятся новой нормой. Механизм эволюции путем наследования благоприобретенных свойств внешне прост до самоочевидности и трудно опровержим экспериментально. Наиболее трудно в науке доказать отсутствие какого-либо явления. В 70-х гг. XIX в. А. Вейсман обрезал хвосты у 20 последовательных поколений белых мышей, чтобы показать, что в каждом поколении от бесхвостых родителей рождаются мыши с нормально развитыми хвостами. В 70-х гг. XX в. ламаркисты утверждали, что обратные транскриптазы (ревертазы) служат механизмом перенесения на ДНК адаптивных изменений в пределах нормы реакции, и Ф. Крику — одному из двух авторов, расшифровавших структуру ДНК, — пришлось писать специальную статью в защиту догмы генетики, гласящей, что не может быть переноса информации с белков на нуклеиновые кислоты, фигурально выражаясь, доказывать, что автомобиль не может управлять шофером.

Поскольку до сих пор продолжаются дискуссии по поводу наследования благоприобретенных свойств (ведь любые новые признаки «приобретаются» организмом), целесообразно четко сформулировать теоретически мыслимые способы возникновения наследственных изменений и их соответствие представлениям и ламаркизма и генетики. Здесь удобно воспользоваться терминологией, специально для данной цели разработанной французским исследователем К. Детто и примененной И. И. Шмальгаузенем (1969). Теоретически возможны три способа наследственного изменения потомков по сравнению с предками:

1. Изменение может возникнуть под воздействием какого-либо внешнего фактора в теле (семе) данного организма (соматогенное изменение), затем каким-то образом оказаться закодированным в аппарате наследственности данного организма (бластогенное изменение) и передаться следующему поколению. Этот способ наследования был назван К. Детто соматической индукцией. Он строго соответствует принципу наследования благоприобретенных свойств в том случае, если соматогенное изменение адекватно вызвавшему его воздействию среды, т. е. адаптивно. Например, если охлаждение вызывает более сильное развитие меха у какого-либо млекопитающего, т. е. происходит наблюдаемое в течение жизни одного поколения и адекватное внешнему воздействию соматогенное изменение, то согласно принципу соматической индукции (=принципу наследования благоприобретенных свойств) это изменение должно наблюдаться у потомков и без воздействия на них низкими температурами;

2. Изменение может возникнуть под влиянием какого-либо фактора внешней среды, действующего независимо и параллельно на соматогенный аппарат данного организма и на его наследственный аппарат, т. е. вызывающего одновременно соматогенное и бластогенное изме-

жения. Такой случай, не подразумевающий соматической индукции, назван параллельной индукцией. Примером ее может служить действие ионизирующей радиации, вызывающей одновременно и более или менее тяжелую лучевую болезнь, и мутации генеративных клеток. Аналогичный эффект может быть достигнут при получении термоморфозов и хемоморфозов, причем, как показано выше, эти морфозы часто копируют мутации, и, следовательно, не исключено, что параллельная индукция в состоянии имитировать соматическую, т. е. морфозы родительских особей будут совпадать по своему выражению с мутационными (наследственными) изменениями потомков.

Однако необходимо подчеркнуть, что даже такой, несомненно, редкий случай, внешне, но не по механизму соответствующий соматической индукции, не отвечает требованиям ламаркизма. И морфозы и мутации не адаптивны. Лучевая болезнь не способствует выживанию организма и не защищает от следующего лучевого поражения. Мутация *tetraptera* не содействует улучшению полета дрозофилы и не защищает от термоморфозов;

3. Наконец, третий теоретически мыслимый случай — изменение генеративного аппарата (бластогенное изменение) без изменения сомы родителей, т. е. генеративная индукция, соответствующая представлениям генетики о возникновении мутаций. Поскольку организм родителей при генеративной индукции не меняется, о наследовании благоприобретенных свойств не может быть и речи, даже если мутация повышает приспособленность особей следующего поколения.

В заключение надо подчеркнуть, что лишь два последних способа — параллельная индукция и генеративная индукция — подтверждены экспериментально. Соматическая индукция, несмотря на неоднократно повторявшиеся в течение ста с лишним лет попытки доказать ее существование, остается гипотезой. В науке вообще почти невозможно опытным путем доказать отсутствие какого-либо явления именно потому, что любая экспериментальная проверка, доказывая отсутствие данного эффекта в каждом конкретном случае, не опровергает возможности его существования в каких-либо других случаях. Внешняя простота принципа наследования благоприобретенных свойств, существование случаев параллельной индукции и невозможность доказательства в общей форме отсутствия наследования благоприобретенных свойств обуславливают то, что даже сейчас биологи иногда высказывают ламаркистские взгляды.

## НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАК МАТЕРИАЛ ЭВОЛЮЦИИ

Ч. Дарвин четко различал два основных типа изменчивости: определенную и неопределенную. Определенная изменчивость — это модификации. Неопределенная изменчивость, по Дарвину, возникает как неадекватные реакции особей на те же факторы среды,



которые вызывают и определенные изменения. Для понимания Дарвина важно учитывать, что, согласно его воззрениям, индивидуальная специфичность реакций организмов, создающая неопределенную изменчивость, зависит от особенностей самих организмов, но вызывается она нормальными воздействиями среды. Неопределенная изменчивость, по мнению Дарвина, служит материалом отбора и тем самым представляет собой основу эволюции. Ч. Дарвин писал: «Ненаследственное изменение для нас не существенно» и подчеркивал, что именно неопределенные изменения обычно наследуются.

Если неопределенная изменчивость наследственна, то в ее основе должны лежать генотипические изменения. Чтобы выяснить, как возникают дарвиновская неопределенная изменчивость или «различия между особями в пределах скрещивающейся популяции» (Симпсон, 1948), необходимо рассмотреть ряд вопросов генетики. Биологии известен лишь один способ возникновения наследственных изменений — мутации. Поэтому следует рассмотреть классификацию мутаций и связи генотипа и фенотипа, т. е. вопрос о том, каким образом мутации (изменения генотипа) влияют на все доступные изучению признаки организма — его фенотип. Необходимо также выяснить, как формируется генотипическое разнообразие особей в популяции, иными словами, рассмотреть ряд вопросов популяционной генетики.

Мутации проще всего различать по характеру перестройки кариотипа (рис. 6), хотя это не единственная и не исчерпывающая их классификация. По этому признаку различают точечные, или генные, мутации — перестановки пар нуклеотидов (транзиции, или трансверсии), иногда приводящие к «сдвигу рамки» — превращению триплета, кодирующего какую-либо аминокислоту, в триплет-терминатор или, наоборот, превращающие терминатор в какой-либо другой кодон. Подобные мутации могут очень резко менять величину и аминокислотный состав белковых молекул. Могут утрачиваться более крупные локусы хромосом (делеции, или нехватки), отдельные локусы могут удваиваться (дупликации), переворачиваться на 180° (инверсии) либо переноситься на другое плечо хромосомы или другую хромосому (транслокации). Часто происходит выпадение целых хромосом — анеуплоидия, или нехватки (deficiencies) в узком смысле термина, в широком понимании нехватки включают и делеции. Наблюдается также удвоение целых хромосом и наборов хромосом — полиплоидия. В последние десятилетия у прокариот выявлен еще один тип изменчивости: обратимый перенос последовательностей нуклеотидов из одного участка наследственного аппарата в другой или в плазмиду. Имеются веские данные в пользу того, что это явление, названное «прыгающими генами», а более строго — транспозицией и инсерцией, свойственно и эукариотам.

Кроме мутационных изменений хромосомного аппарата ядра эукариот или хромосом прокариот часто происходят еще слабо изученные цитоплазматические мутации: мутации ДНК пластид,

митохондрий и других автономных органелл клетки. Цитоплазматическая наследственная изменчивость повышает разнообразие особей в популяции, однако в работах по популяционной генетике и теории эволюции она, как правило, не учитывается и упоминается здесь только с целью показать, что все дальнейшее изложение представляет собой очень обобщенное и относительное приближение к реально существующей в природе картине изменчивости организмов.

Раз возникнув, мутация неизбежно будет передаваться следующим поколениям и исчезнет лишь с гибелью всех особей, несущих данное изменение генотипа. Поэтому любой из перечисленных типов мутаций может служить материалом эволюции. Хотя мутация может появиться в любой клетке, но для эволюции — процесса, происходящего при смене поколений, имеют значение только генеративные мутации, т. е. мутации клеток зародышевого пути, гамет и недробившейся зиготы. Лишь эти мутации могут передаваться следующему поколению. Соматические мутации, возникающие в клетках, не связанных с размножением, могут влиять на жизнеспособность особей и таким образом косвенно воздействуют на процесс эволюции, но не служат материалом эволюции. Исключение составляют почковые мутации растений, т. е. мутации, возникающие в конусе нарастания побега: на мутантном побеге мутантными оказываются и половые клетки.

Важнейшее положение и генетики и теории эволюции — представление о том, что мутации ненаправленны и случайны. Это означает, что новая мутация не адекватна вызывающему ее фактору. Например, в триplete М-РНК, кодирующем изолейцин — АУА, точечная мутация может привести к замене любого из трех оснований. Две такие замены, АУУ и АУЦ, дают кодоны того же изолейцина. Шесть других приводят к замене изолейцина на другие аминокислоты: АУГ — метионин, АЦА — треонин, ААА — лизин, АГА — аргинин, УУА и ЦУА — лейцин и ГУА — валин.

Фенотипический эффект каждой из 6 перечисленных мутаций зависит от того, как повлияет замена на структуру и через нее на метаболическую активность данного белка. Если замена никак на ней не сказывается, такую мутацию называют селективно-нейтральной. Нейтральные замены аминокислот накапливаются до тех пор, пока не приведут к изменению конформации или активного центра белковой молекулы. Если же мутация изменяет активность белка, она подвергается отбору. Отбор против измененной структуры будет тем жестче, чем сильнее подобный белок нарушает нормальный метаболизм. Поэтому различают запрещенные мутации — замены, исключающие белок из метаболизма и часто ведущие к летальному для организма исходу, и допустимые мутации, не приводящие к столь тяжелым последствиям. В этом случае структура белка может подвергаться дальнейшему отбору, приводящему его в соответствие с теми метаболическими процессами, в которых он участвует, или перестраивающими другие бел-

ки, участвующие в этих процессах в соответствии с особенностями измененного белка. И то и другое происходит на основе новых мутаций. Все сказанное относится и к более крупным мутационным перестройкам.

Например, полиплоидия (удвоение хромосом), вызываемая колхицином, не защищает организм от этого алкалоида, а мутации, вызываемые ионизирующим излучением, не способствуют выработке веществ-радиопротекторов. Подбирая мутагенные факторы, удается лишь ограничить спектр мутаций. Представление о ненаправленности мутаций не подразумевает их беспричинности. Мутации возникают либо под действием факторов среды, к которым организмы не могли приспособиться в ходе предшествовавшей эволюции (радиация, химические мутагены и т. п.), либо по причинам, обусловленным сложностью организации генетического аппарата (тепловые колебания атомов в молекуле ДНК и т. п.). Так называемые спонтанные мутации отличаются от индуцированных только тем, что мы не знаем причин их возникновения, а не отсутствием этих причин.

Мутации представляют собой результат повреждающего влияния на аппарат наследственности именно тех факторов, к действию которых вид не приспособился в ходе предшествовавшей эволюции потому, что не сталкивался с ними. Доказательством служит, например, то, что повышение резистентности и ионизирующей радиации, и в частности снижение частоты мутаций, возникающих под ее действием, достигается при помощи отбора. *Colchicum autumnale* — растение, из которого добывают колхицин, не страдает полиплоидией или нарушениями митоза. Иными словами, к факторам, вызывающим индуцированный мутагенез, организмы могут приспособиться в ходе эволюции, эти факторы вызывают мутации лишь у неадаптированных к ним видов. Сказанное не означает, что мутационный процесс при условии выработки подобной резистентности может прекратиться или хотя бы существенно сократится число мутаций. Мутации неизбежны, как неизбежны помехи в любой системе передачи информации; недаром их называют «ошибками генетического кода». Мутации ненаправленны в том смысле, что они неадаптивны, и, как правило, любой мутаген вызывает целый спектр отклонений. Колхицин, действие которого приводит к нерасхождению хромосом в процессе клеточного деления, в этом смысле исключение.

Более важное с точки зрения эволюции ограничение накладывает на мутационный процесс сам набор генов, содержащихся в генотипе. Это ограничение определяет то, что мутационная изменчивость всегда носит внутривидовой характер. Типичный набор генов любого вида (генетическая норма) создавался в ходе предшествовавшей эволюции этого вида. В результате, например, у дрозофилы, могут возникать любые мутации крыльев — от полного их отсутствия через все изменения строения до четырехкрылости (см. рис. 2), так как есть гены, определяющие развитие крыльев в онтогенезе каждой мухи: они-то и мутируют. Но у дро-

зофилы не может появиться мутация, определяющая возникновение или меняющая строение, скажем, легких, потому что у насекомых нет таких органов.

Разработка вопроса о влиянии изменения генотипа на фенотип особей начиналась с простейшего представления о том, что один ген определяет один признак организма — фен. Потребовалось много времени для понимания того, что признаков фенотипа, особенно у высших форм жизни, можно выделить значительно больше, чем генов. Только в 40-х гг. советский генетик А. С. Серебровский четко сформулировал представление о том, что число признаков фенотипа неизбежно больше, чем число генов, определяющих эти признаки, прежде всего потому, что признаки фенотипа делимы, а гены как единицы наследственности элементарны. Развитие молекулярной биологии (изучение структуры ДНК, механизмов транскрипции и трансляции) лишь подтвердило это положение. Изменилось представление о структуре генов, оказавшихся сложными образованиями, но не изменилось представление о том, что число цистронов ограничено.

Основой для понимания сложности связей между геном и фенотипическим признаком послужило открытие сцепленного наследования и плейотропии. То, что многие признаки организма наследуются совместно, сцепленно, было известно еще со времен Ч. Дарвина. Например, белые голубоглазые коты — глухонемые, тогда как кошки с одним из этих признаков (т. е. либо не белые, либо не голубоглазые) глухотой не страдают. Сцепленно с полом наследуется у людей гемофилия: этой болезни подвержены мужчины, но не женщины. Гемофилия определяется рецессивной мутацией в X-хромосоме. У женщин она всегда находится в гетерозиготе и подавлена доминантным геном, а у мужчин из-за отсутствия второй X-хромосомы доминантного аллеля нет и гемофилия проявляется в фенотипе.

Сцепленное наследование обычно обусловлено локализацией генов в хромосомах, благодаря чему они наследуются комплексами (группами сцепления). Нарушить сцепление могут лишь кроссинговер и транслокации, тогда как инверсии, нарушая кроссинговер, закрепляют группы сцепления.

С точки зрения эволюции гораздо важнее явление плейотропии, т. е. множественного фенотипического проявления данного гена. Например, точечная мутация *roluphen* у дрозофилы меняет одновременно жилкование, расположение и форму крыльев, строение лапок и глаз (так называемые «грубые глаза») и еще ряд менее заметных признаков (рис. 7). Иными словами, измененным оказывается весь габитус мухи, хотя каждый признак меняется не очень сильно.

Плейотропный эффект действия генов обнаруживается при исследовании почти любой мутации. Например, мутация серповидноклеточной анемии у человека, снижая сродство гемоглобина к кислороду, повышает резистентность к малярийному плазмодию. Латинские лисы имеют измененную окраску меха и пониженную

жизнеспособность. В обоих этих случаях гомозиготность по мутантному гену летальна.

Плейотропный эффект действия генов обусловлен в онтогенезе тем, что мутация, нарушая структуру ДНК, меняет процессы биосинтеза, что приводит к нарушениям обмена веществ. Дальнейшее зависит от того, какой белок изменен и на какой стадии онтогенеза измененный белок включается в обмен веществ, т. е. от того, насколько жизненно важны те процессы обмена и морфогенеза, которые нарушает мутация, и сколько таких процессов она изменяет. Например, мутация, нарушающая структуру кератина — белка, образующего волосы, рога, когти, — меньше затрагивает жизненно важные функции организма, чем мутация, нарушающая структуру тироксина (гормона щитовидной железы).

В ряде случаев постепенность проявления мутаций в онтогенезе более или менее изучена. Например, мутация гидроцефалии у мышей (рис. 8) выражается в отсутствии или сильной редукции

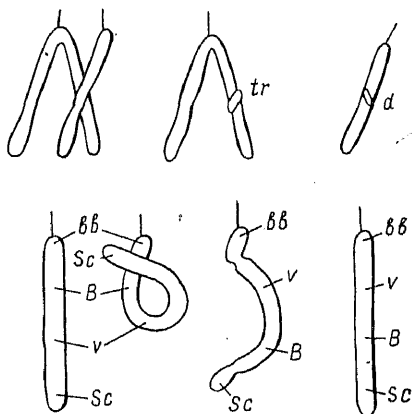


Рис. 6. Схема транслокаций (*tr*), делеций (*d*) и инверсий (нижний ряд): *Sc*, *V*, *B*, *bb* — символы генов (из Медникова, 1976)

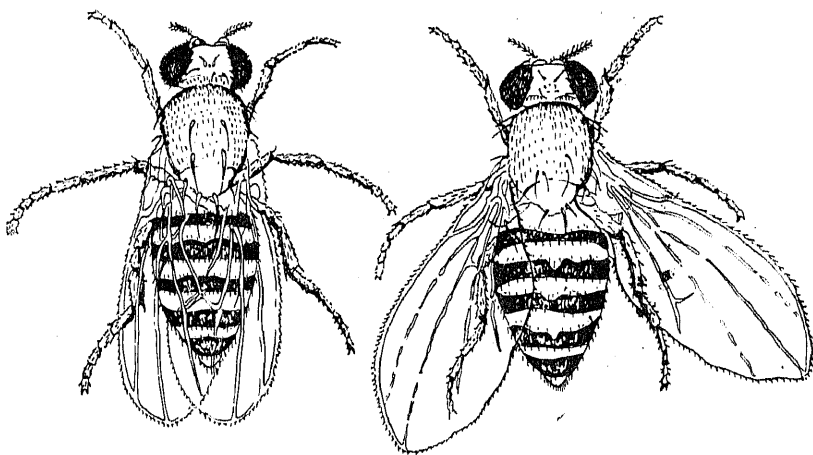


Рис. 7. Плейотропное действие мутации «полифен» у *Drosophila funebris*: слева нормальная муха, справа — мутантная: «грубые глаза», ненормальные лапки, расставленные крылья, прерывистые жилки, неправильная пигментация брюшка, редукция макрохет (из Тимофеева-Ресовского, 1968)

плоских костей черепа, нарушениях строения век, мозга, часто приводит к инсульту и смерти. Механизм возникновения этой мутации следующий. В силу каких-то неизученных биохимических нарушений изменяется гистогенез хряща. В результате хрящевой матрикс развивается неправильно, и клетки хряща очень рано и сильно вакуолизируются. Эти изменения хряща свойственны всему



Рис. 8. Последовательность фенотипического проявления мутации гидроцефалии у мыши (из Маркерта, Уршпрунга, 1973; по Уршпрунгу, 1965)

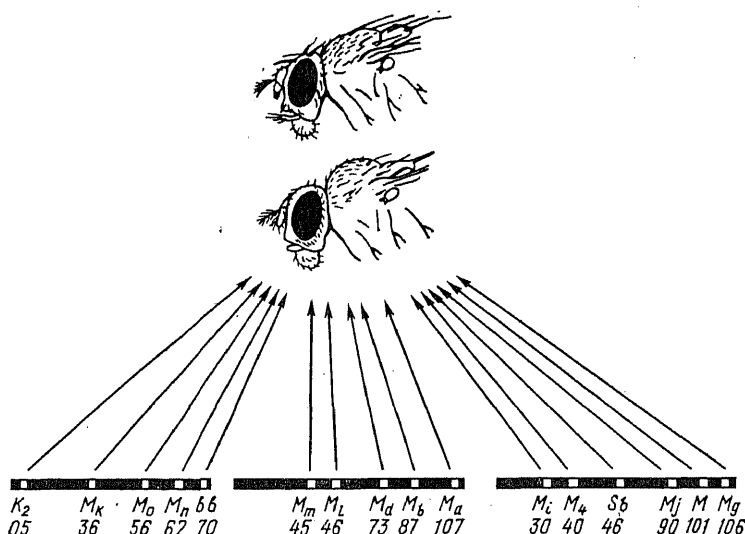


Рис. 9. Генотипическое определение фенотипа «minute» у *Drosophila melanogaster*:

вверху — голова и торакс нормальной мухи; посередине — фенотип «minute» с редуцированными макрохетами; внизу — схематическое изображение трех хромосом, несущих 16 локусов, мутации которых дают фенотип «minute», и обозначения этих локусов (из Тимофеева-Ресовского, 1968; по Тимофееву-Ресовскому, 1934)

скелету эмбриона мыши. На неправильно сформировавшейся хрящевой основе так же неправильно формируются кости черепа. Особенно сильно недоразвиваются кости, составляющие его основание, и растущий головной мозг оказывается оттесненным вверх, так как ему не хватает места на основании черепа. Это влечет за собой дальнейшее изменение формы головы, но, главное, нарушает отток cerebrospinalной жидкости. В результате повышается внутричерепное давление, что ведет к инсультам и смерти. Таким образом, связь между мутацией — нарушением структуры ДНК — и ее фенотипическим проявлением, точнее, конечным результатом этого проявления, очень сложна.

Однако двумя рассмотренными эффектами — плейотропией и сцеплением — действие гена на признаки фенотипа далеко не исчерпывается. Многие признаки фенотипа, особенно количественные и мерные, имеют полигенное определение, т. е. каждый данный признак зависит от многих генов. Примером может служить мутация дрозофилы «minute» (рис. 9). Здесь один и тот же фенотипический эффект — редукция щетинок — получается в результате мутаций 16 разных локусов трех хромосом. Но это не настоящая полигенность. При полигенном определении признака мутация того или иного гена детерминирует лишь частичное его изменение. Можно привести работу М. Л. Карпа (1936) по взаимодействию генов, определяющих развитие щетинок на грудном сегменте *Drosophila melanogaster*. Изучали действие четырех генов: Hw, Bg, h, agr, каждый из которых влияет на степень развития щетинок. Изменения в линиях, мутантных по этим генам, сравнивали с состоянием у дикого типа. При скрещивании линий в разных комбинациях выяснилось, что из 59 сочетаний в 25 случаях (42,37%) происходило суммирование действия генов; в 26 случаях (44,07%) эффект совместного действия генов был больше суммы, а в 8 случаях (13,56%) — слабее. По каждой группе щетинок эффекты получались различными (табл. 1). Таким образом, в одних случаях один ген влияет на развитие многих признаков, в других — развитие данного признака определяется многими генами.

Необходимо также упомянуть о взаимодействии генов между собой, т. е. об аллельных и неаллельных отношениях генов, определяющих их фенотипическое выражение в каждом конкретном случае. Надо напомнить о явлении множественного аллелизма, широко распространенного в природе и существенно повышающего разнообразие особей в популяции по данному признаку. Классическим примером служат аллельные отношения по группам крови человека. Важно учитывать, что неаллельные взаимосвязи генов, т. е. взаимовлияния типа эпистаза, и отношения аллельных генов, например сверхдоминирование, определяют степень фенотипического выражения данного гена, т. е. как и насколько проявится он в фенотипе и проявится ли вообще.

Связи генотипа и фенотипа сложны; изучая наследование признаков фенотипа, однако, трудно судить об изменениях генотипа

как такового. Поэтому уже со времен Т. Моргана генетика пришла к концепции, согласно которой генотип в целом определяет развитие фенотипа в целом. Однако представление о единстве генотипа затушевывает дискретность наследственных свойств организма, а генетика изучает наследование дискретных признаков. Только молекулярная биология нашла выход из этого противоре-

Таблица 1

Действие генов при полигенном определении признака

| Щетинки                                    | Суммирование,<br>% | Усиление, % | Ослабление, % |
|--------------------------------------------|--------------------|-------------|---------------|
| Макрохеты                                  | 43,75              | 43,75       | 12,50         |
| Микрохеты                                  | 35,71              | 50,06       | 14,29         |
| Общее число стерно-<br>плевральных щетинок | 30,77              | 69,23       | 6,67          |

чия, показав, что ген как функциональная единица наследственности детерминирует не расплывчатый морфологический или физиологический признак типа пониженной жизнеспособности, а синтез вполне конкретной полипептидной цепи. Функциональное определение «один ген определяет синтез одной полипептидной цепи» позволило сохранить представление о дискретности наследственности и в то же время показало всю сложность отношений между генотипом и фенотипом.

Уже говорилось о том, что если генная мутация нарушает синтез одного белка, то морфологическое выражение этой мутации будет зависеть от ряда эпигенетических, лишь опосредованно обусловленных генами, взаимодействий данного белка с другими мутантными и немутантными белками, т. е. от роли этого белка в общем обмене веществ. Поэтому у низших форм жизни, у прокариот и вирусов, наследственная изменчивость выявляется гораздо полнее, чем у эукариот вообще и высших многоклеточных организмов в особенности. От возникновения того или иного белка, который у прокариот сам по себе уже есть признак фенотипа, до появления какого-либо морфологического признака у высших организмов должно пройти значительно большее число сложных преобразований. У высших форм жизни действие генов более опосредовано, чем у низших. Поэтому целесообразно различать мутацию как изменение структуры ДНК и ее фенотипическое проявление. На практике же, особенно в популяционной генетике, мутациями равно охотно называют и нарушения ДНК, и мутационные изменения фенотипа.

Теперь необходимо выяснить, от чего зависит фенотипическое выражение мутации. Выражение мутантного признака, так же как любого нормального признака<sup>2</sup>, может колебаться под воз-

<sup>2</sup> В качестве нормального признака генетика принимает так называемый дикий тип, т. е. выражение данного признака у немутантной особи.



действием внешних факторов, т. е. каждая мутация имеет свою норму реагирования. Например, у дрозофилы есть мутация «лентовидного глаза» (*bar*) (рис. 10, 11). У гомозиготных по этой мутации мух за счет редукции передних и задних фасеток глаз представляет собой вертикальную полосу. Мутация локализова-

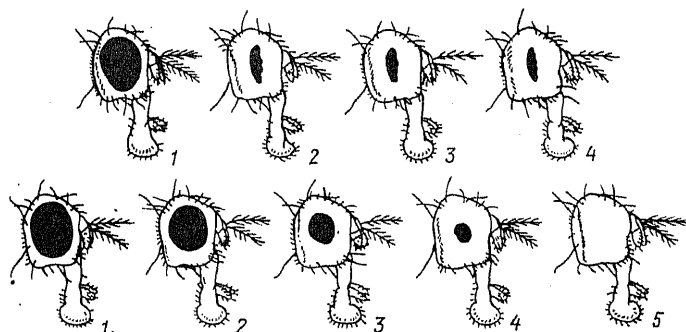


Рис. 10. Фенотипическое проявление мутации *bar* (вверху) и *eyes* (внизу) у *Drosophila melanogaster*:

1 — нормальные глаза, 2—5 — различные степени редукции глаз (из Тимофеева-Ресовского, 1968)

на в X-хромосоме, поэтому у самок она выражена резче, чем у самцов. Кроме того, фенотипический эффект мутации меняется при изменении температуры среды (рис. 11). С повышением температуры фенотипическое проявление мутации усиливается.

У этой мутации, помимо дикого аллеля — нормальных глаз, есть еще один аллель — *ultra-bar*, определяемый изменением дозы гена. При мутации *ultra-bar* число фасеток изначально бывает меньшим и под влиянием температуры меняется резче (рис. 11). Таким образом, для обеих мутаций их фенотипическое выражение зависит от среды, в которой они проявляются, и в то же время от состояния мутантного гена. Иными словами, ширина нормы реакции по данному признаку определяется генетически, а конкретное фенотипическое выражение признака — результат взаимодействия генотипа и среды.

Факторы среды, влияющие на фенотипическое выражение мутаций, очень разнообразны. Например, мутация *abnormal abdomen*

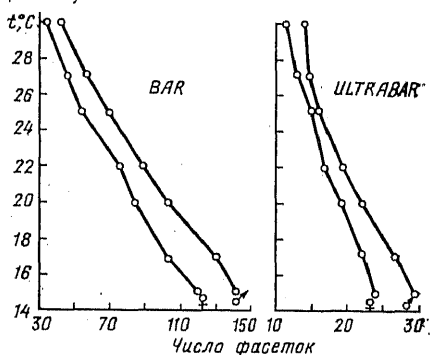


Рис. 11. Зависимость степени редукции глаза (число сохранившихся фасеток) при мутациях «*bar*» и «*ultra-bar*» в зависимости от температуры, при которой происходит развитие мутантных дрозофил (из Шмальгаузена, 1968; по Драйверу, 1931)

теп, выражающаяся в нарушениях сегментации и окраски брюшка (рис. 12), может исчезать, если мух воспитывать на подсушенном корме. В этом случае не только брюшко становится нормальным, но и сама мутация проявляет себя уже не как доминантная, а как рецессивная: при скрещивании мутантных особей с нормальным фенотипом, выращенных на подсушенном корме, во втором поколении у гомозиготных по этой мутации особей нарушение строения брюшка проявится независимо от влажности субстрата.

Кроме мутаций, степень выраженности которых обусловлена внешними факторами, бывают мутации с изменчивым фенотипическим выражением даже в константных условиях среды. Примером может служить мутация *eyeless* — безглазости — у дрозофилы

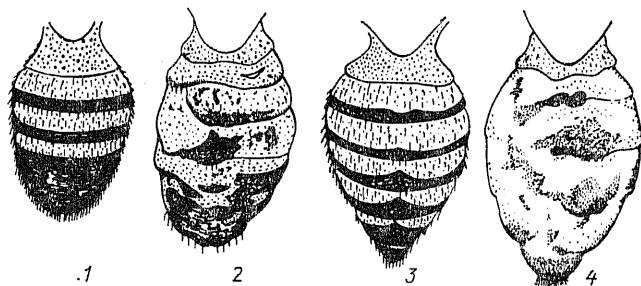


Рис. 12. Доминантная мутация *abnormal abdomen* у *Drosophila melanogaster*: 1, 3 — брюшко нормальных самца и самки; 2, 4 — брюшко мутантных самца и самки (из Шмальгаузена, 1968; по Моргану, 1919)

(см. рис. 10). В одних и тех же условиях среды у гомозигот *eyeless* глаза обладают огромной вариабельностью степени редукции: от нормального глаза до полного его исчезновения, причем часты случаи, когда у одной и той же мухи один глаз бывает редуцирован сильнее другого. Очень сильно варьирует фенотипическое выражение *tetraptera* (см. рис. 2). Таким образом, даже в константной среде мутантный ген может менять свое фенотипическое выражение. Следовательно, степень фенотипического выражения мутации при данных условиях среды зависит от внутренней среды организма — от его обмена веществ и в конечном счете от генетической среды, т. е. от всех остальных генов данного генотипа, этот обмен определяющих.

Степень фенотипического выражения мутации у данной особи была названа Н. В. Тимофеевым-Ресовским экспрессивностью (выразительностью). Чем выше экспрессивность, тем сильнее она выражена в фенотипе. Поэтому экспрессивность оценивают по количеству (проценту) особей, обладающих наиболее сильным фенотипическим выражением данной мутации. Мутации с вариабельной экспрессивностью могут и не иметь фенотипического проявления, как это иногда происходит с *eyeless* или *abnormal abdo-*

теп на сухом корме; тем не менее в генотипе они присутствуют.

Экспрессивность можно изменить и прямым воздействием среды, что уже было рассмотрено на примере мутаций *bag* и *abnormal abdomen*. В таком случае можно говорить, что экспрессивность меняется в пределах нормы реакции мутантного генотипа. Иногда изменения экспрессивности удается добиться только посредством отбора. Такая работа была проделана Н. В. Тимофеевым-Ресовским с мутацией *vti* у *Drosophila funebris*. Эта мутация нарушает жилкование крыльев: две поперечные жилки могут либо прерываться (недоразвитие), либо совсем отсутствовать. Отбором, т. е. отсадкой мух с различной степенью выраженности признака, удалось получить две линии (из 30), в которых у мух всегда отсутствовали поперечные жилки, т. е. экспрессивность составляла 100%. Остальные 28 линий обладали весьма разнообразной экспрессивностью — от 15 до 90%. Поскольку экспрессивность меняется под воздействием отбора, можно утверждать, что происходит изменение самой нормы реакции, т. е. дальнейшая перестройка генотипа, возможная только при наличии каких-то иных мутаций.

Другая важная характеристика фенотипического выражения мутаций — пенетрантность (проникающая способность). В константных условиях среды все мухи с мутацией *bag* или *ultra-bag* имеют измененное строение глаз. Мутация выражена у 100% особей. Иначе обстоит дело с мутацией *eyeless*. В силу того что экспрессивность этой мутации сильно варьирует, у части мух, обладающих соответствующим генотипическим изменением, глаза имеют нормальное строение, т. е. фенотипически мутация не выражена. Следовательно, при наличии генотипического изменения фенотипическая мутация проявляется не у всех особей. Это свойство и было названо Н. В. Тимофеевым-Ресовским пенетрантностью. Пенетрантность оценивается количеством (процентом) мутантных особей, обладающих фенотипическим выражением данной мутации по отношению к общей численности мутантных особей. Если мутация хотя бы незначительно выражена у всех особей, пенетрантность равна 100%.

Пенетрантность, как и экспрессивность, можно изменить прямым воздействием среды в пределах существующей нормы реакции. Мутация *abnormal abdomen* при повышенной влажности обладает 100%-ной пенетрантностью. Изменения пенетрантности можно добиться и через отбор, что также было показано Н. В. Тимофеевым-Ресовским по отношению к мутации *vti*. Ему удалось в 9 линиях из 30 добиться 100%-ной пенетрантности, причем экспрессивность в этих линиях варьировалась от 30 до 100%. Пенетрантность и экспрессивность тесно связаны между собой. Оба этих понятия характеризуют степень фенотипической выраженности мутации, но экспрессивность отражает степень измененности фенотипа мутантных особей, а пенетрантность — устойчивость фенотипа дикого типа по отношению к данной мутации, т. е. явление обратное. Оба этих свойства могут меняться как под влия-

нием непосредственного действия условий среды, т. е. в пределах нормы реакции данного генотипа, так и под действием отбора на основе дополнительных мутаций, например в системе генов, управляющих активностью фермента глюкуронидазы в почках мышей. Выяснилось, что имеется структурный ген, локализованный в 5-й хромосоме и определяющий структуру и свойства самого фермента. Кроме того, была выделена система «процессинг-генов», определяющих (через другие ферменты) присоединение или неприсоединение глюкуронидазы к клеточным мембранам, ее структурные модификации и деградацию; регуляторные гены (тоже несколько) детерминируют скорость синтеза глюкуронидазы в соответствии с физиологическими потребностями организма; временные гены определяют продолжительность функционирования и моменты репрессии и дерепрессии структурного гена; кроме того, есть еще два гена, один из которых детерминирует секрецию глюкуронидазы через почечные каналы, а другой — синтез опознающего андростерон белкового рецептора (андростерон меняет активность структурного гена). Мутация любого из перечисленных генов нарушает активность глюкуронидазы.

Если мутации (или комбинации) генов не проявляются, в фенотипе они не могут подвергаться отбору. На этом основании С. М. Гершензон сделал вывод, что материалом эволюции служат только доминантные или полудоминантные мутации, т. е. такие изменения генотипа, которые проявляются в фенотипе и влияют на приспособленность. Это заключение он подтвердил данными по генетике млекопитающих и насекомых. Сказанное, однако, не означает, что рецессивные мутации не имеют эволюционного значения. В процессе скрещиваний прошедших отбор особей (с. 129) и (или) при изменениях среды, влияющих на экспрессивность и пенетрантность генов, рецессивные аллели могут становиться доминантными и влиять на приспособленность.

Мало того, во многих случаях более приспособленными оказываются не гомозиготы, а гетерозиготы, в которых проявляется эффект моногенного гетерозиса — сверхдоминирования, как назвал это явление Т. Добжанский. Открытие сверхдоминирования в сочетании с исследованием генотипического разнообразия популяций методом электрофореза белков позволило ученику Добжанского, Р. Левонтину (1978), пересмотреть представления об организации генотипа особей в природных популяциях. Согласно «классической гипотезе» организации генотипа, сформулированной Г. Меллером в 30-х гг., генотипы особей в природных популяциях гомозиготны по большинству доминантных генов, которые соответствуют дикому типу, т. е. нормальны. Среди этих генов встречаются лишь редкие рецессивные мутации. Согласно балансовой гипотезе дикий тип нормален именно потому, что в основе его лежит гетерозиготность по большей части генов данного генотипа, обуславливающая сверхдоминирование. Накопленные данные позволяют считать, что балансовая гипотеза ближе к истине.

Таким образом, можно выделить три основные группы факто-

ров, влияющих на выражение данного признака в фенотипе: 1) состояние самого гена, 2) генная среда и 3) внешняя среда. Зависимостью пенетрантности и экспрессивности мутаций от внешней среды и объясняется предположение Ч. Дарвина, что действие нормальных для данного вида внешних условий вызывает неопределенную изменчивость. Это не ошибка исследователя, а точная констатация факта. Напротив, надо было обладать дарвиновской гениальностью, чтобы заметить, что меняющиеся под действием и внешних факторов и изменяющих генную среду скрещиваний неопределенные изменения наследуются.

Переходя к популяционной генетике, надо отметить, что первоначально мутации считались событиями крайне редкими. Г. де Фриз (1906), один из основоположников генетики как науки, введший термин «мутация», считал, что эволюция происходит в результате редких скачкообразных изменений наследственности отдельных особей, каждая из которых сразу дает начало новому виду. Он даже полагал, что его теория позволяет примирить концепцию эволюции с концепцией неизменности видов — креационизмом. Действительно, если вид возникает скачком от одной мутантной особи — родоначальницы, то исходный вид остается неизменным, да и новый тоже. Однако поскольку мутационная изменчивость — изменчивость внутривидовая, новые виды посредством единичных мутаций не возникают.

Мутация данного гена — событие, действительно, достаточно редкое. Считается, что частота возникновения мутаций колеблется от  $10^{-4}$  до  $10^{-7}$ . В среднем одна новая мутация возникает на 1 000 000 гомологичных немутантных генов. При оценке реального числа мутаций надо учитывать, что в геноме каждого организма, за исключением вирусов, число генов вполне сравнимо, если не превышает  $10^6$ — $10^7$ , а число особей в популяциях диких видов колеблется от десятков до миллиардов. Поэтому число вновь возникающих мутаций в пересчете на генофонд популяции в целом оказывается очень большим. Представление о реальных величинах могут дать следующие цифры, приводимые Н. П. Дубининым (1970). В X-хромосоме дрозофилы за поколение возникает 0,15% новых леталей, во 2-й и 3-й хромосомах — около 0,5%. По суммарной оценке примерно 5% гамет дрозофилы несут мутации, возникшие в данном поколении.

Следовательно, любая популяция как совокупность организмов испытывает постоянное давление мутационного процесса. Важно, что вновь возникающие мутации, как правило, рецессивны. Поскольку мутантный белок труднее включается в нормальный обмен веществ, обуславливающая изменение этого белка мутация не проявляется в фенотипе — она рецессивна. Рецессивные аллели не влияют на жизнеспособность несущих их особей, поэтому они не исчезают, а передаются от поколения к поколению и число их постоянно увеличивается за счет мутирования других генов. Это впервые заметил С. С. Четвериков (1926), который писал, что «популяция впитывает мутации, как губка впитывает воду». С мо-

мента, когда стал понятен механизм накопления наследственной изменчивости, возникла популяционная генетика и начался синтез данных генетики и теории эволюции. Поэтому дарвинизм охотно называют «синтетической теорией эволюции». Этот термин был предложен Дж. Хаксли, который издал в 1942 г. книгу «Эволюция. Современный синтез», показавшую значение генетики для понимания факторов эволюции.

Поскольку мутации ненаправленны, в популяции накапливаются мутации разных генов. В то же время, так как мутация данного гена — событие редкое, концентрация ее в популяции без воздействия дополнительных факторов не меняется. Это положение математически описывается правилом, открытым в 1908 г. независимо друг от друга Харди и Вайнбергом. Данное правило представляет собой отправную точку популяционной генетики.

Представим себе популяцию, удовлетворяющую следующим условиям: численность ее особей бесконечно велика, скрещивания между двумя любыми особями разных полов равновероятны — популяция панмиктическая, обмен генами между рассматриваемой популяцией и другими отсутствует, рассматриваемые гены не мутируют и отбор отсутствует.

Таблица 2

Решетка Пеннета, показывающая частоты генотипов при случайном объединении гамет

|        | $P(A)$   | $q(a)$   |
|--------|----------|----------|
| $P(A)$ | $p^2(A)$ | $pq(Aa)$ |
| $(a)$  | $pq(Aa)$ | $q^2(a)$ |

Обозначив начальную частоту доминантного аллеля  $A$  через  $p$ , а частоту рецессивного аллеля  $a$  через  $q$ , получим  $p+q=1$ . При объединении гамет  $A$  и  $a$  в следующем поколении получим три варианта их сочетаний (генотипов)  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ , причем вероятность получения каждого генотипа равна вероятности объединения гамет (табл. 2).

Из таблицы следует, что частоты генотипов распределяются биномиально  $p^2+2pq+q^2=1$ . Это и есть уравнение Харди — Вайнберга. Нетрудно убедиться, что в следующем поколении при соблюдении перечисленных условий частоты генов и генотипов не изменяются.  $p^1$  — концентрация аллеля  $A$  в следующем поколении, равна  $p^1=p^2+pq=p(p+q)$ . Так как  $p+q=1$ ,  $p^1=p$ ,  $q^1=q$ .

Рассмотрим несколько более сложный случай не объединения гамет, а случайного скрещивания особей, несущих эти гаметы. Самцы и самки могут быть гомозиготными и гетерозиготными по любому из двух аллелей. Обозначим генотип  $AA$  как  $x$ ,  $Aa$  —  $y$  и  $aa$  —  $z$ . Тогда, поскольку  $x+y+z=1$  и  $p+q=1$ ,  $x+0,5y=p$  и  $z+0,5y=q$ . Так как вероятность одновременного осуществления двух независимых событий равна произведению их вероятностей, получим частоты различных типов скрещиваний, представленные в табл. 3.

Предполагая объединение гамет при этих скрещиваниях случайным, получим приведенное в табл. 4 распределение частот генотипов следующего поколения.

Чтобы выяснить частоты генотипов в следующем поколении, просуммируем частоты потомков от различных типов скрещивания. Для гетерозиготы  $Aa$ :

$$\begin{aligned} & 0,5xy + xz + 0,5xy + 0,5y^2 + 0,5yz + xz + 0,5yz = \\ & = xy + 2xz + yz + 0,5y^2 = 2x(0,5y + z) + y(0,5y + z) = \\ & = 2(x + 0,5y)(z + 0,5y) = 2pq \end{aligned}$$

(поскольку  $x + 0,5y = p$ , а  $z + 0,5y = p$ ).

Так же для  $AA$  получим  $p^2$  и для  $aa$  —  $q^2$ . И в этом случае выдерживается неизменность уравнения Харди — Вайнберга.

Таблица 3

Частоты типов скрещивания в панмиктической популяции

| Самки       | Самцы                   |                         |                         |
|-------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
|             | $AA$<br>$x$             | $Aa$<br>$y$             | $aa$<br>$z$             |
| $AA$<br>$x$ | $AA \times AA$<br>$x^2$ | $AA \times Aa$<br>$xy$  | $AA \times aa$<br>$xz$  |
| $Aa$<br>$y$ | $Aa \times AA$<br>$xy$  | $Aa \times Aa$<br>$y^2$ | $Aa \times aa$<br>$yz$  |
| $aa$<br>$z$ | $aa \times AA$<br>$xz$  | $aa \times Aa$<br>$yz$  | $aa \times aa$<br>$z^2$ |

Таблица 4

Соотношение частот генотипов в потомстве при скрещивании особей, обладающих двумя аллелями

| Тип скрещиваний      | Частота скрещиваний | Потомки   |          |           |
|----------------------|---------------------|-----------|----------|-----------|
|                      |                     | $AA$      | $Aa$     | $aa$      |
| ♀ $AA \times$ ♂ $AA$ | $x^2$               | $x^2$     |          |           |
| ♀ $AA \times$ ♂ $Aa$ | $xy$                | $0,5xy$   | $0,5xy$  |           |
| ♀ $AA \times$ ♂ $aa$ | $xz$                |           | $xz$     |           |
| ♀ $Aa \times$ ♂ $AA$ | $xy$                | $0,5xy$   | $0,5xy$  |           |
| ♀ $Aa \times$ ♂ $Aa$ | $y^2$               | $0,25y^2$ | $0,5y^2$ | $0,25y^2$ |
| ♀ $Aa \times$ ♂ $aa$ | $yz$                |           | $0,5yz$  | $0,5yz$   |
| ♀ $aa \times$ ♂ $AA$ | $xz$                |           | $xz$     |           |
| ♀ $aa \times$ ♂ $Aa$ | $yz$                |           | $0,5yz$  | $0,5yz$   |
| ♀ $aa \times$ ♂ $aa$ | $z^2$               |           |          | $z^2$     |

Подставив вместо  $x$ ,  $y$  и  $z$   $p^2$ ,  $2pq$  и  $q^2$ , можно убедиться, что концентрации генотипов остаются неизменными в каждом последующем поколении. Изменив концентрацию одного из аллелей, можно также убедиться, что новое равновесие установится в следующем поколении и в дальнейшем не изменится. Полученный ре-

зультат сохраняется для случаев множественного аллелизма, множества не сцепленных локусов, различий в концентрации аллелей у разных полов. В последнем случае, т. е. в случае сцепленности с полом или в случае сцепленности аутосомных генов, равновесие Харди — Вайнберга устанавливается не за одно, а за несколько поколений.

Правило Харди — Вайнберга гласит: *при отсутствии возмущающих воздействий, как-то: повторное мутирование одного и того же гена, отбор или избирательная миграция, т. е. привнесение аллеля или убыль аллеля, в панмиктической популяции, т. е. в популяции, где равновероятны скрещивания любой пары особей, концентрация генов из поколения в поколение остается неизменной.*

Отклонение от равенства правила Харди — Вайнберга свидетельствует о том, что на популяцию действует какой-либо из факторов или их совокупность, т. е. в результате эмиграции или иммиграции особей популяции обмениваются генами с другими популяциями того же вида, или продолжается мутирование того же гена, или по нему идет отбор. Однако сохранение равновесия не всегда свидетельствует об отсутствии действия этих факторов. Например, при половом отборе частоты генов могут меняться от поколения к поколению, а частоты генотипов будут удовлетворять соотношению  $p^2:2pq:q^2=1$ .

Поскольку в достаточно большой популяции при относительной редкости рецессивных гомозигот отбор по данному гену будет слабым, а повторное мутирование достаточно редким, можно сказать, что концентрация данной пары аллелей остается более или менее постоянной.

Из правила Харди — Вайнберга следуют два важных положения: во-первых, концентрация данного аллеля может меняться только под действием внешних по отношению к популяции факторов, влияющих на ее численность и состав; во-вторых, в популяции будут накапливаться разные аллели — разнообразие генов по мере мутирования будет возрастать. Это генотипическое разнообразие, точнее, разнообразие генов данной популяции или вида, называемое генофондом, имеет огромное значение для эволюции, так как представляет собой материал для отбора.

Действительно, если учесть, что фенотипическое выражение данного гена определяется не только внешней, но и генной средой и в то же время генная среда неизбежно меняется от поколения к поколению в процессе скрещивания (комбинации геномов родителей), то необходимо признать, что комбинативная изменчивость, т. е. изменчивость, возникающая в результате комбинирования генов при размножении, должна иметь в эволюции колоссальное значение. Комбинаторика не только меняет фенотипическое выражение признаков — она может создавать новые признаки. Так, при скрещивании кур с двумя аллелями, определяющими форму гребня (рис. 13), в гетерозиготе возникает новая форма гребня (ореховидный), которая будет сохраняться только



у гетерозиготных особей; но поскольку это новый признак, он и служит материалом для отбора. Аналогичный пример — скрещивание двух пшениц, различающихся не по одному, а по трем аллелям. Как видно из рис. 14, разнообразие наследственно обусловленных новых признаков еще более возрастает за счет комбинаторики. У эукариот именно комбинативная изменчивость создает основной материал эволюции.

Особь, гетерозиготная по  $n$  генам, может дать  $2^n$  типа гамет (по закону чистоты гамет). Две особи, гетерозиготные по  $n$  одинаковых генов, дают  $3^n$  типа гамет, а пара особей, гетерозигот-

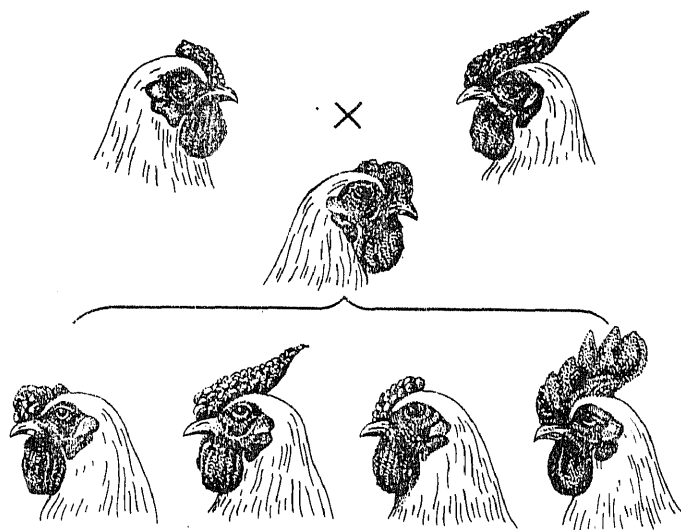


Рис. 13. Комбинативная изменчивость формы гребня у кур. «Ореховидный» гребень возникает в первом поколении при спаривании кур с гороховидными и венчиковидными гребнями и сохраняется у всех гетерозигот (из Филиппченко, 1923; по Гольдшмиту)

ных по  $n$  разным генов, дает  $4^n$  типа гамет. Показано, что если у человека считать варьирующими 100 разных локусов (а этим геном человека далеко не исчерпывается), а население земного шара принять за 4 миллиарда ( $4 \cdot 10^9$ ), то большая часть возможных генных сочетаний не будет осуществлена — не хватит населения. В общей форме число возможных комбинаций описывается формулой  $\left[ \frac{r(r+1)}{2} \right]^n$ , где  $n$  — число локусов и  $r$  — число аллелей в каждом локусе.

Наиболее веские прямые доказательства высокой степени гетерозиготности диких видов получены методом электрофореза белков. На основании принципа «один ген — одна полипептидная цепь» по числу и распределению на электрофореграмме фракций данного белка судят о количестве кодирующих его аллелей и гетерозиготности популяции по данному гену.

Опираясь на широту комбинативной изменчивости, Э. Майр (1968) в своей известной сводке «Зоологический вид и эволюция» подчеркнул, что среди организмов, размножающихся половым путем, нет (за исключением однойичковых близнецов) двух особей с одинаковыми генотипами. Однако необходимо все же учитывать, что комбинаторика не неисчерпаема. Число аллелей данного гена всегда ограничено, число комбинаций этих аллелей соответствен-

но тоже ограничено, поэтому при интенсивном отборе, особенно в малых популяциях, где быстро достигается гомозиготность по подвергающемуся отбору признаку, даже если признак полигенен, изменчивость признака может исчерпываться.

На основе вышеприведенных данных можно сказать, что дарвиновская неопределенная изменчивость представляет собой различия фенотипов, вызванные прежде всего комбинативной изменчивостью, на которую накладывается дисперсия условий среды, вызывающая изменения пенетрантности и экспрессивности генов. Вновь возникающие мутации, хотя и лежат в основе генотипического разнообразия особей в популяции, определяют у эукариот лишь незначительную часть фенотипического разнообразия. Следовательно, неопределенную изменчивость — материал эволюции в понимании Ч. Дарвина — нельзя идентифицировать с

Рис. 14. Комбинативная изменчивость колоса при скрещивании пшеницы, различающихся тремя парами аллелей. Вверху — форма «Squarehead» и «Compass-tum», между ними — гибрид первого поколения. Три колоса в середине ряда — гетерозиготы второго поколения (из Филипенко, 1923; по Бауэру)

мутационной изменчивостью. Неопределенная изменчивость включает мутации и комбинативную изменчивость, а также варианты фенотипического выражения генов, зависящие от условий среды.

В заключение анализа наследственной изменчивости как материала эволюции, чтобы охарактеризовать те различия между особями в пределах скрещивающейся популяции, которые Дж. Симпсон назвал просто изменчивостью, а Ч. Дарвин называл неопределенной изменчивостью, надо выяснить, как сочетаются изменения в пределах нормы реакции с изменениями самой нормы реакции.

Это можно проиллюстрировать на примере классической рабо-

ты Р. Вольтерека, анализировавшего высоту шлема у веслоногих рачков *Hyalodaphnia* (рис. 15, 16). На рис. 15 показаны изменения высоты шлема в зависимости от времени года. Чем больше рачок получает пищи, тем выше у него шлем, поэтому высота шлема меняется по сезонам года. За год у дафний успевают смениться несколько поколений. На рис. 16 показаны кривые, описывающие изменения и изменчивость высоты шлема. Видно, что чем лучше питание, тем больше вариационная кривая сдвигается вправо — это изме-

Рис. 15. Изменения высоты головного шлема у *Hyalodaphnia* (из Филиппченко, 1923; по Вольтереку)

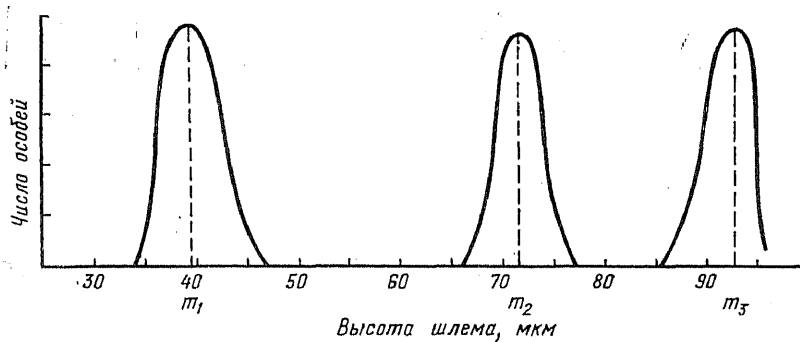
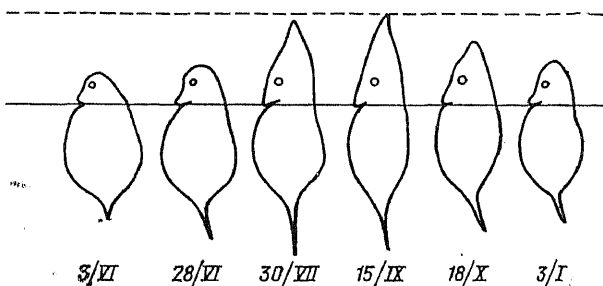


Рис. 16. Вариационные кривые высоты шлема *Hyalodaphnia* весной ( $m_1$ ), летом ( $m_2$ ) и осенью ( $m_3$ ) (из Филиппченко, 1923; по Вольтереку)

нения в пределах нормы реакции. Но в каждом конкретном случае высота шлема варьирует. Эти вариации при одинаковых для всех дафний условиях питания и есть генотипические, т. е. определяемые состоянием генов и генотипической средой каждой особи. Вариации, образующие кривую распределения признака, характеризуют генотипическое разнообразие особей в популяции, по которому идет естественный отбор.

## Глава 2

### ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР

#### ФЕНОМЕНОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ОТБОРА

Искусственный отбор — это производимый человеком выбор и дальнейшее размножение организмов, обладающих хозяйственно важными признаками. Поскольку человек создает путем искусственного отбора не только новые сорта растений, породы животных, штаммы микроорганизмов, но и искусственную среду их обитания, элиминирующее воздействие внешней среды на такие организмы сводится к минимуму. Надо учитывать, что полностью снять воздействие факторов внешней среды невозможно, поэтому искусственный отбор всегда протекает на фоне более или менее интенсивного естественного отбора.

Промежуточное положение между искусственным отбором в том виде, как он применяется сейчас, т. е. когда человек формирует все основные параметры внешней среды, и естественным отбором, когда человек для любого дикого вида представляет собой лишь один из компонентов среды, занимает бессознательный искусственный отбор. Ч. Дарвин предложил это понятие, чтобы объяснить возникновение культурных растений и домашних животных еще в то время, когда человек не умел вести планомерной селекционной работы и не было еще даже эмпирических правил отбора.

Как показывают археологические данные, одомашнивание важнейших видов животных и окультуривание растений произошли на границе мезолита и неолита. В археологии укрепился термин «неолитическая хозяйственная революция», в ходе которой человечество перешло от присвоения продуктов природы, охоты и собирательства к их производству, т. е. к выращиванию и разведению идущих в пищу растений и животных. Этот период характеризовался возникновением земледелия и скотоводства. Племена плоскогорий и предгорий Ближнего Востока и Средней Азии, первыми перешедшие к оседлости, что теснейшим образом связано с развитием земледелия, уже в конце VIII — начале VII тысячелетия до н. э. одомашнили собак (быть может, они были одомашнены раньше), кошек, коз, овец, свиней и крупный рогатый скот. Наиболее древние находки костей домашней собаки обнаружены в поселении Суберде в южных предгорьях Тавра (слои датируются 7500—6750 гг. до н. э.). Аналогичные находки сделаны в неолитических слоях Иерихона и Чатал-Кююка (поселение в Анатолии), они датируются началом VII тысячелетия до н. э. Наиболее древние земледельческие поселения на территории СССР расположены в предгорьях Копетдага (V тысячелетие до н. э.).

Верблюд, осел и лошадь одомашнены, видимо, позднее, приблизительно в V—IV тысячелетиях до н. э., когда все перечислен-

ные ранее домашние животные уже распространились в Восточной и Центральной Европе. Иными словами, одомашнивание животных, идущих в пищу и обеспечивающих ее добычу (собака), предшествовало одомашниванию тягловых животных.

Естественно, в то время (9—10 тыс. лет тому назад) и речи быть не могло о направленном методическом отборе, т. е. о планомерном создании пород животных и сортов растений. Ч. Дарвин объясняет бессознательное преобразование диких видов в домашние сорта и породы тем, что человек стремился сохранить на племя наиболее ценных в хозяйственном отношении особей, тогда как худших использовали в пищу. Он подтверждал это наблюдениями над бытом хозяйственно отсталых племен, то же самое доказывают теперь данные археологии. На племя (для дальнейшего разведения) выгодно оставлять наиболее продуктивных животных, это до некоторой степени гарантирует от голода в будущем.

Бессознательный отбор происходил медленно, но относительно истории человечества, а не истории природы. Собак приручили не позднее VIII тысячелетия до н. э., а в IV тысячелетии уже известны костные остатки и изображения (на египетских фресках) породы борзых, существующей и в настоящее время. Скоростная ловчая собака выгодна при охоте на открытых пространствах без дальнбойного оружия. Борзые — наиболее быстро бегающие собаки (скорость до 80 км/ч). Таким образом, с начала одомашнивания бессознательный отбор наиболее полезных человеку животных приводил к преобразованию организмов — созданию новых пород.

Механизм бессознательного отбора сводится к выбраковке (уничтожению) тех животных, которые недостаточно соответствуют своему назначению, т. е. требованиям, предъявляемым человеком. Примером бессознательного отбора в древности может служить коневодство в Римской империи. Известно, что римские армейские лошади времен походов Цезаря были выше в холке, чем лошади германских племен, в среднем на 16 см, а в скачках на ипподромах участвовали еще более крупные лошади, в среднем на 28 см выше германских. Можно подозревать, что здесь шла направленная селекция на увеличение роста, но без осознанной задачи укрупнения размеров.

Бессознательный отбор не кончился с возникновением методического. Обе формы отбора сосуществуют, т. е. бессознательный отбор постоянно сопутствует не только методическому отбору, но и просто разведению животных и растений. Хорошим примером тому может служить случай, описанный Ч. Дарвином в «Происхождении видов...». Два английских овцевода приобрели по стаду овец первоначальной лейстерской породы. За 50 лет разведения в себе эти стада стали различаться как самостоятельные породы, причиной чему стало разное направление отбора, обусловленное своеобразием вкусов владельцев, каждый из которых сохранял на племя несколько иных животных. Бессознательный отбор часто сопутствует селекционной работе.

Таким образом, для бессознательного отбора характерна простота приемов: он сводится к выбраковке плохих, неудовлетворительных уклонений, отсутствует осознанная цель селекционной работы. Осознание целей селекции, а при выведении новой породы (сорта) предварительная выработка требований к ней, «идеала породы», на приближение к которому ведется отбор и по степени приближения к которому оцениваются его результаты, и отличает методический отбор от бессознательного.

Эмпирическое применение методического отбора уходит в глубокую древность. Так, китайцы во II тысячелетии до н. э. уже применяли его для выведения декоративных растений — хризантем и декоративных пород рыб — вуалехвостов. Однако в Европе методический отбор начали применять только в XVIII в. Тогда основными правилами животноводства и методами выведения пород считались: 1) скрещивание с лучшими породами; 2) воздействие биотехническими мероприятиями на фоне местных условий (климата, корма, почвы); 3) длительность разведения (чем дольше разводится порода, тем она лучше — прямое следствие бессознательного отбора, т. е. неумения фиксировать достигнутый результат). Сам отбор в арсенал осознанных приемов еще не вошел.

Но уже в 1760 г. известный английский животновод Р. Беквел ввел три основных правила методического отбора: 1) необходимость выработки идеи будущей породы; 2) применение системы оценки экстерьера и разведения от лучшего производителя, не считаясь со степенью родства, — это уже отбор производителей, сознательно введенный в практику селекционной работы; 3) испытание производителей по качеству потомства как основной принцип работы, заключающийся в том, что производители оцениваются не только по своим индивидуальным качествам, но и по тому, насколько стойко они передают эти качества потомству. Именно эти принципы легли в основу создания важнейших английских пород скота XIX века. Данные английского животноводства и выработанные животноводами правила и были использованы Ч. Дарвином при создании теории искусственного отбора.

Заслуга Дарвина в теории селекции в том, что он понял значение именно отбора — сохранения хозяйственно важных организмов. Дарвин показал, что отбор сводится в основном к двум наиболее важным мероприятиям: к отбору собственно (выявление и сохранение лучших, соответствующих стандарту, уже существующему или будущему, организмов) и подбору (создание родительских пар, от которых можно ожидать получение потомства, обладающего желательными свойствами). Дарвин в «Происхождении видов...» так описывает отбор у овец: «Овец помещают на столе и изучают, как знатоки изучают картину, это повторяют три раза, через промежутки в несколько месяцев, причем каждый раз овец помечают и классифицируют, так что окончательно только самые лучшие отбираются для разведения». Теперь оценку экстерьера подвергаемых отбору животных называют бонитировкой. Периодические бонитировки позволяют оценить весь онтоге-

нез животного, т. е. правильнее судить о важных с точки зрения селекции признаках.

Отбор сам по себе новых признаков не создает. Чтобы начать отбор в желательном для селекционера направлении, необходимо получить индивидуальные отклонения фенотипа, направленные в нужную сторону. Мы говорим о фенотипе потому, что отбор всегда велся и ведется главным образом по фенотипам. Отбираются организмы, обладающие нужными свойствами. В то же время, поскольку фенотипические отклонения, как правило, имеют под собой генотипическую базу, при отборе по фенотипам отбираются, по сути дела, генотипы, т. е. те наследственные особенности, которые дают возможность данному признаку проявиться в следующем поколении. Это принцип не только искусственного, но и естественного отбора. Даже сейчас успех селекционера зависит в значительной степени от того, насколько удачно он смог подметить малейшее отклонение в нужную сторону и предугадать его передачу потомству. Когда это сделано, методический отбор вступает во вторую фазу. Отбирая животных или растения с наиболее сильным выражением полезного признака, селекционер в ходе отбора и сохраняет все генотипические отклонения — мутации и комбинации, повышающие пенетрантность и экспрессивность необходимого ему наследственного изменения. В результате признак получает все более сильное фенотипическое выражение.

В усилении фенотипического выражения данного мутантного признака проявляется накапливающая роль искусственного отбора, которая была отмечена еще Ч. Дарвином. Он иллюстрировал этот эффект тем, что выведенные на основе арабской породы английские скаковые лошади превосходили своих предков настолько, что арабские лошади официально на скачках получили льготу относительно массы седока. Другим примером накапливающего действия искусственного отбора может служить возрастание молочности у коров (табл. 5).

Более показателен опыт американских селекционеров, начатый в 1896 и оконченный в 1956 г. по отбору кукурузы на высокое и низкое содержание белка и масла в семенах. Из исходного сорта

Таблица 5

Увеличение удоев у коров симментальской породы

| Годы      | Средний | Максимальный | Минимальный |
|-----------|---------|--------------|-------------|
| 1870—1875 | 2500    | 4000         | 1500        |
| 1875—1880 | 2970    | 4280         | 1660        |
| 1880—1885 | 2950    | 4100         | 1550        |
| 1900—1910 | 400     | —            | —           |

(Бер уайт) было взято 163 початка и разделено на 4 линии. В двух линиях отбор шел на изменение маслячности зерна, в двух других — на изменение количества белка (уменьшение и увели-

чение). Первые 28 лет ежегодно анализировали 160 початков каждой линии и высевали семена из 24 лучших початков этой линии. Начиная с 28-го поколения число початков для анализа сократили до 60, а высевать стали семена из 12 початков. Этот пример более четко демонстрирует эффект отбора как такового, поскольку подбора, направленного скрещивания, не велось. Результаты отбора на содержание белка представлены на рис. 17. Интересна неравномерность увеличения белковости семян. Выраженность признака то падала, то снова возрастала под действием отбора, то усиление признака задерживалось. Объяснить это можно отчасти внешними условиями, т. е. изменениями в пределах нормы реакции, но в основном истощением комбинативной изменчивости по признаку, о чем свидетельствует прежде всего высокая эффективность возвратного отбора, т. е. отбора на сокращение белковости и семян.

Гораздо эффективнее оказывается отбор в том случае, когда селекционер заботится об обогащении изменчивости, повышая ее путем скрещивания, которое увеличивает гетерозиготность и при-

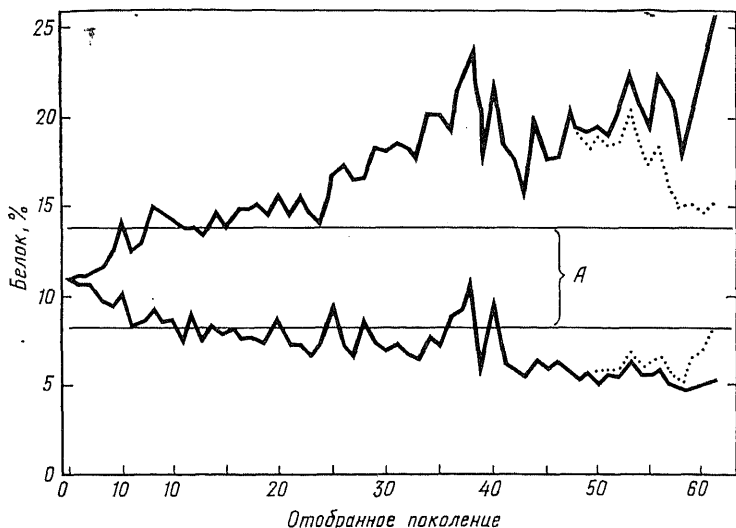


Рис. 17. Отбор на содержание белка в зерне кукурузы за 60 поколений: А — размах изменчивости исходного сорта Bere wite; сплошные линии — отбор на увеличение и уменьшение белка; точечные линии — возвратный отбор (из Уильямса, 1968)

вносит новые аллели. Примером может служить отбор на высокую масличность подсолнечника, проводившийся В. С. Пустовойтом. За 15 лет (поколений), с 1940 по 1956 г., он увеличил содержание масла с 29,44 до 38,75%. К 1963 г. количество масла достигло 50—54% именно потому, что в данном случае применяли подбор и все возможные методы селекции.



Мы уже говорили, что искусственный отбор прежде всего направлен на максимальное развитие хозяйственно важных признаков. Однако коррелятивная изменчивость (с. 208—216) неизбежно приводит к тому, что другие признаки организма меняются в соответствии с признаками, непосредственно подвергающимися отбору. В результате весь организм постепенно меняется, и порода (или сорт) становится иной, отличающейся от исходной уже по многим признакам. В этом заключается преобразующая роль искусственного отбора. За счет нее создаются новые сорта растений и породы животных.

Из вышеизложенного следует, что эффективность селекционной работы во многом зависит от поддержания необходимого уровня генетической изменчивости. Остановимся на некоторых приемах, привнесенных генетикой, которые позволяют повысить изменчивость, т. е. создать материал для отбора, и одновременно точнее оценить его результаты, что повышает эффективность селекционной работы.

Прежде всего надо указать на индуцированный мутагенез, который довольно широко применяется в растениеводстве во всех развитых странах. Облучение растений существенно ускоряет мутационный процесс, т. е. дает в руки селекционеру большой исходный материал для отбора, но, как и следовало ожидать, большинство мутаций вредны. При достаточно жестком облучении семян (облучают обычно сухие семена) гибель достигает 70%. Химические мутагены действуют мягче (погибает 40—50%, иногда всего 0,2—0,6%). Из оставшихся растений, обладающих разнообразными наследственными изменениями фенотипа, селекционеры выбирают единичные особи с признаками, пригодными для дальнейшей селекционной работы. Например, в СССР на основе индуцированного мутагенеза был создан новый сорт пшеницы Новосибирская-67 (Черный, 1973). Этот сорт дает довольно высокие урожаи: 32,7 ц/га в Новосибирской и 37,9 ц/га в Тюменской областях, а также устойчив к полеганию, т. е. обладает жесткой соломиной.

Большой хозяйственный эффект дает полиплоидия, вызываемая либо путем скрещивания, либо обработкой растений колхицином (аутополиплоидия). В получении полиплоидов отбор играет меньшую роль, чем в других методах селекции, но как способ повышения продуктивности этот метод очень эффективен для ряда сельскохозяйственных культур. Аутополиплоиды имеют определенное хозяйственное распространение: так, в Швеции получена тетраплоидная рожь с более крупным зерном и лучшими хлебопекарными качествами. Однако ее посевы приходится тщательно изолировать от посевов нормальной диплоидной ржи, так как при переопылении (рожь — перекрестноопыляемое растение) возникают abortивные триплоидные семена, что приводит к резкому снижению урожая. В Швеции успешно культивируются также тетраплоидные красный клевер и райграсс, идущие на корм скоту. В США получен тетраплоидный турнепс, урожайность которого повышается на 15 %.

В СССР созданы и создаются сорта триплоидной сахарной свеклы. Правда, триплоиды стерильны, поэтому в производстве применяют семена, полученные на селекционных станциях при скрещивании диплоидов с тетраплоидами, однако полученные таким путем семянки односемянны, что резко сокращает затраты труда на проредывание посевов свеклы, а корни триплоидных растений крупнее, чем у диплоидных, сахаристость их примерно такая же. Дело в том, что тетраплоиды дают увеличенные корнеплоды, но со сниженным процентом сахара, поэтому хозяйственно они невыгодны, тогда как корнеплоды триплоидов, хотя и меньшие, чем у тетраплоидных растений, не дают снижения процента сахара по сравнению с диплоидами.

Специальные генетические методы играют все более заметную роль в селекции, позволяя анализировать материал для отбора и его результаты. Применяются они и в животноводстве, например в создании цветowych вариаций в пушном звероводстве: у норок, лис, соболей и нутрий. Особенно успешно ведется работа с норками, начатая около 40 лет назад. Получено более 30 цветowych вариаций (табл. 6). Цветовые вариации меха не что иное, как ре-

Таблица 6

Комбинации некоторых генов, определяющих окраску меха у норки  
(Лобашов и др., 1970)

| Окраска                 | Генотипы  |           |           |           |                                   |
|-------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------------------------------|
| Коричневая (дикий тип)  | <i>AA</i> | <i>BB</i> | <i>KK</i> | <i>ff</i> | <i>PP</i>                         |
| Мутации одного гена:    |           |           |           |           |                                   |
| алеутская               | <i>aa</i> | <i>BB</i> | <i>KK</i> | <i>ff</i> | <i>PP</i>                         |
| роуль-пастель           | <i>AA</i> | <i>BB</i> | <i>KK</i> | <i>ff</i> | <i>PP</i>                         |
| стальная голубая        | <i>AA</i> | <i>BB</i> | <i>KK</i> | <i>ff</i> | <i>p<sup>s</sup>p<sup>s</sup></i> |
| платиновая              | <i>AA</i> | <i>BB</i> | <i>KK</i> | <i>ff</i> | <i>pp</i>                         |
| паломино                | <i>AA</i> | <i>BB</i> | <i>kk</i> | <i>ff</i> | <i>PP</i>                         |
| серебристо-соболиная    | <i>AA</i> | <i>BB</i> | <i>KK</i> | <i>ff</i> | <i>PP</i>                         |
| белый хедлэнд           | <i>AA</i> | <i>BB</i> | <i>KK</i> | <i>ff</i> | <i>p<sup>h</sup>p<sup>h</sup></i> |
| Мутации двух генов:     |           |           |           |           |                                   |
| голубой ирис            | <i>aa</i> | <i>BB</i> | <i>KK</i> | <i>ff</i> | <i>p<sup>s</sup>p<sup>s</sup></i> |
| сапфир                  | <i>aa</i> | <i>BB</i> | <i>KK</i> | <i>ff</i> | <i>pp</i>                         |
| пастель «Дыхание весны» | <i>AA</i> |           | <i>KK</i> | <i>Ff</i> | <i>PP</i>                         |
| Мутации трех генов:     |           |           |           |           |                                   |
| зимняя голубая          | <i>aa</i> |           | <i>KK</i> | <i>ff</i> | <i>pp</i>                         |
| жемчужная               | <i>aa</i> | <i>BB</i> | <i>kk</i> | <i>ff</i> | <i>pp</i>                         |

цессивные гомозиготы по одному, двум, трем и более генам (из пяти определяющих окраску). Не так давно кроме цветowych вариаций получены формы с измененной структурой меха («ангорская» мутация — длинный мягкий мех). Как показал генетический анализ, основой для создания этих форм послужили мутации, существовавшие как рецессивные аллели в дикой природе, а не возникшие заново, что, например, доказано для серебристо-голубой

окраски норок и лис. В условиях малых групп (популяций) на фермах в результате близкородственных скрещиваний (инбридинга) эти рецессивные мутации выщепляются в гомозиготном состоянии и используются через подбор в селекционной работе для создания новых породных групп.

В животноводстве и растениеводстве принято различать два основных принципа отбора: массовый и индивидуальный. Массовый отбор характеризуется тем, что его ведут обычно только по фенотипу и подбор производителей отсутствует. Направлен этот отбор, как правило, на поддержание данной породы или сорта на заданном хозяйственном уровне и осуществляется через выработку всех животных или растений, не удовлетворяющих существующему стандарту.

Так, у кур породы Русская белая, наиболее распространенной на птицефермах, сохраняют только самок массой 1,8 кг, несущих не менее 150—200 яиц в год, обладающих белой окраской и лишенных инстинкта насиживания. Кур, у которых названные качества отсутствуют, выбраковывают и забивают на мясо. Такой отбор породу не меняет или меняет очень медленно, но позволяет поддерживать ее свойства на определенном уровне. У растений подобный отбор постоянно ведется в семеноводческих хозяйствах, где удаляются все аберрантные формы, благодаря чему достигается хозяйственное выравнивание сортов. Методом массового отбора получают элитный семенной материал, идущий затем в производство.

Массовый отбор имеет важное практическое значение, так как технически он наиболее прост и в то же время позволяет планировать производство, опираясь на типичные свойства пород и сортов. Однако массовый отбор может играть довольно большую роль в улучшении пород и сортов в том случае, если учитывают наследственные основы признаков, по которым он ведется. Например, у кур массовый отбор на яйценоскость оказался малоэффективным. Этот признак не жестко закреплен в генотипе (коэффициент наследуемости  $h^2=0,25$ ), что означает широкую изменчивость признака в пределах нормы реакции. Такое значение  $h^2$  показывает, что дочери и лучших и худших кур несли в среднем 20—25 яиц в месяц и сдвига при массовом отборе по этому признаку практически не было. В то же время массовый отбор на увеличение массы яиц дал довольно значительный эффект. Размеры яиц имеют коэффициент наследуемости порядка 0,75, т. е. примерно 75% кур передает следующему поколению способность нести яйца со средней массой, свойственной их родителям. Поэтому дочери кур, несших крупные яйца, как правило, тоже несут крупные яйца, и в данном случае массовым отбором удалось быстро повысить среднюю массу яйца примерно на 8—10 г (рис. 18).

Эффективность массового отбора у растений можно проиллюстрировать следующими цифрами: в Болгарии путем элиминации худших кустов картофеля удалось повысить урожайность этой культуры (сорт Бинтэ) при трехкратном отборе с 8,5 до 17,8 т/га.

Еще один цикл трехкратного отбора, но более жесткого, повысил урожайность этого сорта до 20 т/га. Интересно, что массовый отбор здесь проводили среди вегетативно размножающихся растений. Он позволил выделить из генофонда популяции уже существующие хозяйственно ценные генотипы, которые дальше оставались неизменными.

Таким образом, массовый отбор более эффективен в том случае, если учитывают генетические основы данного признака, т. е.

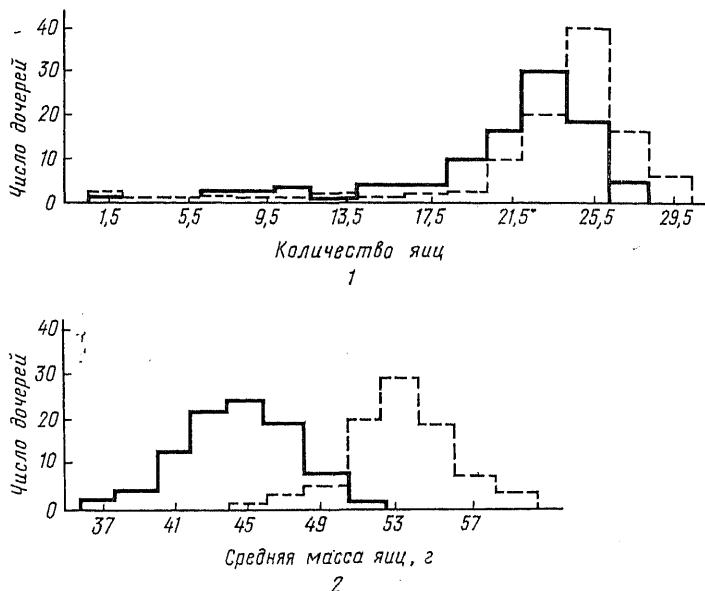


Рис. 18. Эффективность массового отбора кур на увеличение количества яиц (1) и их средней массы (2) (из Лобашова и др., 1970)

при осознании того факта, что при отборе по фенотипу отбирают генотипы. Следует добавить, что массовый отбор по фенотипу — это та основа, на которой медленно создавали местные породы и сорта — результат народной селекции, например холмогорская порода крупного рогатого скота, ахалтекинская порода лошадей. Подобные породы и сорта часто обладают прекрасными свойствами: так, романовская овца — лучшая отечественная шубная порода овец.

Индивидуальный отбор характеризуется сознательным подбором пар производителей и оценкой их по потомству, т. е. более полным учетом наследственных особенностей. Пользуясь выражением А. И. Купцова, можно сказать, что массовый отбор отличается от индивидуального следующим: при первом селекционер оценивает и отбирает родителей, а при втором — их индивидуальное потомство. Как и 100 лет назад, этот отбор более эффективен и

применяется не только для улучшения существующих, но и для создания новых сортов и пород.

Основной принцип индивидуального отбора в животноводстве — формирование внутри породы отдельных линий и семей. Делается это на основе племенных книг, куда заносят данные о лучших производителях. Родословные животных и племенные книги впервые стали вводить в Англии еще в конце XVIII в. Линия — это ряд потомков выдающегося производителя, создаваемый отбором лучшей особи в каждом поколении. Подбирая пары к этим потомкам, стремятся усилить достоинства и ослабить недостатки основателя линии. Семья — это все потомство самки или данной пары родителей. Обычно создают несколько неродственных линий, от разных производителей, чтобы иметь более разнообразный селекционный материал, а из лучших семей выбирают производителей для продолжения наиболее ценных линий.

Цель разведения по линиям — закрепление и улучшение породных качеств; иными словами, гены или их комплексы, определяющие породные признаки, должны находиться у всех представителей породы в гомозиготном состоянии. Но в то же время высокая гомозиготность породы постепенно превращает ее в чистую линию; это, с одной стороны, влечет за собой снижение эффективности отбора (еще в 1908 г. В. Иогансен доказал, что в чистых линиях отбор не действует), а с другой — приводит к выщеплению в гомозиготе рецессивных аллелей, что обуславливает проявление в фенотипе нежелательных признаков, т. е. вызывает вырождение породы. Поэтому в выведении пород и пороодообразовании высокую гомозиготность стараются не допускать, постоянно сочетая инбридинг с аутбридингом (неродственное спаривание). Инбридинг служит в основном для закрепления в потомстве хозяйственно ценных признаков лучших производителей, причем иногда для быстрого закрепления ценного типа применяют даже кровосмешение: скрещивают сестер и братьев или детей с родителями. Затем, считая данный признак закрепленным, т. е. гомозиготным у всех особей по всем обуславливающим его аллелям, переходят к аутбридингу: скрещивая потомков разных линий, создавая так называемые кроссы, приливают свежую кровь из других линий или даже других пород. Когда надо повысить гетерозиготность, не изменяя основных свойств породы, применяют вводное скрещивание. Сначала получают межпородные (межсортовые) гибриды, а затем скрещивают эти гибриды только с особями той породы, к которой приливают кровь, пока фенотипические признаки чужой породы не исчезнут. При повышении гетерозиготности по сложным полигенным признакам часто приходится пользоваться догенетической терминологией — «кровное родство».

Одним словом, при селекции всегда стремятся создать породу такой, чтобы она представляла собой достаточно многочисленную группу особей, гомозиготных по основным породным признакам и гетерозиготных по возможно большему числу всех остальных генов.

Принцип инбридинга, как уже отмечено, сформулирован еще Беквелом. В то же время давно известно, что при длительном инбридинге линии и породы вырождаются. Принцип аутбридинга, хотя он применялся эмпирически очень давно, сформулирован в общей форме советским животноводом Д. А. Кисловским, которому принадлежит знаменитое выражение: «Порода тем прочнее, чем она гетерозиготнее». Суть этого выражения заключается в том, что при высокой гетерозиготности и косвенно связанном с ней большим поголовье порода может долго разводиться «в себе», не вырождаясь, т. е. сохраняя высокий уровень гетерозиготности, предотвращающий проявление в фенотипе вредных рецессивных генов.

Разведение созданных пород или сортов «в себе», т. е. без привнесения генотипов других пород или сортов, иными словами, генетическая изоляция, осуществляемая человеком, — один из важнейших принципов селекционной работы. Только так можно сохранить в данной группе организмов ее основные признаки, которые часто бывают рецессивными и исчезают при скрещивании с другими породами. Кроме того, привнесение нового генетического материала сразу нарушает сбалансированность генотипов породы и обычно влечет за собой их разрушение.

Надо еще раз подчеркнуть, что изложенные принципы разведения невозможны без соблюдения двух условий: выбраковки (элиминации хозяйственно менее ценных животных), т. е. без собственно отбора, и без генетической оценки производителей. Элиминация производится на основе бонитировки, т. е. оценки экстерьера (внешних качеств) животных, их породности и хозяйственно важных свойств. Собственно подбор производителей при разведении по линии — это тоже выбраковка, хотя бы потому, что менее ценные особи от размножения устраняются. В селекции всегда обращают внимание не только на хозяйственно важные признаки, но и на внешние признаки животных и растений. Эти признаки (например, окраска, пропорции тела, наличие или отсутствие остей на колосковых чешуйках у злаков и т. п.) служат показателем чистоты породы, т. е. отсутствия в ее генофонде не свойственных породе или сорту генов. Изменение подобных тестовых признаков свидетельствует об изменении породы или сорта и, следовательно, указывает на необходимость проведения тех или иных селекционных мероприятий.

Оценка производителей с генетической точки зрения может осуществляться различными способами: либо это оценка производителей по потомству, либо так называемая сиб-селекция, либо различные методы вычисления коэффициента наследуемости. Оценка производителей по потомству сводится к выбраковке особей, дающих менее ценное потомство. Искусство селекционера во многом заключается в том, чтобы оценить возможности данного производителя или данной пары до того, как произведено скрещивание и получено потомство. Однако такая оценка все же необходима, как правило, так как предугадать эффективность передачи свойств родителей детям очень трудно. Можно привести следующие

ший пример. Двух кур, одна из которых снесла за год 262 яйца, а другая — на 4 меньше, 258 (казалось бы, первую надо сохранить), скрестили с одним и тем же петухом. У семи дочерей от каждого из этих скрещиваний проверили яйценоскость. Оказалось, что яйценоскость дочерей первой курицы варьировала от 95 до 263 яиц в год, а дочери второй курицы несли от 190 до 242 яиц. Средняя яйценоскость потомков второй курицы выше, следовательно, ее и надо сохранять для размножения, если задаться целью поддерживать на высоком уровне уже существующую породу. Если же необходимо вывести новую породу, то, несмотря на низкий коэффициент наследуемости, надо брать линию кур, дающих 262—263 яйца в год. Точно так же, скрещивая разных петухов с одной и той же курицей, можно оценить их потомство хотя бы по тому же признаку яйценоскости.

Метод сиб-селекции более быстр, но менее точен. Он основан на оценке сестер по хозяйственно важным свойствам их братьев и наоборот — на оценке братьев по свойствам их сестер (sibling — по-английски брат и сестра). Например, петухов на племя можно отбирать по яйценоскости их сестер, а затем уже проверять их потомство. Дело в том, что долго растить петухов экономически невыгодно, важно как можно раньше произвести их выбраковку, поэтому, как только их сестры начали нестись, часть петухов можно забить.

Сложность генетической основы важных в хозяйственном отношении признаков и коррелированность признаков животных (и растений) неизбежно затрудняют селекционную работу. Изменение хозяйственно важных признаков через коррелятивную изменчивость часто приводит к появлению нежелательных для селекционера свойств или к снижению эффективности селекционной работы. Например, продукция молока и его жирность связаны у коров отрицательной корреляцией: чем выше удои, тем меньше жирность молока. Подобные корреляции очень трудно преодолеть методами селекции.

Однако в последние десятилетия сделана успешная попытка не преодолеть, а использовать коррелятивные связи организма в качестве инструмента, повышающего эффективность отбора. Этот опыт был проведен Д. К. Беляевым и его сотрудниками при разведении пушных зверей. Одомашнивание лис, соболей, норок началось лет 60—80 назад — ничтожный срок с точки зрения не только эволюции вообще, но даже истории основных пород домашних животных. Более или менее серьезная селекционная работа с пушными зверями ведется не дольше 40 лет, т. е. на протяжении не более 20 поколений. Главным образом она направлена на создание цветовых вариаций меха (основной хозяйственно важный признак). Тем не менее domestикация сама по себе: клеточное содержание, кормление, побочный (в значительной степени бессознательный) отбор на укрупнение размеров тела — обусловила возникновение ряда отличий от диких сородичей. Звери стали крупнее (рост — один из показателей состояния), умень-

шились относительные размеры легких и сердца (результат клеточного содержания), т. е. изменилась морфология.

Не поддавался изменению только один хозяйственно важный признак — цикл размножения. Все пушные звери размножаются раз в год в строго видоспецифичные сроки, а сигналом к началу эстрального цикла служит изменение фотопериода, причем сроки размножения в клетках такие же, как в дикой природе. Серебристые лисы спариваются в феврале — марте и после 52—53 дней беременности дают приплод. Вне этих сроков они не спариваются и приплода не дают. Было бы хозяйственно выгоднее получать приплод несколько раз в год или хотя бы растянуть сроки размножения, что сделало бы работу звероферм ритмичной.

Биологический смысл строгих сроков размножения диких лис понятен — выращивание молодняка происходит в теплое, наиболее обеспеченное пищей время года. Сроки размножения эволюционно закреплены весьма прочно и в то же время обладают низким коэффициентом наследуемости наблюдаемых отклонений. Поэтому прямым отбором ничего сделать до сих пор не удалось, так как вариации лежат в пределах нормы реакции и отбор отклонений в сроках размножения неэффективен.

Д. К. Беляев подошел к этому вопросу иначе. Известно, что фотопериодический контроль размножения осуществляется у млекопитающих через гипоталамус, который играет роль центра поддержания гомеостаза организма. Гипоталамус через гипофиз регулирует не только сроки размножения, но и общее состояние организма, в том числе и его поведение. Д. К. Беляев с сотрудниками вел селекцию лис по поведению, отбирая животных с более спокойным, неагрессивным характером и стремясь приблизить их поведение к поведению собаки. Работа была основана на предварительном генетическом анализе, показавшем, что темперамент животного (спокойный, агрессивный, трусливый) наследственно обусловлен. За 15 лет (7 поколений) селекции была получена группа лис, неагрессивных к человеку, причем с неагрессивностью врожденной, а не достигнутой в результате дрессировки. Недолгий отбор по поведению уже привел к некоторым сдвигам в половом цикле лис. Самцы стали проявлять признаки половой активности не только в феврале — марте, но и осенью, в сентябре — октябре, а у самок срок течки сдвинулся в некоторых случаях на апрель — май. Спаривание еще строго сезонно, но границы сроков раздвигаются. У собак, например, в год два периода половой активности.

Таким образом, отбор по одному признаку (поведению) привел через перестройку физиологических корреляций к изменению другого, весьма стабильного признака. Метод был назван дестабилизирующим отбором, т. е. отбором, направленным на уничтожение и разрушение коррелятивных связей и придание объекту отбора большей эволюционной лабильности.

Видимо, селекция лишь по одному отдельно взятому признаку невозможна, хотя методический отбор и стремится к этому. По-



стоянно следует учитывать коррелятивную изменчивость, стремясь к тому, чтобы положительные изменения хозяйственно ценных свойств не приводили к возникновению нежелательных изменений других признаков, чего, естественно, трудно добиться. Например, в США сейчас в угоду богатым горожанам ведется отбор на уменьшение размеров лошадей, которых превращают в комнатных животных. Лошадку ростом 35—50 см вполне можно держать в городской квартире. Однако у таких мелких лошадей из-за нарушения корреляций между размерами матери и темпом роста, а также развития эмбриона часто рождаются мертвые жеребята, да и роды очень тяжелые, что часто приводит к гибели матерей.

Методы селекции растений обладают некоторым своеобразием. У растений, даже перекрестноопыляющихся, методы оценки по потомству отличаются от тех же методов у животных: животных-производителей можно проверять в различных сочетаниях несколько раз, подбирая нужные пары, растения полевых культур можно оценить только раз в течение одного поколения. Поэтому разработаны специальные принципы проверки растений по потомству. Наиболее простой из них — высеv на делянке растений, свободно опыляемых неизвестной пылью. Считается, что лучшие результаты обеспечены лучшими качествами материнского растения, и эти линии используют для дальнейшей работы. Более точные результаты дает так называемый топкросс — опыление растений одного сорта пылью другого известного сорта, причем опыление свободное при совместном высеvе на делянке. Здесь точнее можно оценить значение материнских растений как материала селекции. Еще более точный метод — поликросс, когда совместно высевают семена специально отобранных мужских и женских особей (с кастрацией растений). В данном случае можно оценить и те и другие организмы. Условие поликросса — дальнейшее разведение потомства одной пары особей в чистоте. Тут, действительно, можно оценить исходный материал в тех или иных сочетаниях и, отобрав лучшие клоны, выбрать лучших производителей для промышленного разведения. Наконец, самый точный метод — искусственное опыление известных родителей, что приводит к четкому выяснению свойств именно данного растения, происходящего из данной линии. Эта наиболее трудоемкая работа ближе всего к методам оценки по потомству у животных.

Особый случай представляет селекция самоопылителей: пшеницы, овса, риса, ячменя, хлопчатника, томатов, гороха, льна, салата, однолетних клеверов. Согласно теории посев любого сорта этих растений представляет собой в данном случае серию разнообразных гомозиготных генотипов. Правда, следует учитывать, что и у самоопылителей бывает перекрестное опыление. Например, у пшениц частота перекрестных опылений колеблется от 0,15% в Англии до 6% в Азербайджане. У овсов перекрестное опыление реже и составляет 0,04—0,36%. Зато у хлопчатника перекрестное опыление достигает иногда 63%.

Естественно, перекрестное опыление наряду с мутационным процессом постоянно приводит к увеличению наследственной изменчивости. Однако считается, что изменение генотипа при самоопылении быстро переводятся в гомозиготное состояние. Поэтому здесь возможен разовый отбор: достаточно подметить растение с нужными свойствами и размножить его. В дальнейшем увеличение генотипического разнообразия может быть достигнуто только путем искусственного скрещивания. Из этих гибридов в ряду последующих поколений, начиная со 2-го и до 6—7-го (пока идет расщепление), постоянно выбирают те комбинации, которые обладают нужными сочетаниями свойств и дальше уже не расщепляются, — это и будет началом нового сорта.

Наконец, для растений широко применяется селекция клонов — метод, недоступный в животноводстве из-за отсутствия вегетативного размножения. Поскольку клон, т. е. вегетативное потомство одного растения, генетически идентичен родительскому растению, клонирование позволяет быстро выявить, а главное, сохранять в дальнейшем неизменными хозяйственно важные особенности индивидов, составляющих исходный материал. Клонированием созданы мичуринские ежевики, сорт Изобильная, мичуринская вишня Гриот, а также два лучших советских сорта картофеля — Лорх и Ранняя Роза.

Таким образом, и у растений и у животных эффективность отбора повышается в прямой зависимости от того, насколько изучены генотипические особенности признака, по которому идет селекция. Связь между фенотипом и генотипом не прямая, поэтому эффективность отбора всегда ниже, чем можно было бы добиться, ведя его непосредственно по генотипу. Более полное выявление генотипических особенностей, зависящее от правильной биотехники, обеспечивает наиболее успешную селекционную работу, так как позволяет точнее выделять особи, уклоняющиеся в нужную для селекции сторону. Поэтому соблюдение биотехнических правил важно не только в производстве, но и в селекционной работе.

В заключение следует сказать, что основной прием, которым пользовался и пользуется человек, переделывая животных и растения для своих нужд, — искусственный отбор. Он действует с момента возникновения домашних животных и культурных растений, т. е. более 10 000 лет. Этот прием служит главным инструментом, с помощью которого человек осуществляет эволюцию хозяйственно важных форм. Именно отбор преобразует индивидуальные уклонения в хозяйственно важные признаки, свойственные ценным породам и сортам. Большинство других селекционных мероприятий направлено либо на увеличение материала для отбора (искусственный мутагенез, аутбридинг и т. п.), либо на закрепление результатов отбора (инбридинг, клонирование и т. п.).

Ряд методов, таких как те или иные биотехнические мероприятия, получение в производственных масштабах триплоидных или гетерозиготных семян, методов, которые с отбором связаны лишь

косвенно, направлен на максимальное выражение результатов отбора, на непосредственное получение товарной продукции.

Все более широкий круг животных, растений и микроорганизмов вовлекается в процесс domestikации. Только за последние десятилетия генетика начинает приносить заметные плоды в этом процессе. Большинство же, по сути, генетических приемов, таких, как оценка по потомству, индивидуальный отбор и разведение пород (сортов) в себе, т. е. генетическая изоляция эволюционирующей популяции, каковой и следует признать породное стадо или районированный сорт, были известны до возникновения генетики.

Таким образом, мы выяснили, что, по крайней мере в сельском хозяйстве, отбор есть основной движущий фактор эволюции. Наследственная изменчивость предоставляет для него материал, а отбор этот материал накапливает и преобразует. Поэтому нет оснований думать, что эволюция в дикой природе идет на основе каких-то иных движущих сил. Важное свойство искусственного отбора — не только сам отбор, т. е. выбор лучших производителей, но и происходящее в процессе подбора производителей комбинирование их генотипических особенностей. Через отбор и подбор идет формирование нужного человеку направления наследственной изменчивости. В результате проявляется накапливающая роль отбора: хозяйственно важные признаки усиливаются из поколения в поколение. Усиление хозяйственно важных или других породных (сортовых) признаков через коррелятивную изменчивость приводит к перестройке всего организма и тем самым к проявлению творческой роли отбора, благодаря которой возникают новые породы домашних животных и сорта культурных растений.

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ОТБОРА

Попытки математического описания процесса отбора и ряда связанных с ним явлений предпринимались с начала 30-х гг. Основной для математического подхода начиная с классических работ Р. Фишера, Д. Холдейна и С. Райта служили эксперименты по искусственному отбору, главным образом на дрозофиле, реже на растениях и млекопитающих, а также математический анализ динамики численности популяций (гл. 4), начатый Перлем, Вольтеррой и Лоткой.

Чтобы дать математическое описание отбора, необходимо ввести его количественную меру. Подобной мерой может служить изменение численности отбираемого генотипа или фенотипа. Если численность данного фенотипа растет, он более приспособлен, если падает — отбор идет против него. Это относится и к искусственному и к естественному отбору. Рассмотрим популяцию, состоящую из двух фенотипических вариантов (табл. 7).

В качестве меры приспособленности  $V^3$  используем соотноше-

<sup>3</sup> От английского *valuability* — ценность. В ряде работ, в том числе в работах Добжанского, то же понятие обозначается буквой *f* от *fitness* — годность (выражение Ч. Дарвина).

ние численности варианта в двух последовательных поколениях.

Тогда  $V_1 = \frac{N'_1}{N_1}$ ,  $V_2 = \frac{N'_2}{N_2}$  ...  $V_i = \frac{N'_i}{N_i}$ . Эта мера называется абсолютной приспособленностью. Для первых вариантов популяций 1 и 2 в табл. 7 абсолютная приспособленность одинакова  $V_{1,1} = V_{1,2} = 1,9$ . Однако в I популяции общая численность осталась неизменной, а во II — увеличилась. В I популяции численность 2-го фенотипа снижалась, а во II — росла, даже сильнее 1-го.

Абсолютная приспособленность как мера выживания не позволяет анализировать приспособленность одного фенотипа относительно другого. Чтобы ее оценить, введен показатель относитель-

ной приспособленности  $W$ .  $W_1 = \frac{N'_i N}{N_i N'}$ . Поскольку  $\frac{N_i}{N}$  представляет собой частоту  $i$  класса особей, относительную приспособленность можно выразить как  $W_i = \frac{q'_i}{q_i}$ . Иными словами, отно-

сительная приспособленность представляет собой отношение частот особей данного варианта в двух последовательных поколениях. В I и II популяциях относительная приспособленность вариантов составляет соответственно:  $W_{1,1} = 1,9$ ;  $W_{1,2} = 0,97$ .

Недостатком показателя относительной приспособленности яв-

Таблица 7

| Популяции                    | I          |           |          | II         |            |          | III       |           |         |
|------------------------------|------------|-----------|----------|------------|------------|----------|-----------|-----------|---------|
| Фенотипы                     | 1          | 2         | Σ        | 1          | 2          | Σ        | 1         | 2         | Σ       |
| Численность в 1-м поколении  | $N_1=100$  | $N_2=100$ | $N=200$  | $N_1=100$  | $N_2=100$  | $N=200$  | $N_1=100$ | $N_2=100$ | $N=200$ |
| Численность во 2-м поколении | $N'_1=190$ | $N'_2=10$ | $N'=200$ | $N'_1=190$ | $N'_2=200$ | $N'=390$ | $N'_1=19$ | $N'_2=1$  | $N'=20$ |

ляется то, что он не учитывает изменения общей численности популяции. Так в I популяции численность первого варианта увеличилась, а в III — уменьшилась, однако  $W_{1,1} = W_{1,3} = 1,9$ . Высокое значение относительной приспособленности можно получить даже при вымирании популяции, как в популяции III.

Полное описание процесса отбора должно включать и уравнения изменения численности популяции, и уравнения изменения частот фенотипов (или генотипов) внутри нее<sup>4</sup>. Однако поскольку численность популяций в природе обычно испытывает периодические колебания (см. гл. 4) и может быть охарактеризована ее средним уровнем, а в экспериментальных и производственных условиях численность можно считать постоянной, относительная приспособленность служит наиболее часто употребляемой харак-

<sup>4</sup> Подробнее см.: Ю. М. Свирежев и В. П. Пасек. Основы математической генетики. М.: Наука, 1982.

теристикой отбора. Величина относительной приспособленности изменяется от нуля до бесконечности. Столь широкий диапазон неудобен. Поэтому показатель относительной приспособленности нормируют: относительную приспособленность каждого фенотипа (или генотипа) оценивают относительно варианта, имеющего в данной популяции наибольшую относительную приспособленность, принимая ее за 1. Нормированная относительная приспособленность называется адаптивной ценностью и обычно обозначается  $\omega$ .

Поскольку  $W_{\max}=1$ ,  $\omega_1 = \frac{W_{\max}}{W_{\max}} = 1$ , адаптивная ценность  $i$  варианта  $\omega = \frac{W_i}{W_{\max}} < 1$ . Адаптивная ценность измеряется в диапазоне от 0 до 1.

Разница между  $\omega_{\max}$  и  $\omega_i$  называется коэффициентом отбора и обозначается  $S_i$ ,  $S_i = 1 - \omega_i$  или  $S_i = \frac{N_i N'_{\max} - N'_i N_{\max}}{N_i N'_{\max}}$ , где  $N_i$  и

$N'_i$  — численности варианта в двух последовательных поколениях, а  $N_{\max}$  и  $N'_{\max}$  — максимальные численности в двух поколениях. Коэффициент отбора показывает, насколько приспособленность особей данного фенотипа (или генотипа) ниже приспособленности наилучшего варианта, присутствующего в популяции. Понятие коэффициента отбора было введено Райтом, в литературе последних лет оно употребляется редко.

Коэффициент отбора позволяет вычислить изменения концентрации аллелей  $\Delta p$  под действием отбора. Рассмотрим случай отбора против рецессивного аллеля, выразив его приспособленность через  $1-S$ . Такая трактовка, при которой отбор приравнивается, по сути дела, к элиминации, характерна для селекционных экспериментов на дрозофилах: методически удобно проследивать убыль мух, маркированных той или иной мутацией, при их совместном содержании с диким типом или какой-либо более приспособленной линией. Следует помнить, что это лишь методический прием. На самом деле отбор — это переживание более приспособленных:

|                      |                     |                           |                       |
|----------------------|---------------------|---------------------------|-----------------------|
| AA                   | Aa                  | aa                        | генотипы              |
| 1                    | 1                   | $1-S$                     | приспособленность     |
| $p^2$                | $2p$                | $q^2$                     | частота до отбора     |
| $\frac{p^2}{1-q^2S}$ | $\frac{2p}{1-q^2S}$ | $\frac{q^2(1-S)}{1-q^2S}$ | частота после отбора. |

Частота гена  $A$  в следующем поколении составит  $p' = \frac{p^2 + pq}{1 - q^2S}$ , а ее изменение  $\Delta p = p' - p = \frac{p^2 + pq - p + pq^2S}{1 - q^2S}$ . Поскольку  $q = 1 - p$ , упростив выражение, получим  $\Delta p = \frac{pS(1-p)^2}{1 - S + 2pS - p^2S}$ .

Вопрос о том, в какой степени показатели абсолютной и отно-

сительной приспособленности характеризуют динамику эволюционных изменений популяций, постоянно обсуждается в литературе. Дело в том, что изменения численностей и (или) частот в двух смежных поколениях недостаточны для характеристики направления эволюции популяции прежде всего потому, что сильно зависят и от случайных факторов, и от того, в какой фазе колебаний численности находится рассматриваемая популяция. Поэтому в качестве характеристики приспособленности предлагали использовать просто численность  $N_i$  или для средней приспособленности  $\bar{N}$  за ряд поколений. Действительно, численность в данный момент времени можно считать итогом ее изменений за много предшествующих поколений. Однако такой подход, нашедший применение в теории макроэволюции (с. 257—258), для микроэволюционных исследований малоудобен, так как, позволяя констатировать состояние популяции, не позволяет вскрыть причины наблюдаемой картины и (или) динамику происходящих изменений.

Другой важный момент связан с различием срочной (краткосрочной) и долговременной приспособленности, т. е. средней приспособленности за ряд поколений. Попытки ввести понятие «долгосрочная приспособленность» обусловлены тем, что оценки относительной приспособленности, проводимые по изменению частот за поколение, не дают возможности ни выявить направление отбора в ряду поколений, ни сопоставить приспособленность разных вариантов или разных компонентов популяции, приспособленных к различным микроусловиям. Например, как сравнить приспособленность «теневого» и «светового» модификаций листьев у растений или приспособленность головастика и взрослых лягушек? Очевидно, если оценить долгосрочную приспособленность всей популяции за ряд поколений, вопрос об относительной приспособленности головастика и лягушек отпадет. Однако идея различения срочной и долгосрочной приспособленности не встречает широкой поддержки, так как использование последней не позволяет, как уже сказано, проследить динамику изменений внутри популяции, особенно любые циклические изменения частот генов (или признаков), происходящие под действием отбора (с. 87).

Рассмотрим действие отбора на популяцию, отвечающую всем условиям уравнения Харди — Вайнберга, за исключением одного: приспособленности разных генотипов различны. Предположим, также, что отбор и размножение разнесены во времени, скажем, отбираются неполовозрелые особи. Тогда, если частоты генов до отбора равны  $p$  и  $q$ , частоты генотипов, возникающих из гамет  $A$  и  $a$ , и их приспособленности соответствуют

|       |       |       |                   |
|-------|-------|-------|-------------------|
| $AA$  | $Aa$  | $aa$  | генотипы          |
| $p^2$ | $2pq$ | $q^2$ | частоты до отбора |
| $W_1$ | $W_2$ | $W_3$ | приспособленность |

Средняя приспособленность популяции до отбора составит

$$\bar{W} = p^2 W_1 + 2pq W_2 + q^2 W_3.$$

Вклады прошедших отбор генотипов в следующее поколение будут, следовательно,  $p^2 W_1$ ,  $2pq W_2$ ,  $q^2 W_3$ .

Это уже не частоты генотипов: их сумма равна не 1, а  $\bar{W}$ . Чтобы получить частоты генов после отбора, следует вышеприведенные выражения разделить на  $\bar{W}$ .

|                           |                           |                           |                       |
|---------------------------|---------------------------|---------------------------|-----------------------|
| AA                        | Aa                        | aa                        | генотип               |
| $p^2$                     | $2pq$                     | $q^2$                     | частоты до отбора     |
| $W_1$                     | $W_2$                     | $W_3$                     | приспособленность     |
| $\frac{p^2 W_1}{\bar{W}}$ | $\frac{2pq W_2}{\bar{W}}$ | $\frac{q^2 W_3}{\bar{W}}$ | частоты после отбора. |

Частоты в следующем поколении  $p' = \frac{p^2 W_1}{\bar{W}} + \frac{pq W_2}{\bar{W}} = \frac{p(p W_1 + q W_2)}{\bar{W}}$ , а изменение частоты за поколение

$$\Delta p = p' - p = \frac{p(p W_1 + q W_2 - \bar{W})}{\bar{W}}.$$

Заменяя в числителе  $\bar{W}$  на его значение, получим

$$\Delta p = \frac{p[p W_1 + q W_2 - p(p W_1 + q W_2) - q(p W_2 + q W_3)]}{\bar{W}}.$$

Учитывая, что  $q = 1 - p$ , и вынеся общие члены за скобки, получим

$$\Delta p = \frac{pq[p(W_1 - W_2) + q(W_2 - W_3)]}{\bar{W}}.$$

Таким образом, скорость изменения концентрации данного аллеля зависит от  $pq$ ,  $\frac{1}{\bar{W}}$  и  $[p(W_1 - W_2) + q(W_2 - W_3)]$ . Поскольку максимум  $pq$  соответствует  $p = 0,5$ , а при  $p$ , равном 0 или 1,  $pq$  равно 0, максимальная скорость изменения частот аллелей всегда лежит в пределах от 0 до 1, причем по мере приближения к крайним значениям скорость изменения частот снижается. Рассмотрим, каков будет окончательный результат отбора. Для этого приравняем  $\Delta p$  к 0 и решим уравнение

$$\frac{pq[p(W_1 - W_2) + q(W_2 - W_3)]}{\bar{W}} = 0,$$

т. е. предположим, что отбор уже прошел и концентрация аллеля не меняется. Решений может быть три:  $p^* = 0$ ;  $p^* = 1$  ( $q = 0$ ) и  $p^* = \frac{W_3 - W_2}{W_1 + W_3 - 2W_2}$ . Два первых решения соответствуют полному вытеснению одного аллеля другим, их принято называть тривиальными. Третье, не тривиальное, решение существует при

следующих условиях:  $0 \leq p \leq 1$ , это значит, что  $W_3 - W_2 > 0$ ,  $W_1 + W_3 - 2W_2 > 0$ ,  $W_1 + W_3 - 2W_2 > W_3 - W_2$  (эти условия выполняются при  $W_3 > W_2$  и  $W_1 > W_2$ ); или  $W_3 - W_2 < 0$ ,  $W_1 + W_3 - 2W_2 < 0$ ,  $W_1 + W_3 - 2W_2 < W_3 - W_2$  (эти условия выполняются при  $W_3 > W_2$  и  $W_3 > W_1$ ).

Таким образом, нетривиальное решение возможно лишь в тех случаях, когда приспособленность гетерозиготы либо выше приспособленности обеих гомозигот, либо ниже их. При равенстве приспособленностей гомозигот и гетерозиготы нетривиального решения не существует.

Строгое аналитическое решение вопроса об устойчивости точки нетривиального равновесия выходит за рамки задач этой книги. Поэтому воспользуемся графическим решением при помощи диаграмм Ламерея (рис. 19).

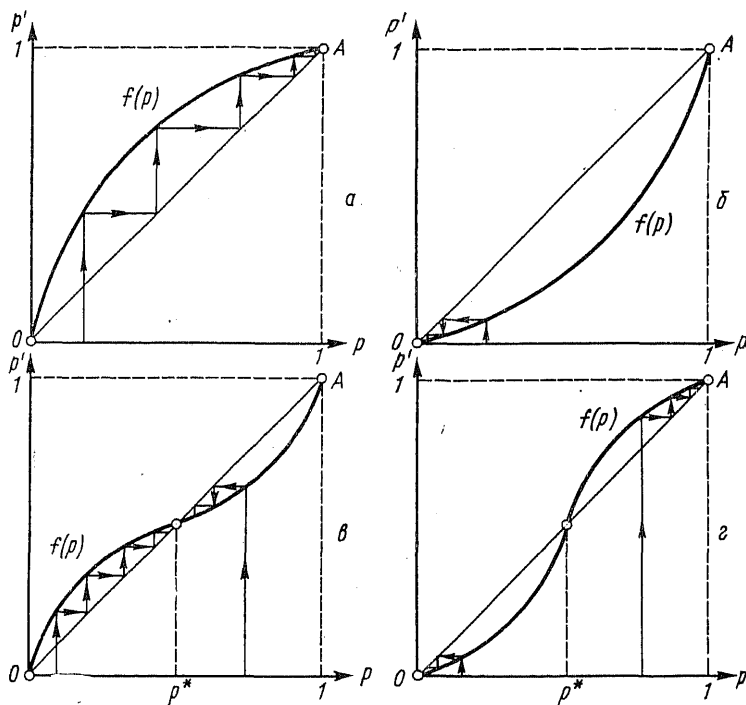


Рис. 19. Зависимость  $p' = f(p)$  для различных соотношений приспособленностей генотипов:  
 а —  $W_1 > W_2 > W_3$ ; б —  $W_1 < W_2 < W_3$ ; в —  $W_1 < W_2 > W_3$ ; г —  $W_1 > W_2 < W_3$ .  
 (по Свирижеву, Пасекову, 1982)

Построим графики зависимости  $p'$  от  $p$  для случаев:  $W_1 > W_2 > W_3$ ;  $W_1 < W_2 < W_3$ ;  $W_1 < W_2 > W_3$  и  $W_1 > W_2 < W_3$  при произвольных значениях  $W_i$ . На каждом графике  $p = p'$ . Из произвольной точки на оси  $p$  восстановим перпендикуляр до пересечения с  $f(p)$ .



Из точки пересечения проведем перпендикуляр к оси  $p'$  до его пересечения с прямой  $OA$ . Будем повторять ту же процедуру до тех пор, пока длина перпендикуляров не сократится до некоторой предельной точки (рис. 19, *а*), которая соответствует устойчивому положению равновесия.

Как видно из рис. 19, *а*, при  $W_1 > W_2 > W_3$  устойчивым является состояние  $p=1$ , т. е. ситуация, когда аллель  $a$  вытесняется из популяции. При  $W_1 < W_2 < W_3$ , напротив, из популяции вытесняется аллель  $A$  (рис. 19, *б*). При  $W_1 < W_2 > W_3$  устойчиво только нетривиальное положение равновесия (рис. 19, *в*). Это состояние называют селективным преимуществом гетерозигот. Оно довольно широко распространено в природе и обусловлено моногенным гетерозисом (с. 32). Во многих случаях устойчивый сбалансированный полиморфизм природных популяций обусловлен селективным преимуществом гетерозигот. Однако если отбор идет одновременно по двум диаллельным локусам, моногенный гетерозис не гарантирует существования устойчивого полиморфизма по обоим локусам. Наконец при  $W_1 > W_2 < W_3$  оба тривиальных равновесия устойчивы, а нетривиальное неустойчиво. Этот случай (рис. 19, *г*) соответствует дизруптивному отбору (с. 121), идущему по аллелям одного гена.

Рассмотрим изменение под действием отбора средней приспособленности популяции за поколение. Для этого надо определить дисперсию средней приспособленности в начальный момент времени. Поскольку дисперсия  $\sigma_x^2 = \sum (x_i - \bar{x})^2 f_i$ , где  $f_i$  — частота особей данного класса,

$$\sigma_{\bar{W}}^2 = (W_1 - \bar{W})^2 p^2 + (W_2 - \bar{W})^2 2pq + (W_3 - \bar{W})^2 q^2.$$

Так как  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ , раскрыв скобки, получим

$$\sigma_{\bar{W}}^2 = W_1^2 p^2 + 2W_2^2 pq + W_3^2 q^2 + \bar{W}^2 - 2\bar{W}(W_1 p^2 + 2W_2 pq + W_3 q^2).$$

Учитывая, что  $(W_1 p^2 + 2W_2 pq + W_3 q^2) = \bar{W}$ , окончательно получим

$$\sigma_{\bar{W}}^2 = W_1^2 p^2 + 2W_2^2 pq + W_3^2 q^2 - \bar{W}^2.$$

После отбора  $\bar{W}' = \frac{W_1^2 p^2 + 2W_2^2 pq + W_3^2 q^2}{\bar{W}}$ . Эту формулу можно представить, на основе предыдущей как

$$\bar{W}' = \frac{\sigma_{\bar{W}}^2 + \bar{W}^2}{\bar{W}}.$$

Определим изменение средней приспособленности за поколение

$$\Delta \bar{W} = \bar{W}' - \bar{W} = \frac{\sigma_{\bar{W}}^2 + \bar{W}^2}{\bar{W}} - \bar{W} = \frac{1}{\bar{W}} \sigma_{\bar{W}}^2.$$

Этот результат был получен Р. Фишером (1930) и назван

«Фундаментальной теорией естественного отбора»: *Изменение средней приспособленности прямо пропорционально ее дисперсии в начальный момент времени и обратно пропорционально ее величине. Иными словами, средняя приспособленность популяции изменяется под действием отбора тем быстрее, чем ниже начальное значение приспособленности и чем выше ее изменчивость.*

Поскольку оба сомножителя в формуле теоремы Фишера не могут иметь отрицательных значений, можно дать более вольную и более общую ее трактовку, согласно которой *отбор не может идти в сторону снижения приспособленности популяции.* Интуитивно кажется, что этот вывод всегда справедлив. Видимо, отбор действительно не может снижать приспособленность по тому признаку фенотипа, по которому он идет, и не может снижать приспособленность особей в популяции, в противном случае популяция вымрет. Однако показано, что теорема Фишера не универсальна. Она не выполняется в случаях гаметического отбора, отбора по двум или большему числу локусов при условии их сцепления между собой и в случаях переменной приспособленности.

Действительно, если отбираются гаметы, то приспособленность гамет одного из полов может снижаться в том случае, если утрата приспособленности будет перекрываться ростом ее у гамет другого пола и тем самым у зиготы. Так же и при отборе по одному из сцепленных локусов возможно снижение приспособленности другого, если приспособленность всей группы сцепления не снижается. При циклическом отборе, особенно частотно-зависимом или плотностно-зависимом, отбор действует попеременно, то увеличивая, то уменьшая концентрацию данного гена в зависимости от его частоты в данной популяции. При низкой частоте концентрация растет, а при высокой — падает. В период падения концентрации аллеля теорема Фишера не соблюдается. Есть и другие исключения из этой теоремы.

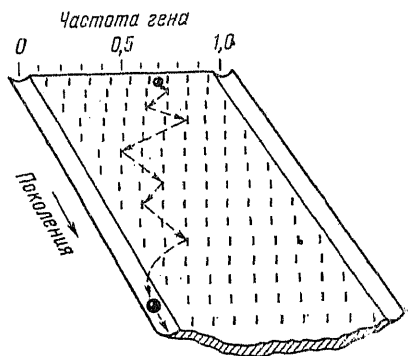
Если бы фундаментальная теорема отбора не имела исключений, это существенно облегчило бы математическое исследование процессов преобразования популяций под действием отбора. Вместо исследования сложных и громоздких систем уравнений для генных частот, далеко не всегда поддающихся аналитическому решению, можно было бы ограничиться поисками максимальных значений функций средней приспособленности. Такой подход называется использованием принципа оптимальности и широко применяется в физике. Однако в природе приспособленности генотипов едва ли можно рассматривать как постоянные коэффициенты. Они меняются в зависимости от экологической ситуации, изменений структуры популяции и непосредственно в ходе эволюции. Для переменных приспособленностей теорема Фишера также обычно не выполняется. Поэтому использование подходов, основанных на принципах оптимальности, в теории эволюции также ограничено.

Исследование изменений генных частот под действием отбора существенно усложняется при увеличении числа рассматриваемых

генов. Так, уже при рассмотрении двух диаллельных локусов учет сцепления настолько усложняет анализ, что в общем виде эта задача не решена. В то же время для достаточно простых случаев, таких как серповидно-клеточная анемия у человека или совместное культивирование мутантных и нормальных линий дрозофилы, расчеты изменения генных частот дают хорошее совпадение с экспериментальными данными.

Рассматривая отбор, мы в достаточной степени упростим картину, предположив отсутствие повторного мутирования отбираемых генов

Рис. 20. Модель, иллюстрирующая дрейф генов. При случайных скрещиваниях (удары о гвозди на доске) шарик — аллель — может либо выкатиться в боковой желоб — исчезнуть из популяции, либо достигнуть низа доски — стать нормой (из Эрлиха, Холма, 1966)



и миграцию, обуславливающую обмен генами между популяциями. Оба этих фактора вносят дополнительные усложнения, но принципиально картину не меняют. Более существенные изменения обусловлены величиной популяции. В малых популяциях существенное значение приобретают случайные изменения концентраций аллелей, обусловленные случайностью скрещиваний (панмиксией). В результате аллель может либо исчезнуть из популяции, либо, напротив, его концентрация будет увеличиваться вплоть до того, что он станет популяционной нормой (рис. 20).

Это явление было открыто Д. Д. Ромашовым и Н. П. Дубининым и названо ими генетико-автоматическими процессами, однако в мировой литературе получил распространение термин С. Райта «дрейф генов». Роль дрейфа генов в изменении генных частот тем больше, чем меньше численность популяции.

Эксперименты свидетельствуют о том, что для популяций численностью  $10^2$  особей и выше эффектом дрейфа можно пренебречь. Численность естественных популяций, как правило, больше. На рис. 21 изображено изменение концентрации мутантного гена у мучного хруща. При численности популяции 10 особей лишь в одном случае мутантные особи вытеснили дикий тип. Как правило, в работах, подтверждающих существенное значение дрейфа, т. е. противоположных по результатам примеру, приведенному на рис. 21, роль случая брал на себя экспериментатор, моделировавший изменения генов частот при помощи, например, датчика случайных чисел. Существуют, однако, две группы вопросов, при решении которых нельзя обойтись без оценок дрейфа генов. Одна из них — распределение частот генов в системе малых популяций — имеет значение для исследования популяционной струк-

туры. Вторая — исследование судьбы отдельной мутации — важна для понимания взаимодействия отбора и дрейфа генов при формировании изменчивости, служащей материалом эволюции. Следуя Р. Фишеру (1930), ограничимся рассмотрением судьбы селективно-нейтральной мутации.

Предположим, что в популяции, целиком состоящей из генотипов  $AA$ , возникла мутация  $a$ . Это означает, что возникла одна особь с генотипом  $Aa$ . Если у такой особи будет один потомок, то с вероятностью 0,5 он будет либо  $AA$ , либо  $Aa$ . Следовательно,

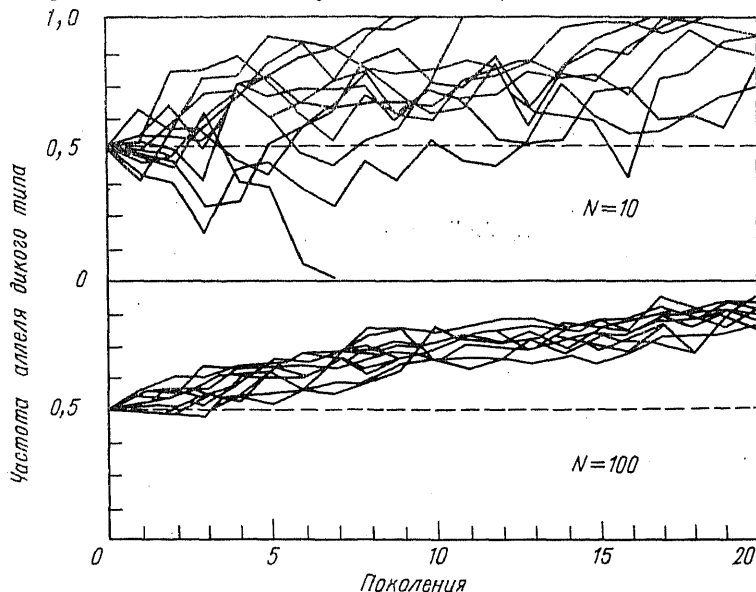


Рис. 21. Взаимодействие отбора и дрейфа при конкуренции жуков дикого типа и гена «black» у *Tribolium*. Эксперимент проводился при двух численностях популяций:

$N=10$  и  $N=100$ . Общее число экспериментальных популяций — 24 (по Ричу, Беллу и Вильсону; из Фальконера, 1985)

вероятность потери аллеля  $a$  равна в этом случае 0,5. При наличии двух потомков она будет 0,25, а при наличии  $K$  потомков  $L_K=0,5^K$ . Если число потомков в семьях, составляющих данную популяцию, подчиняется распределению Пуассона, а численность популяции постоянна, частота семей с  $K$  потомками равна  $p_K=e^{-2} \frac{2^K}{K!}$  и вероятность потери аллеля  $a$  в первом поколении составляет

$$l_1 = \sum_K p_K L_K = l^{-2} \left\{ 1 + 1 + \frac{1}{2!} + \frac{1}{3!} + \dots + \frac{1}{K!} + \dots \right\} = \\ = l^{-2} \cdot l = l^{-1} = 0,368.$$

Фишер протабулировал вероятности утраты аллеля для 127 поколений в случае полной нейтральности этого аллеля и в случае, когда он обладает 1%-ным селективным преимуществом (табл. 8). Как видно из таблицы, даже некоторое селективное преимущество не гарантирует мутантный аллель от элиминации. Вероятность его утраты очень высока — 0,98. Отбор, таким образом, не гарантирует сохранения каждого данного полезного ор-

Таблица 8

Вероятности потери ( $l$ ) единичного мутантного гена (по Фишеру, 1930; из Ли 1978)

| Поколение<br>$n$ | Без селективного преимущества  |                                      | При преимуществе в 1 %         |                                      |
|------------------|--------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------------|
|                  | вероятность<br>потери<br>$l_n$ | вероятность<br>сохранения<br>$1-l_n$ | вероятность<br>потери<br>$l_n$ | вероятность<br>сохранения<br>$1-l_n$ |
| 1                | 0,3679                         | 0,6321                               | 0,3642                         | 0,6358                               |
| 2                | 0,5315                         | 0,4685                               | 0,5262                         | 0,4738                               |
| 3                | 0,6259                         | 0,3741                               | 0,6197                         | 0,3803                               |
| 4                | 0,6879                         | 0,3121                               | 0,6811                         | 0,3189                               |
| 5                | 0,7319                         | 0,2681                               | 0,7246                         | 0,2754                               |
| 6                | 0,7649                         | 0,2351                               | 0,7572                         | 0,2428                               |
| 7                | 0,7905                         | 0,2095                               | 0,7825                         | 0,2175                               |
| ...              |                                |                                      |                                |                                      |
| 15               | 0,8873                         | 0,1127                               | 0,8783                         | 0,1217                               |
| 31               | 0,9411                         | 0,0589                               | 0,9313                         | 0,0687                               |
| 63               | 0,9698                         | 0,0302                               | 0,9591                         | 0,0409                               |
| 127              | 0,9847                         | 0,0153                               | 0,9729                         | 0,0271                               |
| ...              |                                |                                      |                                |                                      |
| $\infty$         | 1,0000                         | 0,0000                               | 0,9803                         | 0,0197                               |

ганизму индивидуального уклонения, а лишь увеличивает вероятность его закрепления в популяции. При учете повторного мутирования, возвратных мутаций и (или) других вариантов распределения семей по числу потомков судьба единичного мутантного аллеля остается неизменной.

Описание отбора в терминах изменения частот генов, по-видимому, наиболее строго, но плохо отражает преобразования организма под действием отбора. Как сказано выше, обычно адаптацию организмов определяют не жестко генотипически детерминированные признаки, а признаки полигенные и обладающие широкой нормой реакции, такие как онтогенетические (морфофизиологические), физиологические и поведенческие реакции. По ним, следовательно, и идет отбор. Если считать, что влияние среды на выражение признаков распределено случайно и не связано с генотипическими особенностями особей, то фенотип каждой особи можно представить как отклонение ее от среднего для популяции значения признака, зависящее и от действия внешних факторов, и от генотипа особи:  $x = M - G - E$ , где  $x$  — значение

признака у данной особи,  $M$  — популяционная норма,  $G$  — генотипическое отклонение и  $E$  — средовое отклонение.

Поскольку, согласно теории вероятности, сумма двух случайных распределений представляет собой случайное распределение, а его дисперсия равна сумме дисперсий исходных распределений, фенотипическую дисперсию популяции можно выразить как  $\sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$ . Отношение  $\frac{\sigma_G^2}{\sigma_p^2}$  называется коэффициентом наследуе-

мости и обозначается  $h^2$  (с. 47). Коэффициент наследуемости (или просто наследуемость) показывает, какую долю в общей фенотипической изменчивости популяции составляет изменчивость, обусловленная генотипическими различиями особей.

Другое эквивалентное определение наследуемости можно получить, сравнивая среднее значение признака у каждой пары родителей со значением признаков у их потомков. При принятых условиях зависимость линейна. Если значения признака у родителей и потомков совпадают, то отличие этого признака у родителей от среднего его значения для всей популяции целиком определяется генотипически. Чем меньше угол наклона линии, выражающей зависимость родители — потомки, тем выше паратипическая компонента изменчивости. Угол наклона, как известно, соответствует коэффициенту при  $x$  в уравнении  $y = bx$ . Если  $x$  и  $y$  — случайные величины, коэффициент  $b$  называется коэффициентом регрессии, в данном случае регрессии потомков по отношению к родителям.

Показатель регрессии может служить удобной мерой оценки родителей по потомству при селекции, т. е. оценкой способности родителей передавать свои особенности потомству, тогда  $h^2 = b_{o\bar{p}}$ , где  $b$  — коэффициент регрессии потомства  $o$  (от offspring) и  $\bar{p}$  — среднее значение признака пары родителей (parents). С коэффициентом наследуемости связан подход к оценке интенсивности отбора, идущего по количественным признакам. По-прежнему будем считать, что скрещивание случайно, поколения не перекрываются, популяция велика, а отбор не совпадает по времени с размножением. Как и в случае с массовым отбором у кур (с. 48), будем считать, что при отборе сохраняются все особи, удовлетворяющие по отбираемому признаку некоему стандарту. Тогда естественной мерой интенсивности отбора будет разность между средним значением отбираемого признака в исходной группировке (для отбора) и средним его значением у отобранных особей. Эта разность названа селекционным дифференциалом и обозначается  $S$ . Если бы отбираемый признак был жестко детерминирован генотипически, т. е. его изменчивость целиком определялась бы аддитивными генотипическими эффектами (см. табл. 7), селекционный дифференциал точно соответствовал бы изменению популяции под действием отбора. Однако, поскольку изменчивость определяется не только наследственностью, но и средой, различие между средними значениями признака до отбора и у

потомков отобранных особей всегда меньше селекционного дифференциала. Это различие называется ответом на отбор и обозначается  $R$ ,  $R < S$ . Отношение  $R/S$  соответствует углу наклона линии регрессии потомков к их родителям,  $R/S = b_{op}$ , но  $b_{op}$  по определению — наследуемость. Следовательно,  $R = h^2 S = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_p^2} S$ .

Таким образом, величина селекционного дифференциала зависит от дисперсии отбираемого признака. Чем меньше дисперсия, тем больше особей надо перебрать, чтобы выделить отбираемую группу с заданным селекционным дифференциалом. Чтобы сделать селекционный дифференциал независимым от дисперсии, необходимо разделить его на стандартное фенотипическое отклонение  $\sigma_p$ . Такой стандартный селекционный дифференциал называется интенсивностью отбора и обозначается  $i$ . Тогда  $S = i\sigma_p$ ,  $R = ih^2\sigma_p$  или  $R = ih\sigma_A$ . Зная наследуемость и селекционный дифференциал, можно предсказать ответ на отбор. В селекционных экспериментах часто возникает хорошее совпадение экспериментальных данных с рассчитанным на основе коэффициента наследуемости ответом на отбор.

Таблица 9

Наблюдаемые и ожидаемые на основе предварительного измерения наследуемости ответы на отбор по числу абдоминальных щетинок у дрозофилы (по Клайтону, Моррису, Робертсону, 1957)

| Интенсивность отбора | Средний ответ за поколение |             |
|----------------------|----------------------------|-------------|
|                      | ожидаемый                  | наблюдаемый |
| 1,40                 | 2,44                       | 2,62        |
| 1,23                 | 2,14                       | 2,20        |
| 0,97                 | 1,65                       | 1,46        |
| 0,34                 | 0,59                       | 0,28        |

Поскольку и фенотипическая и генотипическая дисперсии меняются под действием отбора медленно, оценки интенсивности отбора при помощи селекционного дифференциала бывают оправданы не только для одного поколения, что строго соответствует условиям использования этого показателя, но и для нескольких поколений отбора. Для одного диаллельного гена селекционный дифференциал можно связать с коэффициентом отбора:  $S = i \frac{2a}{\sigma_p}$ ,

где  $2a$  соответствует различию фенотипического выражения признака между гомозиготами  $AA$  и  $aa$ .

Если рассматривать абсолютную приспособленность как количественный признак, что вполне справедливо, так как она измеряется соотношением числа потомков в двух последовательных поколениях, то селекционный дифференциал можно определить как взвешенное среднее преимущество отобранных родителей.

Пусть отобранные пары родителей оставляют  $2K$  потомков, тогда  $K = V$ . Если численность популяции постоянна, то  $\Sigma V = N$ .

Учитывая вклад родителей в следующее поколение, селекционный дифференциал можно выразить как

$$S = \bar{V}_{op} - \bar{V} = \frac{\Sigma V(V - \bar{V})}{N} = \frac{\Sigma V^2}{N} - \frac{\Sigma V}{N} \bar{V} = \sigma_{p(V)}^2.$$

Подставив полученное значение в уравнение для ответа на отбор, получим

$$R = h^2 S = h^2 \sigma_{p(V)}^2 = \frac{\sigma_{A(V)}^2}{\sigma_{p(V)}^2} \cdot \sigma_{p(V)}^2 = \sigma_{A(V)}^2.$$

Ответ на отбор по абсолютной приспособленности равен аддитивной генотипической изменчивости абсолютной приспособленности до отбора. Мы получим еще один вариант доказательства фундаментальной теоремы естественного отбора.

В этой главе рассмотрены лишь некоторые математические подходы к описанию отбора (подробнее см.: Фалкoner, 1985). В заключение следует подчеркнуть, что математические подходы ценны тем, что они служат основой для построения математических моделей, которые, в свою очередь, позволяют в ряде случаев выявить и проанализировать процессы, затруднительные для исследования при помощи биологических экспериментов. Вместе с тем не следует забывать, что математические подходы имеют очень ограниченное применение и в экспериментальном исследовании отбора на биологических объектах, и особенно при изучении естественного отбора. Это свидетельствует лишь о необходимости дальнейшей разработки и математических, и биологических подходов к изучению отбора.

## Глава 3

### ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

#### ПОПУЛЯЦИЯ КАК ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ЭВОЛЮЦИИ

Как было показано на примере искусственного отбора, отбор может происходить только в группах особей. Однако единицей жизни в природе, т. е. наименьшей системой, способной поддерживать свое существование в естественных условиях, несомненно, является особь. Правда, в ряде случаев и эта единица оказывается нечетко определяемой. Так, если считать основой для различения особей их генотипическое своеобразие, то в ряде случаев, например, у вегетативно размножающихся растений или у животных, размножающихся бесполым путем, отдельных особей выделить не удастся. Если же считать критерием особи ее морфологическую обособленность, то не менее трудно выделять особи у таких высоко интегрированных колониальных организмов, как сифонофоры, коралловые полипы и т. д. Много аналогичных слу-



чаев разобрано в книге Н. В. Тимофеева-Ресовского, Н. Н. Воронцова и А. В. Яблокова «Краткий очерк теории эволюции» (1969). Эти авторы приходят к обоснованному выводу, что с точки зрения эволюции особь — единица выживания при отборе, т. е. та система, которая или гибнет целиком, не передавая своих наследственных свойств следующему поколению, или выживает, оставляя потомков.

Отдельная особь эволюционировать не может. Для продолжения рода у большинства бисексуальных организмов необходимы как минимум две особи — два партнера по спариванию. Единичная особь с доминантной мутацией оказывается в крайне невыгодном положении по отношению к внешней среде: она, как показано выше (с. 65), обладает пониженной приспособленностью и, вероятнее всего, погибнет. В случае возникновения рецессивной мутации фенотип мутанта не изменяется. Таким образом, для эволюции необходима группа разнокачественных по своим генотипам и фенотипам особей: только в ней может происходить отбор.

Согласно ламаркизму для эволюции не нужна группа особей, достаточно одного организма, размножающегося бесполом путем, или пары особей — при половом размножении. Если предположить, что грация, или волевое стремление к совершенствованию (теория психогенеза, сформулированная в 1878 г. палеонтологом Е. Копом), представляет собой реальный механизм эволюции, то для перехода на новый уровень организации достаточно ряда поколений, т. е. пары особей в каждом поколении. При признании соматической индукции, т. е. возможности наследования благоприобретенных свойств, для процесса эволюции также достаточно ряда поколений, меняющихся под действием среды. Надо отметить, что в обоих случаях вообще необъяснимо само наличие полового размножения. Таким образом, единица эволюции по всем ламаркистским теориям — особь (ряд поколений).

По предложенной А. Вейсманом (рис. 22) первоначальной схеме неodarвинизма, признающей борьбу зачатков развивающегося организма и непрерывность зародышевой плазмы, не подверженной никаким воздействиям, также нет необходимости рассматривать в качестве единицы эволюции группу особей. Согласно этой точке зрения для эволюционного процесса достаточно конкуренции детерминант в самой зародышевой плазме. Изменения состава детерминант определяют изменения организмов в ряду поколений, т. е. эволюцию. Наконец, особь рассматривают в качестве единицы эволюции все теории скачкообразного (сальтационного) видообразования.

Таким образом, все теории эволюции, кроме дарвинизма, признают наименьшей эволюционирующей системой отдельный организм — особь. Только дарвиновская концепция, по которой основой эволюции служит индивидуальная генотипическая изменчивость, а сам эволюционный процесс осуществляется через отбор организмов, а не отдельных генов этих организмов, рассматри-

вает в качестве элементарной единицы этого процесса группу особей, разнообразных и генотипически, и фенотипически. Такая группа организмов была названа В. Иогансеном (1908) популяцией (от латинского *populus* — народ, население). Термин, предложенный для того, чтобы отличать группу гетерозиготных особей от группы гомозиготных организмов — чистой линии, быстро прижился, особенно в экологии и генетике.

Популяцией называют часть вида, населяющую определенную территорию (участок видового ареала), внутри которой особи

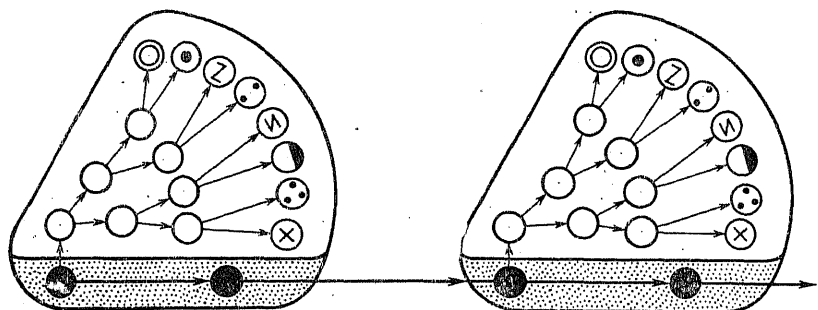


Рис. 22. Схема, изображающая теорию непрерывной зародышевой плазмы А. Вейсмана.

Слева — материнский организм; справа — дочерний. Участок с точками — зачатковый путь, черные кружки — половые клетки, возникающие только от половых клеток (непрерывность зародышевой плазмы). Белый фон — сома; светлые кружки — соматические клетки, возникающие в результате неравнонаследственного деления зиготы (левый черный кружок каждой особи) на соматическую и половую клетки. Значки в белых кружках — специализированные клетки — результат неравнонаследственного деления соматических клеток (из Зеликмана, 1968)

связаны более тесным родством между собой, чем с другими аналогичными группами того же вида. Целесообразно говорить о некоей иерархической последовательности соподчиненных внутривидовых группировок, занимающих в данный момент времени определенную часть ареала.

Для высших позвоночных, по-видимому, можно вслед за Н. П. Наумовым (1963) выделить в качестве наименьшей группировки небольшую группу связанных тесным родством организмов — парцеллу<sup>5</sup>, или семью. Примерами парцелл могут служить гарем у котиков, прайд львов, население норы песчанок, включающее несколько самцов, самок и их потомство. Хотя парцеллы свойственны далеко не всем высшим позвоночным (например, у львов прайд есть, а у леопардов нет), вполне резонно выделять

<sup>5</sup> Название не очень удачное, поскольку в геоботанике под парцеллой понимают элементарную ассоциацию нескольких видов растений на данной территории.

семейные группировки (пара особей и их потомство), связанные наиболее тесным родством. В генетическом отношении парцелла, или семья, — это группа близких генотипов.

Более широкими и, следовательно, менее близкородственными объединениями особей будут, вероятно, микропопуляции — группы парцелл, связанные единством территории и тесным экологическим взаимодействием. Примером микропопуляции могут служить колония мышевидных грызунов, стадо оленей и т. п. Следует учитывать, что и микропопуляции образуются не у всех видов. Так, если северный олень сбивается в стада, то благородный олень обычно держится парцеллами: самец с гаремом во время гона и самка с потомством и иногда молодыми самцами зимой. Лося же ведут почти одиночный образ жизни.

К микропопуляциям, возможно, следует приравнять по рангу так называемые элементарные популяции, выделяемые некоторыми авторами у рыб и насекомых. Примером элементарных популяций могут служить нерестовые скопления рыб, близких по возрасту и фенотипу. Элементарные популяции, как правило, неустойчивы и во времени, и по составу, т. е. возникают и исчезают в течение года или в более короткий срок. Однако грачиные колонии или тока глухарей и тетеревов, которые также можно назвать микропопуляциями, могут существовать на одном месте десятки и даже сотни лет.

Группировка более высокого ранга — локальная (местная) популяция, основным признаком которой считают устойчивость территории, занимаемой данной группой организмов. Из предыдущего ясно, сколь относителен такой критерий. К локальной популяции, видимо, можно приравнять понятие «дем» (племя, род). Этот термин был предложен С. П. Семеновым-Тянь-Шанским (1906). Сейчас понятие дема (=локальной популяции) относят к группе особей, в которой практически достигается панмиксия, т. е. равная вероятность скрещивания любых двух организмов, принадлежащих к данной группе. Ниже будут рассмотрены многочисленные в природе случаи систем скрещивания, отличных от панмиксии. Поэтому, видимо, целесообразно понимать под демом не группировку, обладающую реальной панмиксией, а группу, пространственно столь ограниченную, что число контактов между особями способно обеспечить панмиксию, которой реально может и не быть из-за наличия поведенческих (или иных) механизмов, ее нарушающих. Популяционная генетика обычно оперирует демами, т. е. устойчивыми в ряду поколений группировками организмов. С. С. Шварц (1968) именно местные популяции предложил называть собственно популяцией. Выяснить границы таких группировок всегда очень трудно, для этого нужны специальные экологические исследования.

Более крупная группировка, выделяемая Н. П. Наумовым, — экологическая популяция, т. е. группа особей, связанных единством ритмов жизни: например, сроками перелета у птиц, сроками начала размножения и диапаузы у насекомых и т. п. Над эколо-

гической популяцией стоит (или равна ей) географическая популяция, часто приравниваемая к морфологическому (точнее, морфогеографическому) подвиду, выделяемому систематиками. Иногда говорят даже о видовых популяциях, подразумевая под этим названием все население данного вида, отнесенное к его ареалу.

Более или менее строгая иерархия внутривидовых группировок предложена К. М. Завадским (1968). Полувид (*semispecies* — система популяций, почти обособившаяся от исходного вида. При выделении полувидов объединяющая их система рассматривается как надвид (*superspecies*). Примером подобного уровня обособления могут служить полярные чайки (с. 143). Подвид (*subspecies*) — система популяций, занимающая часть видового ареала, но не дискретная по своим признакам относительно других подвидов того же вида; экотип — локальная экологическая раса; локальная популяция — относительно обособленное поселение на определенной территории; морфологическая группа (изореагент) отличается однотипностью реакции<sup>6</sup>, биотип — группа организмов с тождественным генотипом, отличающаяся от других групп хотя бы одной мутацией.

Особей, различающихся по единственной мутации, в природе не бывает (с. 33). Следует также учитывать, что К. М. Завадский — ботаник и его система лишь в общих чертах подходит для животного царства, так же как вышеназложенная зоологическая иерархия мало применима в ботанике. Для прокариот проблема структуры вида, как и вся проблема вида практически не разработана.

Причиной сложности проблемы внутривидовой таксономии и структуры вида в природе служит, по-видимому, трудность помещения в рамки даже подробной иерархической схемы непрерывно идущего процесса эволюции. При внимательном исследовании можно обнаружить все переходы от единичного мутационного отклонения до возникновения нового вида и тем самым группы видов, как это сделал Ч. Дарвин во второй главе «Происхождения видов...». Учитывая сложность структуры вида, необходимо выяснить, какими свойствами должна обладать популяция как элементарная единица эволюции.

Применение понятия «видовая популяция» нецелесообразно, за исключением редких в природе случаев, когда только что возникший или, наоборот, вымирающий вид действительно невозможно разделить на группы особей, связанные между собой родством, более тесным, чем с другими группировками того же вида. В применении к виду как целому термин «популяция», необходимый лишь для того, чтобы выделить его часть, утрачивает свое значение. При изучении эволюции не имеет смысла применять термин «популяция» и к различным временным группировкам

---

<sup>6</sup> Не следует путать морфобиологическую группу с экологической популяцией. Изореагент, скорее, соответствует описанным выше семейным группам, или парцеллам.

организмов — скоплениям на зимовках, местах кормежки и т. п. Такие объединения неустойчивы во времени и по составу и, следовательно, не могут служить основой для эволюции (которая происходит в ряду поколений). Это, конечно, не означает, что в жизни и эволюции вида подобные группировки не существенны; для экологов называть их популяциями вполне естественно.

При эволюционных исследованиях популяцией целесообразно считать группу организмов, устойчивую в ряду поколений. На таком подходе настаивал и С. С. Шварц (1968). Но тогда возникает вопрос: как такую группировку выделить? Довольно надежным способом выделения популяций представляется генетический критерий — своеобразие генофонда, т. е. количественные и качественные различия концентраций аллелей между группами организмов. Эти различия установимы, но работа крайне трудоемка, и в результате можно ожидать в каждом конкретном случае выделения нескольких степеней генетического своеобразия, соответствующих более или менее крупным внутривидовым объединениям особей по степени родства. Получается система иерархически соподчиненных групп.

Рассмотрим два примера. Д. Г. Крылов и А. В. Яблоков (1970) путем регулярного облова местности выделили три минимальные группировки рыжей полевки (*Cletrionomys glareolis*), названные ими парцеллами, что, видимо, соответствует действительности. У полевок каждой парцеллы сравнивали легко выделяемые признаки фенотипа, например, отверстия для выхода веточек тройничного нерва и нижнечелюстной артерии. Было показано, что в течение года (т. е. двух поколений) для двух парцелл сохранялись статистически достоверные различия по этим признакам. Поскольку на пробной площадке зверьки были выловлены практически полностью, можно сказать, что между буквально семейными группами имеются четкие фенотипические, а следовательно, более или менее генотипически обусловленные различия.

Н. В. Глотов (1971) изучал популяционную структуру скального дуба на Кавказе. Этот вид приурочен к определенной высоте, поэтому распределяется лентами и пятнами по склонам гор, и очень легко каждую группу считать популяцией: пыльца, хоть дуб и ветроопыляемое растение, в сплошных насаждениях опыляет лишь соседние деревья, желуди разносятся недалеко. Однако скальный дуб долговечен и подсчет скорости обмена генами показал, что все дубовые леса северо-запада Главного Кавказского хребта можно считать единой популяцией. Между двумя приведенными крайними случаями легко подобрать полный ряд переходов, показывающих, что внутри вида можно выделить несколько уровней своеобразия генофонда.

При экологическом исследовании для большинства видов растений и животных популяции могут быть выделены на основании распределения организмов в пространстве. В пределах ареала любого вида есть территории, более и менее благоприятные для жизни составляющих его особей. В благоприятных местообитаниях

плотность населения выше, в менее благоприятных — ниже; в ряде мест внутри ареала данный вид может полностью отсутствовать. Поэтому при изучении распределения вида по территории можно выделить популяции как естественные группировки, причем внутри них родство особей (из-за большей частоты контактов) оказывается более близким, чем родство особей, принадлежащих к разным популяциям. Территориальные границы между такими группировками обычно не бывают дискретными, и даже в случае наличия некоторой степени обособленности они трудно установимы. Однако при изучении динамики численности удается показать, что в разных популяциях одного и того же вида колебания численности часто независимые. Это позволяет, изучив популяцию во времени, не только выяснить, стабильна ли она в ряду поколений, но и очертить ее границы.

Для установления элементарной единицы эволюции необходимо выявить группировку, способную поддерживать себя в ряду поколений без заметного притока иммигрантов. Ниже нее все группировки и с генетической, и с экологической точек зрения будут неустойчивыми, т. е. неспособными поддерживать свою численность в ряду поколений. Естественно, что численность такой

группировки видоспецифична, а кроме того, сильно зависит от конкретных условий в данной части ареала и в данный момент времени.

Говоря об универсальности понятия «популяция», всегда надо помнить, что численность любого вида в природе колеблется и в благоприятных условиях достаточно немногих особей, чтобы ее восстановить. Например, все население азиатского льва составляет около 70 особей (видовая популяция); численность уссурийского тигра в 30-х гг. не

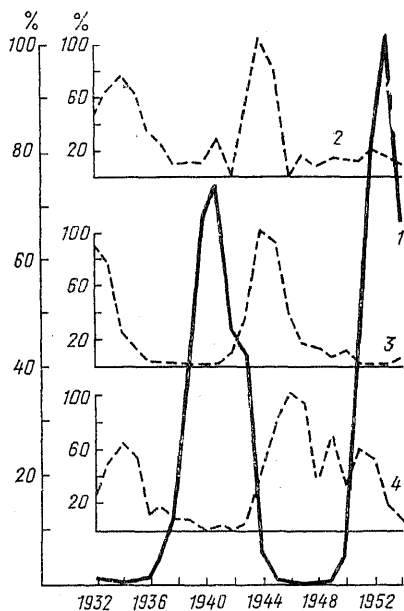


Рис. 23. Динамика численности зайцев и их хищников в центральных областях европейской части СССР по данным пушных заготовок (в процентах от максимальной):

1 — заяц; 2 — рысь; 3 — лиса; 4 — волк (из Тимофеева-Ресовского и др., 1968; по Попову, 1960)

превышала 50 особей, сейчас их, вероятно, около 150. Численность популяций многих видов может в благоприятных условиях достигать десятков миллионов особей (рис. 23).

Представление об элементарной единице эволюции — как о

группировке, способной поддерживать себя на протяжении ряда поколений, приближается к представлению о локальной (местной) популяции. Приблизительно так рассматривают популяцию в современной эволюционной литературе. Однако понятие об иерархии популяций позволяет более глубоко анализировать эволюционный процесс. Концепция популяции в эволюционной теории — результат некоей абстракции и идеализации объекта; для выявления элементарной единицы эволюции в природе каждый раз необходимы конкретные исследования.

Таким образом, популяция как единица эволюции должна обладать следующими свойствами: 1) численностью, достаточной для продолжения рода в данных условиях среды, т. е. устойчивостью во времени; 2) плотностью населения, достаточной для поддержания единства генофонда; 3) наличием более или менее четкой обособленности (изоляция), делающей родство внутри популяции более близким, чем между соседними популяциями. Без межпопуляционной изоляции невозможно своеобразие генофонда популяций, а только это своеобразие и определяет способность популяции к автономной эволюции. Представление о популяции как об элементарной единице эволюции сформировалось после возникновения дарвинизма, поэтому необходимо объяснить, почему единицей эволюции считается популяция, а не вид в целом.

В процессе эволюции виды дифференцируются на два или большее число дочерних видов. Случаи эволюции без дивергенции (расхождения признаков) редки и надежно не доказаны. Дивергенция же начинается в рамках исходного вида, между сестринскими популяциями, каждая из которых постепенно приобретает новые признаки, не свойственные не только прежним поколениям данной популяции, но и другим популяциям того же вида, существующим синхронно с ней. Принимая дивергентную эволюцию и наличие реально существующих в природе популяций, нельзя рассматривать вид в качестве группы организмов, эволюционирующей как единое целое. В противном случае придется либо считать единицей эволюции особь, либо признать, что внутри вида нет автономных единиц и весь видовой генофонд представляет собой единое целое, т. е. признать реальностью внутривидовую панмиксию.

Надо, однако, учитывать, что представление о популяции в качестве элементарной единицы эволюции не исключает возможности того, что комплексы демов, подвиды и виды могут эволюционировать как целое. Во-первых, ряд факторов среды может быть одинаков для всего вида (климатические и другие абиотические факторы, биотические связи данного вида). Во-вторых, общность генофонда вида, обмен генами между соседними популяциями, указывает на то, что во всех популяциях вида могут подвергаться отбору сходные уклонения. Иными словами, популяция может эволюционировать как автономная единица, постепенно обособливаясь от всей остальной массы вида, и в то же время по ряду признаков как единое целое могут эволюционировать и системы популяций (подвиды, виды).

Р. Фишер (1930) математически показал, что направленное преобразование генофонда, т. е. эволюция, идет наиболее эффективно в том случае, если популяции изолированы не полностью и обмениваются генами через ограниченное, но все же существующее скрещивание. В этом случае приток аллелей извне постоянно поддерживает генетическое разнообразие особей популяции, а изоляция сохраняет своеобразие ее генофонда и тем самым своеобразие вырабатываемых адаптаций.

Определив популяцию как элементарную эволюционирующую единицу, рассмотрим подробнее действие на нее среды. Толерантность и резистентность организмов к абиотическим факторам среды легко определить по реакции на них любой особи данной популяции. Конечно, норма реакции различных особей будет колебаться, но на основе даже небольшой выборки можно установить границы адаптивной нормы реакций на ту или иную влажность, соленость, освещенность или температуру. Например, известно, что обыкновенная гадюка в средней полосе зимует при температуре 1—3° и колебания температуры в местах зимовок не превышают 1—2°, всегда оставаясь выше нуля. Следовательно, с уверенностью можно считать, что температуры ниже 0° находятся за пределами нормы реакции гадюк. Температура тела у млекопитающих в активном состоянии не превышает обычно +40°, но у зимоспящих может падать почти до нуля. Так, у рыжей вечерницы она не выше +0,1°, тогда как у ежей не бывает ниже +3,8°.

Поскольку и климатические факторы имеют градиент в пределах ареалов широко распространенных видов, к ним приспосабливаются внутривидовые группировки, а не вид в целом. В популяции комара *Anopheles maculipennis messae* под Ленинградом (60° с. ш.) сокращение светового дня до 14 ч вызывает впадение в спячку 100% особей, а в южной части ареала под Астраханью (46° с. ш.) в других популяциях того же вида лишь 27,7% самцов и 63,3% самок.

Иначе обстоит дело с биотическими факторами. Для изучения их влияния недостаточно экспериментов или наблюдений над небольшой выборкой особей. Хищник может поймать любую из наличных жертв; любая болезнь в различной степени поражает разных особей, причем часть популяции может оказаться незараженной чисто случайно, а часть — иммунной. Отсюда, изучая воздействие биотических факторов на отдельных особях, нельзя экстраполировать результаты на всю популяцию. Жизнь популяции в данном месте определяет весь комплекс абиотических и биотических факторов данной территории, точнее, комплекс биотических факторов на фоне общих для всех компонентов биоценоза абиотических факторов. Поэтому для выяснения влияния среды на данную популяцию необходимо исследовать не реакцию ее представителей, а реакцию всей популяции как совокупности. Комплекс биотических и абиотических факторов среды данной территории представляет собой не что иное, как биогеоценоз, по-



этому именно биогеоценоз определяет существование каждой своей составной части, т. е. каждой данной популяции.

Необходимо добавить следующее: в пределах ареала вида границы популяций и границы ценозов часто не совпадают. Биогеоценоз — прежде всего комплекс, отдельные компоненты которого могут встречаться в других таких же комплексах. С другой стороны, не все компоненты данного биогеоценоза непосредственно и в равной степени определяют численность и саму возможность существования популяции на данной территории. Например, урожай рябины в лесу слабо отразится на численности зайцев этой территории, хотя опосредованную связь можно найти.

Комплекс условий среды, с которыми непосредственно взаимодействует популяция (или вид), называется экологической нишей. Одна и та же ниша может быть присуща различным биогеоценозам. Кроме того, организмы в процессе эволюции вырабатывали различные уровни эврибионтности, т. е. разную устойчивость к факторам среды. Поэтому одни виды распространены очень широко, другие — локально, что, однако, не точно отражает степень эврибионтности. Широко распространенный вид может существовать в весьма узкой экологической нише, растянутой в пространстве. Пример тому — облигантные паразиты человека.

Итак, популяция есть элементарная, наименьшая группа особей, способная к самостоятельной эволюции; в то же время популяция представляет собой часть вида, жизнь которого продолжается даже в случае гибели всей данной популяции. Популяция — группа особей, связанных более тесным родством между собой, чем с особями, принадлежащими другим популяциям данного вида, занимающая определенную территорию, представляет тем самым понятие довольно отвлеченное, так как в природе можно выделить сложную иерархию внутривидовых группировок, специфическую для каждого вида.

## **БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ КАК ПРОЦЕСС ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ОРГАНИЗМОВ С ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ**

Существование, а следовательно, и эволюцию популяций определяет весь комплекс условий среды, с которыми взаимодействует популяция как целое и каждая из входящих в нее особей. Для особи другие организмы, составляющие данную популяцию, также представляют собой часть внешней среды, поэтому внутрипопуляционные взаимосвязи имеют очень важное значение не только в экологии, но и в эволюции. О силе воздействия среды на популяцию можно судить по результатам этого воздействия, в первую очередь по численности популяции и по территории, которую она занимает в данный момент времени. Чем менее благоприятны внешние условия, тем интенсивнее гибель особей и тем ниже численность популяции, а также меньше занимаемая ею территория. Как показал Ч. Дарвин, гибель особей — резуль-

тат борьбы за существование. И. И. Шмальгаузен (1969) подчеркивал, что сами организмы не только подвергаются воздействиям среды, но и проявляют активность по отношению к ней и изменяют ее в процессе своей жизнедеятельности. Поэтому можно сказать, что борьба за существование — это процесс взаимодействия каждой особи с окружающей средой, в том числе и с другими особями данной популяции. Именно на такой трактовке борьбы за существование и настаивал И. И. Шмальгаузен, подчеркивавший ведущее значение внутрипопуляционных отношений в избирательной гибели и выживании организмов.

Расширяя это определение, т. е. рассматривая не популяцию в среде, а весь комплекс связей данного биогеоценоза, мы приходим к тезису Ч. Дарвина, что борьба за существование представляет собой процесс взаимодействия организмов в природе.

Во многих руководствах по теории эволюции большое место отводится генетике популяций и практически не обсуждаются борьба за существование и ее значение в эволюции. Рассмотрение эволюционного процесса сводится в таком случае к изменениям генофонда популяции под действием отбора. Однако отказаться от этого дарвиновского понятия нельзя, так как без него невозможно понять причины отбора: Отбору подвергаются живые организмы, и адаптивные изменения генотипов есть результат действия факторов, влияющих на фенотипы. Следовательно, анализируя причины отбора, необходимо учитывать взаимодействие фенотипов (особей) и окружающей среды, т. е. процесс борьбы за существование. Ч. Дарвин, предложивший этот термин, подчеркивал его широкий метафорический смысл, но не дал конкретного определения, приведя лишь серию блестяще подобранных поясняющих примеров. По Дарвину, за свое существование борются и два животных рода *Canis*, столкнувшихся над падалью, и сеянки омелы, растущие рядом на ветке яблони; борются за жизнь и два растения на краю пустыни, испытывающие недостаток влаги. Иными словами, согласно Ч. Дарвину, в борьбу за жизнь включаются все компоненты ценозов, пропускающие через себя по цепям питания потоки вещества и энергии.

Борьбу за существование не следует понимать как прямую грызню, драку или уничтожение. Тем не менее многие переводчики и комментаторы «Происхождения видов...», а также противники Дарвина понимают под термином «борьба за существование» именно отношения хищника и жертвы. Как реакция на такое толкование возникли всевозможные попытки заменить дарвиновский термин понятиями конкуренции, состязания, соревнования или английским словом «компетиция» (*competition* — соревнование). Все эти термины неудовлетворительны, так как включают лишь часть отношений, составляющих борьбу за существование. Данные понятия охватывают только косвенные связи между организмами.

В качестве примера отношения хищник — жертва и конкуренции в процессе борьбы за существование приведем описание

вторжения морской миноги (*Petromyzon marinus*) в Великие озера США (Уатт, 1971). В море миноги достигают 71—96 см в длину. В оз. Онтарио, соединяющемся с океаном р. Гудзон, сформировалась мелкая, достигающая лишь 38 см, пресноводная раса морской миноги. От других озер Онтарио отделено Ниагарским водопадом. В 1829 г. в обход Ниагарского водопада был сооружен Уэллендский судоходный канал, соединяющий Онтарио с оз. Эри. Первая минога, принадлежащая к пресноводной расе оз. Онтарио, была поймана в оз. Эри в 1921 г. Этот случай объясняют печальным заносом. После реконструкции канала в 1922 г. началось массовое расселение миног по системе Великих озер. Так, в 1922 г. были пойманы две миноги в оз. Эри, в 1936 г. — четыре в оз. Мичиган, в 1937 г. обнаружен нерест миног в реках, впадающих в оз. Гурон, в 1945 г. выловлены две миноги в оз. Верхнем. В 1949 г. при нерестовом ходе в речки на севере оз. Мичиган поймано 26 643 миноги.

Таким образом, произошло экологическое вторжение: исчезла географическая преграда и вид занял новую территорию. Естественно, что это вторжение не могло не сказаться на фауне Великих озер. Минога — рыбадный хищник, она присасывается к телу жертвы и, размалывая снабженным роговыми зубами языком ткани, питается ими. Нападают миноги на всех рыб; крупные рыбы выдерживают по несколько нападений, мелкие гибнут сразу; друг друга миноги не поражают. Плодовитость у них очень велика: самка выметывает от 43 000 до 61 500 икринок, после чего гибнет. Если учесть, что в 1962 г. в оз. Верхнем было около 70 000 миног, то продуктивность популяции составила примерно 21 525 000 экз. Правда, до половозрелости доживает лишь небольшая часть генераций, около 3%.

Рассмотрим воздействие миноги на запасы двух видов промысловых рыб Великих озер. Таблица 10 иллюстрирует влияние миноги на численность гольца и сига. Как видно из таблицы, промысел гольца в Мичигане кончился, в Гуроне держится на крайне низком уровне — прямой результат уничтожения гольца миногами, т. е. проявления борьбы за существование в трофических цепях биоценоза. В то же время промысел сига, резко сократившийся в 1945 г., к 1953 г. превысил исходный более чем в три раза. Сиг более плодовит: самка начинает размножаться в возрасте 3—4 лет и дает в год 10 000—75 000 икринок. Голец приступает к размножению в возрасте 7 лет и дает в год не более 15 000 икринок. В результате снижение численности гольца благоприятно сказывалось на численности сига за счет возрастания доступных сигам (ранее использовавшихся гольцами) запасов корма. Здесь борьба за существование проявилась как конкуренция популяций, находящихся на одном трофическом уровне биоценоза.

Из вышесказанного видно, что гибель особей может быть не только показателем воздействия хищников, но и мерой напряженности конкуренции, т. е. численность популяции представляет собой критерий ее состояния во всех аспектах борьбы за существо-

вание. Чем выше гибель (элиминация) особей, тем напряженнее борьба за существование. Этот пример подтверждает также положение о том, что борьба за существование — понятие биогеоценотическое. Миноги, непосредственно снижая численность и гольца, и сига, положительно влияют на популяцию сига (опосредованно через популяцию гольца).

Гибель всей популяции в результате борьбы за существование наблюдается редко, обычно часть особей выживает и оставляет потомство. Выживают наиболее приспособленные особи. Для ил-

Таблица 10

Урон, наносимый миногой озерному гольцу и сигу в Великих озерах США (Уатт, 1971) (тыс. фунтов)

| Год  | Продуктивность<br>озерного гольца<br>в оз. Мичиган | Продуктивность<br>озерного гольца<br>в оз. Гурон | Продуктивность<br>сига в оз. Гурон |
|------|----------------------------------------------------|--------------------------------------------------|------------------------------------|
| 1935 | 4873                                               | 4245                                             | 1936                               |
| 1936 | 4763                                               | 4314                                             | 1499                               |
| 1937 | 4988                                               | 3901                                             | 1664                               |
| 1938 | 4906                                               | 3800                                             | 1587                               |
| 1939 | 5660                                               | 3203                                             | 1390                               |
| 1940 | 6266                                               | 2726                                             | 1098                               |
| 1941 | 6787                                               | 2823                                             | 926                                |
| 1942 | 6484                                               | 2197                                             | 782                                |
| 1943 | 6860                                               | 1609                                             | 603                                |
| 1944 | 6498                                               | 1140                                             | 537                                |
| 1945 | 5437                                               | 862                                              | 367                                |
| 1946 | 3974                                               | 731                                              | 428                                |
| 1947 | 2425                                               | 377                                              | 456                                |
| 1948 | 1197                                               | 344                                              | 929                                |
| 1949 | 342                                                | 398                                              | 1320                               |
| 1950 | —                                                  | 415                                              | 2701                               |
| 1951 | —                                                  | 552                                              | 3592                               |
| 1952 | —                                                  | 588                                              | 5559                               |
| 1953 | —                                                  | 344                                              | 6479                               |

люстрации этого положения вышеизложенный пример не вполне удачен, так как изменения численности представляют собой суммарный ответ популяции на все воздействия факторов среды. Чтобы показать различия в приспособленности разных особей, надо анализировать реакцию каждой из них на все факторы среды. Выживают те особи, которые оказались не только более конкурентоспособными, но и не съеденными миногами, т. е. более приспособленными ко всему комплексу факторов данного биогеоценоза.

Если же вспомнить, что Ч. Дарвин называл естественным отбором переживание наиболее приспособленных, станет понятно, почему нельзя отказываться от рассмотрения борьбы за существование: она и есть причина естественного отбора. Следовательно, естественный отбор представляет собой не самодовлеющий фактор, а происходит в результате взаимодействия организмов с окружающей средой. Таким образом, борьба за существование не

просто процесс взаимодействия организмов с окружающей средой, а важнейший фактор эволюции.

Ч. Дарвин считал, что причина борьбы за существование кроется в перенаселении. При этом он ссылаясь на английского социолога Р. Мальтуса. Согласно теории Мальтуса, прирост народонаселения идет в геометрической прогрессии, а прирост средств существования — в арифметической. В результате ресурсов не хватает, что обостряет нищету. Реакционная сущность мальтузианства понятна — это оправдание капиталистической конкуренции и эксплуатации; Дарвин же, опираясь на Мальтуса, ошибочно экстраполировал ложную социальную закономерность на происходящие в природе явления.

На первый взгляд геометрическая прогрессия размножения действительно существует: достаточно вспомнить потрясающую плодовитость многих видов — пастушья сумка дает около 38 000 семян в год, самка осетра — приблизительно 1 000 000 икринок, мясная муха — около 10 000 яиц каждые 10 дней. Слоны, наиболее медленно размножающиеся млекопитающие, по расчету Дарвина, имеют следующую скорость размножения: за 750 лет потомство одной пары слонов (при плодовитости 1 слоненок в 3 года, половозрелости самок к 30 годам и отсутствии гибели потомства) составит 19 000 000 животных.

Однако теория Мальтуса игнорирует самоочевидный факт, отмеченный классиками марксизма: если все организмы размножаются в геометрической прогрессии, то, следовательно, не должно быть нехватки средств к жизни. Если и хищник и жертва увеличивают свою численность в геометрической прогрессии, если как растения, так и животные размножаются в геометрической прогрессии, то высокие темпы размножения нельзя считать причиной борьбы за существование. За привлечение мальтусовской теории для объяснения причин борьбы за существование Ч. Дарвина критиковали Ф. Энгельс и К. Маркс. Соавтор Ч. Дарвина по теории эволюции А. Уоллес утверждал, что на данной территории всегда существует столько организмов, сколько может прокормиться. Впоследствии многие биологи упрекали Ч. Дарвина за мальтузианство, признавая, однако, борьбу за существование как реальный факт, причины которого они или не рассматривали, или объясняли именно высокой потенциальной численностью.

На основании фактов высокой плодовитости предлагалось количественно характеризовать борьбу за существование по разности плодовитости и истинного прироста численности. Ф. Чэпмен (1931) ввел понятие биотического потенциала: плодовитость определяет потенциальную силу экологического воздействия вида на среду. На самом деле, сколь ни велики темпы размножения, они обычно не характеризуют биотический потенциал. В очень редких случаях можно рассматривать популяцию как единое целое. Каждый возраст, каждый этап онтогенеза обладает своеобразной экологией, т. е. занимает собственную экологическую нишу. Лишь у видов с развитой заботой о потомстве и, с другой стороны, у

простейших и прокариот, т. е. форм с очень коротким онтогенезом, все возрасты оказываются в одной экологической нише. Напротив, у беспозвоночных, обладающих, как правило, сложными циклами развития, — большей части рыб, амфибий — всюду наблюдается, что конкуренция молодежи влияет на степень конкуренции особей следующей стадии онтогенеза лишь опосредованно, через численность организмов, выживших на предыдущей стадии. Личинки лягушек — головастики — со взрослыми особями непосредственно не конкурируют: они живут в воде и питаются главным образом растительной пищей, тогда как лягушки — насекомоядные сухопутные животные. Поэтому каждой стадии онтогенеза свойствен свой биотический потенциал, который падает от стадии к стадии. Реальный же биотический потенциал каждой стадии ниже темпов размножения.

Детальное исследование этого вопроса началось в 30-х гг. XX в. с развитием проблемы динамики численности. Первоначально было показано, что численность любого вида не остается постоянной, а колеблется вокруг какой-то средней величины. Чем более плодovit данный вид, тем резче колебания его численности (см. рис. 23). В то же время выяснилось, что при уменьшении численности ниже средней нормы гибель особей, а следовательно, и борьба за существование, продолжается. Иными словами, наличие борьбы за жизнь определяется не количеством особей в популяции. Параллельно было установлено, что гибнут в основном молодые особи, не достигшие половозрелости; в результате общая численность популяции нетождественна ее репродуктивной величине (рис. 24). Преимущественная гибель молодых особей

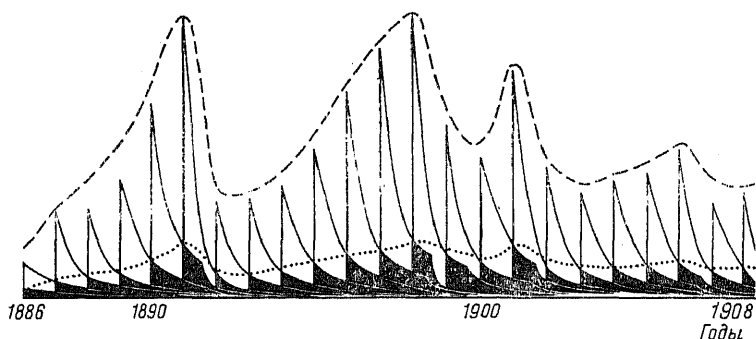


Рис. 24. Реконструкции динамики численности серой куропатки в Гатчине в 1886—1909 гг.:

сплошные линии — численность генерации; черный цвет — численность половозрелых особей генерации; пунктир — колебания численности популяции в целом; точки — колебания численности репродуктивной части популяции (из С. А. Северцова, 1941)

вполне объяснима: развивающийся, еще не сложившийся организм испытывает тройную нагрузку: во-первых, как и взрослый организм, он участвует в борьбе за существование, во-вторых, он

еще не сформировался и, следовательно, его приспособленность ниже, чем у взрослых особей, и, в-третьих, он вынужден затрачивать энергию не только на поддержание жизни, но и на дальнейший онтогенез (рост и развитие).

Действительный прирост численности, реальный биотический потенциал, представляет собой разность между числом особей, достигших половой зрелости, и взрослых, погибших за тот же период. Он колеблется в зависимости от условий среды (рис. 24).

Характер колебаний численности и, главное, сама плодовитость любого вида отрегулированы таким образом, что, перекрывая идущую постоянно гибель молодежи, обеспечивают продолжение рода. Репродуктивная величина популяции поддерживается на уровне, достаточном для возобновления численности после спада, т. е. обеспечивается потенциально беспредельный рост размножающейся части популяции (С. А. Северцов, 1941). Разительным примером, подтверждающим это положение, служит плодовитость двух видов черноморских гастропод — *Nassa reticulata* и *Nassa neritea*. Самка первого вида выметывает за год около 22 000 икринок, самка второго — всего 15. У *N. reticulata* есть расселительная стадия — свободноплавающая личинка (велигер). Часть личинок заносится течениями в неподходящие условия и гибнет. У *N. neritea* растительная стадия отсутствует, в результате нет и колоссального количества яиц, компенсирующего случайную гибель велигеров. Следовательно, высокие темпы размножения, точнее, большая плодовитость не причина борьбы за существование, а приспособление данного вида, т. е. результат эволюции.

Мак-Артур и Уилсон (1967) выделили два крайних варианта стратегий размножения, названных ими *K*- и *r*-стратегиями отбора. *K* — принятое в экологии обозначение предельной плотности насыщения территории особями данной популяции, после которой ее численность расти не может. *r* — удельная (на 1 особь) скорость прироста популяции, называемая также мальтузианским параметром.

$$\frac{dN}{dt} = rN - rN \left( \frac{N}{K} \right) = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right),$$

где *N* — численность популяции (с. 85). Стратегии (типы) размножения названы стратегиями отбора, так как тип размножения вырабатывается в ходе естественного отбора. Для *K*-стратегии характерны: довольно высокая внутривидовая конкуренция, смертность, зависящая от плотности, слабо выраженные колебания численности, медленный онтогенез, большая продолжительность жизни, сопряженная с повторными деторождениями и низкой плодовитостью. Популяции подобных видов, примерами которых могут служить белый медведь или африканский слон, обычно являются компонентами климакс-ассоциаций, и плотность их в этих сообществах близка к насыщению. Для *r*-стратегии характерны резкие колебания численности (см. рис. 23, 1), столь же резко меняется и напряженность внутривидовой конкуренции, онтогенез быстрый, продолжительность жизни невелика, плодовитость вы-

сокая. Популяции подобных видов, примером которых могут служить мышевидные грызуны, обычно обитают в сообществах на ранних этапах их сукцессии и легко осваивают новые территории.

Обе стратегии размножения связаны непрерывным рядом переходов (Рiанка, 1970). Так как плодовитость и связанный с нею тип использования среды вырабатываются в ходе предшествующей эволюции, причину борьбы за существование следует искать в самом факте приспособленности организмов к условиям окружающей среды. Именно приспособленность позволяет им сопротивляться неблагоприятным воздействиям (абиотическим и биотическим), а также изменять окружающую среду в процессе своей жизнедеятельности.

Поскольку каждая популяция состоит из генетически разнородных особей, различаются и нормы реакции этих особей. Пользуясь выражением И. И. Шмальгаузена (1946), можно сказать, что особи, составляющие популяцию, биологически разнородны: каждая из них по-своему реагирует на любой внешний фактор, в том числе и на факторы, общие для всей популяции. При достаточно сильном воздействии, приводящем к гибели части особей, эта гибель оказывается избирательной: гибнут организмы, менее приспособленные к данному воздействию, а выживают более приспособленные.

Из сказанного вытекает, что для эволюции данной группы достаточно неопределенной изменчивости и среды, в которой происходит оценка адаптивности этой изменчивости. Численность популяции и плодовитость вида влияют лишь на напряженность борьбы за существование, сама же она возникает как результат активности по отношению к среде разнородных (биологически неравноценных) особей, составляющих популяцию.

Динамику численности популяции определяют смертность особей на каждом этапе онтогенеза и плодовитость, свойственная организмам данного вида в данных условиях среды. При ухудшении условий смертность (элиминация) растет, а плодовитость понижается. По мере роста численности для каждой особи, составляющей популяцию, условия жизни ухудшаются — элиминация возрастает, а плодовитость уменьшается. Наиболее велика смертность в момент перелома кривой динамики численности. По мере спада численности элиминация уменьшается, а плодовитость растет, что обеспечивает выживание части популяции. Поскольку элиминация наиболее интенсивна, а плодовитость понижена в момент наибольшей численности, в этот период борьба за жизнь носит особенно острый характер, но, так как элиминация продолжается и при спаде численности, объяснять борьбу за существование перенаселением нельзя.

Можно привести ряд примеров, подтверждающих это положение. Наиболее наглядны эксперименты с сельскохозяйственными культурами, при которых численность строго задана человеком. Так, при плотности 7 растений сахарной свеклы на 1 м<sup>2</sup> урожай составлял 275 ц/га, а средняя масса корнеплода — 400 г. При



10 растениях на 1 м<sup>2</sup> урожай достигал 290 ц/га, а средняя масса корнеплода — 440 г (оптимальная плотность). Далее происходит резкий спад: при плотности 15 растений на 1 м<sup>2</sup> урожай был 240 ц/га и средняя масса корнеплода ~220 г, при 20 — 200 ц/га и ~150 г, 25 — 170 ц/га и ~140 г соответственно. В случае дальнейшего увеличения плотности начинается самоизреживание, т. е. гибель части растений. Аналогичная картина наблюдается в природе. Например, в Муганской степи в одновидовых зарослях солянки *Suaeda splendens* из 48 400 растений, начавших вегетацию на 1 м<sup>2</sup>, через 3 нед осталось 39 000, через 2 мес — 20 000, через 5 мес — всего 4100. У животных возрастную гибель труднее исследовать, поскольку молодые особи не только гибнут, но и мигрируют.

Таким образом, напряженность борьбы за существование в данный момент времени определяется численностью популяции. Интенсивность борьбы за существование, ее напряженность удобно характеризовать через гибель особей. Были разработаны уравнения для определения динамики численности популяции. Ими характеризуется и напряженность борьбы за существование:

$$\frac{dN}{dt} = N(-k),$$

где  $N$  — численность поколения,  $t$  — время,  $(-k)$  — коэффициент смертности (Баранов, 1918);

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{K-N}{K} \right),$$

где  $N$  — численность в данный момент времени,  $K$  — максимальная численность популяции,  $r$  — коэффициент прироста численности,  $t$  — время (Pearl, 1920). Надо учитывать, что подобные уравнения дают суммарную характеристику состояния популяции в среде в каждый момент времени, но не характеризуют конкуренции между особями, составляющими популяцию.

При рассмотрении эволюции, представляющей собой качественные преобразования популяций, более существенна не суммарная характеристика борьбы за существование через изменение численности, а оценка напряженности конкуренции между генотипически обусловленными вариантами организации особей внутри популяции, удобным показателем которой служит относительная приспособленность. Такая оценка возможна только в условиях эксперимента, в константной среде, так как в естественных условиях приспособленность, а тем самым и успех в борьбе за существование (конкурентоспособность) организма зависят и от его наследственных особенностей, и от конкретной экологической обстановки, которая постоянно меняется. В экспериментальных же условиях можно оценить напряженность конкуренции между двумя вариантами организации, маркированными разными аллелями.

Таким образом, борьба за существование представляет собой процесс взаимодействия особей, популяций, видов с окружающей средой. Обусловленная наследственной изменчивостью биологи-

ческая разнокачественность особей приводит к дифференциальной смертности к снижению плодовитости менее приспособленных, а также дифференциальному выживанию и размножению более приспособленных организмов. Численность (плотность) популяции определяет напряженность борьбы за существование. Напряженность конкуренции между составляющими популяцию особями зависит от их относительной приспособленности.

## ФОРМЫ ЭЛИМИНАЦИИ И ФОРМЫ БОРЬБЫ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ

Борьба за существование — сложный и многогранный процесс, плохо поддающийся количественной оценке. Поэтому для анализа воздействия различных ее проявлений на направление и интенсивность естественного отбора трудами Л. Плате, И. И. Шмальгаузена, С. А. Северцова и других было разработано учение о формах борьбы за существование. Это учение не что иное, как качественный анализ соотношения интенсивности и причин элиминации и различных типов взаимодействия организмов с окружающей средой, определяющих то или иное направление отбора.

### Формы элиминации

С точки зрения эволюции элиминация представляет собой выпадение из генофонда популяции (или вида) части генов и их сочетаний, которые уже не включаются в процесс преобразования популяции и не служат материалом дальнейшей эволюции. Однако тот же результат достигается и без гибели организмов в том случае, когда они устраняются от участия в размножении. У животных, особенно высших, обладающих сложными формами поведения, устранение от размножения без элиминации — обычное явление. Так, у млекопитающих соотношение полов, как известно, равное (50% самок и 50% самцов), с небольшими случайными отклонениями. Однако у полигамных видов копытных (лошадей, оленей, ряда антилоп) самец создает гарем из нескольких самок и защищает его в драках с другими самцами, которые тем самым устраняются от размножения, хотя гибнут далеко не всегда.

При экологических исследованиях биологи часто сталкиваются с зависимостью элиминации от сезона, что можно проиллюстрировать на примере работы Н. В. Тимофеева-Ресовского (1934) по двухточечной божьей коровке *Adalia bipunctata* (рис. 25). Этот вид обладает большим разнообразием окрасок и рисунков надкрылий, хорошо закрепленных генотипически и менделирующих при скрещивании. Однако Н. В. Тимофеев-Ресовский показал, что зимой в природе лучше выживают темноокрашенные формы, а летом особи с преобладанием красного цвета на надкрыльях быстрее размножаются. Это объясняется тем, что за счет скорелированных с окраской особенностей обмена веществ темные формы более холодоустойчивы, а красные — более плодовиты. В результате гибель аллелей по сезонам все время поддерживает

полиморфизм популяции, некий среднегодовой баланс темных и красных форм. Сезонный диморфизм и полиморфизм — явление, широко распространенное среди животных и растений, способных давать несколько генераций в год. Он может быть генетическим или модификационным, как в случае изменения окраски *Vanessa levana-prorsa* (с. 16).

У видов, обладающих большой продолжительностью жизни, сезонная гибель через отбор выживших в данном сезоне особей

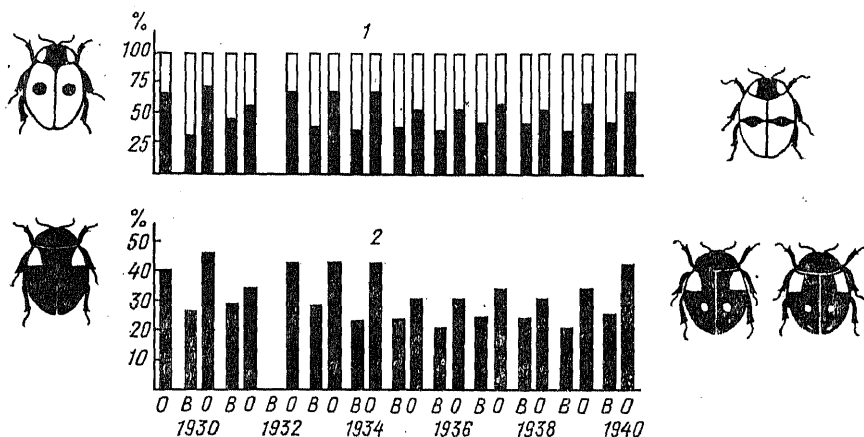


Рис. 25. Полиморфизм в популяциях коровок *Adalia bipunctata*:  
1 — процентное соотношение черной и красной форм весной (В) и осенью (О);  
2 — частота доминантного аллеля А (черная окраска) весной и осенью, % (из Тимофеева-Ресовского и др., 1969; по Тимофееву-Ресовскому, Свиричеву, 1965)

будет приводить к выработке приспособлений, снижающих гибель в неблагоприятном сезоне. Примерами могут служить запасание дополнительных питательных веществ, повышение холодоустойчивости, зимняя линька, диапауза и т. п.

Многообразие адаптаций, снижающих сезонную элиминацию и различающихся часто даже у близких видов, обусловлено тем, что отбор сохраняет любое наследственное уклонение, повышающее выживаемость в течение неблагоприятного сезона. Например, комары *Culex pipiens pipiens* впадают в диапаузу, переживая зиму на стадии имаго; одни популяции подвида *Culex pipiens molestus* тоже переживают зиму на стадии имаго, но в активном состоянии (держатся в жилых домах), а другие популяции того же подвида переживают зиму на стадии яйца, тогда как имаго гибнут. То, какое приспособление возникает в ответ на данное изменение среды, определяется не самой средой, а возможностями организма и в конечном счете изменчивостью, имеющейся в данной популяции в данный момент.

Так же, как и сезонная, широко распространена возрастная элиминация. Мы уже говорили, что молодые особи, как правило, гибнут чаще взрослых. Это приводит к выработке разнообразных

приспособлений, защищающих ранние стадии развития. Для защиты яиц развиваются плотные яйцевые оболочки, свойственные не только животным, размножающимся на суше, где они служат и механической защитой от высыхания, но и водным животным, например ряду видов акул. Аналогичную функцию выполняют плотные оболочки спор грибов и низших растений. У животных развитие плотных яйцевых оболочек, как правило, сопряжено с увеличением количества желтка и с продлением эмбрионального периода развития, что предохраняет молодой организм от многих неблагоприятных воздействий.

У свободно живущих личинок развиваются подчас очень своеобразные и сложные адаптации к их среде обитания. Такие признаки, существующие только у молодых организмов и исчезающие у взрослых, называются ценогенезами, или эмбриоадаптациями. Примерами эмбриоадаптаций могут служить наружные жабры и хвостовой плавник личинок тритона (рис. 26). Важнейшими

приспособлениями, снижающими смертность на ранних стадиях развития, служат редукция гаметофита у высших растений, живорождение и забота о потомстве у высших животных. Необходимо отметить, что многие ценогенетические признаки, как и многие адаптивные особенности спор грибов, семян растений, яиц и личинок животных, связаны не с

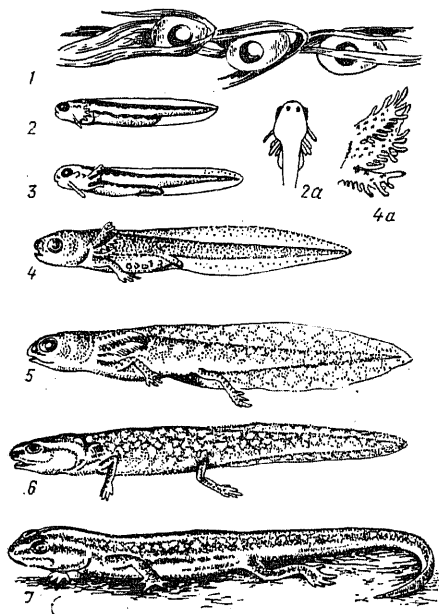


Рис. 26. Развитие обыкновенного тритона:

1 — икринки на водной растительности; 2 — личинка в момент вылупления; 2а — та же личинка снизу; 3—5 — стадии развития личинки; 4а — строение наружных жабр; 6 — стадия метаморфоза, наружные жабры и плавниковая складка резорбируются; 7 — взрослое животное (из Банникова, Денисовой, 1956; по Банникову, 1951)

защитой развивающегося организма, а с расселением. Таковы крючки и колючки на семенах, сочная мякоть плодов, реснички трохофор и т. п.

Если элиминация более интенсивна на дефинитивных стадиях онтогенеза, половозрелость сдвигается, так сказать, обратно на провизорные стадии. Этим путем возникла неотения у аксолотлей — личинок *Ambystoma* — амфибии, обитающей главным образом в Мексике. Личинок и взрослых животных считали разными видами: *Ambystoma mexicanum* и *Siredon pisciformis*, пока не

было выяснено, что аксолотли — неотенические личинки, способные метать икру до прохождения метаморфоза. В природе аксолотли метаморфозируют очень редко и в определенных условиях: при уменьшении количества воды в водоеме. В лабораторных условиях метаморфоз вызывают введением тироксина — гормона щитовидной железы. Неотения у *Ambystoma* возникла как результат повышенной гибели взрослых животных от высыхания (этот вид обитает в пустынях и полупустынях).

Приведенные примеры приспособлений, снижающих возрастную и сезонную элиминацию, подчеркивают роль уже сложившейся организации для дальнейшей эволюции. Генотипическая изменчивость носит внутривидовой характер, мутировать могут только гены, уже существующие в генотипе. Следовательно, структурные особенности организмов определяют возможности их дальнейшей адаптации. Например, только млекопитающие, но не рептилии могут приспосабливаться к неблагоприятным низким температурам зимнего сезона, меняя густоту меха или совершая сезонные миграции. Существующая изменчивость определяет конкретный путь адаптации (полиморфизм *Adalia bipunctata* или стацию, в которой зимуют комары), а среда — общее направление (перезимовывание неблагоприятного сезона или снижение возрастной элиминации). Однако анализ сезонной и возрастной гибели, имеющих первостепенное значение для изучения эволюции конкретных таксонов, не характеризует элиминацию как явление.

Из приведенных примеров можно было бы сделать вывод, что чем сильнее элиминация (острее борьба за существование), тем строже идет отбор и, следовательно, тем быстрее происходит эволюция. Однако это не совсем так. Массовая гибель — неизбежная элиминация — не обязательно приводит к отбору, а тем более к быстрой эволюции. Любая популяция живет в условиях среды, к которым она приспособлена, поэтому массовую гибель может вызвать лишь воздействие, выходящее за рамки адаптивных возможностей данного вида. Такие ситуации возникают редко, т. е. здесь нет того постоянства действия фактора среды, благодаря которому у организмов в ряду поколений могли бы вырабатываться соответствующие адаптации. Поэтому массовая и, следовательно, неизбежная гибель приводит не к отбору, а к вымиранию. Массовая элиминация вызывается обычно воздействием абиотических факторов: наводнения, пожары, извержения вулканов и т. п. Подобным фактором становится и воздействие человека. Примером служит полное истребление человеком диких видов (бизон в Северной Америке, тарпан в Европе и т. п.). Важнее указать на необратимую перестройку биогеоценозов, происходящую столь быстро, что составляющие их виды не успевают приспособиться.

В табл. 11 показаны изменения в энтомофауне, происшедшие в результате распашки целинной степи. Разнообразие видов при антропогенной перестройке фитоценоза сократилось более чем в два раза. Однако показательно, что параллельно более чем вдвое

увеличилась биомасса нескольких видов насекомых. Следовательно, упрощение ценоза автоматически привело к дестабилизации системы и к возрастанию численности видов, сумевших приспособиться к условиям антропоценоза, т. е. вредителей.

Массовая неизбирательная элиминация не сопровождается отбором и может привести популяцию лишь к вымиранию, но не к эволюции, хотя и будет способствовать преобразованию генофонда вида как целого.

Кроме массовой гибели под действием подавляющих факторов среды часто наблюдается неизбирательная элиминация, вызванная случайной, т. е. не зависящей от индивидуальных особенностей элиминируемых особей, гибелью их на какой-либо стадии

Таблица 11

Различия энтомофауны на 1 м<sup>2</sup> целинной степи и поля, засеянного пшеницей, в США (Уатт, 1971)

|                                                | Целинная степь | Поле, засеянное пшеницей |
|------------------------------------------------|----------------|--------------------------|
| Общее число всех видов                         |                |                          |
| Homoptera                                      | 35             | 12                       |
| Heteroptera                                    | 38             | 19                       |
| Coleoptera                                     | 93             | 39                       |
| Hymenoptera                                    | 37             | 18                       |
| Прочие виды                                    | 137            | 54                       |
| Итого:                                         | 340            | 142                      |
| Число насекомых всех видов на 1 м <sup>2</sup> | 199            | 351                      |
| Доминантные и постоянно живущие виды           |                |                          |
| Число видов                                    | 41             | 19                       |
| Число насекомых на 1 м <sup>2</sup>            | 111,2          | 331,6                    |
| Доля от всей популяции, %                      | 54,4           | 94,2                     |

онтогенеза. Пример случайной возрастной элиминации был рассмотрен при сравнении плодовитости *Nassa neritea* и *Nassa reticulata*. Полного уничтожения популяции в данном случае не происходит, часть велигеров благополучно проходит метаморфоз и оседает на дно в местах, пригодных для дальнейшего развития. Неизбирательная возрастная элиминация приводит к отбору на увеличение плодовитости: чем больше потомков, тем вероятнее, что большее их число выживет. Этим объясняется колоссальная плодовитость многих видов животных и растений, которая обычно приводится в качестве примеров, иллюстрирующих геометрическую прогрессию размножения как причину борьбы за существование. Например, тропическая луна-рыба производит 38 000 000 икринок в год. Икра этого вида пелагическая, поэтому уничтожается хищниками в огромных количествах и, кроме того, заносится течениями в холодные климатические зоны. Семена черной полыни разносятся ветром и лишь случайно могут попасть в под-

ходящие условия. Поэтому одно растение дает до 1 000 000 семян. Этим же объясняется огромная плодовитость эндопаразитов, например лентецов, обладающих сложными циклами развития и сменой хозяев: вероятность попадания в следующего хозяина низка, что и компенсируется огромным количеством яиц.

Таким образом, случайная гибель имеет значение в прогрессивной эволюции лишь в том случае, если она возрастная. Возрастная элиминация до некоторой степени избирательна, поскольку действует на определенные стадии онтогенеза. Избирательная элиминация прежде всего проявляется в гибели отдельных особей под воздействием факторов среды, причем гибель особи рассматривается не как результат случайного стечения обстоятельств, а как результат качественных различий особей популяции, т. е. как результат относительной приспособленности.

Индивидуальная гибель организмов, как правило, происходит на фоне общих для всех компонентов биоценоза абиотических факторов. Она имеет решающее значение для преобразования генофонда популяции и тем самым для выработки новых приспособлений под действием отбора. Наглядный пример приводит канадский зоолог и писатель Ф. Моуэт в своей книге «Не кричи, волки». Он описывает способ охоты волков на американских северных оленей — карибу. Волки не могут догнать оленя и не пытаются преследовать здоровых животных. Волчья стая постоянно держится вблизи стада карибу, и задача оленей состоит в том, чтобы сохранять дистанцию, не дающую возможности хищнику в неожиданном броске застать их врасплох. Волки же, непрерывно наблюдая за поведением карибу, замечают малейшие отклонения: замедленность реакций, ослабление движения и тут же всей стаей бросаются преследовать животное. Анализ трупов оленей показал, что все загрызенные волками карибу были либо старыми, либо больными (гельминтозными) особями, т. е. истощенными и неспособными выдерживать преследование. В данном случае интересно направление действия отбора. Волки прежде всего уничтожают гельминтозных оленей, т. е. отбор идет не на скорость бега и не на способность избежать хищника, а на иммунитет к гельминтам.

Однако нередко случаи, когда элиминации подвергаются целиком близкородственные группировки. И. И. Шмальгаузен назвал эту форму элиминации семейной. Примером ее может служить любой случай гибели всего потомства данной особи или пары особей, нередко вместе с родителями. Пример семейной элиминации приведен в работе Г. Н. Лихачева по гнездованию большой синицы (*Parus major*) в Приокско-террасном заповеднике (табл. 12).

Бросается в глаза четкое соответствие количества осадков и процента брошенных кладок. Автор, однако, подчеркивает, что семейная гибель (кладок) обусловлена не столько высокой влажностью, сколько связанной с дождями бескормицей. Особенно это повлияло на вылет птенцов в 1955—1956 гг., когда в связи с холодной и дождливой весной запоздали сроки массового появления

насекомых. Элиминация в данном случае избирательная, поскольку гибнут не все кладки. Но избирательно гибнут семьи — группы особей.

Согласно И. И. Шмальгаузену (1939), семейная элиминация — это устранение из генофонда популяции и тем самым из эволюции генетических особенностей, присущих всему потомству данной особи, точнее, данного генного комплекса. Семейная элиминация происходит и там, где семьи, по сути дела, нет. Семейная элиминация служит одной из причин, приводящих к отбору на заботу о потомстве. Кроме того, она ускоряет преобразование популяции

Таблица 12

Гибель кладок *Parus major* в Приокско-террасном заповеднике в зависимости от температуры и влажности в мае (Лихачев, 1958)

| Год  | Сумма среднесуточных температур, $t^{\circ}\text{C}$ | Сумма осадков за май, мм | Число найденных кладок | Число брошенных кладок | Процент гибели |
|------|------------------------------------------------------|--------------------------|------------------------|------------------------|----------------|
| 1952 | 346,4                                                | 40,6                     | 32                     | 2                      | 6,2            |
| 1953 | 360,0                                                | 61,0                     | 25                     | 3                      | 12,0           |
| 1954 | 401,7                                                | 45,3                     | 28                     | 2                      | 7,1            |
| 1955 | 313,4                                                | 90,2                     | 40                     | 18                     | 45,0           |
| 1956 | 316,4                                                | 97,7                     | 33                     | 15                     | 45,5           |

по адаптивному признаку через устранение целых групп менее приспособленных организмов.

Еще одна форма элиминации, выделенная И. И. Шмальгаузен, — групповая, т. е. гибель целых популяций. Групповая элиминация, по-видимому, не приводит к прогрессивной эволюции. Все примеры, подходящие под концепцию групповой элиминации, — случаи либо массовой неизбирательной элиминации, либо вымирания: например, необратимая сукцессия биогеоценозов, такая как зарастание озера и постепенная гибель всех его обитателей. Однако, согласно И. И. Шмальгаузену, элиминация популяций приводит к возникновению хиатусов — перерывов постепенности в изменении признаков на границах близких таксонов, а значит, способствует дивергентной эволюции.

В природе постоянно присутствуют все формы элиминации, но в жизни и эволюции данного вида в каждый текущий момент времени и в известном месте преобладает одна из этих форм, что и определяет основное направление эволюции той или иной популяции этого вида или ее вымирание. Реже всего встречается массовая неизбирательная элиминация, и только при массовой гибели отсутствует индивидуальная элиминация.

### Формы борьбы за существование

Понятие борьбы за существование подразумевает не только действие факторов среды на организм, но и активность организ-



мов — их влияние на окружающую среду. Ч. Дарвин различал две основные формы борьбы за существование: внутривидовую и межвидовую, т. е. взаимодействие между особями одного вида и взаимодействие особей разных видов на данной территории. Он учитывал и действие абиотических факторов среды на все живые организмы, населяющие данную территорию.

Согласно Дарвину, наиболее важна для эволюции внутривидовая борьба за существование, которая, по его мнению, особенно остра и в основном определяет выживание или гибель организмов. Чем экологически ближе между собой конкурирующие организмы, тем большее число общих для них параметров среды определяет их конкуренцию и тем сильнее выживание зависит от индивидуальных особенностей каждого организма. Сказанное не означает, что внутривидовая конкуренция непосредственно приводит к индивидуальной элиминации. Соотношения элиминации и борьбы за существование сложнее, однако дарвиновское положение — чем более сходны организмы, тем острее конкуренция между ними — до сих пор сохраняет свое значение.

В понятие внутривидовой борьбы Ч. Дарвин включал отношения не только между особями, но и между разновидностями одного и того же вида, т. е. борьбу за существование между группами особей. Внутривидовая борьба в целом, согласно Дарвину, приводит через отбор уклоняющихся особей к возникновению разновидностей и видообразованию. Если более сходные особи сильнее конкурируют между собой, то чаще выживать (подвергаться отбору) будут уклоняющиеся, менее сходные особи. В результате начинается расхождение признаков — дивергенция. Уклоняющиеся организмы постепенно приспосабливаются к новым условиям среды, а промежуточные формы, хуже приспособленные, чем любой из крайних вариантов, и продолжающие конкурировать между собой, интенсивнее вымирают, в результате чего две (или более) уклоняющиеся разновидности обособляются друг от друга.

Межвидовая борьба за существование, по Ч. Дарвину, приводит к вытеснению одного вида другим, тем более быстрому, чем ближе конкурирующие виды. При анализе борьбы за существование как явления Ч. Дарвин много внимания уделил сложным взаимодействиям видов на данной территории: отношениям в цепях питания и взаимодействию видов одного трофического уровня, подчеркивая тем самым опосредованное влияние численности одних видов на численность и саму возможность существования других видов на данной территории.

Л. Морганом (1906) и вслед за ним Л. Плате (1912) в дополнение к двум дарвиновским формам борьбы за существование была введена третья форма — конституциональная борьба за существование. При этой форме борьбы выживание определяется общим состоянием организма: нормальным развитием, упитанностью, степенью активности и т. п. В понятие конституциональной борьбы входят в первую очередь отношения организмов

к абиотическим факторам среды, а также к болезням (устойчивость и восприимчивость) и любым другим неспецифическим неблагоприятным воздействиям. При межвидовой и внутривидовой борьбе выживание той или иной особи определяется взаимоотношениями организмов, сходно реагирующих на внешние воздействия.

И. И. Шмальгаузен считал концепцию Моргана—Плате неудачной, поскольку от конституционных особенностей организма зависит его судьба при всех проявлениях борьбы за существование: чем лучше «чувствует себя» данная особь, тем легче ей выжить и при взаимодействии с особями своего вида, и при заражении паразитом или нападении хищника. Однако классификация Моргана—Плате бытует в литературе.

Возможны два подхода к анализу форм борьбы за существование: изучение факторов, влияющих на организм, и изучение реакции организмов на эти факторы. Концепция конституционной борьбы за жизнь оправдана с точки зрения влияния факторов среды. На организм влияют абиотические и другие неспецифические воздействия, особи других видов и особи своего вида. Подход к анализу форм борьбы за существование с точки зрения их последствий для организма удобнее тем, что позволяет детальнее анализировать результаты взаимодействия организмов со средой. С этих позиций и были предложены классификации форм борьбы за существование И. И. Шмальгаузеном (1939) и С. А. Северцовым (1939). Обе системы близки по подходу. По отношению к организму неблагоприятные воздействия среды, абиотической и биотической, могут проявляться двояко: либо непосредственно обуславливать элиминацию, либо приводить к истощению, болезням, стрессу, не вызывая гибели как таковой, но экспонируя истощенный организм действию элиминирующих факторов. При таком подходе на первый план выдвигается взаимодействие организмов на фоне давления абиотических факторов.

С. А. Северцов предложил различать две основные формы борьбы за существование: прямую, непосредственно приводящую к элиминации той или иной особи, и косвенную, в которую включаются такие применяемые разными авторами с различными смысловыми оттенками понятия, как состязание, соревнование, конкуренция, конкуренция. К прямой борьбе за существование относятся связи в цепях питания (растение — травоядное; жертва — хищник; хозяин — паразит) и вызывающие элиминацию воздействия абиотических факторов. Иными словами, прямая борьба за существование — это прежде всего отношения между трофическими уровнями биогеоценоза. Косвенная борьба за существование непосредственно к гибели особей не приводит, но возникающее как ее результат истощение делает организм более уязвимым. Это конкурентные отношения на одном и том же трофическом уровне, в том числе и внутривидовые.

Следует, однако, заметить, что конкуренция у животных обычно не приводит к элиминации, но растения в монокультуре гиб-



конкуренцию, мы оставляем за рамками борьбы за существование огромный круг явлений, обуславливающих избирательную элиминацию.

Пассивная конкуренция — это все случаи отношений между популяциями разных видов, популяциями одного вида и особями одной популяции, когда эти отношения определяются не ограниченностью ресурсов среды, а различной устойчивостью по отношению к давлению внешних факторов. Именно исключение пассивной конкуренции из концепции борьбы за существование позволяет отказаться от рассмотрения всей борьбы за существование в качестве фактора эволюции и анализировать процесс эволюции как изменение генофонда под действием отбора, т. е. лишь позволяет оценивать относительную приспособленность особей при тех или иных условиях среды.

Согласно И. И. Шмальгаузену, индивидуальная активная конкуренция может приводить к следующим результатам; морфологической дифференцировке; при сильной конкуренции — к пищевой специализации данной группы, т. е. к наилучшему приспособлению для добывания какого-то одного типа кормов, становящихся основным средством жизни вида и недоступных другим видам (рис. 28). Если обострения пищевой конкуренции носят сезонный или вообще временный характер, то преимущество будут получать особи, обладающие более экономичным обменом веществ или лучше упитанные, легче переносящие неблагоприятный период. В результате у животных развиваются такие приспособления, как спячка, диапауза, инцистирование, т. е. временное выключение из пищевой конкуренции, или запасание кормов. Аналогичные адаптации у растений — это сезонное прекращение вегетации и размножение семенами.

Индивидуальная пассивная конкуренция приводит к совершенствованию прежде всего органов пассивной защиты (панцирей, шипов, средств избежания опасности и защиты потомства). В понятие пассивной конкуренции включается и конституционная борьба за жизнь, так как в данном случае именно конституция в значительной степени определяет выживание организма в неблагоприятных условиях. Сюда же входят все случаи возрастной элиминации, связанные с отбором на плодовитость. Примеры результатов эволюции на основе пассивной конкуренции — панцири черепах, броненосцев, иглы дикобраза и шипы чертополоха, стрекальные клетки крапивы и всевозможные покровительственные окраски, прогрессивное развитие дистантных органов чувств: слуха, зрения, боковой линии и т. д.

Активная конкуренция за территорию и за самку приводит к половому отбору, т. е. выработке диморфизма по вторично половым признакам, сложных комплексов брачного поведения и защиты участка.

С индивидуальной конкуренцией, независимо от того, активная она или пассивная, и индивидуальной элиминацией связано возникновение большей части адаптаций, характеризующих прог-

рессивную эволюцию. Именно в процессе конкуренции между особями внутри популяции происходит оценка относительной приспособленности каждой из них. Относительная же приспособленность особей определяется индивидуальными отклонениями (неопределенной изменчивостью) признаков этих особей. Когда очень сходные между собой особи одной и той же популяции почти одинаково реагируют на одни и те же воздействия данной среды, решающее значение для их выживания или гибели приобретают их индивидуальные особенности. Поэтому адаптивная эволюция популяций происходит главным образом на основе индивидуальной конкуренции и ее результата: переживания более приспособленных особей — индивидуального естественного отбора.

Английским экологом В. Винн-Эдвардсом (1962) было обосновано понятие условной конкуренции, согласно которому поведенческие механизмы регуляции численности и плотности популяции, действующие через рождаемость и устранение от размножения, подменяют у высших животных конкуренцию за пищу, убежища и т. п. внешние по отношению к популяции экологические факторы. Конкуренция за условные ценности (положение в поведенческой иерархии, величину индивидуального участка, число самок в гареме и т. п.) повышает дифференциальность размножения особей. Иными словами, с повышением уровня организации ведущее значение приобретают внутрипопуляционные связи особей. Условная конкуренция, частное проявление индивидуальной конкуренции, повышает эффективность естественного отбора.

В природе можно наблюдать не только конкуренцию между отдельными особями данной популяции, но и конкуренцию между семьями, которая также может выступать в активной и пассивной форме, экспонируя всю семью прямым формам борьбы за существование и тем самым создавая возможность семейной элиминации. И. И. Шмальгаузен (1969) подчеркивал, что межсемейная конкуренция основана на близком семейном родстве. Семейная конкуренция особенно наглядна, если семья связана, кроме родства, еще и общностью поведения, как это свойственно высшим животным. Тогда она выступает по отношению к другим семьям не только как генетическое, но и как экологическое целое. Примером межсемейной конкуренции служит иллюстрированный в табл. 12 случай гибели кладок синиц в Приокско-террасном заповеднике.

И. И. Шмальгаузен выделил еще одну форму конкуренции — межгрупповую, или межпопуляционную. Каждая популяция обладает своеобразным генофондом и тем самым некоторым своеобразием адаптивных особенностей фенотипов. Следовательно, в зонах соприкосновения популяций между близкими по экологии, но все-таки отличающимися организмами неизбежно обостряется конкуренция, которая приводит к внутривидовой дифференцировке отбор сохраняет те особи, которые меньше истощены в процессе косвенной борьбы за существование и менее подвержены элиминирующему воздействию прямой борьбы за существо-

вание. В результате межпопуляционная конкуренция вызывает все большую дивергенцию популяций и обособление их генофондов. В то же время на основе индивидуальной и межсемейной конкуренции идет процесс дальнейшего приспособления каждой популяции как целого к условиям занимаемой ею территории. По-видимому, так возникают географические популяции (подвиды) и экологические расы. Таким образом, межпопуляционная конкуренция представляет собой своеобразный механизм изоляции, точнее, механизм, усиливающий изоляцию. Против усиления изоляции действуют общность исторической судьбы вида и обмен генами, происходящий за счет заноса гамет и семян у растений или миграции особей между соседними популяциями у животных. Важнейшее свойство межпопуляционной конкуренции — ее затухание. По мере дивергенции популяций и расхождения их по разным экологическим нишам, т. е. дифференциации вида, соседние популяции все слабее конкурируют между собой. Отсюда видно, что разные типы внутривидовой конкуренции различаются по своим последствиям: индивидуальная конкуренция обуславливает переживание более приспособленных особей (индивидуальный отбор) и тем самым выработку новых адаптаций; межсемейная конкуренция ускоряет через отбор семей процесс преобразования генофонда популяций; межгрупповая конкуренция ведет к дифференциации популяций и внутривидовой дивергенции.

Прямая форма борьбы за существование во внутривидовых отношениях практически не встречается. Канибализм у позвоночных животных очень редок и представляет собой постоянное явление лишь в некоторых популяциях хищных рыб, живущих в олиготрофных водоемах. Например, балхашский окунь в значительной степени питается молодью своего же вида. В данном случае пищевая цепь устанавливается из серии стадий онтогенеза одного вида. Но такие случаи — исключение. Встречается канибализм и среди членистоногих — насекомых и паукообразных, но тогда он представляет собой адаптацию, служащую для поддержания численности вида.

Межвидовая борьба за существование качественно отличается от внутривидовой именно тем, что она включает не только конкуренцию, но и прямую борьбу за жизнь — отношения в цепях питания. Другое существенное отличие межвидовой борьбы от внутривидовой заключается в последствиях ее для жизни вида. Как сказано выше, внутривидовая (межпопуляционная) конкуренция приводит к дифференциации вида: возникновению подвидов и видообразованию. Межвидовая борьба за существование, напротив, приводит к интеграции вида, к выработке морфофизиологических корреляций между особями данного вида. Такие корреляции были названы С. А. Северцовым (1951) конгруэнциями. Действительно, гибель организмов в результате прямой борьбы за существование приводит к тому, что отбор сохраняет любые признаки, снижающие смертность, в том числе и признаки, уменьшающие интенсивность внутривидовой конкуренции. Например,

форма рогов у оленей такова, что, сталкиваясь ими, олени не могут поранить друг друга. Гибель самцов во время боев за самку — несчастный случай, обусловленный обычно неопределенной изменчивостью формы рогов: олени либо не могут расцепить их из-за неправильного развития отростков, либо из-за недоразвития отростков рога становятся уже не «турнирным», а «боевым» оружием. Полорогие в драках за самку рога всегда ставят так, что животные не ранят друг друга; у кабанов в период гона под кожей развивается калкан — толстый слой очень плотной жировой клетчатки, предохраняющий самцов от ударов клыков противника. Хищникам свойственны сложные ритуалы подчинения более слабого самца, предохраняющие его от серьезных увечий со стороны сильнейшего. У волков, например, более слабый самец прекращает драку, отворачивая голову и подставляя противнику незащищенную сонную артерию, что служит сигналом прекращения драки.

Часто конгруэнции представляют собой признаки, полезные виду как целому, но вредные несущим их особям, например, связи организмов матери и потомков при живорождении. Длительное внутриутробное развитие вредно для материнского организма, но обеспечивает снижение возрастной гибели. Другим примером подобной конгруэнции может служить поведение затаившегося детеныша и самки, имитирующей ранение и отводящей преследователя от того места, где находится детеныш. Естественно, интеграция вида в ходе межвидовой борьбы за существование достигается опосредованно, через внутривидовую, прежде всего индивидуальную, конкуренцию и отбор признаков, снижающих смертность в ходе прямой борьбы за существование.

Третье отличие межвидовых отношений от внутривидовых заключается в причинах межвидовой конкуренции. Она обусловлена эврибионтностью видов данного трофического уровня, т. е. способностью их использовать в качестве корма достаточно широкие и перекрывающиеся спектры видов предыдущего трофического уровня. Эта широта адаптаций, с одной стороны, обеспечивает устойчивость вида при колебании условий среды (например, колебаниях численности видов, служащих им пищей), а с другой — обуславливает конкуренцию (чаще всего пищевую) видов, сосуществующих на одной территории.

Межвидовая конкуренция в зависимости от того, какие виды конкурируют между собой, может приводить к различным последствиям. Если сталкиваются виды, ранее не взаимодействовавшие на данной территории (обычно это происходит при сознательной или непреднамеренной интродукции), между ними наблюдается острая конкуренция, заметная, правда, лишь в тех случаях, когда интродуцированный вид вытесняет аборигенные. Такое вытеснение иногда носит катастрофический характер. Например, акклиматизация в СССР американской норки привела к сокращению численности более мелкой европейской норки. Однако случаи экологических вторжений относительно редки. Обычно аборигенные

виды, лучше приспособленные к местным условиям, успешно противостоят вселенцам. Тогда говорят о неудавшейся интродукции. Так, в США к 1956 г. было завезено с разными целями из других стран более 500 видов насекомых. Из них акклиматизировалось примерно 100 видов, т. е. 20%, остальные не нашли свободной экологической ниши или не выдержали конкуренции с местными видами насекомых. В том случае, когда виды длительное время сосуществуют и эволюционируют на одной территории, возникает тот же эффект, что и при межгрупповой конкуренции: выживают уклоняющиеся особи, виды дивергируют и конкуренция между ними постепенно ослабевает.

Таким образом, межвидовая борьба за существование представляет собой явление, качественно отличное от внутривидовой борьбы. Она имеет другие причины (эврибионтность видов и отношения трофических цепей) и иные последствия — дивергенцию видов и интеграцию каждого из них.

В заключение необходимо подчеркнуть, что борьба за существование представляет собой очень сложное явление. Крупнейший советский эколог Н. В. Кашкаров (1934) писал, что экология как наука изучает тот круг проблем, который описывается дарвиновским термином «борьба за существование». Действительно, при учете пассивной конкуренции в это понятие включается весь комплекс взаимосвязей организмов с окружающей средой, т. е. с абиотическими факторами, особями других видов и особями своего вида. В природе все формы борьбы за существование присутствуют постоянно, и можно говорить лишь о временном преобладании одной из них; однако наиболее существенное значение для прогрессивной эволюции имеет индивидуальная конкуренция. В ней преломляются все другие формы борьбы за существование, и она служит основной причиной отбора. Если наследственная изменчивость представляет собой материал эволюции, то конкретная экологическая ситуация — условия борьбы за существование — определяет направление отбора. Поэтому борьбу за существование можно назвать направляющим фактором эволюции.

## *Глава 4*

### **ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР**

#### **МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА**

Естественный отбор — важнейший движущий фактор эволюции, определяющий направленное изменение состава популяций, т. е. приспособление их к условиям окружающей среды. Ч. Дарвин подчеркивал, что естественный отбор — отбор, происходящий в природе без непосредственного вмешательства человека: это, в отличие от искусственного отбора, не выбор особей, а их сохранение (переживание) и преимущественное размножение. Поэтому



Ч. Дарвин принимал предложенное Г. Спенсером определение отбора как переживание наиболее приспособленных<sup>7</sup>. Ч. Дарвин писал в «Происхождении видов...»: «Сохранение полезных индивидуальных различий или изменений и уничтожение вредных я назвал *естественным отбором*, или *переживанием наиболее приспособленных*». Таким образом, согласно Дарвину, отбор — это и сохранение положительных вариантов, и устранение отрицательных, происходящие через выживание и гибель особей.

Вслед за рядом эволюционистов (Тимиразев, Шмальгаузен, Добжанский) в данной книге под термином «естественный отбор» мы подразумеваем *переживание и размножение более приспособленных особей*, тогда как обратный эффект — гибель менее адаптированных организмов — назван элиминацией. Переживание организмов приводит в ряду поколений к уничтожению вредных и сохранению полезных признаков этих организмов; тем самым происходит преобразование организации особей эволюционирующей популяции.

Одна из наиболее простых трактовок действия отбора, сформулированная Г. де Фризом (1903) и распространенная в начале века, сравнивает его с ситом, через которое просеивают песок. При просеивании более крупные камешки — неприспособленные особи — задерживаются (элиминируются как не соответствующие условиям), а более мелкие — адаптивные особи — проходят через сетку. Эта модель в современной литературе справедливо осуждается, так как она не учитывает качественных изменений, происходящих в эволюционирующей популяции, не объясняет возникновения новых свойств организмов. Просеивание лишь сортирует варианты организаций, уже существующие в популяции, и, следовательно, рассматриваемая модель подразумевает, что новые адаптивные признаки возникают в результате изменчивости. При рассмотрении же наследственной изменчивости было показано, что она создает лишь разнообразие особей в популяции, как правило, снижая, но не повышая приспособленности каждой отдельной особи. При анализе искусственного отбора было подчеркнуто, что именно этот фактор приводит к усилению адаптивных признаков и приспособительному преобразованию организации. Если отбор — и сито, то сито особое, способное придавать песку, проходящему сквозь него, новые свойства. Этот эффект, называемый творческой ролью отбора, будет рассмотрен ниже (с. 128). Таким образом, модель отбора как сита недостаточна. Упрощая события, она искажает их.

Отбор происходит в результате борьбы за существование через элиминацию, следовательно, отбираются фенотипы. Конкурируют живые организмы; именно они устраняются от размножения, гибнут или подвергаются отбору — переживают. Выжившие особи,

---

<sup>7</sup> Дарвин, принимая спенсеровскую формулировку, специально оговаривал, что естественному отбору подвергаются все особи, обладающие хотя бы минимальным преимуществом по сравнению с другими особями данного вида.

как правило, оставляют потомство, что наиболее существенно для эволюции, поскольку она происходит в ряду поколений. Неразмножавшаяся особь, дожившая до старости, не участвует в процессе эволюции, так же как и молодая особь, погибшая до половозрелости. Дарвиновское определение отбора не содержит положения о значении размножения прошедших отбор организмов. Дарвин формулирует его особо.

Поэтому вслед за Дж. Хаксли (1942) часто различают отбор как дифференциальное выживание и отбор как дифференциальное размножение, что вполне справедливо, так как в ряде случаев эти явления слабо связаны. При высокой плотности особей в популяции млекопитающих, например мышевидных грызунов, деление территории приводит к тому, что часть животных, занимающих низшие ступени поведенческой иерархии и не имеющих индивидуального участка, устраняется от размножения, хотя и выживает. С другой стороны, рано погибшие, но более плодовитые особи могут оставить потомства больше, чем особи мало плодовитые, но живущие дольше.

Экспериментальное изучение отбора привело к распространенному представлению о том, что мерой приспособленности может служить успех в размножении, т. е. большее по сравнению с другими вариантами число потомков (см. гл. 2). При более детальном анализе стремятся оценить «главные компоненты приспособленности»: выживаемость (жизнеспособность) и плодовитость. Каждая из этих компонент может рассматриваться еще детальнее. Плодовитость зависит от скорости развития, успеха в спаривании и т. п.

Нетрудно заметить, что чем детальнее проводится анализ компонент приспособленности, тем больше этих компонент выявляется и тем труднее связать и особенно количественно выразить значение каждой из них для успеха в размножении. С другой стороны, без подобного анализа представление о приспособленности как о преимуществе в размножении приводит к отождествлению приспособленности с плодовитостью. С этих позиций наиболее приспособленными окажутся виды, эволюционирующие по пути *r*-стратегии размножения (стр. 83), что заведомо не верно, т. е. количественная оценка приспособленности в экспериментальных условиях условна, а оценка приспособленности в природе столь сложна, что не поддается измерению. Тем не менее в большинстве случаев именно дифференциальное переживание ведет к дифференциальному размножению.

Необходимо помнить, что при размножении следующему поколению передается только генотип, т. е. программа индивидуального развития особей следующего поколения. Иными словами, *отбор идет по фенотипам, но отбираются генотипы*. В этом смысле наиболее удачно определение отбора, предложенное И. Лернером (1958): «Отбор — это неслучайное (дифференциальное) воспроизведение генотипов». Используя определение Лернера, необходимо учитывать, что воспроизведение подразумевает

не более интенсивное размножение, а передачу признаков следующему поколению.

Любая мутация, сколь бы плейотропна она ни была, меняет более или менее дискретные признаки организма. Именно эти признаки определяют относительную приспособленность особи по сравнению со средним уровнем приспособленности популяции. Следовательно, отбор идет по признакам фенотипа (фенам), под которыми следует понимать любые особенности организации: плодовитость, продолжительность жизни, морфологические признаки и т. д.

Отбор идет по признакам фенотипа, но отбираются не отдельные гены, а целостные генотипы, определяющие онтогенез следующего поколения, т. е. серию стадий развития от зиготы до половозрелости и размножения. Таким образом, в результате отбора генотипов происходит эволюция индивидуального развития. Генеративные мутации (а только такие мутации передаются следующему поколению) вызывают изменения индивидуального развития. Мутация может проявиться в фенотипе только через изменение онтогенеза, которое и приводит к тому, что потомки отличаются от предков. Если нарушение настолько значительно, что онтогенез не может дальше продолжаться, особь погибает, т. е. мутация оказывается летальной. Во многих случаях это результат дезинтеграции процессов онтогенеза, что является причиной невозможности дальнейшего развития не из-за несоответствия организации условиям среды, а из-за внутренней несогласованности процессов развития (с. 33, 216). Если онтогенез все-таки продолжается, то в конечном счете возникает более или менее сильное отклонение от популяционной нормы, которое в случае резкого изменения также может оказаться летальным.

Любые отклонения в процессе онтогенеза начинают проявляться лишь с момента функционирования данного мутантного гена, с момента его дерепрессии. Нарушение онтогенеза может подвергнуться действию отбора лишь тогда, когда измененный орган начинает функционировать, т. е. прямо или косвенно вступает в связь с внешней средой и тем самым определяет судьбу особи в борьбе за существование. Только в этом случае выявляется относительная приспособленность особи по данному признаку.

Примером хромосомной аберрации у человека служит синдром Клейнфельтера (рис. 29), выражающийся в добавлении у мужчин лишней X-хромосомы. Сочетание XXУ возникает при нерасхождении XX-хромосом в овогенезе ( $\varnothing XX + \sigma^* Y$ ). Синдром проявляется в дебильности (отставание в умственном развитии), слишком высоком росте (за счет удлинения конечностей), недоразвитии половых органов, часто в гинекомастии — гиперразвитии млечных желез. Больные обычно, но не всегда бывают стерильны. Мутация действует, нарушая баланс стероидных гормонов. Дебильность обнаруживается рано, в младенческом возрасте; морфологические признаки синдрома проявляются только в период полового созревания. С какого же момента подобный измененный, хотя и прошед-

ший до конца, онтогенез будет подвергаться отбору? Неизбежно лишь тогда, когда измененный признак начнет функционировать, т. е. с наступлением половозрелости. До тех пор этот признак не вступает во взаимодействие со средой и, следовательно, не определяет шансы на участие в размножении, хотя и присутствует в фенотипе. Таким образом, среда контролирует онтогенез по функциональным стадиям развития признаков.

Важно, что при таком контроле отбору подвергаются, собственно, не функциональные стадии, а те процессы индивидуаль-

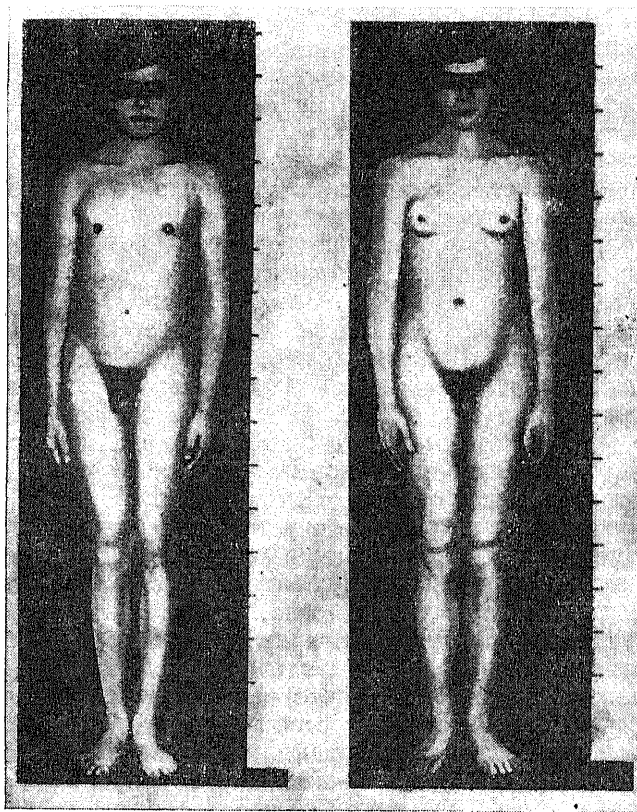


Рис. 29. Фенотипическое выражение хромосомной аберрации XXV у мужчин — синдром Клейнфельтера (из Давиденкова, 1968)

ного развития, которые создают эти стадии. Иными словами, отбор через функциональные стадии будет действовать и на дофункциональные. Отбор идет по функциональным фенам, отбираются генотипы, способные дать нормальный адаптивный фенотип, а

эволюционирует весь процесс онтогенеза, в ходе которого формируются подвергающиеся отбору признаки.

Из сказанного следует, что вновь возникающие мутации снижают приспособленность. Возникает вопрос, по каким признакам идет отбор, т. е. откуда берутся положительные наследственные уклонения, повышающие относительную приспособленность несущих их особей?

Дело в том, что комбинативная изменчивость — основной материал для отбора — создается под воздействием самого отбора. Фенотипическое выражение мутации, т. е. степень и характер изменения организма, зависит и от генотипа, и от условий среды, в которых данный генотип реализуется, т. е. от условий онтогенеза данной особи. Генотипы родителей — результат длительной адаптивной эволюции, генотип каждой особи — результат скрещивания двух выживших организмов, т. е. двух особей, прошедших отбор. Этот генотип реализуется в фенотипе только в том случае, если он обеспечивает достаточно адаптивный онтогенез. В фенотипе живых особей могут проявиться лишь такие изменения, которые не выходят за рамки адаптивных возможностей существования данной популяции. При стабильных условиях среды они будут снижать приспособленность, но очень незначительно. Следовательно, только слабое изменение фенотипа обеспечивает достаточную жизнеспособность.

Однако условия среды редко бывают стабильными продолжительное время, поэтому среди слабых изменений, из которых складывается вариационная кривая по данному признаку, существуют такие, которые могут отбираться; уклонения, совпадающие с изменением среды. Выживают особи, не сильно уклоняющиеся от адаптивной нормы, а существуют такие особи благодаря тому, что в каждом поколении скрещиваются и оставляют потомство организмы, уже прошедшие отбор по данному признаку.

Из этого следует одна важная посылка эволюционной теории. Мутационная изменчивость не направлена, но комбинативную изменчивость можно считать случайной лишь при наличии панмиксии, т. е. случайности скрещиваний особей данного поколения<sup>8</sup>. Однако поскольку размножаются особи только достаточно приспособленные и это происходит из поколения в поколение, в череде поколений комбинирование — направленный процесс, даже в случае панмиксии каждого данного поколения. Отбор не только сохраняет нужные комбинации — подобные комбинации и возникают чаще, так как чаще скрещиваются

---

<sup>8</sup> В природе панмиксия, т. е. равная вероятность скрещивания любых двух особей данной популяции, — явление достаточно редкое. Реализации панмиксии препятствуют пространственная протяженность популяций, различные территориальные ограничения (индивидуальные участки животных, поведение насекомых-опылителей и т. п.), а также эволюционно выработанные поведенческие механизмы.

особи, изменчивость которых уже совпадает с направлением отбора. А это, в свою очередь, означает, что подбираются такие генные комплексы, которые, дополняя друг друга по отдельным генам, уже не снижают, а повышают приспособленность.

У прокариот дело обстоит иначе. В связи с тем что комбинаторика у них практически отсутствует, идет отбор непосредственно мутаций, поэтому неизбежен перебор огромного числа вариантов, из которых лишь немногие совпадают с изменениями среды. Этим в значительной степени объясняется колоссальная скорость размножения прокариот, компенсирующая гибель неадаптивных вариантов. Итак, мы выяснили, что адаптивные изменения организации происходят в результате происходящего под действием отбора комбинирования генов.

При рассмотрении структуры вида с этих позиций ясно, что сложная иерархическая система внутривидовых группировок (от парцеллы до подвида) оптимальна для эволюции, так как она обеспечивает быстрое выявление новых аллелей в результате инбридинга в родственных группах, быстрое распространение адаптивных вариантов за счет семейной и групповой элиминации и высокий уровень изменчивости благодаря обмену генами между группировками.

Колебания численности популяций оказывают на эволюционный процесс влияние, аналогичное действию пространственной структуры населения. С увеличением численности реализуется большее число комбинаций, что обеспечивает повышенное генетическое разнообразие популяции. При спаде численности элиминируются неблагоприятные варианты и возрастает гомозиготность по благоприятным. В случае изменения среды параллельно с колебаниями численности меняется популяция, так как каждый новый подъем численности осуществляется уже на иной генетической основе. Роль колебаний численности в преобразовании популяций впервые вскрыта С. С. Четвериковым (1915), а впоследствии доказана супругами Форд (1930), которые в течение 12 лет прослеживали колебания численности и состав популяции бабочек *Melitae aurinia*. Наблюдения показали, что от спада к спаду численности не только сокращалась изменчивость, но и менялись преобладающие формы.

Таким образом, естественный отбор представляет собой процесс дифференциального выживания части особей в популяции и дифференциального воспроизведения генотипов выживших особей в следующем поколении. Дифференциальное воспроизведение генотипов приводит к распространению в популяции адаптивных признаков (через преимущественное воспроизведение определяющих эти признаки комплексов генов), происходит эволюционное изменение генофонда популяции. Сами адаптивные генные комплексы у эукариот возникают не в результате непосредственно мутационного процесса, а вследствие комбинирования геномов прошедших отбор особей. Отбор осуществляется по признакам фенотипа, определяющим относительную приспособленность обладаю-

щих ими особей, однако отбираются целостные генотипы, а эволюционирует онтогенез.

Необходимо подчеркнуть, что естественный отбор — процесс направленный, векторизованный и как всякий вектор имеет три параметра: точку приложения, т. е. признак, по которому идет отбор в данной популяции; величину, характеризующую адаптивную ценность, или относительной приспособленностью; направление, определяемое условиями борьбы за существование.

## ФОРМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Согласно Ч. Дарвину, действие отбора приводит главным образом к трем результатам: создает новые адаптивные признаки; уничтожает признаки, утратившие свое приспособительное значение; и сохраняет приспособления, полезные виду в данных условиях среды. Последний эффект — сохранение уже существующих адаптаций — генетика первоначально объясняла не действием отбора, а стабильностью наследственности. Предполагалось, что признаки организмов не меняются в ряду поколений потому, что не меняются определяющие эти признаки гены. Однако накопление данных о темпах мутагенеза и генотипическом разнообразии особей в популяции привело к пониманию того, что сохранение признаков в длительной череде поколений нельзя объяснить стабильностью генов. Если бы генотип был столь стабилен, то откуда бы взялась изменчивость, поставляющая материал для эволюционных изменений популяций?

Механизм, обеспечивающий сохранение признаков, несмотря на продолжающийся мутационный процесс, был вскрыт И. И. Шмальгаузен в созданной им теории стабилизирующего отбора. В монографии «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора», изданной в 1946 г., И. И. Шмальгаузен предложил различать две формы естественного отбора: движущий (или ведущий, или дарвиновский отбор), обуславливающий адаптивные преобразования организмов в ходе эволюции, и стабилизирующий отбор, определяющий стабильность уже сформировавшихся признаков, сохраняющих свое адаптивное значение.

Стабилизирующий отбор — это преимущественное переживание организмов, обладающих признаками, не имеющими заметных отклонений от нормы, свойственной данной популяции. Происходит он через элиминацию любых отклонений от этой нормы (рис. 30, 31, а). Изменчивость признака в популяции описывается кривой нормального распределения, как уже было сказано при анализе неопределенной изменчивости. Нормальное распределение формируется в результате того, что нормальный генотип, обуславливая нормальный онтогенез в подходящих для данного вида условиях среды, в конечном итоге приводит к развитию особи, близкой по своим признакам к средней норме (моде) вариационной кривой

данного признака<sup>9</sup>. Чем больше изменен генотип особи, тем сильнее уклоняется ее онтогенез, тем реже встречаются такие особи. Если генотип изменен настолько, что онтогенез не может привести к развитию половозрелой особи, или если такая особь по своим признакам находится за пределами вариационной кривой, можно говорить о летальной мутации или о морфозе.

При неизменных условиях среды (для организма в целом или для данного признака) и кривая распределения признака не меняется: мутационный процесс, борьба за существование и отбор продолжают, но изменений популяции по этому признаку не происходит. Среда бывает стабильной только в эксперименте, а в природе даже при отсутствии направленных изменений экосистем действие внешних факторов постоянно флуктуирует вокруг средней нормы. В то же время онтогенез разных особей популяции протекает в неидентичных условиях. Поэтому целесообразно, вслед за И. И. Шмальгаузом, выделить две зоны изменчивости: безусловной элиминации и условной элиминации (рис. 31, а). В зону безусловной элиминации попадают все особи, настолько сильно, уклонившиеся по рассматриваемому признаку, что в данных условиях среды они оказываются нежизнеспособными. В зону условной элиминации попадают менее уклоняющиеся особи, способные выжить в более благоприятных условиях среды и гибнущие при ухудшении внешних условий.

Изложенный механизм действия стабилизирующего отбора приводит к тому, что кривая распределения признака либо сохраняется неизменной, как это первоначально считал И. И. Шмальгаузен (1946), либо ее эксцесс увеличивается при сохранении симметрии распределения, как считал Дж. Симпсон (1948) и позднее признал И. И. Шмальгаузен (1969). При преимущественном выживании особей, обладающих выражением признака, близким к его модальному значению, частота встречаемости таких особей в популяции возрастает, а частоты встречаемости особей с уклоняющимися признаками уменьшаются. Иными словами, неопределенная изменчивость все время стремится растянуть вариацион-

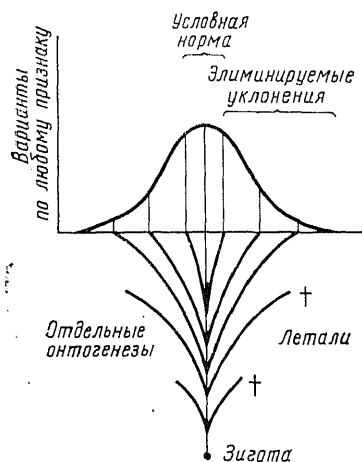


Рис. 30. Схема стабилизирующего отбора (из Шмальгаузена, 1969)

мому признаку, что в данных условиях среды они оказываются нежизнеспособными. В зону условной элиминации попадают менее уклоняющиеся особи, способные выжить в более благоприятных условиях среды и гибнущие при ухудшении внешних условий.

<sup>9</sup> Необходимо всегда помнить, что понятие популяционной нормы — понятие статистическое. Конкретные организмы всегда отличаются от статистической нормы.



ную кривую — уменьшить эксцесс и раздвинуть лимиты, а стабилизирующий отбор оказывает противоположное действие — он сближает лимиты и увеличивает эксцесс. Экспериментальных подтверждений действия стабилизирующего отбора, приводящего к устранению из ящичных популяций дрозофилы аллелей с пониженной жизнеспособностью, существует много.

Действие стабилизирующего отбора в природе можно проиллюстрировать рядом исследований, среди которых наибольшей известностью пользуется работа Г. Бампаса. Этот американский орнитолог зимой 1898 г. собрал на улицах Манхэттена 327 домовых воробьев, оконечивших от сильного мороза и метели. Воробьи были подвергнуты биометрическому анализу, параллельно их отогревали в лаборатории. Выжили лишь те птицы, признаки кото-

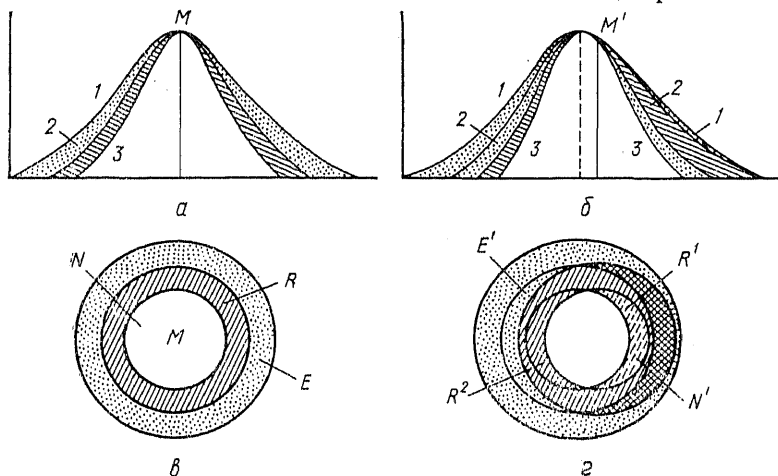


Рис. 31. Схема стабилизирующей и движущей форм отбора: *а* — отбор при установившихся (в данном многообразии) условиях (стабилизирующая форма отбора). Вариационные кривые: 1 — всех особей; 2 — особей, выживающих в реально встречающихся различных условиях (условно «нормальные» особи, условно благоприятные и частично благоприятные отклонения); 3 — выживающих и оставляющих потомство в обычной, средней, «нормальной» обстановке. Точками обозначена зона безусловной элиминации отклонений, вредных при всех условиях (мутации и морфозы). Косой штриховкой обозначена зона вариантов, элиминируемых при обычных, нормальных, условиях, но выживающих в известных, уклоняющихся, но ранее встречающихся условиях, т. е. зона условной элиминации; *б* — отбор при изменении условий в определенном направлении (с сохранением их многообразия). Движущая форма отбора. Вариационные кривые: 1 — всех особей, 2 — особей, выживающих в новой «нормальной» обстановке; *в* и *г* — другой вид изображения стабилизирующей и движущей форм отбора (из Шмальгаузена, 1968)

рых приближались к средней норме, тогда как уклоняющиеся по любым признакам (длина крыла, длина цевки, высота клюва, масса тела, длина тела и т. д.) и в сторону их увеличения, и в сторону их уменьшения погибли. Другим примером стабилизирующего отбора может служить установленная М. Карном и Л. Пен-

роузом (1952) связь между массой новорожденных детей и их смертностью: чем сильнее отклонение в любую сторону от средней нормы (3,6 кг), тем реже такие дети выживают.

Таким образом, наиболее очевидный результат действия стабилизирующего отбора — сохранение, стабилизация уже существующих признаков и уже сформировавшейся нормы реакции по этим признакам. Поэтому действием стабилизирующего отбора объясняются все случаи сохранения признаков на любых уровнях организации. В качестве примеров такого длительного сохранения адаптаций на морфологическом уровне можно напомнить, что число глаз у позвоночных (2) не менялось в течение всей истории этого подтипа, т. е. по меньшей мере с ордовикского периода до современности; число лучей парных конечностей (5) сформировалось приблизительно 320 млн. лет назад при возникновении наземных позвоночных. Поскольку и у животных, и у человека известны мутации, увеличивающие и уменьшающие количество пальцев, а в ходе эволюции позвоночных неоднократно происходила редукция их числа (например, у птиц, копытных, ряда динозавров и т. д.), можно утверждать, что сохранение пятипалости — результат действия стабилизирующего отбора. Сохранение признаков на клеточном уровне организации можно проиллюстрировать на примерах единства строения клеточных органелл у всех эукариот, на молекулярном — неизменностью строения гема гемоглобина у всех позвоночных животных и т. п.

Более редки случаи столь же длительного сохранения неизменными не отдельных признаков организма, а целых видов — явление, называемое персистированием. В популярной литературе такие виды получили образное наименование «живых ископаемых». В редких случаях, когда экологическая ниша вида остается неизменной в течение длительных (геологических) периодов времени, действие стабилизирующего отбора приводит к тому, что вид, занимающий эту нишу, не меняется, хотя и мутационный процесс, и борьба за существование продолжают. Примерами персистентных форм могут служить *Lingula*, представитель брахиопод, которая, судя по строению раковины, не менялась начиная с кембрийского периода, т. е. не менее 500 млн. лет; *Limulus* (мечехвост), примитивное, близкое к трилобитам, морское членистоногое, сохранившееся с силурийского периода, и ряд других форм. Изучение методом электрофореза белкового полиморфизма в популяции мечехвостов из Мексиканского залива (Selander et al., 1970) показало, что изменчивость их по 25 локусам не ниже, чем у молодых видов, и, следовательно, сохранение этого вида обусловлено не отсутствием изменчивости, а действием стабилизирующего отбора.

По-видимому не менее важный результат стабилизирующего отбора — влияние его на наследственную изменчивость. Стабилизирующий отбор не препятствует накоплению таких изменений наследственности, которые не сказываются на конечном результате онтогенеза — на функциональных стадиях. В результате,

согласно И. И. Шмальгаузену, именно стабилизирующий отбор приводит к накоплению под покровом неизменного адаптивного фенотипа рецессивных мутаций, к повышению гетерозиготности популяции, т. е. к созданию мобилизационного резерва наследственной изменчивости и тем самым к повышению генотипической лабильности популяций. При изменении условий среды эта изменчивость служит материалом для преобразования популяции под действием движущего отбора. Накопление рецессивов наиболее эффективно в больших популяциях, где они реже выщепляются в гомозиготном состоянии и где замедлены генетико-автоматические процессы. В малых популяциях стабилизирующий отбор быстро приводит к высокой гомозиготности по проявляющимся в фенотипе признакам и к эффективному устранению гомозигот по рецессивным аллелям, т. е. к обеднению генофонда. Следует, однако, отметить, что накопление рецессивных аллелей и повышение гетерозиготности происходит при любой форме отбора. Как будет показано ниже, повышение гетерозиготности особенно интенсивно при балансирующем отборе, а сокращение генотипической изменчивости свойственно и движущему отбору.

Один из наиболее важных эффектов стабилизирующего отбора по отношению к организму — его влияние на процессы индивидуального развития. Под действием этой формы отбора сохраняются любые изменения генотипа, совершенствующие процесс индивидуального развития признака без изменения конечного результата — функциональных стадий органогенезов. Иными словами, идет эволюция индивидуального развития как процесса формирования взрослого организма, выражающаяся главным образом в возникновении и совершенствовании регуляторных механизмов онтогенеза, что приводит к повышению его автономности и от внешних, и от внутренних (мутационных) нарушений. Процессы автономизации индивидуального развития подробно рассмотрены ниже, при анализе закономерностей его эволюции. Здесь важно подчеркнуть, что автономизация онтогенеза повышает пластичность организма, индивидуальную приспособляемость его к изменениям окружающей среды.

Наличие зоны условной элиминации способствует выработке более широкой нормы реакции данного признака. Это происходит за счет отбора генотипов, способных обеспечить индивидуальную приспособленность организмов к колеблющимся условиям среды. В результате под действием стабилизирующего отбора у организмов, уже обладающих некоторой лабильностью фенотипического выражения признаков, формируется более широкая норма реакции, сокращаются гибель особей в зоне условной элиминации. Расширение нормы реакции подразумевает усиление морфологической лабильности организмов. Так, под действием стабилизирующего отбора возникает, как считал И. И. Шмальгаузен, способность организмов к адаптивным модификациям.

Если организмы, обладающие такой широкой нормой реакции, в ходе дальнейшей эволюции сталкиваются с более или менее

дискретными комплексами внешних факторов, то у них возникает несколько типов онтогенеза, каждый из которых обуславливает формирование фенотипа, адаптивного к данному дискретному комплексу внешних условий. Примером такой канализации развития, как назвал это явление К. Уоддингтон, может служить стрелолист, способный формировать в зависимости от глубины, на которой он растет, три вполне дискретных типа листьев: подводные, плавающие и воздушные (рис. 32). Каждый из трех путей (каналов, или, по Уоддингтону, креодов) онтогенеза листьев обусловлен не изменениями генотипа, а включением (дерепрессией) под влиянием сигнальных факторов среды (в данном случае освещенности) определенного комплекса генов, уже являющихся нормой данного генотипа. Формирование же этих комплексов, согласно И. И. Шмальгаузену, происходит под действием стабилизирующего отбора. Представление И. И. Шмальгаузена о том, что формирование и дальнейшая перестройка адаптивных модификаций есть результат действия исключительно стабилизирующего отбора, в значительной степени условно. Внешние условия лишь флуктуируют, но популяция, попавшая в такие нестабильные условия, вынуждена к ним приспособляться. С этих позиций расширение нормы реакции и формирование дискретных креодов на основе широкой нормы реакции можно считать результатом движущего отбора.

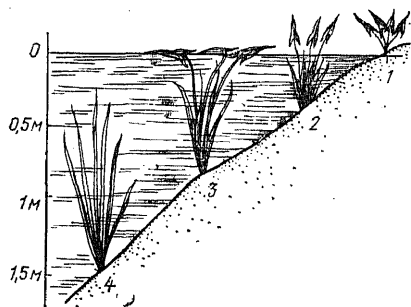


Рис. 32. Модификация листьев стрелолиста *Sagittaria sagittifolia*:  
1 — наземная форма; 2 — прибрежная форма; 3 — форма с плавающими листьями; 4 — форма с подводными листьями (из Правдина, 1968)

Обратный процесс — сужение нормы реакции, фиксирование модификаций — происходит, по И. И. Шмальгаузену, также под действием стабилизирующего отбора. Если вид, обладающий широкой нормой реакции по данному признаку, находится в более стабильных условиях среды, проявление части его адаптивных модификаций, обусловленных случайным стечением обстоятельств, оказывается вредным. Например, если бы произошло иссушение климата, то из-за пересыхания водоемов для стрелолиста адаптивной оказалась бы лишь воздушная форма листьев. Развитие подводных и плавающих листьев, вызванное случайными изменениями освещенности в начале вегетации, привело бы к гибели растения. Поэтому в константных условиях среды стабилизирующий отбор подхватывает любые наследственные отклонения, которые препятствуют реализации креодов, ставших неадаптивными. В результате фиксируется, жестко закрепляется одна из возможных модификаций, а другие утрачиваются.

В соответствии с двумя его основными проявлениями К. Уоддингтон (1968) предложил различать две подформы стабилизирующего отбора: нормализующий отбор, охраняющий уже сформировавшиеся признаки, и канализирующий отбор, обуславливающий эволюцию процессов онтогенеза: формирование и дальнейшее совершенствование креодов (каналов онтогенеза признака).

Альтернатива стабилизирующей формы отбора — движущая форма естественного отбора, приводящая к возникновению эволюционно новых адаптивных признаков. При направленном изменении среды чаще выживают особи, обладающие индивидуальными особенностями, соответствующими этому изменению; особи с отклонениями в противоположную сторону, не адекватными изменению внешних условий, чаще гибнут. Поэтому при изменении среды часть наследственных отклонений, ранее находившихся в зоне безусловной элиминации, теперь при благоприятных обстоятельствах сохраняется отбором, т. е. попадает в зону условной элиминации, оказывается в пределах адаптивной нормы (см. рис. 31, б). Иными словами, в направлении изменения среды зона безусловной элиминации должна первоначально сжиматься, а зона условной элиминации — смещаться. В противоположной части кривой — картина обратная: зона безусловной элиминации расширяется, а зона условной смещается и, видимо, сжимается. В результате распределение признака приобретает асимметричную форму, со «шлейфом» в сторону направления действия отбора. В дальнейшем из-за совпадения направления комбинативной изменчивости с направлением действия отбора (с. 105, 106) происходит смещение зон условной и безусловной элиминации в обеих частях кривой, и она приобретает более выраженную асимметрию. Мода смещается с запазданием по отношению к лимитам изменчивости, поэтому асимметричность кривой сохраняется. Запаздывание смещения моды обусловлено прежде всего тем, что отбор идет по отклонениям от уже сформировавшейся нормы. Таким образом, под действием движущего отбора происходит направленное преобразование популяции.

Поскольку комбинативная изменчивость и вновь возникающие мутации непрерывно поставляют новый материал для отбора, происходит сокращение лимитов вариационной кривой под действием движущего отбора в малых изолированных популяциях. При прекращении движущего отбора по признаку, что равносильно возникновению стабилизирующего отбора по этому признаку, кривая распределения должна приобретать симметричный характер.

Изложенная теоретическая схема действия движущего отбора была предложена в 1946 г. И. И. Шмальгаузенom. Она многократно подтверждена экспериментально, однако наблюдениями в природе обоснована лишь в 1966 г. С. С. Шварцем. Он показал, что у северного подвида узкочерепной полевки, недавно освоенного Полярный Урал, распределение ряда признаков имеет асим-

метричный характер. К таким признакам относятся число эмбрионов, относительная масса печени, относительная масса сердца, размеры тела. Увеличение числа эмбрионов — несомненный результат отбора на плодовитость в суровых условиях Арктики. Возрастание размеров печени и сердца характеризует усиление энергетического обмена в холодном климате. Увеличение размеров тела способствует снижению теплоотдачи за счет изменения соотношения объема и поверхности тела в сторону уменьшения поверхности. На примере этой работы С. С. Шварц показал, что направление асимметрии отражает направление отбора по признаку.

Следует подчеркнуть, что асимметрия распределения далеко не всегда отражает направление отбора. Часть асимметричных распределений обусловлена структурными ограничениями процессов онтогенеза и (или) дефинитивного состояния признаков. Так, нормальное число лепестков цветков сирени — 4, встречаются цветки с 6, реже с 8 лепестками и еще реже махровые. Вариации, уменьшающие число лепестков, очень редки, и 2 лепестка практически не встречаются. Кривая асимметрична, но эта асимметрия отбором не определяется. Часто встречаются асимметричные распределения по признакам с широкой нормой реакции. Изменение внешней среды приводит к изменению выражения признака, но степень этого выражения у разных особей различна. Она определяется и дисперсией внешних условий, и генотипической изменчивостью. Кривая становится асимметричной, но отбора она не отражает.

Нужно добавить, что форма кривых распределения признака характеризует, собственно, не сам процесс отбора, а изменение состава популяции по данному признаку под действием отбора. Сам процесс естественного отбора исследовать в природе очень трудно именно потому, что он представляет собой сохранение, переживание организмов, т. е. тот случай, когда ничего не происходит. Крайне затруднено и выяснение причин выживания особей в популяции при условии комплексного воздействия на них факторов среды. Поэтому, хотя естественный отбор — важнейший фактор эволюции и его действием обусловлено все разнообразие вымерших и ныне существующих видов, а также все разнообразие адаптивных признаков и свойств этих видов, число исследований его действия в популяциях диких видов очень незначительно.

Приведем лишь два примера таких работ. Первый — это очень известная, вышедшая еще при жизни Ч. Дарвина, в 1878 г., работа В. Уэлдона об отборе у крабов *Carcinus maenas*. В гавани г. Плимута был построен новый мол, отгородивший акваторию порта от моря. После постройки мола в гавани стали гибнуть крабы. Уэлдон выяснил, что существуют две формы *Carcinus maenas* — с более узким и более широким панцирем. Гибли в основном крабы с более широким панцирем, т. е. шел отбор на узкопанцирность. Оказалось, что новый мол затруднил вынос в открытое море известковой взвеси, которую несли в гавань две впадающие в нее реки. Частишки извести набивались в жаберные

полости крабов и затрудняли газообмен. Крабы с узким панцирем страдали от этого меньше и выживали, а более широкопанцирные гибли, т. е. шло направленное преобразование популяции. Однако этот пример, характеризуя изменение состава популяции под действием отбора, не показывает, как происходит возникновение новых признаков: обе формы крабов уже существовали в популяции.

Второй пример — отбор меланистических форм березовой пяденицы *Biston betularia* в Англии — также стал уже классическим. Окраска крыльев этой сумеречной бабочки имитирует кору берез, на которой насекомые проводят светлое время суток. Кроме нормального исходного типа окраски встречаются темно-серая форма — *B. betularia* f. *insularia* и угольно-черная форма — *B. betularia* f. *carbonaria* (рис. 33). При скрещивании этих форм



Рис. 33. Исходная, светлая (f. *betularia*), и меланистическая (f. *carbonaria*) формы березовой пяденицы (*Biston betularia*) на покрытой лишайниками (слева) и незагрязненной (справа) коре березы (из Эрлиха, Холма, 1966)

происходит моногибридное расщепление. *Carbonaria* доминантна по отношению к *insularia*, а *insularia* доминирует над исходной формой. Как выяснилось при исследовании любительских коллекций, *carbonaria* появилась в Англии в середине XIX в. в окрестностях одного из крупнейших промышленных центров — Манчестера. В 1735 г. в Англии на заводах Дерби впервые был применен для выплавки чугуна каменный уголь. За 100 лет во влажном английском климате копоть и другие загрязнения уже настолько задымили леса, что в окрестностях промышленных центров лишайники на коре берез погибли, а сама кора стала черной. В результате уже не светлая, а черная окраска бабочек оказалась покровительственной, и начался отбор меланистических форм.

В настоящее время *carbonaria* преобладает в восточной и юго-восточной Англии, где задымление лесов наиболее интенсивно; *insularia* встречается в менее задымленных местах, а исходная форма доминирует лишь там, где леса не задымлены — промышленность отсутствует или копоть сдувают западные ветры, дующие с океана (рис. 34).

Элиминирующим фактором для *B. betularia* служат главным образом птицы, что было подтверждено прямыми наблюдениями в природе, а также экспериментам с мечеными бабочками. На-

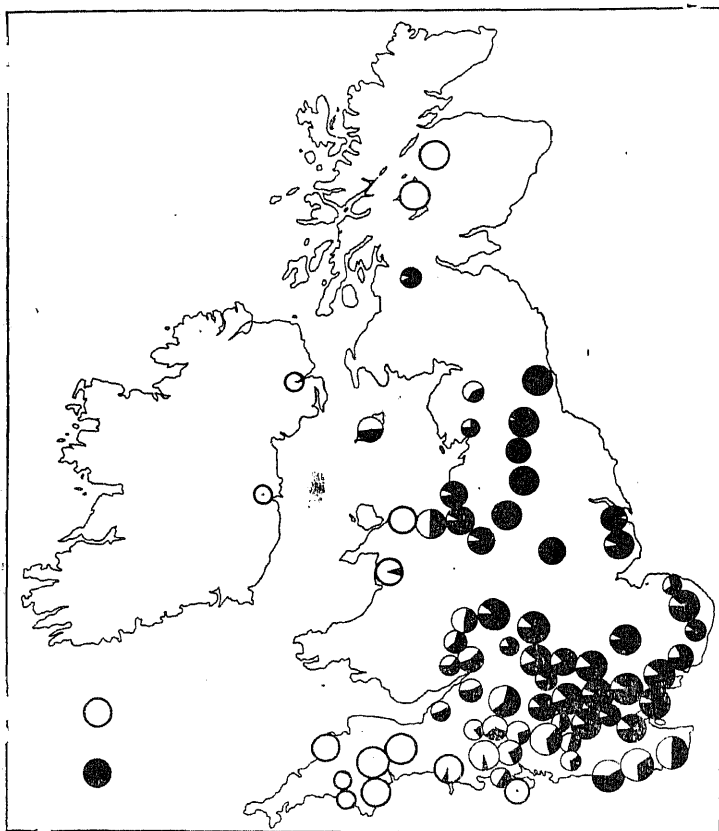


Рис. 34. Распространение исходной (белые секторы) и меланистических (черные секторы) форм *Biston betularia* на Британских островах (из Эрлиха, Холма, 1966)

пример, в задымленном лесу в окрестностях Бирмингема было выпущено по 50 светлых и черных бабочек, через сутки птицы уничтожили 43 светлых и 15 черных пядениц. Показательно, что окраска черных бабочек, так же как и белых, сцеплена с поведением; белые пяденицы активно выбирают светлый фон, а черные—



темный. Это, по-видимому, способствует сохранению белых пядениц в популяциях, обитающих даже в сильно задымленных лесах. С другой стороны, становится ясным, что окраска темных форм представляет собой результат не единичной доминантной мутации, а достаточно сложной перестройки генотипа бабочек под действием отбора. Это же было доказано прямым экспериментом крупного английского генетика Г. Кетлуэла, возглавляющего исследования по промышленному меланизму у *B. betularia*. При скрещивании *carbonaria*, пойманных в Англии, с *B. betularia*, пойманных в Канаде, полного доминирования черной окраски не наблюдается. Окраска первого поколения и гетерозигот второго поколения — промежуточная, серая, близкая к окраске *insularia*, хотя *insularia* несут специфический аллель, а не являются гетерозиготами. Из этих данных ясно, что в Англии под действием отбора аллель, определяющий черную окраску *carbonaria*, стал доминантным, а дикий тип (светлая окраска) — рецессивным. Промышленный меланизм обнаружен у 70 видов бабочек (Яхонтов, 1969) и у ряда видов жесткокрылых. Указанный пример хотя и косвенно, но свидетельствует о том, что именно отбор формирует новые адаптации особей.

Таким образом, движущая форма отбора приводит к выработке новых приспособлений через направленную перестройку генотипа популяции, а это, в свою очередь, сопровождается перестройкой генотипа особей.

В природе и движущая и стабилизирующая формы отбора постоянно сосуществуют, и можно говорить лишь о преобладании той или иной формы в данный период времени по данному признаку. Экологическая ситуация в природе меняется медленно. Так, скорость горообразования (альпийской горной системы) составляет менее 5 мм в год<sup>10</sup>. Более наглядное представление о темпах преобразования биосферы дают работы Л. Г. Динесмана (1975) по истории нор млекопитающих. Очень часто норы из-за отсутствия достаточного количества подходящих для них мест непрерывно эксплуатируются животными в течение длительного времени, исчисляемого тысячелетиями. Абсолютный возраст норы определяется радиоуглеродным методом по органическим остаткам, захороненным выброшенной из норы землей. Поскольку нора чистится и подновляется ежегодно, то при помощи пылевого анализа и изучения остатков пищи в последовательных выбросах удается выяснить состав окружающей нору экосистемы. Так, при изучении нор песцов в долине р. Поной на Кольском полуострове выяснено, что за последние 10 000 лет (время существования норы) лишь слегка сдвинулась граница соседнего елового леса. Аналогично при изучении нор сурков на

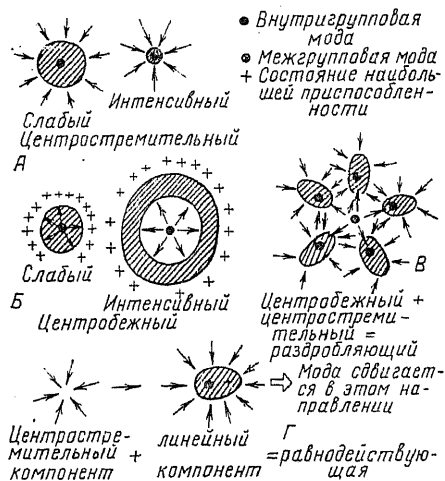
---

<sup>10</sup> С периодами горообразования охотно связывают крупные эволюционные изменения биосферы. Например, с альпийским орогенезом часто связывают вымирание динозавров и начало бурной эволюции млекопитающих.

Алтае, имеющих возраст около 4000 лет, было установлено лишь изменение границ растительных ассоциаций.

При столь длительном сохранении окружающей среды действие стабилизирующего отбора, идущего по большинству признаков организма, обеспечивает само существование популяций. Вместе с тем при изменении среды движущая форма отбора может быстро привести к возникновению новых адаптаций. Массовое применение инсектицидов началось в 50-х гг. XX в. К 1964 г. было известно уже около 40 видов насекомых, устойчивых к разным инсектицидам, из них около 30 видов — вредители сельского хозяйства.

Таким образом, мы рассмотрели механизм действия двух форм отбора: движущего, открытого еще Ч. Дарвином, и стабилизирующего, теорию которого разработал И. И. Шмальгаузен. Первая статья И. И. Шмальгаузена, посвященная стабилизирующему отбору, издана в 1939 г. Через 5 лет вышла замечательная книга Дж. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (1944), переведенная на русский язык в 1948 г. В этой монографии среди многих блестящих обобщений содержится и концепция форм отбора, оказавшая очень большое влияние на дальнейшую разработку этой проблемы. Симпсон выделяет четыре формы естественного отбора: центростремительный и



также ведущий и дизруптивный (раздробляющий) — производные (рис. 35).

Отбор как векторная величина в первую очередь характеризуется направлением, которое определяется соотношением наследственной изменчивости в генофонде популяции

Рис. 35. Формы естественного отбора по Дж. Симпсону. Направление и величина стрелок обозначают «давление» отбора. Заштрихованные области соответствуют амплитуде изменчивости, фактически наблюдаемой в популяции (из Симпсона, 1948)

и условий борьбы за существование. Если признак оказывается более адаптивным при данных условиях, по сравнению со всеми отклонениями от средней нормы по этому признаку, направление отбора будет центростремительным (рис. 35, А). При центростремительном отборе все уклоняющиеся варианты элиминируются, изменчивость снижается и популяция по данному признаку становится мономорфной. В альтернативной ситуации, если средняя норма признака оказывается малоадаптивной в данных условиях,

отбор будет подхватывать любые отклонения от нормы, т. е. направление его будет центробежным. Прежняя норма будет элиминирована, а изменчивость резко возрастает; этот случай нужно, видимо, рассматривать как теоретически мыслимый, но не встречающийся в природе в чистом виде (рис. 35, Б). И. И. Шмальгаузен позднее (1969) писал, что центростремительный отбор — синоним стабилизирующего отбора. Этим и вызвано его указание на возрастание эксцесса вариационной кривой признака под действием стабилизирующего отбора.

Две другие выделенные Дж. Симпсоном формы отбора возникают, по его мнению, в результате взаимодействия центростремительного и центробежного отбора. Если центробежный отбор имеет лишь одно направление — отбирается один тип отклонений, а во всех остальных направлениях действует центростремительный отбор, происходит направленное преобразование популяции, т. е. идет ведущий (движущий, или направленный) отбор (рис. 35, Г). Если центробежный отбор обеспечивает переживание сразу нескольких вариантов организации, на изменчивость каждого из которых действует центростремительный отбор, происходит раздробление популяции на две или более дочерних группировки. Такой отбор Симпсон назвал дизруптивным — раздробляющим (рис. 35, В).

После того как в 1949 г. книга И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» была переведена на английский язык, термины «центростремительный отбор» и «центробежный отбор» были забыты и сформировалось представление о трех формах естественного отбора: стабилизирующей, движущей и дизруптивной.

Чтобы пояснить действие дизруптивного отбора, приведем вошедший во все руководства пример мимикрии у парусников *Papilio dardanus*<sup>11</sup> в Африке (рис. 36). На Коморских островах, Мадагаскаре и в Сомали самцы и самки *P. dardanus* имеют желтую окраску и не мимикрируют, так как в этих областях нет непоедаемых птицами видов, могущих служить моделями для мимикрии. В юго-западной Абиссинии самцы сохраняют видоспецифическую окраску и форму крыльев, а у самок окраска меняется в соответствии с непоедаемыми птицами бабочками семейства *Danaiidae*, но сохраняются хотя бы небольшие выступы на задней стороне крыльев. Непоедаемые модели в этом регионе относительно редки.

Во всех остальных областях Африки, населенных *Papilio dardanus*, самцы сохраняют видоспецифическую окраску, а самки мимикрируют под те виды непоедаемых птицами бабочек, которые здесь преобладают. Обычно это бабочки того же семейства *Danaiidae*, главным образом рода *Amauris*. В Южной и Восточной Африке *Papilio dardanus* f. *cenea* подражает либо *Amauris albitaenata*, либо *A. echevia*, *P. dardanus* *hyppoconoides*, в Центральной Африке мимикрирует под *A. niavius dominicanus*, *P. dar-*

<sup>11</sup> Аналогичная ситуация наблюдается и у некоторых других видов.

*danus trophonius* имитирует *Danaïs chrysippus*. Интересно, что на западном побережье Африки, где *A. niavius dominicanus* сменяется другим подвигом — *A. niavius niavius*, сменяется и форма парусников: вместо *P. dardanus hyproconoides* встречается *P. dardanus hyprocon*. При скрещивании всех этих форм происходит простое, моногибридное, расщепление окрасок, причем жестко

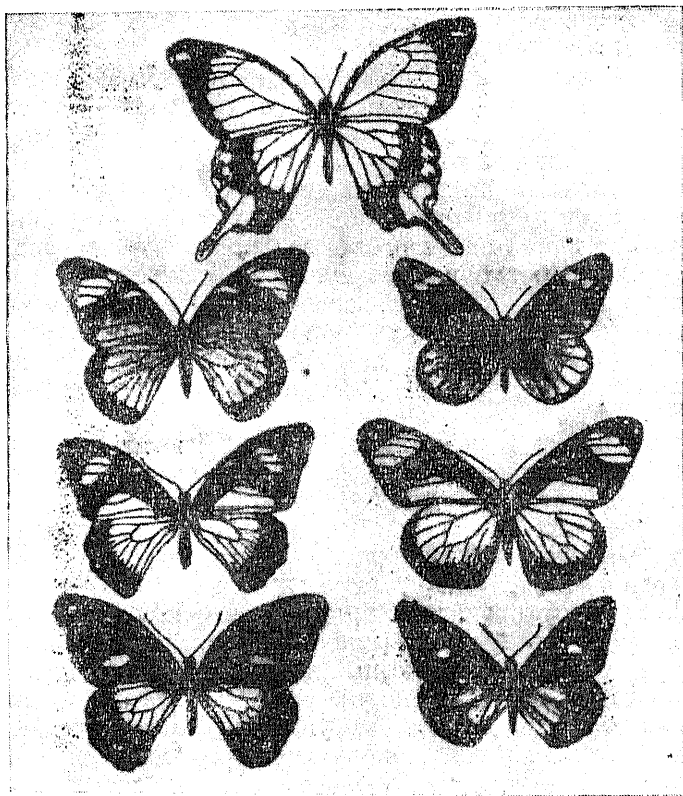


Рис. 36. Мимикрия у африканского парусника *Papilio dardanus*. Вверху — самец *P. dardanus*; слева — три бабочки подсемейства *Danainae* (*Danaïs chrysippus*; *Amauris niavius*; *Amauris echeria*), справа — самки *P. dardanus*, имитирующие этих бабочек (из Эрлиха, Холма, 1966)

сцепленное с полом. Иными словами, каждая миметическая окраска контролируется одним геном, находящимся в половой хромосоме самок. Понятно, что такой суперген, как его назвал П. Шеппард (1970), т. е., по сути дела, сложный генный комплекс, так как мимикрия связана с формой крыла, поведением и некоторыми другими признаками, складывался постепенно в процессе эволюции под действием отбора.

Таким образом, в каждом регионе Африки возникла своеобразная покровительственная окраска. Вид эволюционировал в разных направлениях, что соответствует представлению о дизруптивном отборе. Однако разобранный пример отнюдь не свидетельствует об одновременном возникновении всех миметических форм самок парусников. Напротив, тот факт, что исходная форма существует на краю ареала, позволяет предполагать последовательное, по мере расселения вида с востока на запад, возникновение мимикрирующих форм, т. е. можно думать, что шел не дизруптивный отбор, а движущий со сменяющимися друг друга направлениями. Такой подход не применим лишь к *P. dardanus cenea*, имитирующему две модели. Только в этом случае можно предполагать действие дизруптивного отбора.

Необходимо обратить внимание еще на один момент. Даже если предполагать наличие дизруптивного отбора, он привел не к разделению вида, а лишь к выработке полиморфизма по признаку, т. е. к появлению нескольких форм мимикрирующих самок при сохранении немимикрирующей окраски самцов и, что более важно, к сохранению единства вида. Следовательно, дизруптивный отбор привел к раздроблению не вида, а только признака. При таком подходе дизруптивный отбор оказывается лишь частным случаем движущего отбора, приводящим к возникновению новых признаков, но не к видообразованию. Согласно Дж. Симпсону, дизруптивный отбор должен делить исходно единую популяцию на ряд дочерних. Этим он и отличается от движущего отбора, который приводит через межгрупповую конкуренцию к дивергенции уже обособленных популяций. Однако это требование в приведенном примере не соблюдается: дивергенции не произошло, возник только сбалансированный устойчивый генетический полиморфизм, т. е. увеличилось генетическое разнообразие популяции. Поэтому Т. Добжанский (1970) предложил называть дизруптивный отбор разнообразящим отбором. Он относил к результатам действия разнообразящего отбора все случаи сбалансированного полиморфизма<sup>12</sup>, возникновение которого ряд авторов предлагали объяснять действием специфического циклического отбора, меняющего направление от сезона к сезону, как у *Adalia bipunctata* (с. 86). Точка зрения Добжанского аргументирована необходимостью изоляции и обособления генофондов популяций для возникновения новых жизненных форм. Иными словами, лишь ограничение частоты скрещиваний между группировками, которым благоприятству-

---

<sup>12</sup> Сбалансированным полиморфизмом называют наличие в популяции нескольких генетически обусловленных форм, сохраняющихся в более или менее постоянных концентрациях, причем частота встречаемости наиболее редкой из этих форм выше, чем частота возникновения спонтанных мутаций данного признака. Сбалансированный полиморфизм сохраняется отбором как приспособление популяции к разнообразию условий среды. Его противопоставляют транзитивному полиморфизму — существованию в популяции нескольких форм, концентрация которых закономерно меняется во времени под действием движущего отбора. Примером транзитивного полиморфизма может служить увеличение концентрации аллеля *carboparia* среди березовых пядениц Британских островов.

ет дизруптивный отбор, т. е. изоляция между этими группировками, может обусловить не возникновение полиморфизма, а разделение первично единой популяции на две (или более самостоятельные части).

Следовательно, для доказательства реальности существования дизруптивного отбора в природе необходимо выяснить, могут ли несколько одновременно действующих и разнонаправленных векторов отбора привести не только к полиморфизму популяции, но и к изоляции дочерних группировок. Экспериментальное подтверждение такой возможности было получено Дж. Тудеем (1955) на ящичных популяциях *Drosophila melanogaster*. Под действием искусственного дизруптивного отбора, ведшегося на увеличение и уменьшение количества стерноплевральных щетинок, было достигнуто разделение популяции на две дочерние. Число стерноплевральных щетинок — признак, не сцепленный с полом, следовательно, результат был чистым в том отношении, что отбор велся не по признакам, обуславливающим репродуктивную изоляцию, т. е. нарушающим скрещиванием отдельных вариантов.

Однако опыт Тудея не удалось воспроизвести, хотя попытки повторить его предпринимались несколько раз. Это, вероятно, доказывает, что в панмиктической популяции под действием дизруптивного отбора по признаку, не повышающему селективности скрещивания, может возникнуть лишь полиморфизм. Но это не означает, что дизруптивный отбор вообще не может привести к дифференциации популяции на самостоятельные группировки. По-видимому, дизруптивный отбор вызывает изоляцию и обособление дочерних популяций, если он идет по признакам, определяющим успешность размножения или выбор партнера по спариванию, либо по другим аналогичным, т. е. связанным с возникновением репродуктивной изоляции, признакам. Возможно, структурированность популяции высших животных, наличие внутри них микропопуляций, парцелл и т. п., может способствовать дизруптивному отбору и по признакам, не связанным с размножением. Так или иначе, теория дизруптивного отбора до сих пор слабо подкреплена фактами и представляет собой одну из интереснейших проблем.

Однако логика эволюционистов, выделяющих дизруптивный отбор в особую форму, вполне оправдана. Три формы отбора — стабилизирующий, движущий и дизруптивный — характеризуют три возможных состояния популяции: ее неизменность, однонаправленное изменение и разнонаправленное изменение, ведущее к раздроблению. Подход И. И. Шмальгаузена к классификации форм отбора подразумевает различение двух основных состояний — сохранения и изменения.

По-новому подошел к решению проблемы дизруптивного отбора Т. Добжанский (1951, 1970). Как сказано выше, он назвал его разнобразящим отбором на основании того, что во всех известных случаях в результате действия этой формы отбора раздробления популяции не происходит, а возникает сбалансированный

полиморфизм. Кроме того, Т. Добжанский (1970) отнес разнообразный отбор в качестве подформы к обоснованной им новой форме отбора — балансирующему отбору. По его определению, «балансирующим отбором называется комплекс различных селективных процессов, которые поддерживают, повышают или регулируют генетическую изменчивость, большая часть которой адаптивно благоприятна»<sup>13</sup>. Добжанский объединил под этим термином все случаи, когда движущий отбор не приводит к возникновению новых морфофизиологических адаптаций и новых жизненных форм. Такие кратковременно действующие векторы отбора возникают при случайных (или периодических) колебаниях условий среды, при различных направлениях адаптации последовательных стадий онтогенеза, при разнонаправленном воздействии локальных экологических условий на части единой популяции. В результате под действием балансирующего отбора растет генетическое разнообразие особей популяции. Этот тип отбора не создает новых жизненных форм, но и не охраняет старую норму.

Балансирующий отбор имеет две подформы: 1) отбор на разнообразие, т. е. дизруптивный, приводящий к полиморфизму; 2) отбор на гетерозиготность, или гетерозиготирующий, который увеличивает генофонд популяции. Механизм действия и значение разнообразящего отбора рассмотрены выше. Охарактеризуем теперь отбор на гетерозиготность. Со времени С. С. Четверикова (1926) известно, что рецессивные аллели накапливаются в популяции в гетерозиготах, создавая генетическое разнообразие особей и тем самым материал эволюции. Аналогично подходил к этому вопросу И. И. Шмальгаузен, согласно которому мобилизационный резерв наследственной изменчивости возникает под действием стабилизирующего отбора, т. е. за счет накопления рецессивных аллелей. При изменении внешних условий, что равносильно их ухудшению при приспособленной к определенной среде популяции, численность последней уменьшается, иногда остаются лишь отдельные группы в стадиях переживания. Сокращение численности приводит к выщеплению рецессивных аллелей, проявлению их в фенотипе и их комбинированию. В результате популяция может быстро перестроиться в соответствии с изменениями среды, чему будет способствовать изменение пенетрантности и экспрессивности рецессивов в новых условиях. Значение мобилизационного резерва рецессивов можно пояснить на примере селекции норок (с. 46—47).

Для иллюстрации представлений Т. Добжанского о роли гетерозиготности и сверхдоминирования рассмотрим работу В. Андерсона и К. Ошимы (1968), посвященную оценке относительной приспособленности нескольких генных порядков (инверсий) у *Drosophila pseudoobscura* (табл. 13). Эти авторы показали, что у гомозигот относительная приспособленность больше 0,5 только в од-

---

<sup>13</sup> Говоря об адаптивной благоприятности генотипической изменчивости, Добжанский опирался на эффект сверхдоминирования.

ном случае, а у гетерозигот — в четырех. Следовательно, гетерозиготы, даже гетерозиготы по инверсиям, а не по новым аллелям, обладают селективным преимуществом по отношению к гомозиготам. Иными словами, должен идти отбор на гетерозиготность, автоматически повышающий генетическое разнообразие популяции уже не только по тем аллелям, которые никак не влияют на жизнеспособность, но и по аллелям, определяющим выживаемость. Таким образом, гетерозиготность популяции создается многими

Таблица 13

Относительная приспособленность гомозигот и гетерозигот по пяти инверсиям у *Drosophila pseudoobscura* (из Добжанского, 1970)

|       |      |       |      |       |      |
|-------|------|-------|------|-------|------|
| ST/AR | 1,00 | AR/PP | 0,33 | AR/AR | 0,58 |
| ST/CH | 0,76 | TL/PP | 0,27 | PP/PP | 0,45 |
| ST/PP | 0,61 | AR/CH | 0,26 | ST/ST | 0,35 |
| ST/TL | 0,51 | CH/PP | 0,26 | TL/TL | 0,35 |
| AR/TL | 0,45 | CH/TL | 0,19 | CH/CH | 0,26 |

способами: и за счет мутационного процесса, и вследствие дрейфа генов, и в результате балансирующего отбора. Подход Т. Добжанского меняет представление о генетическом грузе: последний оказывается не только мобилизационным резервом изменчивости, но и адаптацией экологического значения, т. е. средством, снижающим элиминацию за счет повышенной жизнеспособности гетерозигот. Эта адаптация, как и любая другая, возникает под действием отбора.

Обоснованное Т. Добжанским представление о балансирующем отборе как самостоятельной форме естественного отбора справедливо. Балансирующий отбор должен существовать, поскольку элиминация идет непрерывно, а векторы отбора постоянно меняются вслед за флуктуациями условий среды. В ходе балансирующего отбора создается генетическая база и для видообразования, т. е. для направленной перестройки популяции, и для переживания сформировавшихся видов. В процессе балансирующего отбора, в ходе бесконечных перекомбинаций комплексов гетерозигот, в конце концов выкристаллизовываются новые генные комплексы, которые служат материалом для движущего и стабилизирующего отбора.

Мы пришли к концепции трех форм отбора, плавно и постепенно переходящих друг в друга. Логика этого подхода очень близка к логике И. И. Шмальгаузена, различавшего, как сказано выше, два состояния популяции (сохранение и изменение). Однако теория балансирующего отбора показывает, что между этими состояниями находится фаза колеблющегося равновесия со средой.

Все вышесказанное о формах отбора относится к переживанию особей, т. е. к индивидуальному отбору. В то же время существуют индивидуальная, семейная и групповая формы элиминации, связанные с индивидуальной, межсемейной, межпопуляционной и



межвидовой борьбой за существование. Следовательно, необходимо различать индивидуальный, семейный и групповой отбор. С этих позиций семейный отбор, т. е. выживание родителей с большей частью потомства, представляет собой первый этап закрепления в генофонде популяции адаптивного комплекса генов. Выживание группы (популяции) — еще один этап на пути к видообразованию: распространение и закрепление новой адаптации. Например, любая форма группового поведения в значительной степени — результат отбора групп, обладающих данной поведенческой реакцией. Наконец, выживание вида как целого характеризуется не столько прогрессивную эволюцию, сколько степень приспособленности вида. И. И. Шмальгаузен под групповым отбором понимал переживание не только видов, но и надвидовых таксонов. К прогрессивной эволюции ведут только внутривидовые и внутривидовые механизмы, среди которых основное значение имеет индивидуальный отбор, а у высших животных — отбор групп, интегрированных этологическими взаимосвязями.

### РОЛЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В ЭВОЛЮЦИИ

Как следует из теоремы Фишера, отбор не может снижать приспособленность. Все особи, обладающие относительной приспособленностью, более низкой, чем средняя приспособленность популяции, как правило, гибнут. Поэтому наиболее очевидный эффект естественного отбора — поддержание некоего уровня приспособленности особей популяции, позволяющего ей существовать в данных условиях среды. В этом проявляется поддерживающая роль естественного отбора, особенно характерная для стабилизирующего отбора, сохраняющего уже достигнутую адаптированность популяции. Если же скорость изменения популяции будет отставать от скорости изменения среды, популяция утратит приспособленность и вымрет. Следовательно, поддерживающая роль свойственна и движущему отбору.

Этому эффекту действия отбора вполне соответствует концепция отбора как сита: отбор, отсекая неадаптивные варианты, сохраняет приспособительную норму, но ничего нового не создает. Поэтому поддерживающую роль естественного отбора признавали все противники дарвиновской теории эволюции. Возникновение новых адаптаций они объясняли так: внутри прошедшей сквозь сито адаптивной нормы действуют ламарковские факторы эволюции — стремление к совершенствованию или наследование приобретенных свойств. Л. С. Берг (1922) в своей теории эволюции, названной им «Номогенез, или развитие на основе закономерностей», развивая этот подход, выделил консервирующую роль естественного отбора — единственную, которую он признавал. Согласно Бергу, отбор, уничтожая неадаптивные варианты организации, но ничего не создавая, служит не движущим, а консервативным, сдерживающим эволюцию, фактором. При учете подхода Л. С. Берга становится понятным, для чего необходимо четкое

разграничение понятий элиминации и отбора — отбор не уничтожает, а сохраняет организмы. Однако консервирующий, строго сохраняющий норму эффект отбора наблюдается в природе, правда, в очень редких случаях крайнего преобладания стабилизирующего отбора. При строгом постоянстве внешних условий возникает так называемое персистирование, т. е. фенотипическая неизменность вида на протяжении длительного периода времени.

Для жизни вида и его эволюции не менее, чем поддерживающий, важен распределяющий эффект отбора. Этот эффект был отмечен еще Ч. Дарвином. Отбор регулирует положение вида в среде: организмы чаще выживают в тех условиях среды, к которым они лучше приспособлены отбором. В неблагоприятные периоды, периоды депрессии численности, вид сохраняется лишь в станциях переживания (Наумов, 1955) — наиболее подходящих местах, где отбор преобладает над элиминацией; иными словами, отбор формирует локальные популяции. Вид занимает ту часть земной поверхности, на которой он может выжить. Ареал любого вида ограничен зоной безусловной элиминации (хотя бы возрастной), через которую обычно вид перейти не может. Следовательно, распределение организмов, популяций, видов по поверхности Земли происходит прежде всего через отбор. Как уже сказано, элементарной единицей эволюции служит популяция, однако и она возникает в процессе отбора и благодаря ему.

Все перечисленные результаты действия отбора чрезвычайно важны для жизни вида, но не характеризуют основного — не объясняют, как идет прогрессивная эволюция, как создаются новые жизненные формы. Поэтому необходимо рассмотреть еще два эффекта естественного отбора: его накапливающую и творческую роль.

Накапливающая роль искусственного отбора обсуждена выше (гл. 2). Аналогичный процесс происходит и при естественном отборе. Поскольку отбор — переживание более приспособленных, им сохраняется любое уклонение, повышающее адаптивность. Такие изменения накапливаются, и фенотипическое выражение адаптивного признака усиливается в ряду поколений. Легче всего проиллюстрировать накапливающую роль отбора случаями ортоселекции (Плате, 1912), когда отбор по данному признаку долго действует в одном направлении и признак усиливается в течение длительных периодов времени. Примером может служить эволюция конечности предков лошади: от пятипалости через трехпалость к однопалости. В данном случае отбор подхватывал каждое уклонение, способствовавшее преимущественному развитию среднего пальца; эти изменения накапливались, и средний палец постепенно превращался в копыто (рис. 37). Усиление среднего пальца приводит к уменьшению площади опоры конечности, тем самым к усилению толчка и увеличению скорости и экономичности бега. Благодаря таким медленно и крайне долго действующим векторам отбора (эволюция лошадей началась в нижнем эоцене) можно проследить преемственность видов на палеонтологическом ма-

териале. Ортоселекция, вероятно, происходит при достаточно низких коэффициентах селекции, но в то же время именно такой отбор, по-видимому, во многом формирует морфологический облик таксонов.

Не следует думать, что ортоселекция по какому-либо признаку определяет ортогенез — эволюцию без дивергенции. По другим признакам организации непарнокопытных отбор действовал в иных направлениях и дивергенция продолжалась.

При отборе на однопалость, усиливающем развитие среднего пальца, параллельно редуцировались боковые пальцы, т. е. по

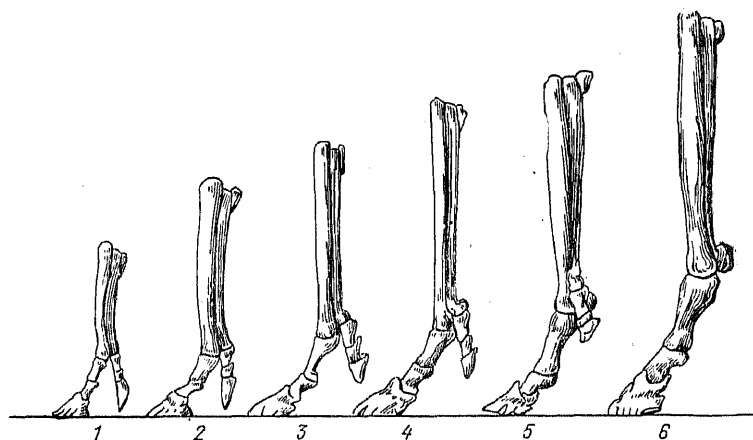


Рис. 37. Исторический ряд изменений скелета передней конечности лошади (из Шмальгаузена, 1969):

1 — *Mesohippus*, 2 — *Miohippus*, 3 — *Parahippus*, 4 — *Merychippus*, 5 — *Merychippus cohipparion*, 6 — *Pliohippus*

ним шел отрицательный отбор. Кроме того, усиление среднего и редукция боковых пальцев должны были быть скоррелированы таким образом, чтобы обеспечивать наиболее эффективное функционирование связочного аппарата, сухожилий и мышц, управляющих движениями конечностей. Для пятипалой конечности, скажем собачьей лапы (а примерно с такой конструкции и началась эволюция конечностей у непарнокопытных), удлинение среднего пальца выше нормы вредно — палец можно вывихнуть, коготь цепляется за субстрат и трескается, что и происходит часто с комнатными собаками, когда они не стесывают когти. Но если палец при удлинении еще и усиливается, это уменьшает площадь опоры на последней фазе толчка конечности о грунт, что увеличивает силу толчка. Однако в этом случае начинают мешать боковые пальцы и их мускулатура. В итоге через гибель тех особей, у которых усиление третьего пальца не скоординировано с изменениями всех остальных, произошла перестройка всего скелетно-мышечного аппарата. Косвенным доказательством изложенного может служить вымирание группы непарнокопытных *Litopterna*,

также перешедших к однопалости, но без пропорционального усиления и изменения длины отделов среднего пальца (рис. 38). Следовательно, накапливающий эффект отбора по признаку приводит к перестройке системы скоррелированных признаков и в конечном счете к преобразованию всего организма. В таких случаях часто пишут о косвенном отборе по признаку или о отборе системы признаков.

Таким образом, даже в простейшем случае накапливающая роль отбора теснейшим образом связывается с его важнейшей

ролью — творческой, которая выражается в том, что именно отбор, а не изменчивость создает новые адаптации. Этот важнейший эффект естественного отбора проявляется в том, что в результате его действия из хаоса неопределенной изменчивости возникают новые приспособления, перестраивается организация, появляются новые жизненные формы. Иными словами, творческая роль естественного отбора выражается в том, что без его действия новые адаптации не могут возникать, а существующие не могут сохраняться, что и определяет всю прогрес-

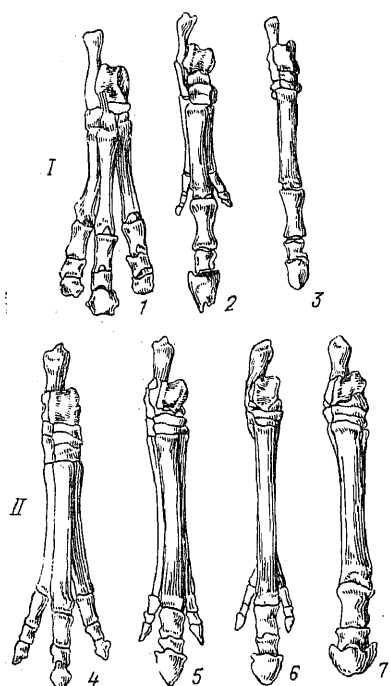


Рис. 38. Переход от трехпалой к однопалой конечности в ряду литоптерн (*Litopterna*) — I и лошадиных (*Equidae*) — II:

1 — *Macrauchenia*, 2 — *Diadiaphorus*, 3 — *Thoatherium*, 4 — *Eohippus*, 5 — *Miohippus*, 6 — *Hipohippus*, 7 — *Equus* (из Шмальгаузена, 1969)

сивную эволюцию. Необходимо подчеркнуть, что в настоящее время антидарвинисты, признавая в большинстве своем естественный отбор как явление, отвергают именно его творческую роль, а этого достаточно для отрицания всего дарвинизма.

Рассмотрим творческую роль естественного отбора на двух уровнях — генотипическом и фенотипическом. На генотипическом уровне в результате действия отбора происходит эволюция генотипа, т. е. идет преобразование изменчивости. Мы уже обсуждали значение мутационной изменчивости для эволюции и показали, что вновь возникающие мутации вредны, поскольку они нарушают уже сложившуюся систему адаптаций к данной среде. Степень их вредности может колебаться от летали до нормы, и лишь те мутации, которые очень незначительно снижают приспособлен-

ность за счет изменений их фенотипического выражения в результате комбинирования и взаимодействия со средой, могут сохраняться отбором и служат материалом эволюции. Если вновь возникшая мутация случайна и ненаправленна, то комбинирование мутаций в процессе скрещивания уже нельзя считать случайным. Панмиксия внутри популяции, даже если она есть, — это панмиксия тех особей, которые прошли естественный отбор и обладают определенным, хотя бы минимальным, уровнем приспособленности. Следовательно, комбинирование пойдет между генотипами, уже прошедшими контроль в борьбе за существование и доказавшими свою адаптивность.

Далеко не все аллели, существующие в генофонде популяции, вредны для нее. Согласно классической концепции организации генотипа (с. 32) рецессивные аллели, присутствующие в генотипах особей популяции, вредны, они представляют собой снижающий приспособленность генетический груз. Если определить среднюю приспособленность популяции как  $\bar{W} = \sum W_i q_i$ , то генетический груз равен:  $L = 1 - \bar{W} = 1 - \sum W_i q_i$ . С этих позиций генетический груз — это все гены и их комбинации, снижающие приспособленность.

Однако поскольку отбор определяет направление комбинирования генов и сохранение только благоприятных комбинаций, объем генетического груза популяции оказывается существенно меньшим, чем это следует из классической гипотезы. Действительно, если справедлива балансовая гипотеза, то значительная часть рецессивных аллелей необходима для поддержания гетерозиготности, а сам генетический груз, как и считал Добжанский, оказывается генетической адаптацией, заключающейся в создании материала для эволюции. Другое дело, что за это популяция «платит» гибелью неблагоприятных вариантов, прежде всего рецессивных гомозигот.

Следует также учитывать, что эволюция генотипа не сводится к накоплению полезных или разрешенных мутаций, не сводится она и к эволюции доминантности и рецессивности, как это часто пишут. Эволюция доминантности и рецессивности — лишь одно из проявлений эволюционных преобразований изменчивости.

Теория эволюции доминантности основана на эмпирическом факте: дикий тип организации доминантен по отношению к большинству мутантных аллелей. Следовательно, мутации, становясь в результате комбинирования под действием отбора новыми приспособлениями, преобразуются в доминантные, тогда как снижающая относительную приспособленность полудоминантная мутация становится рецессивной. Согласно Р. Фишеру (1931), создателю этой теории, эволюция доминантности идет на основе отбора мутаций генов-модификаторов, т. е. дополнительных мутаций, меняющих первоначальное фенотипическое выражение мутаций.

Е. Форд (1948) доказал эволюцию доминантности на примере отбора по окраске крыльев у смородиновой пяденицы (*Abraxus glossulariata*). Была взята полудоминантная мутация, меняющая в гомозиготе белый цвет крыльев (желтоватые). Гетерозиготных

особей разделили на две группы: в одной проводили отбор бабочек с максимальным выражением желтой окраски, в другой — белой. Через несколько поколений в каждой группе соответствующая окраска стала доминантной, а альтернативная ей — рецессивной. Как отмечено выше, у меланистической березовой пяденицы (*carbonaria*) эволюция доминантности уже произошла. Не менее важны происходящие под действием отбора отсекающие вредные проявления плейотропии и усиление полезных. Экспериментальных доказательств этого положения, видимо, еще нет, но логически оно вытекает из самого наличия плейотропии. Поскольку отбор идет по признакам фенотипа, любые неадаптивные признаки снижают коэффициент отбора по данному аллелю. В результате отбором должно подхватываться любое наследственное отклонение, которое не только способствует максимальному выражению данного признака, но и снижает неадаптивный эффект всех других проявлений определяющих его генов. Наконец, как показано работами Н. В. Тимофеева-Ресовского на примере мутации *vti*, в процессе преобразования генотипа идет эволюция не только доминантности и рецессивности, но и пенетрантности и экспрессивности мутаций (с. 26—27).

Таким образом, в ходе эволюционного процесса меняется сама основа эволюции — изменчивость. В этом и заключается творческая роль отбора на генотипическом уровне. Сказанное не означает, что в ходе эволюции создается ее материал. Возникновение мутаций не зависит от отбора, но их накопление и комбинирование, которые и создают дарвиновскую неопределенную изменчивость, а тем самым фон для появления новых мутаций, неизбежно происходят под действием отбора.

Перейдем к творческой роли естественного отбора (механизму становления адаптаций) на фенотипическом уровне. Случай формирования морфологического приспособления — эволюция конечности непарнокопытных — рассмотрен выше. Поэтому сейчас целесообразно остановиться на более сложном процессе становления и исчезновения адаптивных модификаций.

Как показано при анализе стабилизирующего отбора, адаптивные модификации возникают в результате расширения нормы реакции в колеблющихся условиях среды. При снижении флуктуаций внешних условий происходит фиксирование модификаций. Однако если условия среды меняются по отношению к признаку, обладающему лабильным фенотипическим выражением, происходит перестройка адаптивной модификации. Механизм в обоих случаях один и тот же — генокопирование. Однако по эффекту (закрепление существующего или развитие нового) и по действию различных форм отбора (стабилизирующего и движущего) этот механизм четко различается.

Явление генокопирования экспериментально было доказано К. Уоддингтоном (1955) при изучении морфоза *crossveinless* дрозофилы. Прогреванием куколок при +40° у мух вызывали морфоз — неадаптивную модификацию, выражавшуюся в разрыве

одной из поперечных жилок крыла. Этот признак наблюдался далеко не у всех мух. Мух с прерванной поперечной жилкой отсаживали, делили на контрольную и опытную группы и снова прогревали. Иными словами, вели отбор по признаку *crossveinless*. В 20—22-м поколениях 100% мух из опытных групп имели этот морфоз; кроме того, в контрольных группах (при комнатной температуре) стали появляться особи с разорванной жилкой. Следовательно, в процессе отбора понизился наследственно обусловленный порог реагирования на повышение температуры, т. е. произошло какое-то генотипическое изменение, подхваченное и закрепленное отбором.

И. И. Шмальгаузен, не обладая собственными экспериментальными данными, еще в 1939 г. обосновал явление генокопирования, поясняя его работой Н. И. Калабухова и В. М. Родионова по сопоставлению кавказских горных и равнинных популяций лесной и полевой мыши (*Apodemus silvaticus* и *A. agrarius*). Одна из реакций организма млекопитающих на снижение нарицательного давления кислорода (что наблюдается при подъеме в горы) — увеличение количества гемоглобина (гистологический тест — возрастание числа эритроцитов). Лесная мышь распространена на Кавказе до высоты 1900—2000 м, полевая — до 600—700 м. У обоих видов при продвижении в горы количество эритроцитов увеличивается в разной степени: у лесной мыши — больше, у полевой — меньше. Мыши, отловленные на равнине, под Краснодаром, и завезенные на соответствующую высоту, через некоторое время адаптировались, и у них установилось «горное» количество эритроцитов. Однако у мышей из горных популяций при перенесении их на равнину количество эритроцитов хотя и снижалось, но оставалось всегда выше «равнинной» нормы. В цитируемой работе отсутствовал генетический контроль, но и так ясно, что отбором были подхвачены мутации, закрепившие одну из двух возможных модификаций при сохранении в горных популяциях определенной широты нормы реакции по данному признаку, т. е. произошло генокопирование.

Отсюда следует, что модификации, как и любые другие физиологические адаптации, включая и поведенческие, служат как бы буфером между эволюционирующей популяцией и средой. Снижая гибель, они тем самым в измененных условиях среды обеспечивают необходимую для жизни и эволюции численность популяции. Надо подчеркнуть, что генокопирование не имеет ничего общего с наследованием приобретенных свойств. Генокопирование происходит только через отбор. Для изменения данной модификации, как и любого проявления нормы реакции, необходимо мутационное отклонение.

Итак, по отношению к фенотипу творческая роль отбора выражается в становлении новых приспособлений и перестройке всего организма, обеспечивающей нормальное действие этих приспособлений. Новые адаптации возникают только на основе генотипической изменчивости и только в результате действия отбора.

Однако творческая роль естественного отбора не исчерпывается лишь выработкой новых адаптаций и эволюцией онтогенеза как такового. Перестройка генотипа и преобразования организации происходят в процессе изменения качественного состава популяций, что, в свою очередь, порождает два эффекта: 1) дифференциацию исходного вида и в конечном итоге видообразование; 2) коадаптивную эволюцию популяций, входящих в данную экологическую систему, т. е. развитие различных форм неконкурентных взаимодействий разных видов (коадаптация хищника и жертвы, паразита и хозяина, симбиоз, комменсализм и т. п.).

Таким образом, творческая роль естественного отбора обуславливает: 1) преобразование изменчивости — изменение фенотипического выражения мутаций, устранение вредных проявлений плейотропии, эволюцию доминантности и рецессивности, а также пенетрантности и экспрессивности генов; 2) эволюцию процессов индивидуального развития; 3) возникновение новых адаптаций, включая коадаптацию признаков организма и усиление организменного гомеостаза, коадаптацию особей в популяции, развитие конгруэнций и механизмов популяционного гомеостаза, коадаптацию видов, а также развитие приспособлений к абиотическим факторам; 4) эволюцию популяций, дифференциацию видов и видообразование.

## АДАПТАЦИЯ КАК РЕЗУЛЬТАТ ДЕЙСТВИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Адаптированность особи и процессов ее индивидуального развития на всех уровнях организации — от молекулярного до организменного — и адаптированность надындивидуальных систем, включая и взаимодействие популяций как компонентов биogeоценозов, подробно анализируются и в общих, и в специальных учебных курсах. Каждый биолог может легко подобрать примеры из известных ему разделов биологии, иллюстрирующие вышеперечисленные результаты действия естественного отбора. Поэтому нет необходимости специально приводить примеры адаптаций: количество их неисчерпаемо. Важнее сформулировать общее представление об адаптации как о явлении природы.

Любой признак организации, будь то изменение генотипа или фенотипа, поддается двоякой биологической интерпретации. Морфофизиологическая трактовка адаптации (функциональная трактовка) дает ответ на вопрос, какую функцию выполняет данный признак в обеспечении жизнедеятельности организма в среде. С этих позиций обычно и трактуются адаптации: копыто лошадей адаптивно потому, что способствует увеличению скорости бега; возрастание массы тела грызунов в полярных зонах адаптивно, поскольку снижает теплоотдачу, и т. п. Подобная интерпретация адаптации односторонняя, так как вскрывает только физиологический смысл признака, но не учитывает экологического значения приспособления, его роли в борьбе за существование. Кроме того, она часто ведет к ошибкам.



Выяснение той или иной функции изучаемой структуры еще не характеризует функциональное адаптивное значение для организма. Любой признак организма мультифункционален (с. 224), т. е. выполняет несколько функций. Выяснение же всех функций всегда затруднительно. С экологической точки зрения адаптацией следует считать любое изменение организации, снижающее смертность под действием факторов среды. Если присутствие признака приводит к более низкой элиминации, он полезен, если не приводит — бесполезен. Бесполезные признаки — это признаки, не обладающие собственной селективной ценностью. Например, кости скелета позвоночных животных нарастают слоями. В благоприятный сезон кость растет быстрее, в неблагоприятный — медленнее. Слоистость кости — признак, не имеющий селективного значения, но он коррелирует с сезонным изменением обмена, который и отбирается. Возникновение вредных признаков, повышающих элиминацию, невозможно: эволюция не может идти в сторону снижения приспособленности (с. 62). Таким образом, адаптацией надо считать любой признак, снижающий элиминацию.

Когда признак под действием движущего отбора приходит в соответствие со средой и обеспечивает надежную защиту от элиминации данным экологическим фактором, на него начинает действовать стабилизирующий отбор. Это может привести через канализирующую подформу стабилизирующего отбора к такой перестройке процессов индивидуального развития признака, при которой он независимо от собственной адаптивной ценности станет необходимым элементом организации. Изменение или исчезновение такого признака будет уже невозможным из-за того, что вызовет нарушение нормального онтогенеза и тем самым гибель организма. Например, у высших позвоночных (амниот) в эмбриогенезе закладываются жаберные щели, которые затем зарастают и у взрослого организма отсутствуют. Естественно, у дышащих легкими животных жаберные щели не могут иметь селективного значения. Почему же сохраняется их закладка? Она определяет расположение и нормальное развитие кровеносных сосудов головы — сонных артерий и яремных вен, которые эволюционно возникли из жаберных артерий и вен низших позвоночных. Нарушение развития столь важных сосудов крайне неблагоприятно, что и обуславливает сохранение закладки жаберных щелей. Иными словами, признак, не имеющий собственного селективного значения, неустраним, так как он коррелятивно связан с признаками, обладающими таким значением. Селективно-нейтральные признаки, видимо, все же достаточно редки. Кроме признаков — компонентов коррелятивных систем, таких как слоистость кости, к ним, быть может, относятся лишь мутационные замены аминокислот в боковых цепях белковых молекул (рис. 39).

Признаки, утратившие селективное значение, т. е. не подвергающиеся ни движущему, ни балансирующему, ни стабилизирующему отбору, редуцируются и исчезают. Причины и закономерности редукции признаков будут подробно рассмотрены ниже. Отме-

|    |                                                                 |     |                                                 |         |     |         |     |
|----|-----------------------------------------------------------------|-----|-------------------------------------------------|---------|-----|---------|-----|
|    | 1                                                               |     | Асп                                             |         | 10  |         | Асп |
| II | Вал-Лей-Сер                                                     | Про | Ала-Асп-Лиз-Тре-Асп-Вал-Лиз-Ала-Ала-Тир         | Гли     |     |         |     |
| II | Вал-Лей-Сер                                                     | Ала | Ала-Асп-Лиз-Тре-Асп-Вал-Лиз-Ала-Ала-Тир         | Сер     |     |         |     |
|    | Асп                                                             |     | 20                                              | Асп Гли |     | 30      | Гли |
| I  | Лиз-Вал-Гли                                                     | Ала | Гис-Ала-Гли-Глу-Тир-Гли-Ала-Глу-Ала-Лей-Глу     |         |     |         |     |
| II | Лиз-Вал-Гли                                                     | Гли | Гис-Ала-Гли-Глу-Тир-Гли-Ала-Глу-Ала-Лей-Глу-Фен |         |     |         |     |
|    |                                                                 |     | 40                                              |         |     |         |     |
| I  | Арг-Мет-Фен-Лей                                                 | Сер | Фен-Про-Тре-Тре-Лиз-Тре-Тир-Фен-Про-Гис         |         |     |         |     |
| II | Аре-Мет-Фен-Лей                                                 | Гли | Фен-Про-Тре-Тре-Лиз-Тре-Тир-Фен-Про-Гис         |         |     |         |     |
|    |                                                                 |     | Арг                                             |         |     |         |     |
|    | Гли                                                             |     | 50                                              | Глу     |     | Асп Тир | 60  |
| I  | Фен-Асп-Лей-Сер-Гис-Гли-Сер-Ала-Гли-Вал-Лиз-Гли-Гис-Гли-Лиз     |     |                                                 |         |     |         |     |
| II | Фен-Асп-Лей-Сер-Гис-Гли-Сер-Ала-Гли-Вал-Лиз-Ала-Гис-Гли-Лиз-Гли |     |                                                 |         |     |         |     |
|    |                                                                 |     | Лиз                                             |         | 70  |         |     |
| I  | Лиз-Вал-Ала-Асп                                                 | Ала | Лей-Тре-Асп-Ала-Вал-Ала-Гис-Вал-Асп-Асп         |         |     |         |     |
| II | Лиз-Вал-Ала-Асп                                                 | Гли | Лей-Тре-Лей-Ала-Вал-Гли-Гис-Лей-Асп-Асп         |         |     |         |     |
|    |                                                                 |     | 80                                              |         | Тир |         | 90  |
| I  | Мет-Про-Асп-Ала-Лей-Сер-Ала-Лей-Сер-Асп-Лей-Гис-Ала-Гис-Лиз     |     |                                                 |         |     |         |     |
| II | Лей-Про-Гли-Ала-Лей-Сер-Асп-Лей-Сер-Асп-Лей-Гис-Ала-Гис-Лиз     |     |                                                 |         |     |         |     |
|    |                                                                 |     | 100                                             |         |     |         |     |
| I  | Лей-Арг-Вал-Асп-Про-Вал-Асп-Фен-Лиз-Лей-Лей-Сер-Гис-Цис-Лей     |     |                                                 |         |     |         |     |
| II | Лей-Арг-Вал-Асп-Про-Вал-Асп-Фен-Лиз-Лей-Лей-Сер-Гис-Цис-Лей     |     |                                                 |         |     |         |     |
|    |                                                                 |     | 110                                             |         | Лиз |         | 120 |
| I  | Лей-Вал-Тре-Лей-Ала-Ала-Гис-Лей-Про-Ала-Глу-Фен-Тре-Про-Ала     |     |                                                 |         |     |         |     |
| II | Лей-Сер-Тре-Лей-Ала-Вал-Гис-Лей-Про-Асп-Асп-Фен-Тре-Про-Ала     |     |                                                 |         |     |         |     |
|    |                                                                 |     | 130                                             |         |     |         |     |
| I  | Вал-Гис-Ала-Сер-Лей-Асп-Лиз-Фен-Лей-Ала-Сер-Вал-Сер-Тре-Вал     |     |                                                 |         |     |         |     |
| II | Вал-Гис-Ала-Сер-Лей-Асп-Лиз-Фен-Лей-Сер-Сер-Вал-Сер-Тре-Вал     |     |                                                 |         |     |         |     |
|    |                                                                 |     | 140                                             |         |     |         |     |
| I  | Лей-Тре-Сер-Лиз-Лиз-Тир-Арг                                     |     |                                                 |         |     |         |     |
| II | Лей-Тре-Сер-Лиз-Лиз-Тир-Арг                                     |     |                                                 |         |     |         |     |

тим лишь, что когда признак утрачивает свое селективное значение и становится не только функционально бесполезным, но и вредным для организма, по нему начинается отрицательный отбор — отбор на уничтожение признака, подхватывающий любое наследственное изменение, способствующее его недоразвитию и редукции. Если признак просто перестает подвергаться действию отбора, возникает явление, которое И. И. Шмальгаузен назвал бесконтрольным накоплением мутаций: изменчивость признака возрастает<sup>14</sup> и он постепенно разрушается. В качестве примера можно привести возникновение пегих окрасок (пятнистые окраски с незакономерным расположением пигмента) у домашних животных. У диких видов млекопитающих пегость не встречается, так как их окраска имеет покровительственное и сигнальное значение. У домашних животных, охраняемых человеком, незакономерное распределение пигментированности волосяного покрова — обычное явление.

Таким образом, именно естественный отбор обуславливает возникновение и сохранение адаптаций. Отсутствие отбора по признаку, при сохранении изменчивости этого признака, приводит к его разрушению и исчезновению.

Необходимо еще раз подчеркнуть, что представление о возникновении и совершенствовании адаптации именно в результате отбора есть одно из основных положений дарвинизма (с. 283). Это положение основано на концепции относительности приспособленности, «относительности органической целесообразности», как называли данное явление в работах конца прошлого века. Относительность приспособленности можно понимать двояко: во-первых, как самоочевидный факт приспособленности биологических систем относительно именно тех условий, в которых они существуют, и, во-вторых, как несовершенство, неабсолютность приспособленности даже в этих условиях среды. Вторая трактовка относительности приспособлений более полна. Она учитывает эффект снижения приспособленности и при изменении условий среды, и под действием мутационной изменчивости в константной среде. Оба этих фактора и делают приспособленность организмов лишь относительной, а не абсолютной. Из представления о несовершенстве адаптаций вытекает сама необходимость приспособительной эволюции под действием естественного отбора.

---

<sup>14</sup> Бесконтрольность изменчивости подобных признаков весьма относительна, так как может происходить лишь в пределах, не затрагивающих селективного значения признаков, коррелированных с утратившими свою адаптивность.

---

Рис. 39. Сравнение полной последовательности аминокислот в  $\alpha$ -цепи гемоглобина человека (I) и  $\alpha$ -цепи гемоглобина лошади (II), различия обведены рамками. Известные аллельные замены аминокислот  $\alpha$ -цепи гемоглобина человека указаны над соответствующим аминокислотным остатком дикого типа, одна аллельная и другая неаллельная замены в  $\alpha$ -цепи гемоглобина лошади указаны под соответствующими аминокислотными остатками дикого типа (из Оно, 1973)

## Глава 5

### ВИДООБРАЗОВАНИЕ

#### ИЗОЛЯЦИЯ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Теория видообразования рассматривает процесс становления новой формы жизни — нового вида, происходящий на основе адаптивных преобразований популяций. Сложность проблемы видообразования обусловлена тем, что процессы становления видов столь же разнообразны, как и сами виды, составляющие биосферу. Кроме того, поскольку эволюция идет непрерывно, на это разнообразие конкретных путей видообразования накладывается еще и разнообразие этапов, на которых исследователи застают процессы становления видов в данный момент времени. Вот почему крайне трудно свести процессы видообразования в единую стройную схему.

Методическая трудность изложения теории видообразования заключается в следующем: прежде чем обсуждать процессы становления видов, необходимо выяснить, что такое вид. Однако со времен Ч. Дарвина все концепции вида так или иначе основываются на анализе процессов видообразования, и, не рассмотрев проблему возникновения видов, трудно обсуждать вопрос о видовом уровне организации и о критериях вида. Целесообразно начать с проблемы видообразования, основываясь на дарвиновском утверждении, согласно которому каждый биолог «смутно представляет себе, что такое вид». В качестве предварительного критерия вида удобен предложенный Э. Майром (1968) критерий репродуктивной изоляции: видом следует считать систему близких по своим генетическим и морфофизиологическим особенностям популяций, полностью репродуктивно изолированную от других таких же систем. Здесь имеется в виду только нескрещиваемость в природе, в экспериментальных условиях возможна межвидовая и иногда даже межродовая гибридизация. Иными словами, видом можно называть систему популяций, которая в норме в природных условиях не обменивается генами с другими системами. Поскольку вид — система генетически закрытая, изолированная, при обособлении нового вида происходит не только выработка новых адаптаций, но и нарастание его изоляции, обособление от материнского и сестринских видов.

С генетической точки зрения изоляцию надо рассматривать как доходящее в пределе до полного прекращения ограничение панмиксии — свободы скрещиваний. Изоляция, лимитируя обмен генами между популяциями, определяет своеобразие генофондов популяций и тем самым направление отбора и в результате оказывается важнейшим фактором, увеличивающим разнообразие жизни. Например, на Гавайских островах обитает около 300 видов сухопутных улиток семейства *Achatinellidae* (Gulic, 1909). На небольшом о-ве Оаху живет 25 видов улиток рода *Achatinella*.

Оаху — вулканический остров, гора, изрезанная долинами, заросшими влажным тропическим лесом. Всего на острове 25 долин, в каждой из них обитает свой вид улиток. Понятно, что на острове, расположенном под экватором, в стабильном тропическом климате, в соседних долинах условия борьбы за существование резко различаться не могут. Следовательно, различия условий борьбы за существование не могут быть в данном случае причиной видообразования. Здесь дело в изоляции. Долины острова отделены друг от друга скалистыми хребтами, лишенными древесной растительности и сильно прогреваемыми солнцем. Для влаголюбивых, медленно передвигающихся улиток эти хребты практически непроходимы. В результате популяции улиток каждой долины изолированы друг от друга. Случайность и ненаправленность мутаций в каждой популяции привела к возникновению своих наследственных уклонений, часть которых подхватывалась отбором. Поэтому даже в стабильных условиях тропиков отбор шел в различных направлениях, каждое из которых привело к возникновению нового вида.

Нарушение изоляции уже обособившихся форм, т. е. вторичная гибридизация и восстановление панмиксии, приводит к утрате своеобразия генофондов этих групп. Привлечение новых аллелей разрушает сформированные отбором генные комплексы, что вызывает разрушение уже сформировавшихся приспособлений.

Привести достаточно чистый пример утраты приспособлений при нарушении изоляции у диких видов очень трудно, поскольку в природе неприспособленные гибнут. Рассмотрим пример утраты адаптаций у лаек. На территории России до революции существовало около 20—30 пород лаек, причем каждой народности принадлежала своя порода. Породы эти были изолированы, так как население Севера и Сибири было редким и племена слабо контактировали друг с другом. После Октябрьской революции при освоении Сибири, Севера и Дальнего Востока переселенцы завезли туда другие породы собак и дворняжек. Изоляция местных лаек была нарушена, и в результате бесконтрольных скрещиваний они сами превратились в дворняжек, непригодных ни для охоты, ни для другой службы. К 50-м гг. в СССР осталось всего три породы лаек: карело-финские, русскоевропейские и западносибирские. В качестве породной группы выделены восточносибирские лайки.

Эти два примера: строгой изоляции, приводящей даже в константной среде к видообразованию, и вторичного нарушения изоляции, вызывающего утрату приспособлений, показывают, что изоляция играет очень важную роль в процессе эволюции. Изоляция не обязательно подразумевает полное прекращение скрещиваний между популяциями. Для поддержания своеобразия генофонда, а тем самым и направления его преобразований достаточно лишь определенного ограничения.

Если изоляция между популяциями не жесткая, т. е. вид не подразделен на систему «изолятов» и распространен достаточно

широко, возникает клинальная изменчивость — более или менее постепенные изменения выраженности и (или) частоты встречаемости признака. Клинальная изменчивость обусловлена, с одной стороны, градиентами внешних условий, с другой — обменом генами между соседними популяциями, повышающими сходство их генофондов и фенотипического облика. Более резкие изменения среды или усиление изоляции создают «ступени» клины — более крутые градиенты изменения признаков, в пределе доходящие до дискретных различий между соседними популяциями.

Механизмы изоляции разнообразны. Любой признак, поддерживающий целостность вида или ограничивающий его распространение, одновременно служит и изоляции. Э. Майр (1947), один из ведущих теоретиков видообразования, первым различил два основных типа изолирующих механизмов: прекопуляционные и посткопуляционные. Прекопуляционные механизмы объединяют все те случаи изоляции, когда предотвращается оплодотворение. Такими механизмами могут служить различия в сроках размножения — хронологическая (временная) изоляция; поведенческие механизмы, привлекающие к спариванию особей определенного вида (определенного фенотипа или определенной популяции), — этологическая изоляция; несовпадение местообитаний, часто у животных обусловленное поведением, — биотопическая и (или) экологическая изоляция; физиологические и морфологические механизмы, препятствующие скрещиванию, — несоответствие копулятивных органов, невозможность прорастания пыльцы и т. п. Такую изоляцию называют физической, физиологической или репродуктивной. Последнее название неверно, так как любое ограничение панмиксии, независимо от его механизма, представляет собой репродуктивную изоляцию. В биологии термины «репродуктивная изоляция» и «изоляция» — синонимы.

Посткопуляционные механизмы изоляции связаны с несовместимостью геномов спаривающихся особей. К ним относятся: 1) невозможность слияния гамет, т. е. собственно оплодотворение; 2) полная нежизнеспособность или пониженная жизнеспособность гибридного потомства, выражающаяся в его гибели на любых стадиях развития, от зиготы до половозрелости (иногда пониженная жизнеспособность проявляется не в первом, а во втором поколении); 3) полная стерильность или снижение плодовитости гибридного потомства. Посткопуляционные механизмы менее адаптивны, так как связаны с непроизводительной тратой гамет спаривающихся особей. Прекопуляционные и посткопуляционные механизмы принципиально различаются тем, что первые могут возникать и усиливаться под действием непосредственного отбора «на изоляцию», тогда как вторые представляют собой побочный результат дивергенции уже изолированных популяций, приводящей к несовместимости геномов. Тем самым лишь прекопуляционные механизмы могут служить пусковыми механизмами видообразования. Обычно чем дальше зашла дивергенция, тем надежнее посткопуляционная изоляция.

Майр (1968, 1974) противопоставлял и пре- и посткопуляционным изолирующим механизмам пространственную, географическую изоляцию, которую он считал единственным пусковым механизмом видообразования. На этом основании Майр и его многочисленные последователи признавали только один способ видообразования — географическое, или аллопатрическое (*allos* — разный, *patria* (лат.) — родина), видообразование — видообразование со сменой родины. Симпатрическое видообразование (*sim* — вместе, *patria* — родина), т. е. видообразование на территории обитания исходного вида, в строгом смысле термина — подразделение первично единой популяции на две или большее число дочерних, они отрицали. Промежуточный случай — полугеографическое, или парапатрическое, видообразование, при котором дивергируют пространственно изолированные популяции в рамках исходного ареала, сторонники аллопатрического видообразования признают именно потому, что такое видообразование основано на географической изоляции. Основой этой точки зрения служило представление о целостности генофонда популяции. Если популяция панмиктична, а дизруптивный отбор может создать лишь полиморфизм, то симпатрическая дивергенция невозможна, а видообразование может происходить только под действием факторов изоляции, внешних по отношению к популяции. Единственным подобным фактором является пространственная изоляция — географические преграды, не преодолимые для особей данного вида. В противном случае обмен генами будет препятствовать дивергенции популяций.

Работы последних десятилетий выявили, однако, два комплекса данных, позволивших отказаться от односторонней точки зрения на видообразование как на процесс, основанный только на пространственной изоляции. Во-первых, выяснилось, что географическую изоляцию нельзя считать фактором, внешним по отношению к популяции. Как и любое другое взаимодействие со средой, она определяется биологическими особенностями данного вида. Если скальные гребни на Оаху непреодолимы для улиток *Achantinella*, то для птиц, обитающих в тех же лесах вдоль долин, они преградой не являются. Мало того, многочисленные случаи дальних активных и пассивных миграций птиц, животных, растений показывают, что географическая изоляция обусловлена не столько внешними преградами, сколько экологией и этологией изолированных группировок. Так, многие виды перелетных птиц преодолевают гораздо большие расстояния, чем расстояние между соседними популяциями в гнездовой период. То же относится и к проходным рыбам. Изоляция у них обусловлена не географическими преградами, а хомингом (чувством дома), т. е. стремлением вернуться для размножения на ту территорию, на которой они сами родились.

В большинстве случаев для популяций одного вида пространственная изоляция — это следствие не непреодолимости преград между ними, а следствие распределяющего эффекта естественно-

го отбора. Реальные географические преграды возникают либо из-за резких локальных изменений территории, изменений русел рек, урбанизации ландшафта, истребления большей части популяций того или иного вида, либо в том случае, если вид, расселяясь, наталкивается на преграду, которую в норме преодолеть не может и которую случайно переходит лишь небольшая его часть. Примером подобной изоляции могут служить фауна и флора островов, заселявшихся с материка. Для видов таких фаун и флор море является реальной преградой, прекращающей обмен генами с остальными популяциями.

Во-вторых, выяснилось, что популяции большинства видов не представляют собой равноценные друг другу панмиктические единицы. Как было показано в гл. 3, популяция является структурированной системой. Левонтин (1968) показал, что панмиксия представляет собой лишь одну из пяти встречающихся в природе систем скрещивания, причем остальные четыре нарушают панмиксию. Это селективное скрещивание, положительное и отрицательное ассортативное скрещивание и инбридинг.

Селективным скрещиванием называется такая система скрещиваний, при которой особи определенного генотипа участвуют в спаривании с большей вероятностью, чем любые другие особи, и в результате вносят больший вклад в генофонд следующего поколения. Селективное скрещивание, по сути дела, синоним открытого Дарвином полового отбора. Так, у короткохвостого поморника, по данным О'Дональда (O'Donald, 1972, 1977), самки предпочитают темноокрашенных самцов. Эти самцы и оставляют больше потомства. Однако вытеснения более светлых птиц не происходит, так как светлоокрашенные особи обоих полов созревают раньше темноокрашенных и раньше них приступают к размножению.

Особенно характерно селективное скрещивание для животных, обладающих сложными формами поведения. Особи, занимающие высшие ступени поведенческой иерархии, или особи, обладающие индивидуальным участком, вносят больший вклад в генофонд следующего поколения по сравнению с особями, стоящими на низких ступенях поведенческой иерархии или не имеющими собственной территории. В общей форме можно сказать, что размножение особей, прошедших естественный отбор, также является селективным скрещиванием. С этих позиций представление о панмиктической популяции оказывается такой же идеализацией реальной ситуации, какими в физике являются концепции идеального газа или материальной точки. Иными словами, панмиксия, если она наблюдается, — это панмиксия прошедших отбор особей, т. е. на самом деле она представляет собой селективное скрещивание, а популяции, отвечающие условиям уравнения Харди—Вайнберга, в биосфере Земли не встречаются.

Положительным ассортативным скрещиванием, или гомогамией, называется преимущественное скрещивание особей одинакового генотипа. Доказать генотипическое сходство без генетическо-



го анализа трудно, поэтому при исследованиях в природе положительное ассортативное скрещивание определяется как гомономное — скрещивание фенотипически сходных особей. Гомономное скрещивание описано у жуков и бесхвостных амфибий, самцы которых выбирают партнеров для спаривания, близких по размерам к ним самим. Иногда положительное ассортативное скрещивание может быть связано с отбором по местообитанию (*habitat selection*). Так, в Северной Америке две формы мух *Rhogaletis pomonae* отличаются по своим размерам. Более мелкая форма питается на боярышнике, более крупная — на яблоне. Спариваются мухи на кормовых растениях, т. е. крупные с крупными, а мелкие с мелкими. Из этого примера видно, насколько системы скрещивания связаны с изоляцией. Если гомономное скрещивание с изоляцией не связано, то оно служит поддержанию сбалансированного полиморфизма. Например, в популяциях белого гуся *Anser coerulescens*, обитающего на о-ве Врангеля и в Канаде, встречаются две формы — белая и голубая. Птицы следующего поколения выбирают брачного партнера той же цветовой формы, к которой принадлежали их родители, поэтому в популяции постоянно присутствуют особи обоих вариантов окраски.

Отрицательным ассортативным, или гетерономным, скрещиванием называется преимущественное скрещивание генетически не сходных особей. Гетерономное скрещивание, таким образом, повышает гетерозиготность популяции, причем происходит это вне связи с эффектом сверхдоминирования, т. е. собственной адаптивной ценностью гетерозигот. Так, у бабочки-медведицы *Panaxia dominula* самки нормальной и меланистической форм, аналогичных таковым у *Biston betularia*, охотнее скрещиваются с самцами иной, чем они сами, окраски (Sheppard, Cook, 1962). Видимо, гетерогамия способствует территориальное поведение молодых особей, покидающих территорию, занимаемую их родителями, и образующих пары на свободных участках, где они спариваются с неродственными им особями.

Инбридинг, или близкородственное скрещивание, как было сказано в гл. 4, приводит к повышению гомозиготности, влияя на материал для отбора. В сочетании с любой другой формой изоляции инбридинг способствует быстрому обособлению генофонда и ускоряет дивергенцию. Инбридинг, обусловленный характером расселения, свойствен так называемым «краевым изолятам» — небольшим популяциям, существующим на периферии ареала вида в неблагоприятных условиях и потому жестко изолированных от остальных популяций собственного вида.

Сторонники теории аллопатрического видообразования, в наиболее крайнем ее выражении, связывали видообразование именно с краевыми (периферическими) изолятами, для которых Э. Майр сформулировал «принцип основателя». Согласно этому принципу ограниченная численность подобных популяций ведет к тому, что их генофонд в силу случайности выборки сразу существенно отличается от генофонда основной массы вида, т. е. популяция ос-

нователей нового вида генетически отличается от вида родительского. Быстрая гомозиготизация приводит к изменению материала для отбора и тем самым к изменению направления отбора, обусловленному не только различиями внешних условий на краю, в экологическом пессимуме вида, и в его центре, часто совпадающем с экологическим оптимумом, но и своеобразием комбинаций генов, которые подвергаются отбору в этих условиях.

Дальнейшие исследования показали, однако, что принцип основателя может оправдываться только при отборе по признакам, определяемым моногенно или олигогенно. Запас изменчивости по полигенным признакам столь велик, что по ним краевые изоляты не могут отличаться от остальных популяций того же вида.

Во многих случаях инбридинг является нормальным способом размножения вида, не ведущим к каким-либо заметным изменениям фенотипического облика инбредных групп, что косвенно подтверждает относительность принципа основателя. Так, у наездников *Chalcidoidea* самцы выходят из куколок несколько раньше самок, остаются вблизи той же кладки и спариваются с самками, как только те вылупляются. В группировках домовый мышь самец, занимающий вершину поведенческой иерархии, спаривается со всеми самками, в том числе и со своими дочерьми. Если учесть, что подобные семьи, как правило, изгоняют чужаков, степень гомозиготности в них должна быть очень высокой.

Учитывая структурированность популяций и наличие систем скрещивания, отличных от панмиксии, приходится признать, что при возникновении соответствующего направления отбора любая часть вида, достаточная по своей численности для поддержания самой себя в ряду поколений, может выделиться и дать начало новому виду. При этом прекопуляционные механизмы изоляции в том случае, если обособление подобной популяции адаптивно для нее самой, будут усиливаться отбором на изоляцию и обеспечивать своеобразие генофонда подобной популяции.

С этих позиций крайняя симпатрия (т. е. подразделение первично единой, но структурированной популяции на несколько дочерних популяций и дальнейшее возникновение на их основе новых видов) и крайняя аллопатрия (видообразование на основе периферических изолятов) действительно являются лишь крайними членами непрерывного ряда способов видообразования, определяемых по признаку значения территории для внутривидовой дифференциации популяций.

### ВИДООБРАЗОВАНИЕ

В ходе видообразования переплетаются два процесса — адаптация популяций и их систем к изменению условий среды и их обособление на основе изоляции. Поскольку аллопатрическое видообразование хорошо изучено, эта модель удобна для рассмотрения вопроса о том, как обособливаются популяции в процессе внутривидовой дифференциации, как на этой основе формируются подвиды и затем виды.

Ареал вида в природе ограничен зоной смерти, т. е. зоной, где гибель преобладает над выживанием и вид не может поддерживать свою численность. Как же в таком случае возможно расширение ареала? По-видимому, это наблюдается в двух случаях: во-первых, когда среда изменяется таким образом, что вид оказывается приспособленным и на новой территории; во-вторых, если в рамках исходного ареала возникает новая адаптация, позволяющая виду расширить ареал. В природе наблюдаются смешанные случаи двух крайних вариантов.

Первый вариант можно иллюстрировать примером расселения зайца-русака. Русак — вид, исходно степной и лесостепной. Экологический оптимум вида находится около 50-й параллели (Груздев, 1974). До сих пор в Западной Сибири русак живет лишь в районах, где лес занимает не более 30% территории. Морфологически он также приспособлен к открытым пространствам: тело крупное, мех на зиму слабо светлеет, оставаясь серым, лапы узкие, плотные и не сильно опушены, что способствует бегу по твердому грунту. По этим признакам русак отличается от зайца-беляка — вида северного, лесного. Беляк мельче, на зиму белеет и хорошо приспособлен к передвижению по глубокому снегу: лапы у него широкое, зимой сильно опушенные.

Исходно в европейской части СССР ареал русака был ограничен с севера зоной лесов, т. е. проходил южнее Тулы. Так, археологи в кухонных остатках допетровской Москвы регулярно обнаруживают кости беляка, а кости зайца-русака не встречаются. Развитие земледелия и сведение лесов привели к появлению обширных открытых территорий, пригодных для обитания зайца-русака, и этот вид начал расселяться на север. Сейчас русак встречается в Карелии — под Петрозаводском, в Вологодской обл. — под Котласом. Северные русаки отличаются от южных меньшими размерами, более светлым зимним мехом и живут даже в тех местах, где лес занимает до 80% территории. Это свидетельствует о том, что окраинные популяции заметно меняются по сравнению с исходными. Изменение среды обусловило возможность расселения вида; параллельно шло приспособление к новым условиям, облегченное изоляцией немногочисленных окраинных популяций колонистов. В целом же изменчивость русаков с юга на север имеет клинальный характер.

Европейскую часть СССР населяют в основном два подвида зайца-русака: *Lepus europeus hybridus* Pallas обитает на севере европейской части СССР, в средней полосе, и доходит на юго-западе до Молдавии; *Lepus europeus tescorum* Огнев живет в степной и лесостепной зонах. В 1936—1940 гг. русаков из Башкирии, т. е. ssp. *tescorum*, завезли в Новосибирскую область. Зайцы там прижились, а поскольку эта группировка была полностью изолирована, произошло резкое обособление данной популяции зайцев. Русаки Новосибирской области были выделены в самостоятельный подвид — *Lepus europeus orientalis* (Строганов, Юдин, 1956).

На второй способ расширения ареала вида, когда сначала воз-

никает приспособление, а затем вид начинает расселяться (одновременно изменяясь), впервые обратил внимание Н. И. Вавилов. С этим представлением связана его концепция центров происхождения культурных растений. Например, рожь сначала встречалась лишь как сорняк пшеницы и расселялась вслед за этой культурой. По мере продвижения культурной пшеницы на север вместе с ней распространялась и рожь. Выяснилось, что рожь более холодоустойчива, ее стали культивировать, и на севере она заменила пшеницу. Поскольку пшеница и ее сорняк — рожь — исходно существовали в одном и том же ареале, холодоустойчивость ржи возникла в этом ареале.

Что же происходит после того, как вид расширил свой ареал, достиг новой зоны смерти? Как в данном случае действует географическая изоляция? Это можно объяснить на примере кольцевых ареалов, случаев, когда расселение вида приводит к тому, что вид в процессе своего расселения, обойдя кругом большой непригодный для жизни район, сталкивается с исходной формой.

Два вида чаек, серебристая (*Larus argentatus*) и клуша (*L. fuscus*), на территории Британских островов и северного побережья Европы хорошо различаются морфологически (строение ног, клюва, окраска) и не скрещиваются, хотя живут симпатрич-

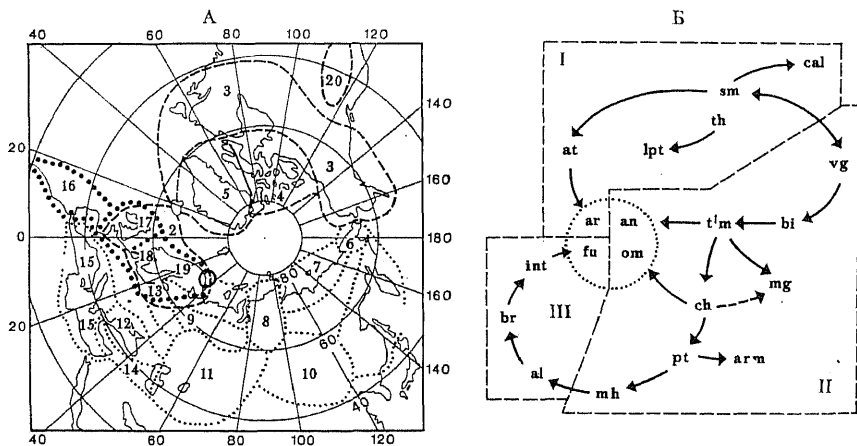


Рис. 40. Карта распространения подвидов клуши и серебристой чайки (А) и возможные филогенетические связи между подвидами (Б):

1 — *argentatus* (ar), 2 — *argenteus* (at), 3 — *smithsonianus* (sm), 4 — *thageri* (th), 5 — *leucopterus* (lpt), 6 — *vegae* (vg), 7 — *birulae* (bi), 8 — *taimyrensis* (tim), 9 — *antileus* (an), 10 — *mongolicus* (mg), 11 — *cachinnans* (ch), 12 — *ponticus* (pt), 13 — *omissus* (om), 14 — *armenicus* (arm), 15 — *michahelles* (mh), 16 — *atlantis* (al), 17 — *britannicus* (br), 18 — *intermedius* (int), 19 — *fuscus* (fu), 20 — *californicus* (cal) (из Тимофеева-Ресовского и др., 1969)

но (на одной территории). Эти самостоятельные виды соединены через цепь подвидов, распространенных, с одной стороны, по азиатскому побережью Ледовитого океана, а с другой — в Гренландии и Северной Америке. Вероятно, они дивергировали где-то

в районе Берингова пролива, затем начали распространяться по побережью Ледовитого океана на восток и на запад, образовав две цепи подвидов (рис. 40). Особи соседних подвидов скрещиваются в природе. В районе северо-западного побережья Европы кольцо замкнулось. Подвиды исходной формы, распространяясь на запад и восток от Берингова пролива, приспособливались к различным условиям, и в результате при встрече настолько четко отличаются, что выделяют два «хороших» вида — серебристую чайку и клушу.

Изоляцию соседних популяций участка на всем протяжении кольца ареала определяет только гнездовой консерватизм, поскольку

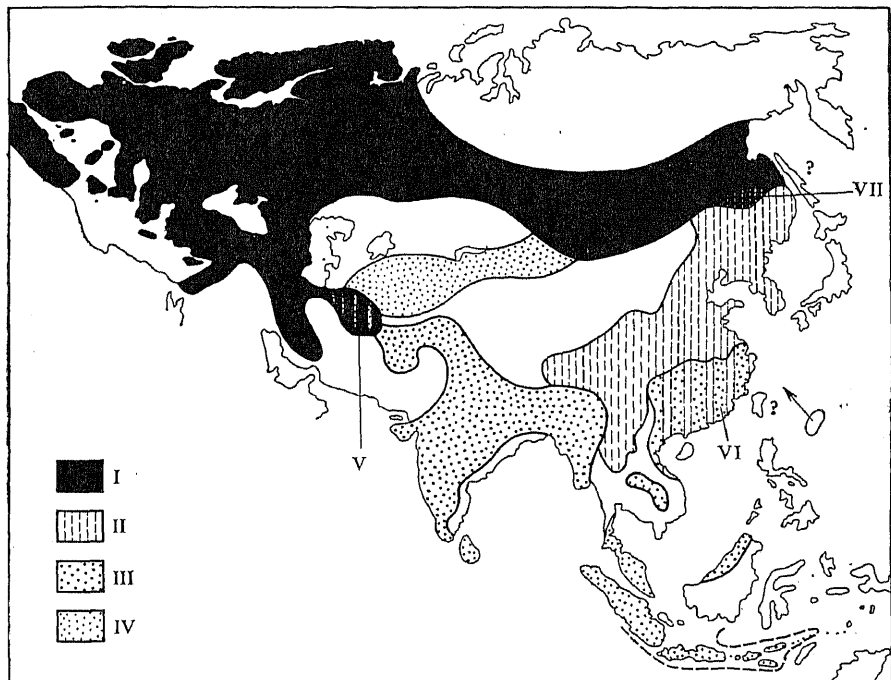


Рис. 41. Кольцевой ареал большой синицы *Parus major*:  
 I — *P. major major*, II — *P. major minor*, III — *cinereus*, IV — *major boxhorensis*, V — переходные популяции (*major* × *cinereus*), VI — переходные популяции (*cinereus* × *minor*), VII — перекрывание ареалов *major* и *minor* (из Кейна, 1968)

это птицы перелетные. Поэтому переходы между формами плавные, различия между соседними подвидами определяются не какими-то преградами, а только расстоянием. Здесь мы наблюдаем сам процесс видообразования при расселении исходной формы, начавшемся после ледникового периода. Если бы кольцо разорвалось посередине, т. е. при исчезновении чукотского подвида

(*L. fuscus vegae*) или восточносибирского подвида (*L. fuscus birulae*), образовались бы два четко различающихся самостоятельных вида, полностью изолированных по всему ареалу.

В качестве примера более глубокой дифференциации рассмотрим кольцевой ареал большой синицы (*Parus major*). В данном случае ареал образует кольцо вокруг центральноазиатских пустынь (рис. 41). На восток по зоне тайги распространен типичный подвид *P. major major* (зеленая спинка, желтое брюшко). На юге, в Хорасане, *P. major major* более или менее плавно через зону интерградации переходит в подвид *P. major cinereus* (серая спинка, белое брюшко). Иногда население этой переходной зоны выделяют в подвид *P. major intermedius*. *P. major cinereus* в Юго-Восточном Китае также через зону интерградации переходит в подвид *P. major minor* (зеленая спинка, белое брюшко). В Амурской области и Приморье оба подвида — *P. m. major* и *P. m. minor* — обитают совместно и ведут себя как самостоятельные виды. В данном примере интересно наличие зон интерградации, т. е. более или менее оформившихся переходных зон, где идет гибридизация обоих подвидов. Населяющие эти зоны переходные группы более или менее четко отграничены от соседних подвидов. Зоны интерградации могут быть как широкими, где смешение соседних форм происходит легко, так и узкими, с небольшим количеством промежуточных форм. Узкие зоны интерградации часто называют гибридными зонами. Например, зона интерградации в кольце ареалов серой и черной ворон очень узка (рис. 42). Этот случай интересен тем, что ареал обоих видов также представляет собой кольцо (черная ворона населяет и Северную Америку), но виды уже вполне дискретны, т. е. между черной вороной и серой вороной отсутствует постепенный переход признаков, хотя гибриды встречаются на обеих границах их ареалов. Иногда гибридные зоны превращаются в локальные островки, по всей же остальной границе ареалов близких форм (подвидов или видов) они не смешиваются.

Приведенные примеры кольцевых ареалов характеризуют три этапа дифференциации видов и иллюстрируют аллопатрическое видообразование, т. е. видообразование на основе географической изоляции. Дальнейшая судьба дифференцирующихся систем популяций, достигших полной изоляции и ставших замкнутыми репродуктивными сообществами, может складываться по-разному. Если экологические ниши их сходны и в зоне контакта возникает острая конкуренция, виды неопределенно долгое время викарируют, замещают друг друга в пространстве, т. е. каждый из них занимает тот ареал, в пределах которого он сформировался.

Однако конкуренция в зоне контакта может в конце концов привести к тому, что контактирующие популяции обоих видов настолько дивергируют, что окажутся экологически совместимыми. Тогда либо один из видов сможет проникнуть на территорию другого, либо оба они начнут расселяться навстречу друг другу. Возникнет зона вторичной симпатрии, расширяющаяся по мере

расселения видов по ареалу друг друга. Наиболее подробно этот процесс исследован С. Алексеевым на примере палеарктических ленков (*Brachymystax lenok*, *Salmonidae*). Две формы этого вида,

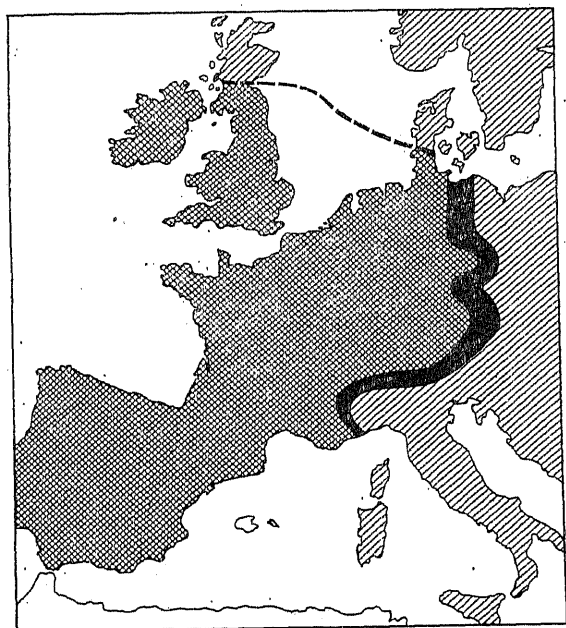
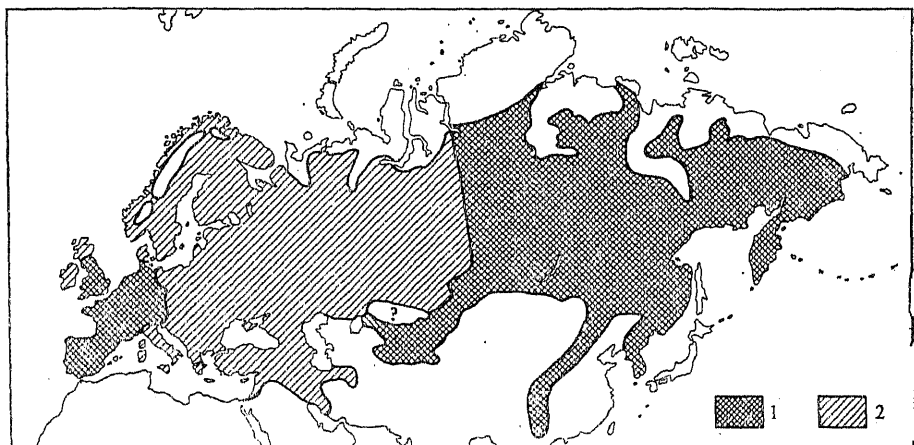


Рис. 42. Распространение черной (*Corvus corone* — 1) и серой (*Corvus corax* — 2) ворон в Старом Свете (из Тимофеева-Ресовского и др., 1969; по Майзе, 1928)

острорылая и тупорылая, сформировались, по-видимому, в связи с изменениями климата в ледниковый период: одна на Дальнем Востоке, другая — в Джунгарии, откуда они начали распространяться навстречу друг другу (рис. 43). В зоне контакта диверген-

ция их привела к тому, что обе группы дивергировали настолько, что получили возможность сосуществовать на одной территории. По мере дальнейшего расселения этот уровень различий сохранялся, но каждая последующая популяция сталкивалась с уже измененной популяцией расселяющегося вида. Поэтому степень ее изменения, обеспечивающая возможность симпатрического сосуществования, была меньшей, чем у предыдущей. В результате, когда обе формы, которые ряд авторов рассматривают в качестве самостоятельных видов, так как они отвечают критерию репродуктивной изоляции, стали полностью симпатричными, сформировались две встречные клины, определяемые уже не градиентом условий среды или потоком генов, а взаимодействием экологически близких форм. Та или иная степень вторичной симпатрии — достаточно распространенное явление. Поэтому симпатрическое со-

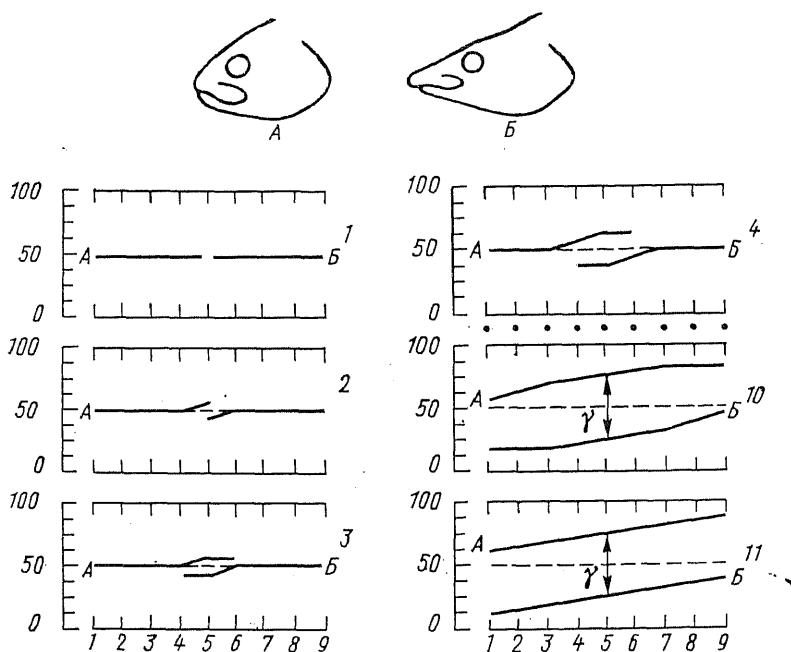


Рис. 43. Формирование встречных клин при распространении осторылого и тупорылого ленков навстречу друг другу (из С. С. Алексеева, 1985). Профиль головы тупорылого (А) и осторылого (В) ленков. Степень различий, допускающая симпатричное существование обеих форм, остается постоянной. Однако по мере распространения каждая из них сталкивается с аборигенными популяциями другой формы, что приводит к дальнейшему изменению и вселенцев и аборигенов. В конечном итоге это приводит к формированию двух встречных клин изменчивости, охватывающих всю область вторичной симпатрии ленков

существование видов еще не свидетельствует об их симпатрическом происхождении.

Чтобы показать пути симпатрического видообразования, не-



обходимо, так же как и относительно аллопатрического, проследить процесс обособления популяций и их систем вплоть до возникновения репродуктивно изолированных сообществ. Впервые случай видообразования на основе изоляции во времени был описан Н. В. Цингером (1924) для горного подвида погремка *Alectrolophus major montanus*. На горных субальпийских лугах Высоких Татр сроки цветения и плодоношения погремка растянуты в течение лета. С развитием скотоводства картина существенно изменилась: в середине лета луга скашивали, поэтому погремки семян не оставляли. В результате на скашиваемых лугах возникли две формы — весенняя *A. major vernalis* и летне-осенняя *A. major aestivalis*, хорошо различающиеся фенотипически. Введение покоса отавы, происходившего в конце августа, привело к появлению третьей формы — поздноцветущего *A. major polycladus*. Кроме того, возникла экологическая изоляция — погремком стал засорять посевы ржи. Настоящий сорняк высевается человеком вместе с культурным растением, соответственно он плодоносит одновременно с культурным растением и его семена сохраняются в посевном материале. У погремка пошел отбор в этом направлении: появилась форма *A. major apterus*, у которой семенные коробочки перестали открываться, а у семян редуцировались летучки, благодаря чему они не отвеивались от зерен ржи.

Репродуктивная изоляция во времени — хронологическая изоляция привела к возникновению трех новых форм, а экологическая изоляция — к появлению четвертой<sup>15</sup>.

Симпатрическая дивергенция погремков показывает, в частности, что дизруптивный отбор может приводить не только к полиморфизму, но и к симпатрическому обособлению частей первично единой популяции, т. е. к ее раздроблению (дизрупции) в точном смысле этого термина. Отличие действия дизруптивного отбора у африканских парусников и у погремков заключается в том, что в случае погремков он действовал по признаку, связанному с размножением, т. е., по сути дела, представлял собой отбор на изоляцию.

Начальный этап дивергенции под действием экологических и поведенческих механизмов иллюстрирует дифференциация зайца-русака на Северном Кавказе (Лошкарев, 1970). *Lepus europaeus* представлен там тремя экологическими формами. Первую группу составляют зайцы, постоянно живущие в лесу. Летом они держатся вблизи опушек, лесосек и больших полей, а зимой — в глубине леса. Лежки этих зайцев — открытые ямки, нор они никогда не копают. Другая группа — зайцы, обитающие в открытой степи. В первой половине лета эти зайцы держатся на посевах многолетних трав и озимых, затем переходят на поля кукурузы и подсолнечника, осенью, на озими и ябл. В лес они заходят только зимой и только в поисках корма, лежки представляют собой норы и никогда не встречаются под пологом леса. Третья

<sup>15</sup> Возможно, случай дивергенции *A. major montanus* можно рассматривать как результат действия дизруптивного отбора.

группировка занимает промежуточное положение. Принадлежащие к ней зайцы держатся во фруктовых садах, балках, перелесках, в более теплые дни зимой они выходят в степь, а в холодные — держатся вблизи человеческого жилья. Морфологические различия между этими тремя группировками отсутствуют, но этологическая и экологическая дифференциация привела уже к изоляции их друг от друга, создав возможность дальнейшей дивергенции. Особенно широко эколого-этологическая дифференциация популяций, связанная с изоляцией, распространена у насекомых (см. гомонимное скрещивание).

Так, в работе А. Г. Креславского и др. (1977) описаны сложные ритуалы ухаживания у листоедов родов *Melasma*, *Cassida* и *Chrysomela*. Показана также связь избирательности спаривания с размерами особей. Отсутствие соответствия размеров приводит к нарушению нормального поведения особей при спаривании. В то же время известно, что скудное питание или питание на различных кормовых растениях личинок этих жуков может привести к значительным различиям размеров имаго. Различия же размеров вызовут неслучайное (избирательное) скрещивание, а в результате дизруптивный отбор на приспособление к питанию разными видами растений будет происходить на основе этологической изоляции.

Поскольку все видовые признаки, в том числе и поведенческие, представляют собой единый адаптивный комплекс (а это, кстати, иллюстрирует только что приведенная работа), изменения особенностей брачного поведения неизбежно приведут к изменению других поведенческих актов, определяющих этологические особенности данной популяции или вида. Это и будет усиливать межгрупповую конкуренцию, и начнется видообразование.

Веским аргументом в пользу симпатрического видообразования всегда служили примеры видообразования в озерах. Например, 10 000 лет назад на о-ве Минданао (Южные Филиппины) после извержения вулкана сформировалось оз. Лаоно. В результате от одного исходного вида *Barbus binotatus* в озере возникло около 18 эндемичных видов рыб, принадлежащих к 5 родам (13 — к одному роду и 5 — к четырем другим). В оз. Байкал шла сопряженная эволюция байкальских бокоплавов и питающихся ими бычков семейства Cobitidae. Насчитывается примерно 250 эндемичных видов бокоплавов, принадлежащих к 30 родам семейства Gammaridae. Бычки представлены двумя подсемействами, одно из них (Cattosomorphorinae) насчитывает 5 родов, другое (Abyssocottinae) — 3 рода. Всего в Байкале около 50 видов бычков.

Э. Майр (1968) полагал, что в озерах вполне вероятны первоначальное пространственное разделение популяций исходного вида и дальнейшая дивергенция уже изолированных популяций. Однако дисперсия локальных местообитаний в озерах не соответствует дивергенции видов, которая хорошо согласуется с дисперсией экологических ниш.

Кроме хронологической, поведенческой и экологической в ка-

честве механизмов симпатрического видообразования может выступать первичная генетическая изоляция. При генетической изоляции исключается возможность скрещивания между исходной и вновь возникшими формами за счет их полиплоидии. В пользу этой теории говорит следующее: амфиполиплоиды, как правило, более жизнеспособны, чем диплоиды, но качественно фенотип их мало изменен, следовательно, давление отбора на новую форму ослаблено. С другой стороны, тетраплоиды сразу оказываются изолированными от диплоидных форм вследствие стерильности триплоидного потомства. Но именно этот факт и делает подобный механизм видообразования не универсальным. Чтобы на основе полиплоидии пошло видообразование, необходимо, чтобы вновь возникающая форма могла увеличить свою численность без скрещивания с исходной формой. Это возможно лишь при апомиксисе, хотя бы частичном, т. е. чередовании полового и бесполового размножения, при партеногенезе, вегетативном размножении и самооплодотворении. Иными словами, этот способ видообразования возможен лишь у растений и некоторых беспозвоночных.

В качестве примера подобного гибридогенного видообразования К. М. Завадский (1968) приводит рябинокизильник. Считается, что это аллотетраплоид, возникший при скрещивании рябины и кизильника. Популяция этого гибрида занимает территорию примерно 300 км<sup>2</sup> по среднему течению р. Алдан в Восточной Сибири. Доказано, что культурная слива — аллотетраплоид терна и алычи — другой пример подобного видообразования.

Среди растений распространена также аутополиплоидия, возникающая у самоопылителей при нерасхождении хромосом в мейозе. В качестве примера можно привести известный ряд полиплоидных культурных пшениц: 14-, 28-, 42-, а также искусственные 58- и 70-хромосомные полиплоиды. Полиплоиды устойчивее к неблагоприятным воздействиям, поэтому в экстремальных условиях они могут получить селективное преимущество. Например, на Шпицбергене и Новой Земле около 80% видов высших растений представлены полиплоидами, в Исландии — 55%. Таким образом, можно думать, что полиплоидизация — достаточно широко распространенный способ симпатрического видообразования.

Видообразование на основе хромосомных aberrаций доказано слабо. После их открытия считалось, что из-за несовпадения наборов хромосом наступают нарушения при их конъюгации. Следовательно, любая хромосомная aberrация, например добавление лишней хромосомы или крупная транслокация, должна, так же как и полиплоидия, приводить к первичной генетической изоляции. Впоследствии выяснилось, что далеко не во всех случаях хромосомные перестройки имеют значение механизмов изоляции. Например, у обыкновенной буроzubки (*Sorex araneus*) обнаружено около 30 различных кариотипов, наличие которых не влияет на скрещивание и размножение внутри популяции.

Если хромосомная aberrация препятствует скрещиванию, становится справедливым то же правило, что и при видообразовании

на основе полиплоидии. Новая форма с изменившимся кариотипом, репродуктивно изолированная от других особей, должна размножаться бесполом путем. В противном случае такую аберрацию приходится рассматривать не как механизм изоляции, а как мутацию стерильности: особь, несущая ее, погибнет, не оставив потомства. Если же подобная хромосомная перестройка не приводит сразу к репродуктивной изоляции, то, значит, не происходит и видообразования. В этом случае новое отклонение включается в генофонд популяции и в ее рамках подвергается отбору.

Можно утверждать, что все случаи репродуктивной изоляции животных на основе изменения кариотипа (числа и формы хромосом) — это случаи не первичной, а вторичной генетической изоляции, т. е. не пусковые механизмы видообразования, а результат эволюции по этим признакам самостоятельных популяций.

Таким образом, любой из прекопуляционных механизмов изоляции может служить толчком для внутривидовой дифференциации и тем самым для видообразования. Географическая изоляция при таком подходе становится в один ряд с экологической и поведенческой, т. е. оказывается следствием взаимодействия отбора на адаптацию к локальным условиям среды и отбора на изоляцию, оберегающего эту адаптацию.

Формирующаяся таким образом популяция вступает во взаимодействие с другими популяциями того же вида. Это взаимодействие включает две компоненты: межгрупповую конкуренцию и обмен генами. В зависимости от их соотношения и степени изоляции рассматриваемая популяция либо будет вытеснять соседние популяции, либо поглощать их, т. е. свойственные ей комбинации генов будут распространяться в соседних популяциях. На этой основе будут формироваться или географические подвиды, или биологические расы, например расы насекомых, приуроченные к определенному виду кормовых растений, или хронологические расы, например яровые и озимые расы у рыб и насекомых. Поскольку темпы эволюции внутривидовых группировок часто не совпадают, а в разных частях ареала направление дифференцировки может быть параллельным, возникают сложные системы группировок, к которым трудно применить термин «вид». В литературе для их характеристики все чаще применяется неопределенный термин «видовой комплекс», или просто комплекс. Один из таких сложных комплексов палеарктических гольцов (*Salvelinus*) подробно изучен К. А. Саввантовой (1982). Комплекс включает сложную систему симпатрических и аллопатрических группировок, находящихся на разных уровнях дивергенции, от локальных популяций до самостоятельных видов (рис. 44). Этот комплекс можно подразделить на три основных ствола эволюции или группы, которые автор назвала морфотипами, условно придав им ранг инфравиды (*infraspecies*): *alpinoides*, *arctoides*, *malmoides*. Ареалы этих инфравидов существенно, хотя и не полностью, симпатричны. Эти морфотипы включают систему морф — озерных, речных, глубоководных, проходных, отличающихся экологией,

морфологией и особенностями онтогенеза. На это разнообразие накладываются различия локальных группировок, причем различия этих группировок могут перекрывать различия морф.

По мере развития микроэволюционных исследований число подобных, сложных для таксономической интерпретации, случаев постепенно увеличивается. Иногда к ним применяют понятие «сетчатое видообразование», стремясь отразить этим термином пере-

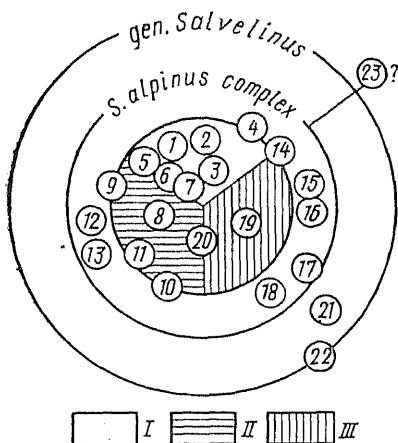


Рис. 44. Структура *S. alpinus complex* и рода *Salvelinus*: I — «альпиноидный», II — «высокоарктический», III — «мальмондный» морфотипы

Популяции: 1 — Кольского полуострова, 2 — оз. Дальнего (дельта Лены); 3 — озер Чаунской губы; 4 — р. Индиги (Чёшская губа); 5 — оз. Дальнего (Камчатка); 6 — оз. Начикинского (Камчатка); 7 — оз. Переходного (дельта Лены); 8 — озер Таймыра; 9 — глубоководного гольца Таймыра; 10 — нейвы оз. Уегинского; 11 — даватчана оз. Фролихи; 12 — куандо-чарских гольцов; 13 — оз. Эльгыгытгын; 14 — якутского гольца (дельта Лены); 15 — оз. Азабачьего (хищник); 16 — оз. Азабачьего (моллюское); 17 — озерно-речного оз. Начикинского; 18 — Каменного гольца (Камчатка); 19 — р. Камчатки, р. Анадырь, оз. Кроноцкого, Командорских и Курильских островов, бассейна Амура; 20 — гольца Таранца; 21 — *S. leucomaenis*; 22 — *S. fontinalis*; 23 — *S. (Crstivomer) namaycush* (из Савванитовой, 1982)

плетение признаков обособляющихся форм. В более строгом смысле термин «сетчатое видообразование» применяется к случаям гибридогенного видообразования, описанным у скальных ящериц (группа *Lacerta saxicola*) в Армении и у костистых рыб, главным образом у пецилиевых (*Poecilia* и *Poeciliopsis*), обитающих на юге США, и у щиповок (*Cobitis*) из Москвы-реки. В случае невыделения полярного тельца возникает диплоидная яйцеклетка, которая при оплодотворении нормальным гаплоидным спермием дает триплоидный организм. Подобные формы иногда могут размножаться путем партеногенеза или гиногенеза. Например, таким образом размножаются серебряный карась (*Carassius auratus*) и триплоидные щиповки. Однако этим жестко генетически изолированным формам для начала дробления яйцеклеток необходима активация их спермиями других видов рыб. Если активация осуществляется спермием близкого вида, то иногда происходит и оплодотворение. В результате возникает тетраплоидный вид, у которого восстанавливаются мейоз и двуполое размножение. Такой путь видообразования доказан для щиповок (Васильев, 1981). Тетраплоидные виды среди позвоночных (строго бисексуальных) организмов известны у рыб, амфибий и рептилий.

Проблема вида — одна из сложнейших проблем биологии. Представления о специфике и критериях этого уровня организации биологических систем развивались по мере накопления новых фактов во всех областях биологии. Вместе с тем концепции вида сильно зависят от методологического подхода исследователя, интерпретирующего существующие факты. Поэтому для понимания современного состояния проблемы вида важно проследить основные этапы ее исторического развития.

Впервые термин «вид» был применен Аристотелем для обозначения группы сходных между собой организмов. Однако у Аристотеля понятие «вид» носило характер логической, а не биологической категории. Вид рассматривался не как специфический уровень организации жизни, а лишь как частная категория по отношению к категории более общей — роду, причем тот же род обозначался термином «вид» при включении его в еще более широкую совокупность организмов. Аристотель, а за ним и его последователь ботаник Теофраст уже различали породы как совокупности сходных особей, более или менее аналогичные современному пониманию вида; каждая из таких совокупностей имела свое название. Вплоть до XVII в. в биологии сохранилось представление о виде, созданное Аристотелем. Сам термин «вид» (*species*, от латинского *spes* — смотреть, разглядывать) подчеркивает этот подход. Вид — это то, что можно различить, выделить.

Представление о виде как о биологической категории обязано своим возникновением Дж. Рею (1627—1705), который впервые придал этой категории значение основы биологической систематики. Согласно Рею, введшему бинарную номенклатуру, именно виды группируются в более крупные таксоны, а сами они элементарны, т. е. неразложимы. Особи объединяются в виды на основе двух фундаментальных критериев: 1) особи, составляющие вид, практически тождественны по своим морфологическим признакам; 2) особи, составляющие вид, размножаются, скрещиваясь между собой и передавая свои признаки потомкам. Таким образом, Дж. Рей начал разработку проблемы вида как проблемы биологической, однако основателем и науки систематики, и теории вида по праву считается К. Линней (1707—1778). Линней, возможно, первым сформулировал представление о виде как об универсальной, дискретной и объективно существующей в природе, т. е. реальной, категории.

Основным критерием вида К. Линней, так же как и Дж. Рей, считал морфологическое сходство особей, которые для того, чтобы быть отнесенными к одному виду, не должны отличаться друг от друга более, чем различаются дети одних родителей, а также должны воспроизводить свои признаки в потомстве. Именно устойчивость формы Линней помещал во главу угла своей концепции вида. Поскольку виды устойчивы и неизменны, они всегда четко отграничены друг от друга и элементарны. Линней был

креационистом и считал, что видов существует столько и они сохраняются такими, сколько и какими их создал творец при сотворении мира<sup>16</sup>. Дискретность и элементарность видов, т. е. наличие четких границ между далее неразложимыми совокупностями особей, доказывают, согласно Линнею, реальное существование видов в природе. Линней, проделавший колоссальную работу по систематизации и растений и животных, знал о внутривидовой изменчивости и даже пользовался термином «разновидность» — *varietes*. Однако он считал, что изменчивость всегда флюктуирует вокруг средней нормы, не создавая ничего нового, а разновидности всегда можно отнести к какому-либо виду. Поэтому дискретность видов определяется наличием хиатуса — перерыва постепенности изменения признаков, выявляющегося при сравнении близких видов.

В практической систематике теоретические взгляды К. Линнея преломлялись в так называемую типологическую морфологическую концепцию вида: отнесение данного организма к тому или иному виду основано на сличении его признаков с признаками особей, типичных для данного вида, обычно с голотипом — экземпляром, по которому вид был описан, или с идентичными ему экземплярами — паратипами. Такое сравнение с музейными образцами проводится, естественно, по внешним морфологическим признакам. Типологический морфологический подход успешно применяется до настоящего времени. Определители животных и растений составляются, как правило, по принципу дихотомического ключа, позволяющего отнести определяемую особь к тому или иному виду на основе анализа ее внешних признаков. Во всех случаях, когда систематика группы изучена еще слабо или когда материал допускает сравнение только по внешним признакам, типологический подход оказывается единственно возможным. Применяется этот подход и во всех тех случаях, когда в микросистематике используют новые категории признаков различения близких форм, такие как кариологический анализ или измерение теплоустойчивости тканей.

Только с накоплением новых фактов стало постепенно выясняться, что многие виды вовсе не столь четко отграничены друг от друга по морфологическим признакам, как это казалось при сопоставлении их на основе небольшого числа особей. Эти новые факты, послужившие основой для возникновения трансформизма — учения об изменяемости видов, требовали дальнейшего развития теории вида и поисков новых его критериев. В связи с этим ряд биологов обратили внимание на то, что если скрещивание особей внутри вида приводит к воспроизведению видовых признаков в потомстве, то скрещивание особей разных видов не дает такого результата. На этой основе крупнейший французский биолог XVIII в. Ж. Бюффон (1707—1788) сформулировал свой знаменитый критерий вида — критерий нескрещиваемости, согласно

<sup>16</sup> Лишь в конце жизни Линней склонился к тому, что путем гибридизации могут возникать новые вариации.

которому особи, дающие при спаривании плодовитое потомство, принадлежат к одному виду, а не дающие такового — к разным.

Как известно, в эксперименте (а критерий нескрещиваемости требует экспериментальной проверки) во многих случаях удается получить плодовитое потомство при скрещивании разных, особенно близких, трудно различимых морфологически, видов. Поэтому, пользуясь критерием нескрещиваемости, можно было во многих случаях искусственно избегать трудностей, связанных с отношением к тому или иному виду форм, переходных между ними: эксперименты по скрещиванию позволяли укрупнять виды и тем самым включать переходные формы в границы вида. Бюффон был трансформистом и полемизировал с Линнеем относительно неизменности видов. Однако существование видов в природе как свободно скрещивающихся совокупностей особей он признавал, называя такие совокупности породами, чему, вероятно, и способствовал гибридизационный анализ: порода — совокупность дающих нормальное потомство особей. Естественно, критерий нескрещиваемости, который многие исследователи безоговорочно применяли как универсальный критерий вида вплоть до XX в., ни в коей мере не может служить для разграничения близких видов. Мало того, разобранные выше примеры кольцевых ареалов чаек и большой синицы, как и десятки аналогичных случаев, показывают, что критерий нескрещиваемости может заставить не только объединить разные виды, но и разделить один вид на несколько более мелких группировок.

Иначе интерпретировал существование переходных форм между близкими видами ученик Ж. Бюффона Ж. Б. Ламарк. Само наличие переходных форм послужило Ламарку основой для разработки теории эволюции. Поэтому, исходя из представления об изменяемости видов, Ламарк полностью отказался от концепции их дискретности, что привело его к отрицанию реальности видов. Он писал в «Философии зоологии»: «Но все эти классификации, из которых многие так удачно придуманы натуралистами, как и их отделы и подотделы,— чисто искусственные способы. Ничего подобного, повторяю, нет в природе, несмотря на то что некоторые, с виду обособленные участки в ряду живых тел как бы дают основание для таких делений. Равным образом можно утверждать, что в действительности природа не образовывала среди своих произведений ни конкретных классов, ни отрядов, ни семейств, ни родов, ни видов, но отдельных особей, последовательно сменяющих друг друга и сходных с породившими их».

Таким образом, Ламарк, противопоставив эволюцию креационизму, противопоставил типологической концепции отрицание дискретности видов и пришел к представлению о том, что вид — это искусственная категория, придуманная для удобства инвентаризации разнообразия живой природы. Так в биологии возникла дилемма: «либо виды без эволюции, либо эволюция без видов» (Завадский, 1968), т. е. если виды неизменны, то они дискретны и поэтому реальны, если же виды исторически меняются, то они



не дискретны и как таковые в природе не существуют. Сформулированный Ламарком подход к проблеме вида получил название номиналистического: вид рассматривается как номинальная, а не реальная категория.

Теория Ж. Б. Ламарка не была признана современниками. Поэтому вопрос о виде как исторически возникшей и изменяющейся совокупности организмов был поставлен лишь Ч. Дарвином. Во второй главе «Происхождения видов...» Дарвин писал: «Термин «вид» я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения группы особей, близко между собой схожих, и не существенно отличающимся от термина «разновидность», обозначающего формы, менее резко различающиеся в своих признаках». Это высказывание и ряд аналогичных позволили некоторым исследователям обвинить Дарвина в отрицании реальности вида. Так, Э. Майр одной из посылок своей монографии «Зоологический вид и эволюция» (1968) избрал утверждение, будто Ч. Дарвин отказался от представления о реальности вида. Прочитав только что приведенное высказывание Дарвина, Майр пишет: «Уничтожив вид как конкретную естественную единицу, Дарвин искусно ликвидировал проблему увеличения числа видов. При ретроспективном взгляде становится понятным, что неудача Дарвина, так же как и антиэволюционистов, была в значительной степени результатом непонимания истинной природы вида. Поэтому крайне важно провести беспристрастное исследование критериев вида, его характеристик, концепций и определений». Эти же взгляды Майр высказывает в своей книге «Популяции, виды и эволюция» (1974).

Что касается проблемы увеличения числа видов, то именно этот процесс объясняет дарвиновская схема дивергенции, и более универсального объяснения до сих пор еще не дано. Относительно взглядов Дарвина на реальность вида можно привести еще одно его высказывание из четвертой главы «Происхождения видов...»: «Подводя итог сказанному, я полагаю, что виды делаются чем-то обладающим вполне определенными границами и вообще не представляют собой неразрешимого хаоса нечувствительно изменяющихся и сплетающихся звеньев». В одном из писем к своему другу, ботанику Дж. Гукеру, Ч. Дарвин, обсуждая вопрос о реальности вида, заметил: «Как будто кто-нибудь сомневается в их (видов.— А. С.) временном существовании». Из этих высказываний следует, что Дарвин вовсе не отрицал реальности видов как исторических общностей организмов и, главное, не решал проблему реальности вида по схеме Линнея — Ламарка: ни на одном этапе своего развития виды не представляют хаоса переходных форм, но существуют они временно, и поэтому трудно четко разграничить вид и разновидность — этап формирования нового вида.

Теория эволюции не могла не поставить вопрос об элементарной группировке особей в природе, каковой до Дарвина и считался вид, который оказался изменяющимся и состоящим из разновидностей, также изменяющихся. Над систематикой же про-

должала довольств. линнеевская догма об элементарности видов. Поэтому, когда выяснилось, что вид обладает сложной структурой, потребовалось найти внутри него элементарную систематическую категорию.

В 1873 г. Д. Жорданом было создано учение об элементарных видах. Этот ботаник изучал *Erophlia verna* — крупку весеннюю, которая представляет собой почти облигатного самоопылителя. Клонир. популяцию, Жордан достаточно легко получил около 300 линий со стабильными морфологическими признаками, далее не расщеплявшихся и, следовательно, элементарных. Эти линии были названы им истинными, или элементарными, видами.

С развитием генетики в теоретической систематике начала XX в. возникло течение жорданизма. Методы клонирования и инбридирования позволяли получать мало изменчивые и нерасщепляющиеся группировки, которые считались элементарной единицей таксономии. В результате развития подобных исследований сформировалось представление о двух типах видов: 1) истинном элементарном (далее неделимом) виде — жорданоне (*euspecies*); 2) сборном, содержащем разновидности виде практической систематики — линнеевском виде, или линнееоне (*conspecies*).

Как видно, четкая и диалектическая позиция Ч. Дарвина не была принята, и к началу XX в. теория видов незначительно продвинулась вперед. Вопрос о реальности вида решался по старой схеме: если виды элементарны и дискретны, то они реальны; если виды постепенно меняются в процессе эволюции, то они не дискретны и искусственны. Это, казалось бы, неразрешимое противоречие привело к многочисленным попыткам вообще отказаться от термина «вид», продолжавшимся вплоть до 40-х гг. нашего века. Даже Дж. Хаксли в своей известной работе «Эволюция. Современный синтез» (1942) предлагал заменить термин «вид» на серию терминов, отражающих разные этапы видообразования. Однако изучение видов в природе продолжалось, и развитию теории вида во многом способствовали экологические и биогеографические исследования.

Основателем биогеографического подхода к проблеме вида надо, вероятно, считать С. И. Коржинского (1892), который сформулировал представление о географической приуроченности видов. Правда, Коржинский отказался от самого термина «вид», заменив его термином «раса» (*proles*). Однако расы Коржинского по объему практически соответствовали линнееону — политипическому виду с подвидами. Основным критерием для различения рас он считал отношения их на местности: наличие переходных (гибридных) зон между викарирующими (замещающими друг друга) в пространстве формами говорит о их единстве; отсутствие гибридных зон, т. е. четкость географических границ, — о самостоятельности рас.

Ученик С. И. Коржинского, В. Л. Комаров, также считал пространство, географический критерий, основой для различения видов. Последовательно выступая против типологической концеп-

ции вида, В. Л. Комаров (1911) также начал с попытки ввести термин «раса», однако вскоре вернулся к общепринятому наименованию и к признанию реальности вида. В 1927 г. он писал: «Вид — это морфологическая система, помноженная на географическую определенность». Представление о виде как морфологической системе уже подразумевает отказ от поисков элементарных видов. Аналогичные взгляды высказывали в начале XX в. многие исследователи, занимавшиеся изучением видов в природе и приходившие к выводу о реальном существовании внутривидовых группировок. Однако основоположником концепции политического вида, представляющего собой систему подвидов, каждый из которых занимает определенную область в пределах видового ареала, считается С. П. Семенов-Тянь-Шанский. В статье «Таксономические границы вида и его подразделений» (1908) он первым подошел к анализу проблемы с чисто эволюционных позиций, рассматривая вид как систему, не только возникающую, но и непрерывно развивающуюся, т. е. дифференцирующуюся. Именно как дифференцирующаяся система вид не может не включать в себя различные, иерархически соподчиненные группировки. Вид превращается в сложную систему, в которой подвид (разновидность, по Ч. Дарвину) представляет собой лишь этап нового видообразования, по выражению С. П. Семенова-Тянь-Шанского, «состояние вида до полного отщепления от ствола родоначальной формы».

Рубеж XIX—XX вв. характеризуется обострением противоречий в трактовке вида. С одной стороны, биогеография и практическая систематика требовали признания сложности структуры вида в природе; с другой стороны, результаты экспериментальных исследований приводили к отрицанию реальности линнеона, постулируя жорданон как элементарную надындивидуальную систему.

Потребовалось почти три десятилетия напряженных исследований, прежде чем Н. И. Вавилов (1931) смог показать, что жорданон (*euspecies*) не представляет собой реально существующего в природе сообщества организмов. Н. И. Вавилов в статье «Линнеевский вид как система» (1931) писал, что внутривидовое разнообразие определяется не только незавершенностью процессов становления вида (понимание разновидности как этапа видообразования), но и выработавшейся в процессе эволюции адаптацией вида к экологической неоднородности среды обитания. Поскольку внутривидовые группировки адаптированы по-разному и различно реагируют на одни и те же внешние воздействия, весь комплекс подчиненных целому — системе вида — внутривидовых форм и группировок обеспечивает саму возможность его существования на данной, всегда неоднородной, территории в колеблющихся условиях среды.

В этой же работе Н. И. Вавиловым выдвинута концепция, согласно которой доказательством реальности вида должна служить не его элементарность, а участие в процессах, протекающих в биосфере. Таким образом, Н. И. Вавилов первым сформулировал представление об адаптивности внутривидового разнообразия, ко-

торое не только служит основой и этапом видообразования, но одновременно и препятствует процессам эволюционной дифференциации видов, так как повышает их гомеостатичность — устойчивость в колеблющихся условиях среды.

Концепция Н. И. Вавилова опередила современное ему состояние теории вида. Взгляды Н. И. Вавилова были в значительной степени забыты, а теория вида продолжала развиваться по пути попыток однозначного решения дилеммы — дискретность или изменяемость видов. Еще в 1940 г. в книге «Учение о виде у растений» В. Л. Комаров, подчеркивая (но не аргументируя) реальность видов, писал, что «вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ». Мало того, В. Л. Комаров полемизировал с Н. И. Вавиловым по поводу трактовки вида как системы.

Из обзора истории развития представлений о биологическом

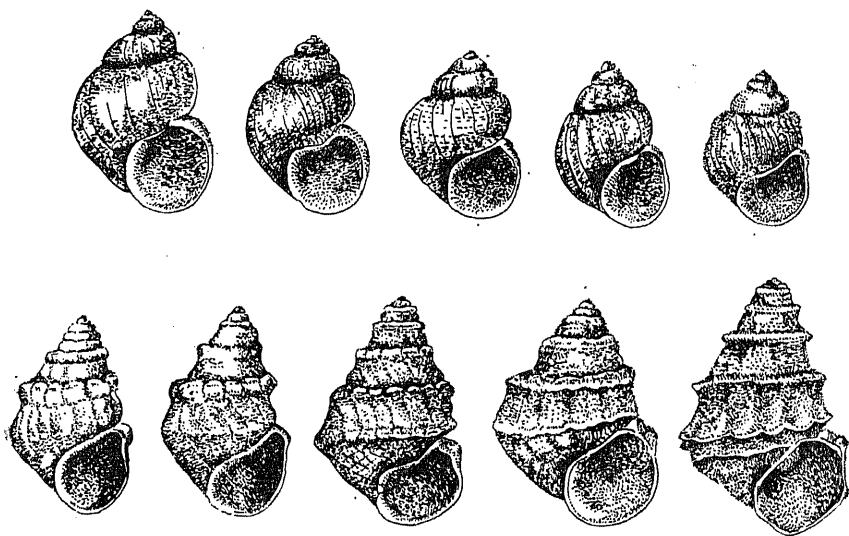


Рис. 45. Исторический ряд изменений раковины палудин от *Viviparus neumayri* до *V. hoernesii* из плиоценовых озерных отложений Славонии (Австрия) (из Шмальгаузена, 1969; по Неймайру, 1911)

виде следует, что в интерпретации его как дискретной совокупности популяций существует объективное затруднение, которое обусловлено непрерывностью процесса эволюции. Поскольку новые формы жизни возникают в ходе адаптивных преобразований популяций, в чреде поколений, провести объективную границу между видами, последовательно сменяющими друг друга во времени, невозможно. На рис. 45 изображен ряд изменения раковины *Paludina (viviparus) neumayri*. Конец этого ряда ископаемых ра-

ковин соответствует *Paludina (viviparus) hornesi*, ныне обитающей в Южном Китае. Провести границу между *P. neumayri* и *P. hornesi* можно лишь условно.

Вопрос о том, как избежать неопределенности границ исходного и дочернего видов, решается по-разному. Все теории, признающие скачкообразное, сальтационное видообразование, предполагают, что граница между ними соответствует скачку, т. е. ускорению эволюционного процесса. Крайним выражением и одновременно первой по времени создания сальтационной теорией явилась мутационная теория эволюции Г. де Фриза. Если новый вид возникает посредством единичной мутации, то граница между видами соответствует границе между родителями и их мутантными потомками.

Новейшая теория сальтационного видообразования принадлежит Гулду и Элдриджу (Goold, Elderege, 1978) и названа авторами теорией прерывистого равновесия. Согласно этой теории, виды в природе существуют в стационарном состоянии до тех пор, пока находятся в равновесии со средой. Действительно, у млекопитающих, по подсчетам Дж. Симпсона, продолжительность существования вида составляет от 0,5 до 5 млн. лет. Когда равновесие нарушается, происходят усиление отбора и быстрое (за сотни поколений) видообразование. Новый вид снова может долго существовать в равновесии со средой и не изменяться. Теория прерывистого равновесия подвергается резкой критике, так как не учитывает данных о постепенном видообразовании и частично основана на неверных данных, обусловленных неполнотой палеонтологической летописи.

Вместе с тем полностью отрицать ускорение эволюции формирующихся видов и достижения ими нового состояния стабилизации было бы неверно. Виды действительно могут неопределенно долгое время оставаться неизменными, что само по себе подразумевает широкий диапазон изменения темпов видообразования. Недостатком теории прерывистого равновесия является ее односторонность, абсолютизация лишь одного типа видообразования. Майр и другие сторонники биологической концепции вида решают вопрос о видообразовании во времени иначе. Они отказались считать видами последовательно сменяющие друг друга во времени формы жизни. Вслед за Симпсоном Майр назвал эволюцию, подобную эволюции *Paludina neumayri*, филетической эволюцией, эволюцией без дивергенции (см. гл. 11). Видообразование же, согласно Майру, это всегда возникновение двух или более сестринских видов от одного исходного. Только в этом случае можно оценить степень изоляции дивергирующих систему популяций. Такой подход представляет собой, по сути дела, отказ от решения проблемы вида во времени. Дело в том, что дивергенция сестринских группировок, заканчивающаяся видообразованием, не что иное, как две (или более) филетические эволюции, каждая из которых начинается исходным и кончается одним из дочерних видов. Проблема границ видов во времени не решена. На прак-

тике палеонтологи приурочивают границы видов или надвидовых таксонов к перерывам палеонтологической летописи (рис. 46).

Выделение группировки и возведение ее в тот или иной таксономический ранг становятся тем более объективными, чем глубже и всесторонне она исследована, когда анализируются не только морфологические, но и все остальные признаки. Необходимость сделать систематику возможно более объективной обусловила появление биологической концепции вида. Основные положения этой концепции сформулированы Э. Майром (1968) в трех пунктах: 1. «Виды определяются не различием, а обособленностью». Принадлежность к тому или иному виду устанавливается не по степени уклонения признаков данной особи от типовой формы, а по наличию перерыва постепенности (дискретности, хиагуса) и тем самым генетической самостоятельности; 2. «Виды состоят не из независимых особей, а из популяций»; 3. «Популяции одного вида репродуктивно изолированы от популяций других видов». Решающим критерием служит не невозможность межвидового скрещивания, а наличие изоляции в природных условиях.

Таким образом, «виды — это группы скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп» (Майр, 1974).

Биологическая концепция, несомненно, огромный шаг вперед в развитии теории вида. Она требует изучения механизмов изоляции, анализа как можно большего количества признаков вида, в том числе его положения на местности и характера взаимодействия с соседними группировками, т. е. популяционно-генетического анализа. Биологическая концепция, таким образом, позволяет объективно выделять виды как репродуктивные сообщества, представление о которых было высказано еще Дж. Реем. Тем не менее эту концепцию нельзя считать универсальной. Применение ее встречает очень много трудностей, признаваемых и самим Э. Майром.

Во-первых, данную концепцию нельзя применить для выделения видов с бесполом размножением, самооплодотворяющихся и партеногенетических. У таких организмов обычно имеются хорошо различимые клоны, каждый из которых берет начало от одного индивида. В зависимости от степени различий клоны могут определяться как различные виды, но система подобных клонов, или линий, выделяемых в качестве вида практической систематикой с позиций биологической концепции, не вид, поскольку не представляет собой репродуктивное сообщество. Во-вторых, очень существенный недостаток биологической концепции вида состоит в том, что она совершенно неприменима к вымершим формам. В палеонтологии невозможно установить наличие репродуктивной изоляции.

Критерий репродуктивной изоляции принципиально неприменим для установления границы между исходным и дочерним видами.

Потребности практической систематики, вынужденной в каж-

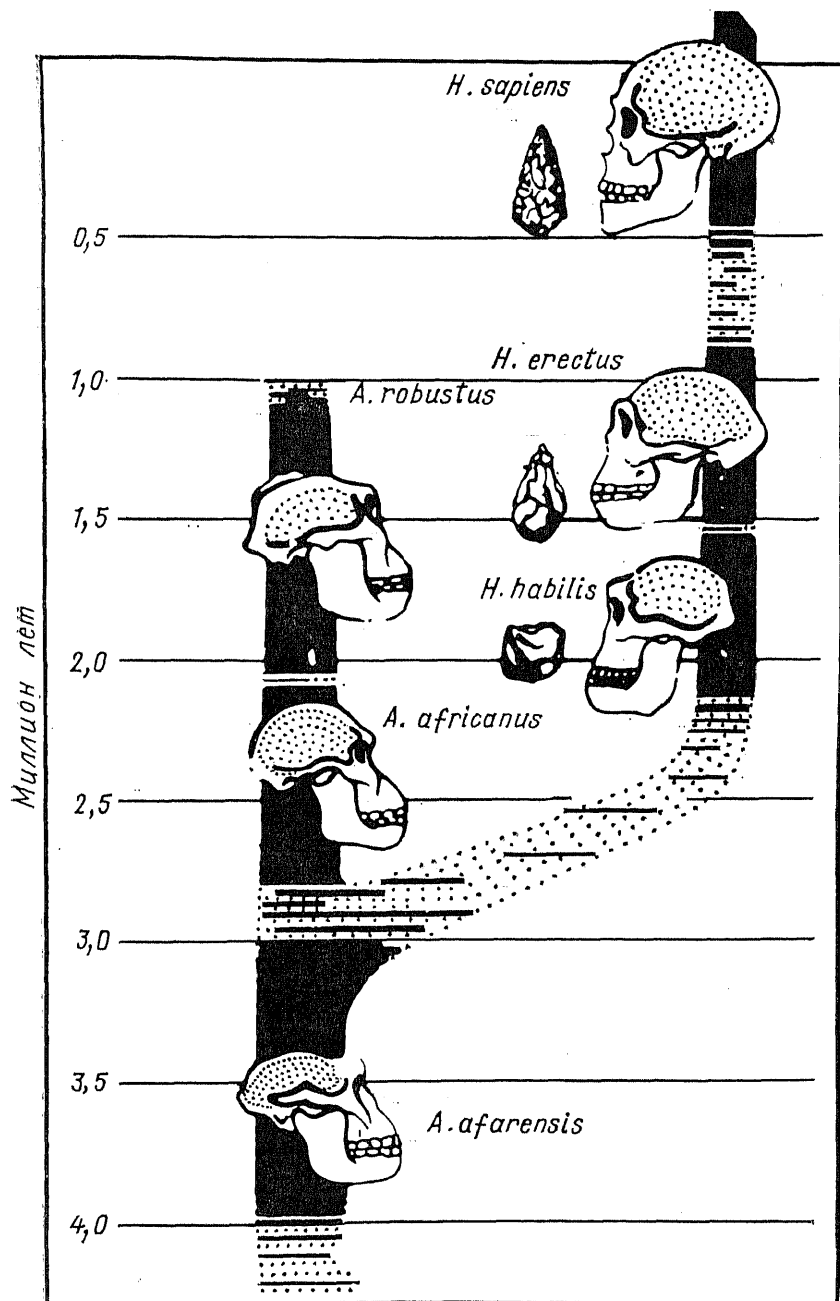


Рис. 46. Родословное дерево африканских гоминид. Темный фон — время распространения по датированным находкам, светлый фон — перерывы в геологической летописи (из Джохансона, Иди, 1984)

дом конкретном случае решать вопросы, остающиеся без ответа в рамках биологической концепции вида, обусловила дальнейшее развитие той концепции, которая выше названа политипической, а Майром (1968) — морфологической.

В основе этой концепции лежит представление о дискретности видов в природе, устанавливаемой по наличию хиатуса (*hiatus* — щель) — перерыва в постепенности изменения признаков сравниваемых сестринских группировок.

Дискретность признаков может быть обусловлена разными причинами: 1) дискретным расщеплением по моногенным признакам; 2) дискретностью стадий индивидуального развития; 3) дискретным половым диморфизмом; 4) дискретными адаптивными модификациями; 5) дискретностью различий по полигенным признакам. Лишь последний тип дискретности, коррелированный с генетической замкнутостью вида как репродуктивного сообщества, служит основой выделения видов. Первоописание видов по единичному или немногочисленным экземплярам неоднократно оказывалось причиной ошибочного их выделения, что и послужило основой критики морфологической концепции вида сторонниками биологической.

Так, два вида жуков-слоников (*Curculionidae*) — *Chlorophanus viridis* L. и *Chlorophanus graminicola* Gill. — оказались всего-навсего формами единого вида. Там, где эти формы сосуществуют, они свободно скрещиваются и в их потомстве постоянно выщепляются зеленая (*viridis*) и серая (*graminicola*) формы. Выделение в качестве самостоятельных видов стадии онтогенеза можно проиллюстрировать описанием в качестве самостоятельных видов *Ambystoma mexicanum* и ее неотенической личинки — аксолотля (с. 88—89). Примером выделения как самостоятельных видов дискретных модификаций может служить *Vanessa levana-prorsa* (с. 18). Случай описания в качестве самостоятельных видов самцов и самок форм с выраженным половым диморфизмом автору не известны, но они возможны. Таким образом, основой морфологической концепции служит лишь дискретность по признакам, определяемым полигенно. Как было сказано выше, именно такие признаки чаще других служат основой адаптации.

Подобный подход, естественно, не избавляет от необходимости анализировать все доступные исследователю особенности изучаемых группировок, в том числе и изоляцию. Однако он позволяет не считать разными видами два подвида бурого медведя; *Ursus arctos arctos*, населяющего лесную зону Евразии — от Пиренейского полуострова до Восточной Сибири, и *Ursus arctos caucasicus*, населяющего Кавказ и изолированного зоной степей от предыдущего подвида. Морфологическая концепция, таким образом, представляет собой результат обобщения эмпирических данных о свойствах обособливающих группировок.

Предполагается, что причиной дискретности группировок видового ранга является стабилизирующий отбор, формирующий сбалансированные системы онтогенеза. Невозможность поддержа-



ния этой сбалансированности и приводит к дискретности фенотипического облика обособливающих видов. Постепенность нарастания обособленности дочернего таксона как нельзя более ярко отражает дробная система иерархии малых таксонов. Она частично рассмотрена при обсуждении проблемы единицы эволюции, и сейчас приведем краткую схему. Над эволюционирующей как единое целое относительно панмиктической локальной популяцией стоит система подобных популяций. Если эта система занимает часть видового ареала, викарирует по отношению к аналогичным системам и достаточно четко выделяется по своим признакам, можно считать ее подвидом — географическим или в случае аллохронной симпатричной группы — чисто экологическим. Подвиды также постепенно обособливаются и могут превратиться в полувида (*semispecies*). Группу, образованную полувидами, трудно считать видом, Б. Ренш (1934) называл такую группировку кругом рас (*Rassenkreis*), Е. Штреземан (1936) — кругом форм (*Formenkreis*); К. М. Завадский (1968) предлагает называть ее надвидом (*superspecies*). Примером этого этапа дифференциации вида может служить *Parus major*. Дальнейшая дифференциация приведет к образованию групп близких видов, которые можно объединить в подсекцию. Следующая ступень таксономической иерархии — секция, затем подрод и, наконец, род.

Отсюда ясно, что в современной эволюционной систематике вопрос о границах вида ставится иначе, чем это делали систематики додарвиновского периода или жорданисты. Основная задача систематики не различение близких видов, а выделение той грани, до которой данную группировку необходимо рассматривать как подвид и по другую сторону которой ее следует считать вновь возникшим самостоятельным видом. Критерий репродуктивной изоляции — основное требование биологической концепции — и есть попытка решить эту задачу: пока группировка не изолирована, она часть репродуктивного сообщества исходного вида, после достижения изоляции — уже новый вид, самостоятельное репродуктивное сообщество.

Как же решается вопрос о реальности видов? Обособление нового вида начинается с популяции, поэтому дочерний таксон представляет собой некую общность по происхождению, он исходно объединен унаследованным от предков комплексом адаптаций. Эту сторону реальности вида, как показано выше, подчеркивали и С. П. Семенов-Тянь-Шанский и В. Л. Комаров. Обособляющаяся популяция характеризуется также наличным типом организации генома и тем самым — типом онтогенеза. Общность организации генома определяет потенциальные возможности преобразования данной группировки, а конкретные условия среды — направление преобразования. В результате формирующийся вид постепенно не только обособливается, т. е. становится репродуктивно изолированным, но и адаптируется к специфическому комплексу условий среды, занимает собственную экологическую нишу, что обеспечивает возможность его существования на данной территории. По-

сколько все популяции вида занимают одну и ту же видовую экологическую нишу, они все взаимозаменяемы.

После второй мировой войны во многих городах Западной Европы сформировались городские популяции черного дрозда, которые гнездились на бульварах и в парках. Молодых птиц, окольцованных в городских популяциях, впоследствии отлавливали также в крупных городах, в сельских же местностях существуют свои популяции черного дрозда. Кроме биотопической изоляции здесь наблюдаются также и поведенческие различия. Однако при снижении численности городских популяций, например при гибели части парижской популяции в 1967 г., восстановление происходит за счет иммиграции дроздов из сельской местности (в данном примере — из окрестностей Парижа). О взаимозаменяемости популяций одного вида свидетельствуют все случаи реакклиматизации хозяйственно ценных видов, например бобра, соболя, зубра и т. д. Популяции вида, уничтоженного на данной территории, могут вновь ее заселить, поскольку экологическая ниша этого вида осталась свободной.

Популяции разных видов не могут заменить друг друга, они либо сосуществуют, занимая разные экологические ниши, либо вытесняют одни других. И то, и то часто наблюдается при акклиматизации видов из других фаун, если акклиматизирующиеся виды занимали ниши, сходные с нишами видов-аборигенов. Например, акклиматизация американской норки в СССР привела к сокращению численности европейской норки, которую первый вид вытеснил на основе конкуренции за пищу и убежища. Акклиматизация дальневосточного лосося — горбуши — в европейской части СССР, напротив, не вызвала снижения численности европейского лосося — семги. Оба вида сосуществуют на одной территории.

Взаимозаменяемость популяций — одно из важнейших доказательств реальности вида в природе. Как отмечено выше, внутривидовое разнообразие популяций имеет значение не только как адаптация каждой популяции к конкретным условиям среды, но также и как адаптация вида целиком в пределах его ареала. Сколь бы ни были жестоки условия среды, сколь бы ни была высока неизбежная элиминация, часть популяций выживает, и впоследствии за счет этих популяций численность и ареал вида восстанавливаются. Таким образом, вид — вполне реальная категория, поскольку занимает свое место в круговороте веществ и энергии в биосфере, свою экологическую нишу.

Вид не только реальный компонент биосферы, он еще представляет собой интегрированную систему. Создатели биологической концепции вида (Дж. Хаксли, 1942; Добжанский, 1951, 1970; Кейн, 1951; Майр, 1957, 1968) не рассматривали интегрированность вида, но признание ее прямо вытекает из представления о виде как о репродуктивном сообществе. Определение вида в качестве генетически замкнутой системы подразумевает два обстоятельства: унаследованную от предков общность видоспецифиче-

ских генов и поддержание этой общности через обмен генами между популяциями.

Обмена генами между популяциями не происходило бы, если бы не существовало экологических, физиологических, биохимических и поведенческих механизмов, благодаря которым особи одного вида могут опознать друг друга. Эти механизмы и интегрируют вид, регулируя одновременно численность и плотность населения на данной территории. Однако наиболее четко интегрированность вида проявляется в наличии межорганизменных корреляций, конгруэнций (с. 99) — видовых приспособлений, зачастую бесполезных или даже вредных для отдельной особи, но полезных виду как целому. Конгруэнции вырабатываются в процессе межвидовой борьбы за существование, в результате которой вид интегрирует в целостную систему.

Приведенные факты, очевидно, доказывают реальность вида в каждый данный момент времени, несмотря на непрерывность процесса эволюции, процесса преобразования популяций. Именно так и формулировали представление о реальности вида Ч. Дарвин (1859) и вслед за ним Н. И. Вавилов (1931).

Итак, реальность вида доказывается, во-первых, унаследованной от исходной популяции общностью организации; во-вторых, экологической общностью всех его популяций, которая проявляется в их взаимозаменяемости; в-третьих, его целостностью, интегрированностью за счет межорганизменных связей. Признание эволюции означает отказ от линнеевской трактовки вида. Доказательства реальности вида отвергают и номиналистические представления. Таким образом, остаются два возможных решения вопроса о критериях вида: 1) виды возникают не плавно и постепенно в ходе эволюции, а за счет внезапного, на протяжении одного поколения, скачка; 2) виды постепенно обособляются по ходу эволюции, и подвид, став новым видом, приобретает новое качество: эта концепция также подразумевает скачок, перерыв постепенности, но не во времени или признаках, а в обособленности данного вида от всех других.

Поскольку сальтационное видообразование не доказано, можно считать, что виды постепенно преобразуются в ходе эволюции. Основываясь на этих представлениях, рассмотрим более подробно проблему критериев вида. Для наглядности критерии вида можно разделить на первичные, прямо отражающие эволюционную обособленность изучаемой группировки, и производные, показывающие лишь степень отклонения от исходной или сестринской формы. Среди первичных критериев различают эволюционный, генетический, экологический и географический.

*Эволюционный критерий вида.* Вид представляет собой единое целое до тех пор, пока все составляющие его популяции эволюционируют взаимосвязано, т. е. обмениваясь генами и взаимно обуславливая существование друг друга. Когда эта единая система популяций распадается в процессе дивергенции, образуется несколько таких систем взаимосвязанных популяций, которые

можно считать разными видами. Эволюционный критерий вида (Шмальгаузен, 1946) заключается в единстве эволюционной судьбы вида как системы популяций. Т. Добжанский (1951) изобразил это положение следующей схемой (рис. 47). При дивергенции сначала образуются два подвида, впоследствии обособляющиеся как виды.

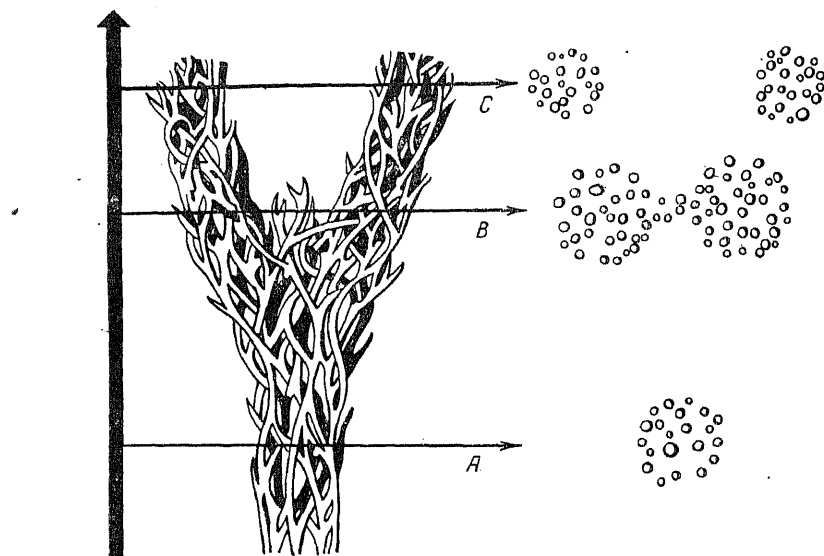


Рис. 47. Схема видообразования.

Сплетение веточек, каждая из которых изображает популяцию, отражает дивергенцию сестринских видов. В момент времени А — вид един, в момент времени В — образовались два четко обособленных подвида, в момент времени С — два самостоятельных вида (из Сковрона, 1968; по Добжанскому, 1951)

Этот критерий применим в тех случаях, когда удастся достаточно полно проследить процесс дивергенции. Но в случаях филетической эволюции, а также при изучении преобразований какой-то отдельной группировки пользоваться этим критерием невозможно: единство эволюционной судьбы популяций вида нарушено не будет, но вид, преобразуясь по мере изменения среды, станет другим.

*Генетический критерий вида.* Вид представляет собой генетически замкнутую, репродуктивно изолированную систему, состоящую из генетически открытых подсистем — популяций. Как уже указывалось, репродуктивная изоляция — основное положение биологической концепции вида. Популяции одного вида обмениваются или хотя бы потенциально способны обмениваться между собой генами. Потенциальная способность обмена генами — важная оговорка, сделанная Э. Майром (1968). Она позволяет охва-

тить виды с разорванными ареалами. Например, хвостатая амфибия гигантский скрытожаберник обитает в северо-восточной части Китая и в Японии, голубая сорока встречается на Пиренейском полуострове и на Дальнем Востоке, обыкновенный выюн — в Европе и на Дальнем Востоке. Понятно, что в естественных условиях обмена генами между популяциями, живущими в разных частях ареала, не происходит и, следовательно, практическое применение критерия репродуктивной изоляции в данном случае невозможно.

Этот критерий страдает теми же недостатками, что и эволюционный, главный из которых — принципиальная невозможность его применения в случаях филетической эволюции. Недаром Э. Майр (1968, 1974) отказывается рассматривать филетическую эволюцию, т. е. процесс преобразования вида во времени (без дивергенции), как видообразование. Действительно, применить критерий репродуктивной изоляции или единства эволюционной судьбы вида к двум популяциям, из которых одна представляет собой потомство другой, невозможно. Однако обособление вида в процессе дивергенции — такое же преобразование во времени. Образно говоря, дивергенция — это две или больше ветви филетической эволюции от одного корня.

*Экологический критерий вида* позволяет выделять виды на основании анализа различий их экологических ниш. Он дает возможность сравнивать и две одновременно существующие группировки, и два вида, последовательно сменяющих друг друга. В экологии этот критерий формулируется как «правило ниш», предложенное впервые Г. Ф. Гаузе (1934), согласно которому два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу на данной территории. Видовая экологическая ниша, характеризующая весь комплекс адаптаций данного вида, позволяет отличить его от другого вида (с. 77). Экологический критерий позволяет также установить грань между подвидом и видом: подвид еще занимает экологическую нишу предкового вида, а новый вид переходит в другую экологическую нишу. Процесс освоения новой ниши может идти долго, но принципиальное различие между видом и подвидом заключается в том, что это не временной, а качественный скачок. С. С. Шварц (1969) подчеркивал, что при превращении подвида в вид происходит смена уровней адаптации.

Представление о том, что среда, т. е. экологические ниши в природе, постоянно меняется, не может служить возражением против экологического подхода. Вселяется ли вид в свободную экологическую нишу, т. е. приспосабливается к ней по мере вселения, или же он преобразуется по мере изменения среды в ходе геологической сукцессии, — в любом случае его ниша изменяется. Однако на практике сложность экологических связей биogeоценозов крайне затрудняет применение экологического критерия, что и породило довольно значительное число работ, оспаривающих правило Гаузе.

*Географический критерий вида* очень близок к экологическому. Он подчеркивает как ограниченность видового ареала (т. е. доступных виду экологических условий), так и само наличие территории, на которой вид оказывается адаптированным. Ограниченность ареала свидетельствует о существовании дискретного комплекса экологических условий (экологической ниши), к которым вид приспособлен. Поэтому, вероятно, справедливо объединение экологического и географического критерия вида в единый эколого-географический критерий.

Используя четыре рассмотренных критерия вида в совокупности, можно определить вид как систему, способную сосуществовать на данной территории симпатрично и синхронно с другими такими же системами. Это представление вполне соответствует концепции одномерного вида, отвергаемой Э. Майром (1968) на том основании, что в разных частях ареала экологическое, организационное и генетическое своеобразие одного и того же вида может быть разным. Это действительно так, внутривидовая дифференциация идет непрерывно. В то же время само наличие определенных границ ареала вида указывает на существование экологической специфики вида, даже когда мы можем ее обнаружить. Поэтому до сих пор наиболее правильна концепция вида, предложенная Н. И. Вавиловым (1931), гораздо более биологическая, чем «биологическая» концепция Э. Майра. Н. И. Вавилов писал: «Линнеевский вид, таким образом, в нашем понимании,— обособленная, сложная, подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом».

Однако пользоваться первичными критериями вида на практике если и можно, то во всяком случае трудно. Даже географический критерий часто оказывается трудно применимым, поскольку границы ареалов многих видов так расплывчаты, что установить их практически невозможно. В тех случаях, когда подвиды уже хорошо обособились, анализ ареала не нужен. Исследовать же экологию вида настолько, чтобы иметь возможность судить о специфичности видовой экологической ниши,— задача крайне трудная, как и установление существования репродуктивной изоляции, особенно при наличии гибридных зон, или, напротив, у видов с разорванным ареалом. Поэтому на практике используют другие признаки вида, которые можно назвать производными критериями.

При рассмотрении адаптации как явления были предложены две ее трактовки: экологическая — адаптация как изменение, дающее выигрыш в борьбе за существование; и морфофизиологическая — адаптация как совершенствование осуществления той или иной функции. Исходя из этого своеобразие видовой ниши можно анализировать опосредованно через своеобразие организации, не занимаясь подробными экологическими исследованиями. Этот подход также имеет ряд недостатков, поскольку полный анализ организации невозможен так же, как и полное экологическое исследование. Обычно рассматривают отдельные признаки, которые

показывают не степень обособленности вида, а степень различия между сравниваемыми группами.

Другими словами, все производные критерии основаны на выявлении хиатуса. Наличие хиатуса, т. е. перерыва постепенности изменения признака, свидетельствует о видовом ранге таксона, так как указывает на его дискретность. Подвиды связаны между собой переходами, они не дискретны; это прямо следует из дарвиновской схемы дивергенции. Хиатус можно выявить, сопоставляя те или иные признаки организации сравниваемых групп.

*Морфологический критерий вида* основан на анализе морфологических (обычно внешних) различий. Это единственный критерий, применимый в палеонтологии, он позволяет судить о степени преобразования, т. е. сравнивать и современные формы, и предков с потомками. Однако степень различия признаков лишь частично характеризует степень обособленности. Морфологические признаки близких видов перекрываются, поэтому часто выделение видов по ним достаточно произвольно. Так, предлагалось считать видами группировки, трансгрессия признаков которых составляет не более 10%. Кривые распределения признаков у близких видов, естественно, перекрываются, и понятно, что 10%-ное перекрывание выбрано произвольно.

Неприменим морфологический критерий и при выделении так называемых видов-двойников, т. е. видов, дивергенция которых происходила не по признакам, используемым в качестве диагностических для данной группы. Виды-двойники представляют собой замкнутые репродуктивные сообщества, почти не различающиеся по внешним признакам. Естественно, что в природе встречаются все ступени обособленности видов по их морфологии, поэтому попытка выделить договорный критерий — 100%-ной или 15%-ной трансгрессии — неудачна.

В дополнение к морфологическому разработано несколько критериев. Все они применимы лишь в тех случаях, когда определенный признак не сильно варьирует внутри вида и по нему отсутствовала дивергенция.

*Иммунологический критерий вида.* Выделение видов производится по серологическим тестам. Например, по реакции коагпреципитации с тестовым антигеном можно установить степень родства двух сравниваемых выборок организмов. Впоследствии выяснилось, что эти тесты показывают не только видо-, но в основном индивидоспецифическую реакцию белков. Однако этот прием с успехом применяется в дополнение ко всем другим как способ разграничения групп, трудно различаемых другими методами.

*Кариологический критерий вида.* Выделение видов производится на основании сравнения кариотипов особей или выборок особей из различных группировок. В ряде случаев анализ хромосомных перестроек позволяет определить наличие репродуктивной изоляции и разделить виды-двойники.

Так, с помощью кариологического анализа было доказано, что раннее считавшийся единым вид обыкновенной полевки (*Microtus*

*arvalis*) на самом деле представляет собой пару видов-двойников *Microtus arvalis* и *Microtus subarvalis*, один из которых имеет 46 хромосом, другой — 54. Правда, впоследствии оказалось, что эти виды различаются еще и по строению копулятивных органов самцов.

Метод электрофореза белков позволяет определять видовую принадлежность по картам электрофоретических фракций белков. Попытка использования этого метода обосновывалась тем, что конформационные и другие свойства белков, от которых зависит их электрофоретическая подвижность, должны отражать генотипическое своеобразие организма. Если принимать схему один ген — один белок, различия прямо должны отражать степень дивергенции генотипов. Однако различия по одному белку далеко не всегда отражают степень дивергенции целостных организмов. Электрофоретические методики широко применяют для изучения внутривидовой генотипической изменчивости и редко используют для обоснования видовой ранга изучаемой группы.

Геносистематика представляет собой метод, заключающийся в сравнении видов на основании исследований комплементарности их ДНК. Для вирусов и микроорганизмов это наиболее удобный и почти единственный объективный способ выделения видов. У высших организмов данный метод выявляет своеобразие нуклеотидных последовательностей, что далеко не всегда соответствует степени дивергенции и видовой обособленности. Так, транслокация и инверсии могут снижать комплементарность нуклеотидной цепочки, никакого значения для репродуктивной изоляции эти мутации иметь не будут и тем более не будут характеризовать степень дивергенции.

Итак, теоретически разработанные критерии вида далеко не всегда применимы на практике. Абсолютного критерия вида, применимого во всех случаях, не существует. В каждом конкретном случае необходимо пользоваться всеми доступными критериями и тестами, позволяющими более или менее обоснованно судить о ранге группировок, т. е. обоснованно доказать или опровергнуть ее дискретность.

Виды, несомненно, представляют собой реально существующие замкнутые репродуктивные сообщества. Все организмы принадлежат к тому или иному виду, но практическое определение принадлежности особи к определенному виду крайне затруднительно.

## Глава 6

### СООТНОШЕНИЕ МИКРОЭВОЛЮЦИИ И МАКРОЭВОЛЮЦИИ

#### ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

Любые факторы, влияющие на экологию популяции, и любые факторы, влияющие на генотипы составляющих ее особей, влияют



и на эволюцию. Различных факторов, влияющих на эволюцию, много. Из этого множества нужно выделить лишь необходимые и достаточные условия, обеспечивающие эволюционный процесс. К. А. Тимирязев (1914), интерпретируя Ч. Дарвина, выделил три основных фактора эволюции: наследственность, изменчивость и отбор. Развитие генетики показало, что противопоставлять друг другу изменчивость и наследственность как силы, сохраняющие и изменяющие признаки организмов, неправомерно: в основе эволюции лежит наследственная изменчивость. Так из триады К. А. Тимирязева возникла неодарвинистская диада А. Вейсмана: наследственная изменчивость и отбор.

С дальнейшим развитием биологии количество явлений, рассматриваемых в качестве факторов эволюции, стало расти. Популяционная генетика внесла по меньшей мере три фактора: изоляцию (Четвериков, 1926), дрейф генов (Ромашов, Дубинин, 1945) и колебания численности (волны жизни, по Четверикову, 1915). И. И. Шмальгаузен (1946) восстановил в качестве фактора эволюции борьбу за существование. Экологи привнесли представление о том, что необходимым условие эволюции — это вселение в новую экологическую нишу (Людвиг, 1956). Некоторые молекулярные биологи считают фактором эволюции репликацию ДНК, т. е. ту же наследственность, и дубликацию генов в геноме (Оно, 1970). Различные авторы предлагали еще ряд факторов, которые представляют собой более частные случаи.

Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов и А. В. Яблоков (1969) предлагают только четыре фактора эволюции: 1) мутационный процесс, 2) популяционные волны, 3) изоляцию, 4) отбор. Эта схема не лишена недостатков: например, наследственная изменчивость сведена к мутационному процессу, несмотря на то что, как было показано выше, основную роль в эволюции эукариот играет комбинативная изменчивость; в качестве фактора эволюции сохранены популяционные волны, тогда как дрейф генов исключен, хотя и то и другое определяет изменения концентрации рецессивных аллелей в популяции.

Из вышеизложенного следует, что необходимые и достаточные условия эволюции следующие: 1) наследственная изменчивость, на основе которой преобразуется популяция; 2) борьба за существование, в процессе которой оцениваются возникающие изменения; 3) отбор — собственно оценка, контроль. Понятно, что эти факторы необходимы, но достаточно ли их для эволюции? Рассмотрим подробнее остальные предлагавшиеся факторы эволюции.

*1. Вселение в новую экологическую нишу.* Эволюция как процесс приспособления происходит и при внедрении популяции в новую нишу, и когда популяция меняется по мере изменения ее собственной ниши, и под действием стабилизирующего отбора, приводящего к совершенствованию процессов онтогенеза в неизменной экологической нише. Следовательно, процесс приспособления в ряду поколений идет и без освоения популяций новой экологической ниши; значит, этот фактор можно не включать в

число необходимых факторов эволюции, хотя при освоении новых ниш всегда происходят эволюционные изменения популяций.

2. *Колебания численности и дрейф генов.* Колебания численности в природе модифицируют генное разнообразие. В то же время эволюция может идти и без колебаний численности, что доказывается всей практикой искусственного отбора. Поэтому считать колебания численности обязательным фактором эволюции не представляется возможным, хотя они и играют в этом процессе существенную роль. Колебания численности представляют собой одно из проявлений борьбы за существование и тем самым учитываются схемой И. И. Шмальгаузена.

Уже говорилось, что дрейф генов теряет свое значение, как только данный признак приобретает селективное значение. Поэтому дрейф генов как происходящие без отбора изменения генотипического состава популяции также трудно рассматривать в качестве необходимого фактора эволюции. Как показано выше (с. 64, 133), мнение некоторых молекулярных биологов о том, что дрейф генов, обуславливающий изменение аминокислотных последовательностей в белках, можно считать основной движущей силой эволюции, а отбору отводить роль консервирующего фактора, не выдерживает критики. Ошибки этих исследователей очевидны: эволюция — это приспособление, происходящее на любом уровне организации, от молекулярного до видового, а не накопление безотносительных наследственных изменений. Однако даже если считать сами аминокислотные замены, которые появляются в результате мутаций и дрейфа генов, вполне безотносительными, их накопление неизбежно приводит к изменению структуры и конформации молекул, что, в свою очередь, меняет их биологическую активность. В результате по этому признаку и будет идти отбор, вероятнее всего стабилизирующий. Именно в связи с этим число замен аминокислот столь ограничено (см. рис. 39).

3. *Репликация ДНК и дупликация генов.* Воспроизведение себя в потомках, невозможное без репликации ДНК, — неперенное условие эволюции, как и жизни вообще. Однако репликация — это механизм, посредством которого осуществляется передача наследственных свойств организмов от поколения к поколению. Для эволюции же важны не только передача, независимо от того, каким механизмом она осуществляется — половым, с которым связана репликация, или бесполом, но и возникновение наследственных изменений.

Дупликация генов — молекулярно-генетический механизм накопления наследственной изменчивости, выделенный С. Оно (1970), но ранее обсуждавшийся А. С. Серебровским (1946). Согласно С. Оно, только дублированные гены могут мутировать под покровом нормального аллеля, вызывая изменения белковых структур, которые, суммируясь, и обеспечивают эволюцию. Отбор, элиминируя мутации, тем самым сдерживает эволюцию. Ошибочность этих утверждений еще раз показывает, что крайне опасно отождествлять отбор с элиминацией. Концепция сита недоста-

точна, а потому неверна. Точно так же неверно приравнивать изменчивость к эволюции и упускать из виду адаптивность эволюционного процесса. Дупликация и последующее мутирование дуплицированных генов — важный, хотя и не единственный, механизм накопления наследственной изменчивости, но никак не фактор эволюции.

Таким образом, и дрейф генов, и репликация ДНК, и дупликация генов не обязательные факторы эволюции, они представляют собой проявления наследственной изменчивости.

4. *Изоляция.* И. И. Шмальгаузен не включал изоляцию в число факторов эволюции, указывая вслед за Ч. Дарвином, что эволюционный процесс происходит и в малых изолированных группах, и в больших неизолированных популяциях. Разница лишь в числе поколений, необходимых для полного преобразования популяции по данному признаку. Однако представление о популяции как о единице эволюции само по себе подразумевает изоляцию: популяция представляет собой в той или иной степени изолированную часть вида. Обсуждая проблему видообразования, мы подчеркивали, что без изоляции невозможна внутривидовая дифференциация, другими словами, невозможна дивергенция. Представление об изоляции как о факторе эволюции общепринято.

Итак, можно выделить четыре необходимых фактора эволюции: 1. Наследственная изменчивость — материал эволюции, без нее невозможны ни избирательная элиминация, ни отбор. Кроме того, наличная изменчивость определяет точку приложения вектора отбора; 2. Борьба за существование, процесс взаимодействия организмов с окружающей средой, — направляющий фактор эволюции, векторизирующий отбор; 3. Отбор, переживание более приспособленных и дифференциальное воспроизведение, — движущий фактор эволюции, без него невозможно возникновение новых приспособлений; 4. Изоляция, которую можно назвать фактором, определяющим разнообразие видов, без чего невозможно увеличение их числа.

## МИКРОЭВОЛЮЦИЯ И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Теория микроэволюции дает наиболее общее объяснение всего эволюционного процесса. Выяснив взаимодействие факторов эволюции в тех или иных конкретных условиях среды, мы сможем объяснить все разнообразие видов, населявших и ныне населяющих биосферу. Однако общая теория всегда трудно приложима к частным случаям.

Поэтому и следует перейти к рассмотрению более или менее частных проявлений действия факторов эволюции, т. е. к «морфологическим закономерностям эволюции» (А. Н. Северцов, 1939), или к «морфологическим проблемам эволюции» (Шмальгаузен, 1946, 1969). Морфологию здесь следует понимать в расширенном смысле: не только как анатомию органов и их систем, а как

науку, изучающую всю организацию особи — от молекулярного уровня до организменного.

Морфология в узком смысле термина — наука, изучающая органнй уровень, одна из наиболее старых наук об организме. Она накопила огромный фактический материал, который позволяет сравнивать и обобщать, тогда как эволюционные обобщения для более молодых наук об организме еще затруднительны из-за меньшей изученности тканевого, клеточного и молекулярного уровней организации. Однако многие закономерности эволюции, выявляющиеся при изучении органно-организменного уровня, оправдываются и на более глубинных уровнях организации. Поэтому наибольший интерес представляет рассмотрение закономерностей эволюции организации особей, т. е. закономерностей филогенеза, или макроэволюции.

Предыдущая фраза содержит противоречие: филогенез, по определению И. И. Шмальгаузена (1946, 1969), «исторический ряд известных (прошедших естественный отбор) онтогенезов», т. е. ряд особей, связанных между собой отношением предок — потомок. Таким образом, по И. И. Шмальгаузену, филогенез — эволюция организации особи, тогда как по Дж. Симпсону (1948), макроэволюция — это эволюция надвидовых таксонов. Вернее, Симпсон выделял макроэволюцию — эволюцию родов и семейств и мегаэволюцию — эволюцию высших таксонов: отрядов, классов, типов. Однако термин «мегаэволюция» — почти не употребляется, и обычно различают микроэволюцию — эволюцию популяций и макроэволюцию — эволюцию надвидовых таксонов. Для разрешения этого противоречия рассмотрим, как исследуется эволюция организации и эволюция больших таксонов.

При изучении филогенеза обычно нет данных о популяции и ее изменчивости, за исключением таких редких случаев, как уже упоминавшийся ряд *Paludina (Viviparus) neymayri*. Условия, в которых шла эволюция в прошлом, также известны очень плохо. Имеются лишь ряды постепенно меняющихся во времени (от одной геологической эпохи к другой) организмов, по которым более или менее подробно, в зависимости от наличия материала, можно проследить филогенез — преобразования организма, точнее, линию развития данного типа организации (Filon (греч.) — род.).

На рис. 48 изображен филогенетический ряд хоботных. Он не отражает реальных соотношений предков и потомков, а лишь показывает основные (известные) этапы эволюции хоботных. Поэтому ряд, по сути дела, сравнительный и назван филогенетическим условно. Любой подобный ряд представляет собой результат преобразований непрерывно эволюционирующей популяции, что наглядно иллюстрируется еще одной моделью, предложенной И. И. Шмальгаузенom: концепцией сетчатого родства особей в популяции (рис. 49).

Жизнь и эволюцию любой популяции можно представить в виде пространственной решетки, в которой каждый узелок означает скрещивание прошедших отбор особей, а каждая линия — онто-

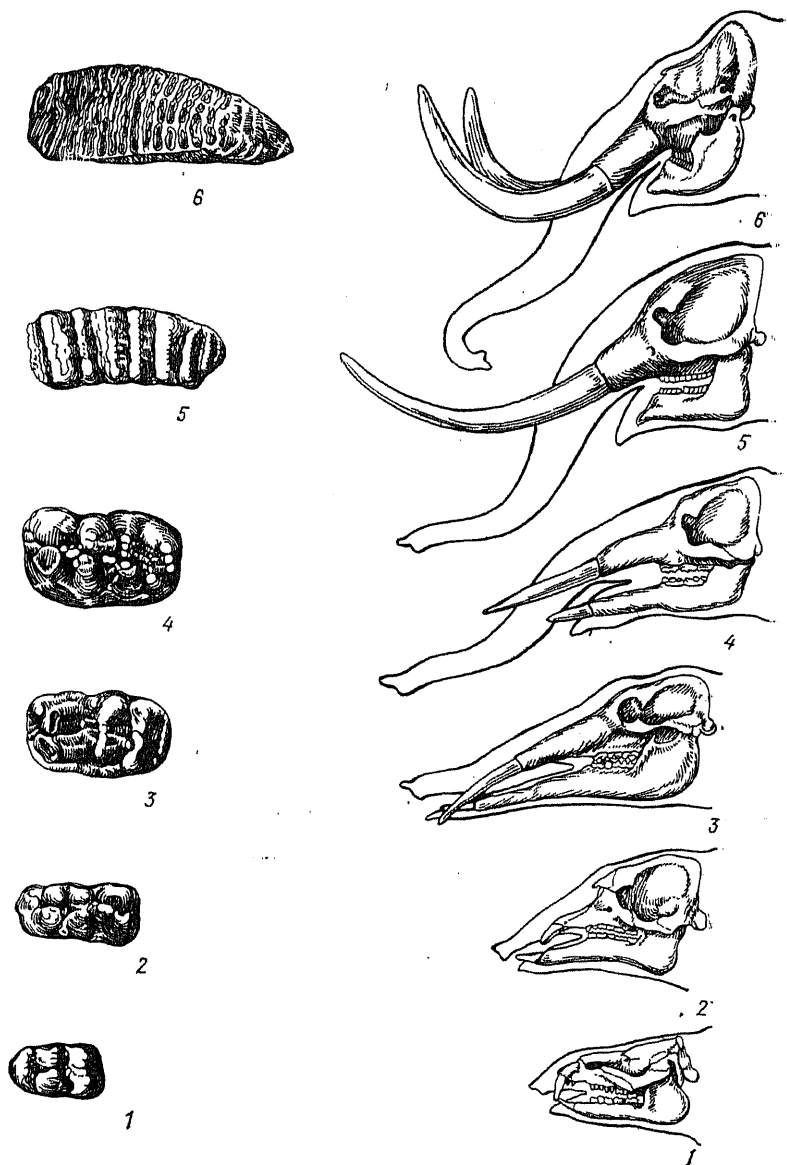


Рис. 48. Палеонтологический ряд хоботных. На рисунке представлены черепа с очертаниями головы и коренные зубы:  
 1 — *Moeritherium* (верхний эоцен); 2 — *Phiomia* (нижний олигоцен); 3 — *Gomotherium* (миоцен); 4 — *Tetralophodon* (верхний миоцен); 5 — *Stegodon* (плиоцен); 6 — *Elephas* (плиоцен— голоцен) (из Шмальгаузена, 1969)

генез выжившего, т. е. прошедшего отбор, организма. Исследуя популяцию в данный момент времени (взяв временной срез), мы наблюдаем некий свойственный данной популяции тип организации, который представлен разнообразием индивидуальной изменчивости. Если сделать другой временной срез — исследовать ту же популяцию через энное число поколений, — то при наличии движущего отбора мы будем наблюдать иную организацию и иную

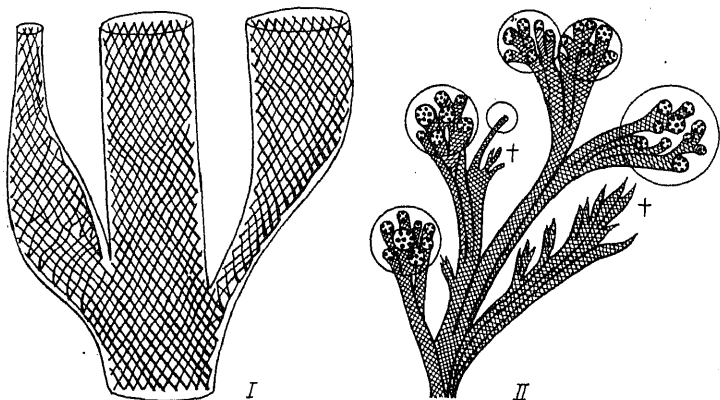


Рис. 49. Сетчатое родство особей в популяциях. Каждая особь имеет двух родителей и оставляет не менее двух потомков. Узелки — скрещивания; линии, их соединяющие, — онтогенезы прошедших отбор особей:  
 I — дивергенция трех популяций, левая из которых вымирает, а правая увеличивает численность; II — родство шести современных и нескольких вымерших родов (из Шмальгаузена, 1969)

индивидуальную изменчивость. Двигаясь от более позднего временного среза к более раннему, ретроспективно можно проследить процесс становления новой организации, исторический ряд онтогенезов, связанных отношениями предок — потомок.

Теперь представим себе два временных среза, разделенных действительно большим промежутком времени, например птиц и рептилий — их предков. В принципе от любого представителя современных птиц можно теоретически проследить филогенез любого признака до индивидуального отклонения, послужившего основой эволюции этого признака. (Реально это невозможно из-за неполноты палеонтологической летописи.) Например, можно было бы проследить филогенез четырехкамерного сердца, перьевого покрова, рогового клюва и т. д. до того момента, когда этот признак встречается лишь как неопределенная изменчивость в популяциях диапсидных рептилий, скажем, у одного из видов отряда *Pseudosuchia*.

Однако птицы и рептилии — классы, т. е. крупные надвидовые таксоны. Таким образом, исследуя филогенез — исторические преобразования организмов, можно проследить становление крупного таксона, иными словами, процесс макроэволюции. Это возможно потому, что при исследованиях макроэволюции рассматривается

филогенез признаков, характерных для всех особей дочернего таксона.

Итак, о филогенезе в строгом смысле термина, об исторической последовательности онтогенезов, приходится судить на основании реконструкций филогенетических изменений отдельных признаков. Неполнота палеонтологической летописи (в осадочных отложениях сохраняются далеко не все погибшие особи, а от тех, которые сохраняются, находят лишь остатки, обычно скелетные) не позволяет установить непрерывный ряд изменения признака. Поэтому подобные реконструкции — это всегда результат двух этапов экстраполяции — с ограниченного числа сведений по филогенезу признаков на филогенез целостного организма и с филогенеза организма на филогенез таксона. Вторая из указанных экстраполяций возможна лишь потому, что при реконструкции филогенеза таксона используют признаки этого таксона.

Однако экстраполяции очень продолжительных по времени этапов эволюции организации (филогенез крупных таксонов занимает десятки миллионов лет), как правило, сопряжены с ошибками. Следовательно, реконструкция филогенеза — обычно результат многих исследований, уточняющих и исправляющих данные, полученные ранее на более ограниченном материале. Исследования филогенеза, неизбежно связанные с палеонтологией, всегда основаны на изучении органно-организменного уровня. Методы экспериментальных наук неприменимы к палеонтологическому материалу, и обоснованное суждение о путях филогенеза «неморфологических» признаков всегда опирается на схемы, разработанные эволюционной морфологией.

Из вышеизложенного понятно, что противоречия между филогенезом и макроэволюцией нет — эти термины синонимичны. Многие эволюционисты (например, Симпсон, 1948; Шварц, 1969) подчеркивают, что специфических механизмов и факторов макроэволюции не существует, любой эволюционный процесс осуществляется на основе отбора наследственных уклонений в популяциях<sup>17</sup>. В то же время очевидно, что при отсутствии специфических механизмов вследствие самого изменения объекта рассмотрения и масштаба времени (вместо популяции — организация, меняющаяся на протяжении десятков и сотен миллионов лет) при изучении макроэволюции на первый план выступают иные закономерности.

В заключение кратко рассмотрим методологию исследований филогенеза, т. е. принципы построения филогенетических рядов. Основой реконструкций филогенеза служит понятие гомологии, которое помогает выяснить, какими признаками можно пользоваться при этих реконструкциях, а также позволяет установить

---

<sup>17</sup> Некоторые сторонники сальтационной эволюции, и в первую очередь Р. Гольдшмидт (1940), введший термин «макроэволюция», считали, что возникновение надвидовых таксонов происходит путем «макрмутаций». Невероятность такого механизма вытекает из летальности крупных наследственных изменений.

родство между отдаленными по времени возникновения и по своей организации формами.

При выяснении происхождения и установлении степени родства возможно сравнивать лишь признаки, унаследованные от общих предков, т. е. гомологичные. Применение этого подхода затруднено тем, что общие предки изучаемых форм не известны и их как раз приходится реконструировать. В результате возникает порочный круг: гомологичные признаки — признаки, унаследованные от общих предков, но в то же время именно по ним устанавливается само наличие этих общих предков. Таким образом, вопрос сводится к способу выяснения гомологичности признаков, к критериям, позволяющим отличать их от аналогичных признаков. Аналогичными считаются органы, выполняющие одинаковые функции (и потому часто сходные между собой), но имеющие разное происхождение. Например, глаза головоногих моллюсков и глаза позвоночных, очень сходные по строению, — аналогичные органы. Однако зубы млекопитающих гомологичны чешуе рыб, несмотря на разницу строения. Для облегчения практической гомологизации Р. Ремане (1956) предложил три критерия гомологии:

1. Критерий положения — две сравниваемые структуры гомологичны, если они занимают одинаковое положение в сопоставляемых системах. Например, у позвоночных спинной мозг лежит дорсальнее пищеварительного тракта, следовательно, этот орган у всех представителей подтипа гомологичен. На этом же принципе основаны работы по гибридизации ДНК, устанавливающие совпадение последовательностей нуклеотидов. В то же время критерий положения нельзя считать универсальным. Так, глаза и у насекомых, и у позвоночных находятся на голове, хотя это отнюдь не гомологичные органы.

Вообще критерий положения — это не что иное, как выведенный еще Э. Ж. Сент-Илером «закон взаимосвязей», сформулированный им для обоснования единства плана строения организмов. Этот критерий основан на стабильности пространственных отношений органов, которая, в свою очередь, обеспечивается выработанными стабилизирующим отбором постоянством и устойчивостью процессов онтогенеза морфологических признаков (первичная кишка индуцирует развитие нервной трубки) и обусловленной той же формой отбора неизменностью признаков, сохраняющих свое адаптивное значение (последовательность нуклеотидов ДНК).

2. Критерий специальных качеств — сходные структуры гомологичны, если они совпадают по многим своим свойствам. Так, гомологичные органы — плакоидная чешуя акул и зубы млекопитающих — одинаково построены: они имеют эмалевую поверхность, дентиновое тело и пульпарный канал с сосудами и нервами.

Этим критерием широко пользуются физиологи, экстраполирующие данные, например, по механизмам передачи возбуждения в синапсах или по механизмам нейронной регуляции зрения, полу-



ченные на одном объекте (одном виде), на целый класс или даже тип. Применяется критерий специальных качеств и в биохимии: цикл Кребса, механизмы гликолиза, фотосинтеза и т. п. едины у всех организмов и поэтому рассматриваются как гомологичные. Гомологичными считаются клеточные ядра всех эукариот, содержащие ДНК.

3. Критерий непрерывности систем — даже несходные и различно расположенные структуры гомологичны, если между ними прослеживается ряд переходов. Это может быть сравнительный ряд структур взрослых организмов или ряд последовательных стадий онтогенеза. Так, чешуи костистых и акуловых рыб гомологичны, поскольку связаны рядом промежуточных состояний, встречающихся у разных групп современных рыб.

Эти критерии, разработанные морфологией, осознанно или бессознательно применяются во всех отраслях биологии. Они позволяют практически устанавливать происхождение и родство изучаемых форм, обобщать накопленный материал. Однако они не объясняют, почему при отсутствии известных общих предков на основании гомологии мы можем утверждать, что эти предки существовали.

Сама возможность гомологизации обусловлена тем, что части организма в процессе эволюции преобразовались с разной скоростью. Это явление, называемое по-разному разными авторами: перекрестом специализации (Шмальгаузен, 1946), гетеробатмизмом (Тахтаджян, 1966), эволюционной гетерохронией (Тахтаджян, 1946), мозаичностью эволюции (де Бер, 1958), — более подробно будет рассмотрено в дальнейшем, сейчас приведем лишь несколько примеров.

Подтип позвоночных возник 400—500 млн. лет назад. За это время ряд признаков, таких, например, как само наличие позвоночного столба, структура гема гемоглобина и т. д., не изменился. Однако огромное число признаков, например строение позвонков, ткань внутреннего скелета, структура боковых цепей гемоглобина и т. д., менялось, что и обусловило все разнообразие видов вымерших и ныне живущих позвоночных. Стереотипные движения почесывания за ухом, характерные для всех млекопитающих, известны еще у рептилий. Данный признак не менялся на протяжении всей эволюции млекопитающих, тогда как другие признаки за этот период резко изменились; вместо чешуи проявился шерстный покров, развилось живорождение, возникли млечные железы и т. д.

В общем виде явление эволюционной гетерохронии можно объяснить взаимодействием стабилизирующей и движущей форм отбора. Признаки, оказавшиеся под действием стабилизирующего отбора, меняются медленно или вообще сохраняются неизменными. Признаки, по которым идет движущий отбор, меняются быстрее. Различия в темпах эволюции разных систем организма очень облегчают гомологизацию: судить о происхождении и родстве можно, сопоставляя неизменные или медленно меняющиеся признаки, а о степени изменения — по более быстро меняющимся

признакам. Так, гомология мышц устанавливается на основании сопоставления снабжающих их кровеносных сосудов и нервов, гомология ДНК — по последовательности нуклеотидов. О гомологии скелетных элементов можно судить по их эмбриогенезу и взаимосвязям с другими элементами.

Устанавливать гомологии на органном уровне легче, чем на более глубоких, например на молекулярном. Дело в том, что изменения структуры макромолекул и тем самым их биологических свойств могут возникнуть за счет небольшого числа мутаций, т. е. быть резкими. Структура же морфологических систем меняется под действием многих генов, что обеспечивает плавность их изменений в ходе филогенеза.

Наиболее существенное затруднение при гомологизации на молекулярном уровне — невозможность выявить характер гомологии: биологическая ли она, т. е. представляет собой унаследованный от предков признак, или химическая, обусловленная невозможностью иной структуры и стереохимии молекулы. Очень трудно также проследить промежуточные стадии преобразования организации данной молекулы. Вполне идентичные по структуре макромолекулы могут быть гомологичными в биологическом смысле (Флоркен, 1948) и аналогичными в биологическом смысле (но гомологичными химически), т. е. возникшими несколько раз независимо друг от друга (Уолд, 1956).

Видимо, мнение, что данные биохимии и молекулярной биологии, т. е. анализ нуклеотидных последовательностей ДНК или форез белков, должны быть основным критерием в систематике, т. е. вскрывать филогенетические связи, недостаточно обосновано. Скорее, такие данные позволяют выявлять своеобразие групп, их обособленность, что уже подчеркивалось при обсуждении проблемы изоляции. Кроме того, использование этих данных для выяснения филогенетических связей крайне затруднено, поскольку строение нуклеиновых кислот, клеточных мембран, митохондрий и т. д. — признаки, не менявшиеся с древнейших времен, доведенные отбором до совершенства и подвергающиеся действию лишь его стабилизирующей формы.

Родство и происхождение устанавливаются на основе гомологизации, а сама гомологизация становится возможной из-за неравномерности темпов эволюции признаков организмов.

Рассмотрим, как практически осуществляется реконструкция филогенетических рядов, необходимая потому, что неполнота палеонтологической летописи не позволяет выявить все существовавшие на Земле организмы, т. е. реально проследить путь от предков к потомкам. Палеонтологам известно около 130 000 ископаемых видов животных и растений. Современных видов насчитывается не менее 1,5 млн., по ряду оценок — около 5 млн. Следовательно, палеонтологическая летопись сохранила 8,7% от известных современных видов и примерно 3% от предполагаемого видового разнообразия биосферы за время существования жизни (Стенли, Раупп, 1976).

Большая часть осадочных пород архейской и протерозойской эр метаморфизирована, и палеонтологических остатков в них не сохранилось. Исследования докембрийской фауны лишь начинаются. В кембрии обнаруживаются уже высокоорганизованные беспозвоночные и предки хордовых. Таким образом, общих корней животного царства обнаружить не удастся. Обычно в ископаемом состоянии сохраняются лишь скелеты и крайне редко — отпечатки мягких тканей. Скелетные остатки также редки; например, палеонтологам известно лишь 783 вида птиц. В настоящее время их существует около 8700 видов (Майр, 1968). Идентификация скелетных остатков возможна только при сравнении с современными формами, поэтому одни палеонтологические данные не позволяют проследить филогенез данной группы.

Основной способ реконструкции филогенеза — разработанный Э. Геккелем (1886) метод тройного параллелизма: сопоставление данных морфологии (в широком смысле), эмбриологии и палеонтологии. Сравнение морфологии взрослых форм по одной системе органов позволяет построить ряд по данному признаку — схему эволюционных преобразований данной системы. Этот ряд выявляет более примитивные и более продвинутые признаки. Сопоставление нескольких признаков форм ряда дает возможность более точно характеризовать эволюцию не только органа, но и всей группы. Однако в силу неравномерности темпов эволюции различных органов ряд эволюционных преобразований признака может включать формы из различных (в действительности) филогенетических рядов.

Эта ошибка должна исправляться данными сравнительно-эмбриологических исследований, поскольку онтогенез потомков в общих чертах повторяет этапы филогенеза предков (с. 196—198). Данные палеонтологии, если они имеются, еще более уточняют и исправляют ряд, а также позволяют нанести его на шкалу времени. Однако неверно думать, что использование палеонтологического материала сразу превращает этот ряд из сравнительного в филогенетический. Так, для позвоночных животных, палеонтология которых изучена наиболее полно, не построено ни одного истинного филогенетического ряда. Есть лишь более или менее близкие к тому приближения, что обусловлено постоянными уточнениями и совершенствованиями на основе новых палеонтологических данных и исследований современных форм. Правда, во многих случаях эти ряды дают возможность утверждать (и без установления истинных предков), что на данном этапе эволюции преобразования осуществлялись именно так. Повышению достоверности реконструкции филогенеза способствует выяснение адаптивного смысла наблюдаемых преобразований признаков (Юдин, 1974).

Сопоставление данных по филогенезу разных групп позволяет анализировать общие закономерности эволюции филогенеза, закономерности макроэволюции.

## МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

## Глава 7

## ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

## СТАДИЙНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА И ЭВОЛЮЦИЯ СТАДИЙ

Макроэволюция как раздел эволюционной теории не представляет собой столь единой и логически выдержанной схемы, как теория факторов эволюции. Скорее, это несколько теорий, в той или иной степени связанных между собой и являющихся более или менее частными следствиями теории факторов эволюции.

Понятие онтогенеза часто применяют лишь к многоклеточным организмам. А. Н. Северцов (1939), сформулировавший представление о том, что онтогенез возник в процессе эволюции, связывал его становление с происхождением многоклеточности. Эта концепция неверна. Онтогенез — такое же неотъемлемое свойство жизни, как и эволюция. Онтогенез многоклеточных животных характеризуют два процесса: развитие и рост, т. е. усложнение организации и увеличение размеров. И то и другое — следствия увеличения количества соматических клеток, их дифференцировки и упорядочения расположения. Таким образом, онтогенез многоклеточных можно определить как усложнение организации данного поколения. Это телеологический, или, по терминологии Ж. Моно, телеономический процесс: в отличие от эволюции, онтогенез — развитие по программе (которой служит генотип данной особи), направленное к определенной конечной цели.

Поскольку филогенез представляет собой исторический ряд онтогенезов, т. е. результат эволюции популяций, концом онтогенеза можно считать переход к следующему поколению (организм оставляет потомство в количестве, достаточном для воспроизводства численности популяции). Следовательно, усложнение организации в процессе онтогенеза служит достижению его конечной цели — половозрелости и размножения.

Усложнение же организации в ряду поколений — результат не онтогенеза как такового, а процесса эволюции. Как показал Ч. Дарвин, по мере увеличения разнообразия видов усложняются условия борьбы за существование и во многих ситуациях выработка частных приспособлений уже не обеспечивает выживания. В таких случаях только усложнение организации позволяет видам продолжать жить и эволюционировать, сохранять конкурентоспособность в более сложной среде. Понятно, что чем сложнее организация взрослого животного, тем сложнее и длительнее процесс его онтогенеза — средство достижения стадии размножения.

Анализ онтогенеза как способа или средства достижения половозрелости выявляет два обстоятельства. Во-первых, изучение онтогенеза отвечает только на вопрос, как возникает онтогенетическая дифференцировка; причины же возникновения онтогенетической дифференцировки выявляет лишь теория эволюции. Во-вторых, становится ясным, что онтогенез — свойство всего живого, а не только многоклеточных организмов.

Процесс онтогенеза представляет собой реализацию генетической информации. Эта информация записана линейно (что для прокариот уже доказано) и считывается последовательно. Последовательность считывания и реализация программы требуют времени — это и есть индивидуальное развитие. С другой стороны, обмен вещества — упорядоченная последовательность реакций, каждая из которых протекает во времени. Смена реакций приводит к изменениям фенотипа, т. е. обуславливает процесс онтогенеза. Даже у вирусов можно выделить ряд этапов онтогенеза: 1) сбрасывание белковой капсулы; 2) внедрение в клетку хозяина; 3) встраивание в его геном; 4) функционирование в составе этого генома.

Наличие онтогенеза у одноклеточных эукариот признается практически всеми биологами. Правда, у простейших трудно выявить границы этого процесса: считать ли онтогенезом цикл от одного бесполого размножения до другого или полный жизненный цикл от конъюгации до конъюгации. На рис. 50 показана

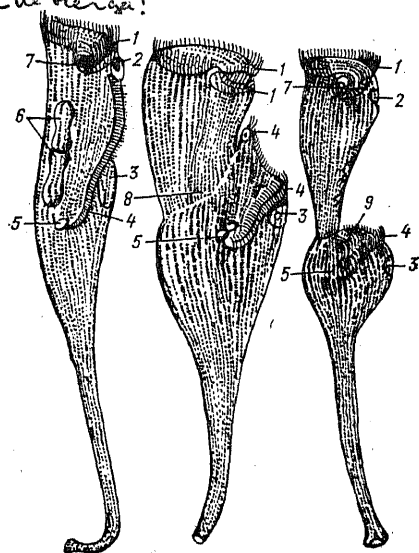


Рис. 50. Деление инфузории *Stentor coeruleus*:

1 — аборальный ресничный пояс; 2, 3 — пульсирующие вакуоли; 4, 5, 7, 9 — ротовая спираль, рот и глотка; 6 — макронуклеус; 8 — линия разделения двух особей (из Токина, 1970)

но деление инфузории *Stentor*, сопровождающееся четким преобразованием организации. Однако если учесть всю сложность жизненных циклов простейших, например споровиков, а также шизогонию после конъюгации у многих протистов, то онтогенезом у Protozoa следует считать весь цикл от одного полового размножения до другого. В противном случае придется признать, что в одном жизненном цикле данный вид простейших обладает несколькими онтогенезами, причем многие стадии этого цикла и сроки индивидуального развития половых и бесполовых особей будут резко различными.

Таким образом, онтогенез — явление, присущее всему живому, а не только многоклеточным растениям и животным. Вместе с тем индивидуальное развитие в том виде, в каком мы его наблюдаем, всегда есть результат эволюции.

Для Metazoa начальной стадией онтогенеза принято считать зиготу: Б. Л. Астауров относил к онтогенезу следующего поколения процессы гаметогенеза, протекающие в организме родителей. Относительно конечной стадии индивидуального развития многоклеточных существуют различные точки зрения. Выше было предложено считать концом онтогенеза половозрелость и оставление потомства. Эмбриологи и морфологи рассматривают как окончание онтогенеза наступление половой зрелости, когда практически прекращается дифференцировка организма. Физиологи и медики часто считают концом онтогенеза смерть от старости, поскольку возрастные изменения обмена веществ и морфологии организма действительно заканчиваются лишь смертью.

Наиболее общую и правильную точку зрения выдвинул голландский эмбриолог П. Шмит (1962), который предложил принимать в качестве онтогенеза отрезок жизни между двумя сравнимыми стадиями развития, например между зиготой и зиготой, между взрослым организмом и взрослым организмом. Эта точка зрения вполне логична и удобна при рассмотрении филогенеза как исторического ряда онтогенеза.

При рассмотрении в качестве онтогенеза всего жизненного цикла выясняется, что он состоит из ряда более или менее четко отграниченных друг от друга этапов. Так, у млекопитающих легко различаются следующие этапы: эмбриональный период (от оплодотворения до рождения), постэмбриональное развитие (до половозрелости) и жизнь взрослого организма. У папоротникообразных полный жизненный цикл включает спорофит, спору, гаметофит с гаметамы, зиготу и снова спорофит. Хорошо известны примеры этапности онтогенезов у насекомых, моллюсков и оболочников.

В то же время подобные крупные периоды (этапы) развития можно подразделить на более дробные стадии. Так, в эмбриональном развитии позвоночных прослеживаются стадии дробления, бластулы, гаструлы, нейрулы и т. д. Стадию дробления, в свою очередь, можно разделить на стадии двух, четырех, восьми blastomeres и т. д. В результате представление об этапности онтогенеза теряется и вырисовывается вполне плавный процесс индивидуального развития (см. рис. 26).

Следовательно, с одной стороны, онтогенез — процесс прерывистый, подразделенный на относительно четко выраженные этапы. С другой — возникает представление об онтогенезе как о плавном и непрерывном процессе, направленном на достижение конечной стадии — половозрелости. Если анализировать онтогенез глубже, на органном уровне, то выясняется, что его этапность далеко не у всех систем органов выражена одинаково четко. Например, у бесхвостых амфибий (рис. 51) при метаморфозе резко

изменяется строение кожных покровов, исчезают жабры и хвост, перестраивается пищеварительный тракт, но в то же время конечности, головной мозг, сердце, легкие и ряд других органов развиваются плавно, не претерпевая в процессе онтогенеза резких изменений.

Рассмотрим системы, которые в процессе онтогенеза меняются более резко, и выясним, с чем связана стадийность онтогенеза, как она возникает и что дает организму. Понятно, что гастрюла отличается от взрослого организма не только своим строением, но и характером взаимоотношений с окружающей средой. Воздействия среды, безвредные для взрослой особи, губительны для организма на стадии гастрюлы, и в то же время способы питания и дыхания гастрюлы недоступны взрослому организму, который из нее развивается. Следовательно, этапы онтогенеза различаются не только своей организацией, но и экологией. Поскольку любая адаптация — результат эволюции, а каждая стадия онтогенеза

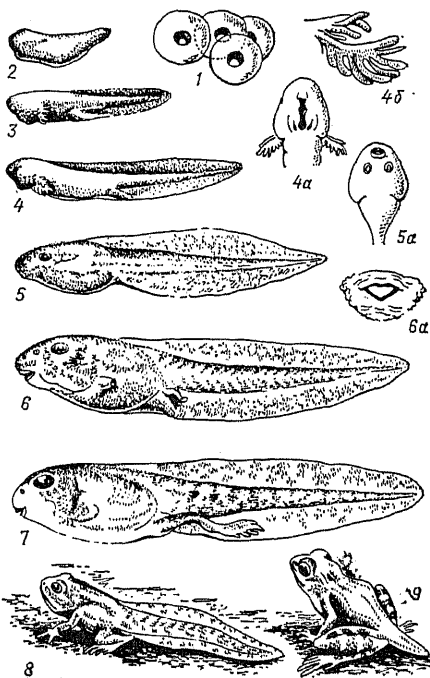


Рис. 51. Стадии развития лягушки *Ra-na terrestris*:

1 — дробящаяся икра; 2—9 — стадии развития; 4a — вид головастика на стадии 4 снизу, закладка рта и присоски, 4б — строение наружных жабр; 5a — вид головастика на стадии 5 снизу; 6a — строение рта сформировавшегося головастика (из Банникова, Денисовой, 1951)

приспособлена к специфическим условиям среды, приходится признать, что все стадии индивидуального развития эволюционировали более или менее самостоятельно (А. С. Северцов, 1970).

Очень важно понимать, что не подразделять онтогенез на этапы невозможно. По приведенному выше определению онтогенез — упорядоченная последовательность процессов, обеспечивающих достижение стадии размножения. Качественное изменение организма даже при плавном развитии всех его систем вызывает, естественно, и изменения соотношений с окружающей средой по ходу онтогенеза. Чем более приспособлена данная стадия, тем вероятнее, что организмы выживут и достигнут следующей стадии онтогенеза, а это повышает вероятность достижения половозрелости и оставления потомства. Поскольку элиминация за поколение — сумма гибели на всех стадиях развития данного поколения, отбо-

ром будут подхватываться любые признаки, повышающие приспособленность каждой стадии онтогенеза к тем условиям среды, в которых обитает организм на данной стадии онтогенеза. Следовательно, стадии онтогенеза формируются в процессе эволюции как комплексы специфических провизорных адаптаций, в сумме обеспечивающих выживание организма и достижение им половозрелости. Провизорными (предварительными) называют те признаки, которые возникают и исчезают в процессе онтогенеза.

Однако возможен и второй путь усовершенствования онтогенеза — исключение определенных стадий, что приводит к прекращению идущей на них элиминации. Пример подобной адаптации уже рассматривался: выпадение стадии велигера у *Nassa reticulata* позволило сократить плодовитость этого вида примерно в 15 000 раз.

Когда начинается приспособление определенной стадии онтогенеза к специфической для нее среде обитания, строение организма постепенно меняется, причем наиболее сильно преобразуются те признаки, которые обеспечивают адаптированность данной стадии. Даже если другие стадии того же онтогенеза остаются практически неизменными, различия в строении организма на разных стадиях будут нарастать. Например, на рис. 26 и 52 показаны стадии онтогенеза тритона и лягушки. Заметно, что различия между лягушкой и головастиком значительно больше, чем между тритоном и его личинкой. Более резкие различия экологии личинок и взрослых особей у бесхвостых амфибий (по сравнению с этими различиями у хвостатых) обусловлены более сильной дивергенцией двух последовательных стадий онтогенеза. Понятно, что полного их обособления, как это происходит при дивергенции популяций, быть не может. Обе стадии связаны в единый процесс онтогенеза, и, как бы ни менялась любая из них, должна обеспечиваться возможность перехода к следующему этапу развития, т. е. должны быть созданы новые адаптации и уничтожены адаптации предшествовавшего этапа.

Чем дальше зашла дивергенция двух последовательных этапов онтогенеза, тем глубже перестройка организации при переходе от стадии к стадии. Для такой перестройки требуется дополнительная промежуточная стадия, переключающая развитие на другое направление — метаморфоз, который и возник во многих ветвях эволюции в качестве интеркалярной стадии, адаптивное значение которой — перестройка организма с одного комплекса адаптаций на другой.

Наиболее выражена стадия метаморфоза у насекомых с полным превращением (Holometabola). Личиночная и имагинальная стадия развития Holometabola настолько далеко разошлись, что у личинок зачатки органов взрослых особей присутствуют лишь в виде недифференцированных имагинальных дисков. В процессе метаморфоза личиночные структуры подвергаются лизису, а из имагинальных дисков заново формируются дефинитивные органы. Хорошо известен процесс метаморфоза у амфибий; причины его



возникновения те же, что и у насекомых: дивергенция двух последовательных стадий онтогенеза, связанная со сменой среды обитания. У водных хордовых (оболочники, круглоротые) метаморфоз выражен не менее резко, но обусловлен сменой экологии, а не физических параметров среды: переходом от свободного к сидячему образу жизни у оболочников (асцидий) и от детритофагии к хищничеству у круглоротых.

Теория происхождения метаморфоза у насекомых была намечена А. А. Захваткиным (1953). Он показал, что исходным для Arthropoda был первично-личиночный тип развития (анаморфоз). При анаморфном типе развития из яйца вылупляется слабо дифференцированная личинка, у которой обособились лишь ларвальные сегменты тела. По мере постэмбрионального развития происходит постепенное увеличение числа сегментов тела. В результате постэмбрионального развития, сопровождающегося определенным количеством линек, формируется взрослый организм, который и приступает к размножению. Анаморфное развитие — исходное для всех групп членистых животных (Articulata). Так, по данным палеонтологии, у силурийских трилобитов из яйца вылуплялась личинка-протаспис с четырьмя ларвальными сегментами. При последовательных линьках у развивающегося трилобита появились новые, постларвальные сегменты (рис. 52). Анаморфоз характерен и для современных веслоногих рачков — циклопов.

Прямое развитие, характеризующееся плавными преобразованиями организации, возможно лишь в том случае, если личинки и имаго обитают в сходных экологических условиях. Как только намечается расхождение стадий по разным экологическим нишам, начинается их приспособление к специфическим внешним условиям. Таким образом, сама стадийность, т. е. наблюдаемое различие стадий, есть результат эволюции. По мере дивергенции стадий усложняется переход от одного этапа к другому, возникает необходимость в специальной переключающей стадии — метаморфозе.

Однако на стадиях метаморфоза организм оказывается в неблагоприятном соотношении со средой: провизорные приспособления исчезают, а дефинитивные еще не сложились. Поэтому для защиты самой стадии метаморфоза часто вырабатываются специ-

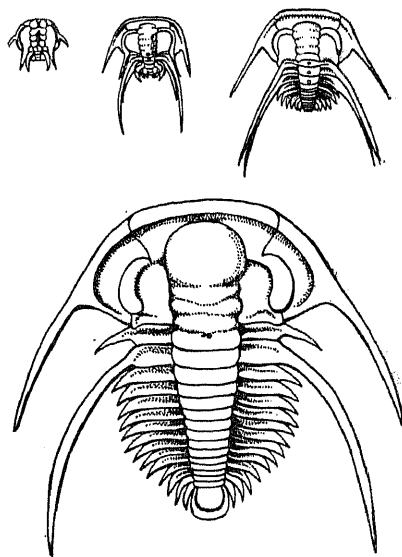


Рис. 52. Четыре стадии развития трилобита *Paradoxides* (из Рауппа, Стенли, 1974)

фические адаптации, способствующие выживанию организмов. Так куколки насекомых защищены от воздействия абiotических факторов плотными хитиновыми оболочками или специальными коконами, они обычно спрятаны в укромных местах или же имеют защитную окраску. Возможно, на стадии метаморфоза организмы не только подвергаются повышенной элиминации под воздействием среды, но здесь проявляются и внутренние нарушения. Глубокая перестройка организации связана с массовой дерепрессией одних генов и репрессией других, что ведет к различным ошибкам считывания. Следовательно, чем глубже дивергировали две последовательные стадии онтогенеза, тем резче перестройка организации и тем больше, в свою очередь, вероятность гибели именно в этот период.

Этапы онтогенеза, связанные с резкой сменой адаптаций: метаморфоз, акт рождения, имплантация зародыша в стенку матки у млекопитающих, т. е. стадии, сопряженные со значительным изменением экологии и повышенной гибелью, называются «критическими периодами развития» (Светлов, 1965). Наиболее простой способ снижения гибели на стадии метаморфоза — его ускорение и упрощение. Упрощение метаморфоза — одно из проявлений общей тенденции к упрощению онтогенеза, обусловленной действием стабилизирующего отбора. Упрощение метаморфоза и у беспозвоночных, и у позвоночных достигается за счет все более сильного подчинения процессов органной и тканевой перестройки гормональным воздействиям. Повышение влияния внутренних факторов на регуляцию метаморфоза обеспечивает большую автономность этого процесса от воздействий среды и увеличение его скорости.

Так, у личинок амфибий метаморфоз вызывается определенной концентрацией в крови гормона щитовидной железы — тироксина, усиленная продукция которого запускается повышением концентрации тиреотропного гормона гипофиза. У более примитивных хвостатых амфибий можно приостановить метаморфоз действием на личинку внешних факторов: понижением температуры или голоданием. Если этими же факторами воздействовать на личинок бесхвостых амфибий, метаморфоз будет идти до конца почти в том же темпе. При более резких воздействиях головастики гибнут.

Другой путь уменьшения гибели на критическом этапе развития — выпадение метаморфоза. Выпадения только этого периода онтогенеза не происходит, так как в данном случае исчезнет возможность достижения стадии размножения. Однако в ходе эволюции многих групп возникали условия, когда метаморфоз утрачивался либо вместе с провизорными приспособлениями (эмбрионизация онтогенеза), либо вместе со взрослой стадией (неотения).

Неотения — достижение половозрелости на более ранних (по сравнению с предками) стадиях онтогенеза. Более раннее наступление половозрелости выгодно во всех случаях, когда повышена

гибель взрослых особей. При появлении подобного вектора отбора сроки размножения постепенно сдвигаются на провизорные стадии онтогенеза. Возникает ситуация, при которой помимо взрослых в определенных условиях могут размножаться и личинки, что наблюдается, например, у *Ambystoma* (с. 98). Если размножение на стадии личинки обеспечивает продолжение рода, дефинитивная стадия под действием вектора отбора, обусловившего сдвигание сроков размножения, может постепенно совсем утратиться. Такое направление эволюции выгодно еще и потому, что животное, уже способное размножаться, не тратит энергетические ресурсы на метаморфоз и дальнейшее развитие. Так, у пещерной амфибии протей исчезли полностью и дефинитивная сухопутная стадия и стадия метаморфоза. При повышении автономности формообразования от внешних условий более выгодным способом упрощения онтогенеза служит утрата провизорных адаптаций и тем самым стадии их уничтожения — метаморфоза. Однако утрата провизорных приспособлений возможна лишь при том условии, что онтогенез проходит не во внешней среде, а под покровом специальных яйцевых оболочек, т. е. при возникновении вектора отбора на продление эмбрионального развития или на заботу о потомстве. Это явление было названо эмбрионизацией развития (Захваткин, 1948), или эмбрионализацией (Шмальгаузен, 1939).

А. А. Захваткин называл эмбрионизацию «ведущей линией, столбовой дорогой прогрессивного развития». И действительно, она наблюдается во всех группах животных и растений. Так, переход от личиночного развития к откладке крупных, защищенных плотными оболочками яиц (рептилии, птицы) и, наконец, к внутриутробному развитию и живорождению (млекопитающие) у позвоночных — результат эмбрионизации. Эволюция от споровых растений к голосеянным и от последних к покрытосеянным (редукция гаметофита) — путь эмбрионизации.

Чем больше стадий онтогенеза проходит под защитой яйцевых оболочек, тем дольше организм изолирован от внешней среды (не вступая в борьбу за существование) и тем меньшая сложность организации эмбриональных стадий ему нужна. В таких условиях утрачиваются приспособления, свойственные свободноживущим личинкам, и на первый план выступают те процессы, которые направлены на формирование взрослого организма. Однако для длительного развития внутри яйцевых оболочек необходим большой запас питательных веществ. Следовательно, эмбрионизации сопутствуют увеличение количества желтка и появление неравномерного дробления. С экологической точки зрения наблюдается переход от самостоятельного питания к иждивенчеству, а при живорождении — и к «паразитизму» в организме матери. Оказавшись в новой среде, эмбрион должен к ней приспособиться. Поэтому уже на ранних этапах эмбриогенеза яйцо (у насекомых и у высших позвоночных) делится на эмбриональную (собственно зародышевую) и экстраэмбриональную части. За счет последней формируются эмбриональные приспособления, к которым отно-

сятся вторичные зародышевые оболочки (амнион, аллантоис, хорион высших позвоночных). Через них к зародышу поступают питательные вещества, удаляются продукты распада и осуществляется газообмен. Эти зародышевые оболочки представляют собой специализированные эмбриоадаптации, которые необходимы для нормального протекания эмбриогенеза и иногда служат основой формирования дефинитивных органов. Так, амнион насекомых не только провизорный орган, он участвует и в процессах формообразования (построения задней кишки).

Как будет показано в дальнейшем (с. 265, 268), специализированные органы теряют эволюционную пластичность. Поэтому, раз начавшись, эмбрионизация, как правило, продолжается, развитие за счет материнского организма оказывается неизбежным. В то же время построение зародышевых оболочек — единственная плата за снижение гибели ранних возрастов. Эволюцию вторичных зародышевых оболочек можно проиллюстрировать на примере плаценты (рис. 53). Эволюция плаценты идет по пути максимального жизнеобеспечения эмбриона, но при рождении не возникает необходимости в перестройке эмбриоадаптаций, они просто отбрасываются. Параллельно с эмбрионализацией у высших позвоночных резко меняется и весь эмбриогенез. Так, у млекопитающих в связи с развитием плаценты ранние стадии развития настолько изменяются и упрощаются, что установить их гомологию с ранними стадиями развития рептилий очень трудно. Процессы гастрюляции как такового нет, происходит лишь дифференцировка группы клеток на экто- и энтодерму, идущая параллельно с дифференцировкой внезародышевого образования — трофобласта.

А. А. Захваткин (1953) считал, что эмбрионизация обеспечивает стабильность ранних стадий онтогенеза, которые, будучи защищены от внешних воздействий, не подвергаются существенным эволюционным изменениям. Это правило не всеобщее. Именно защита обеспечивает возможность дальнейшего эволюционного усовершенствования и упрощения тех процессов онтогенеза, которые направлены на достижение половозрелости. Кроме того, эмбрионизация, сокращая продолжительность онтогенеза и создавая возможность регулировать сроки деторождения<sup>18</sup>, имеет огромное значение для экологии и дальнейшей эволюции видов, обладающих живорождением. Утрата провизорных приспособлений и сокращение постэмбрионального развития создают возможность дальнейшей перестройки процессов морфогенеза уже на постэмбриональных стадиях, т. е. нового вторичного их удлинения и тем самым развития новых приспособлений. Так, у человека именно усовершенствование эмбриогенеза обусловило возмож-

---

<sup>18</sup> Изменение сроков деторождения достигается двумя основными способами через эмбриональную диапаузу, т. е. остановку развития эмбриона, что свойственно, например, куницам, и через изменение сроков спаривания.

ность существования столь длительного периода постэмбрионального развития.

Таким образом, онтогенез эволюционировал как целостный процесс, обеспечивающий, с одной стороны, адаптивность каждой его конкретной стадии, а с другой — наиболее простой и надежный способ достижения половой зрелости и оставления потомства. При этом в эволюции онтогенеза постоянно переплетаются два

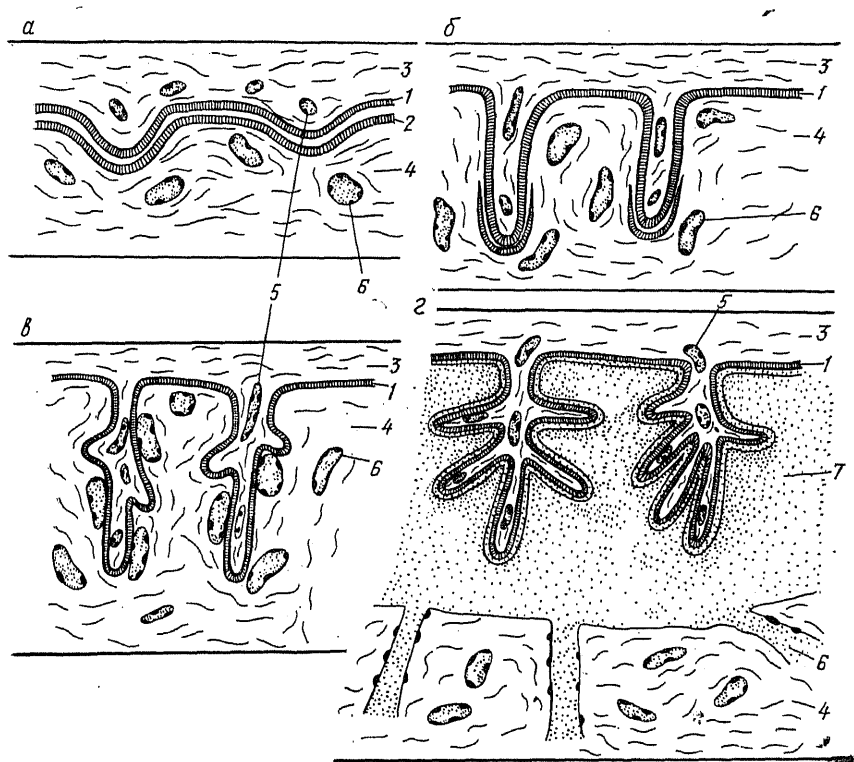


Рис. 53. Типы плаценты млекопитающих:

а — эпителиохориальная, б — соединительно-тканная хориальная, в — эндотелиохориальная, г — гемохориальная. 1 — эпителий хориона, 2 — эпителий стенки матки, 3 — соединительная ткань ворсинки хориона, 4 — соединительная ткань стенки матки, 5 — кровеносные сосуды ворсинок хориона, 6 — кровеносные сосуды стенки матки, 7 — материнская кровь (из Токина, 1970)

процесса: усложнение, происходящее под действием движущего отбора и вызванное необходимостью формирования новых адаптаций при изменениях условий среды, и вторичное упрощение и автономизация индивидуального развития, обусловленные действием стабилизирующего отбора и идущие главным образом по пути эмбрионизации. Сколь далеко ни заходила бы эмбрионизация, она всегда сопровождается эволюцией тех или иных провизорных приспособлений, и в то же время сколько бы ни были совер-

шенны эмбриоадаптации, они обеспечивают лишь возможность достижения репродуктивного возраста.

При рассмотрении теории отбора было установлено, что отбираются генотипы — программы индивидуального развития, а эволюционирует весь онтогенез. В то же время отбор идет по фенотипу. Следовательно, весь процесс онтогенеза оценивается по конечному результату: организм только в том случае прошел отбор, если развитие каждой стадии оказалось адаптивным и обеспечило выживание особи и переход к следующей стадии. Это означает, что через дефинитивные стадии оцениваются все провизорные, и только таким образом может эволюционировать онтогенез.

### ТЕОРИЯ ФИЛЭМБРИОГЕНЕЗА

Еще в XVIII в. в работах Ш. Боннэ была сформулирована концепция лестницы существ, согласно которой каждый вид занимает определенную ступень, соответствующую уровню его организации. На нижних ступенях помещаются «тонкие материи» — минералы, далее в восходящем порядке: растения, животные, человек, ангельские чины и бог. Лестница Боннэ статична, каждый вид на ней занимает ступеньку, отведенную ему в процессе мироздания. Кроме того, эта лестница читается сверху вниз: от бога к низшим существам. Однако уже в конце XVIII в. К. Ф. Кильмейер установил, что стадии онтогенеза высших организмов напоминают по строению взрослые формы организмов, находящихся на низших ступенях этой лестницы. Затем в 1821 г. И. Меккель, один из крупнейших немецких морфологов додарвиновского периода, разработав более детально представления Кильмейера, создал теорию параллелизма, согласно которой стадии онтогенеза одного и того же организма (включая человека) по топографии и строению основных органов могут быть отнесены к различным систематическим группам, иногда даже к разным классам и типам животных, расположенным в порядке усложнения организации. Иными словами, индивидуальное развитие происходит параллельно лестнице существ и повторяет ее. Действительно, оплодотворенное яйцо похоже на одноклеточный организм, гастрюла — на двухслойный организм кишечного типа, наличие жаберных щелей сближает зародыша млекопитающих со взрослой рыбой и т. д.

Почти одновременно с работой И. Меккеля в России вышла книга крупнейшего эмбриолога того времени К. М. Бэра (1828), который, изучая развитие, пришел к выводам, диаметрально противоположным теории параллелизма. Эти выводы следующие: «1) признаки, общие для большой группы животных, образуются у зародыша раньше, чем частные признаки; 2) из более общего в соотношении форм образуются все более частные и затем наиболее специализированные признаки; 3) каждый зародыш определенной животной формы не проходит стадии развития других животных форм, а все более отделяется от них; 4) зародыш выс-

шей формы никогда не бывает похож на другую форму, а лишь на ее зародыш».

Нетрудно заметить полемическую окраску выводов Бэра, особенно двух последних, направленную против теории параллелизма. Однако они были подкреплены фактами, и два основных положения, получившие названия принципа зародышевого сходства

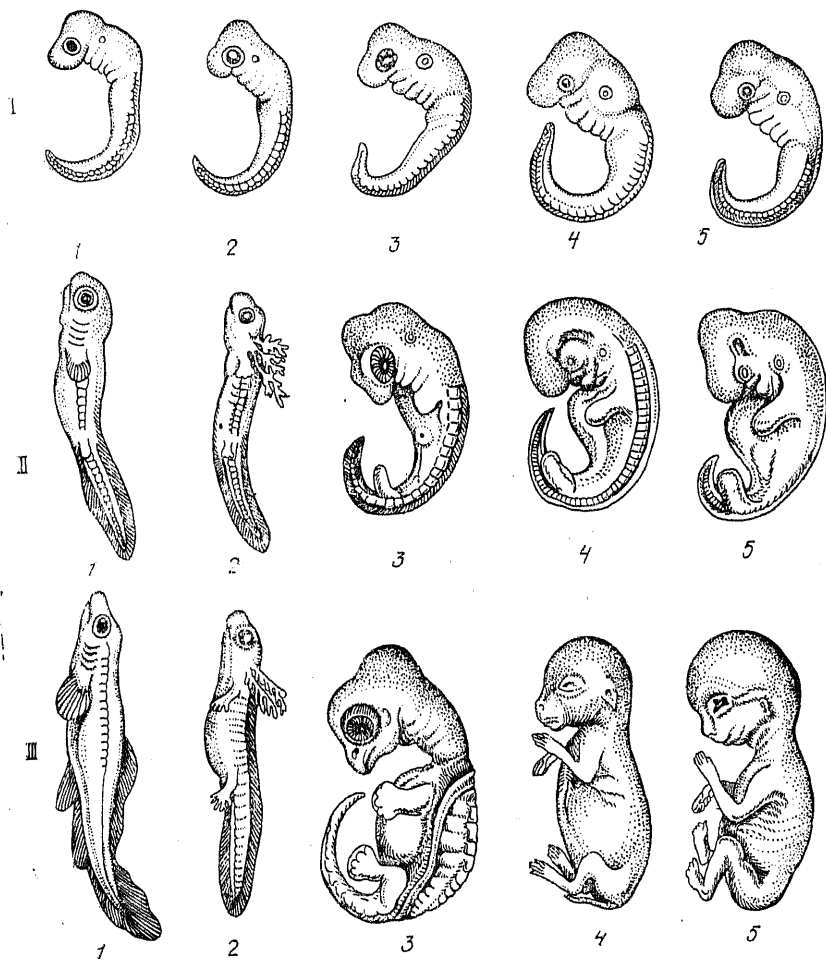


Рис. 54. Три стадии (I, II, III) развития рыбы (1), саламандры (2), черепахи (3), крысы (4) и человека (5) (из Парамонова, 1978)

и принципа специализации индивидуального развития, сохранили свое значение до настоящего времени. Действительно, зародыши разных видов очень похожи друг на друга, а по мере развития это сходство утрачивается (рис. 54).

С появлением теории Ч. Дарвина теория параллелизма И. Меккеля получила эволюционное объяснение: лестница существ перестала быть статичной, стало понятно, что она отражает эволюционную тенденцию усовершенствования организации, а онтогенез — процесс эволюции. В то же время появилась возможность объяснить зародышевое сходство родством (общностью происхождения) организмов, но принцип специализации индивидуального развития остался без объяснения, и К. М. Бэр до конца жизни был противником и И. Меккеля, и Ч. Дарвина. Таким образом, общие представления об онтогенезе оказались противоречивыми: с одной стороны, этот процесс отражает эволюцию организации, с другой — лишь сам себя.

Кроме того, Ч. Дарвином для объяснения эволюции ранних стадий развития был разработан принцип наследования в соответствующем возрасте, согласно которому признак, раз возникнув на одном из этапов онтогенеза, имеет тенденцию появляться у потомков на том же этапе, что дает возможность отбору менять любую стадию индивидуального развития. Эта закономерность не объясняла ни параллелизма, ни специализации развития. В результате возникла необходимость увязать между собой все противоречивые концепции, и изучение соотношения индивидуального и исторического развития было начато практически заново.

Ф. Мюллер в работе «За Дарвина» (1864) на основе исследований онтогенеза высших ракообразных пришел к двум важным выводам: 1. Онтогенез потомков может продолжаться далее той стадии, на которой он оканчивался у предков. Тогда организация потомков становится более высокой, чем у предков; 2. Онтогенез потомков может на промежуточных стадиях уклоняться в сторону от пути, по которому он шел у предков. Тогда организация у потомков будет иной, но не более высокой, чем у предков. В данной работе не обсуждались ни механизмы индивидуального развития, ни эволюция онтогенеза как процесса. Речь шла лишь об эволюции взрослой стадии, причем рассматривалось, каким образом изменение хода онтогенеза влияет на дефинитивное строение. Причины изменений хода онтогенеза не затрагивались.

Тем не менее работа Ф. Мюллера была важным шагом вперед в развитии теории эволюции онтогенеза. Во-первых, она показала, что эволюционно новые формы возникают путем изменения хода индивидуального развития, свойственного их предкам, т. е. изменения онтогенеза первичны по отношению к филогенетическим изменениям. Во-вторых, было показано, что изменения хода онтогенеза могут происходить разными путями. В-третьих, на основе данных Мюллера можно утверждать, что если онтогенез потомков продолжается далее дефинитивной стадии предков, по этой, ставшей уже предпоследней, стадии можно судить об организации предков и тем самым о происхождении изучаемых форм. В результате частично была объяснена теория параллелизма и обоснована роль эмбриологии в реконструкции филогенеза. Надо только отметить, что Мюллер рассматривал онтогенез це-



лого организма, а не его частей (отдельных органогенезов и ги-стогенезов).

Представления Ф. Мюллера послужили базой для дальнейшей разработки проблемы. Ими воспользовался Э. Геккель для создания своего «Основного биогенетического закона» (1866). Однако представления Э. Геккеля сильно отличались от взглядов Ф. Мюллера. Э. Геккель, как и А. Вейсман, считал, что эволюционно новые признаки возникают не в ходе онтогенеза, а у взрослого организма, поэтому эволюционирует взрослый организм и в ходе этой эволюции признаки сдвигаются на более ранние стадии онтогенеза. Выше было рассмотрено явление эмбрионизации, которую можно принять за смещение определенных стадий развития на более ранний период. В действительности не конечный результат смещается на более ранние стадии, а укорачивается весь онтогенез, но на первоначальном этапе разработки проблемы это было неизвестно, и возникла дилемма: по Ф. Мюллеру, изменения онтогенеза первичны по отношению к изменениям филогенетическим; по Э. Геккелю, наоборот, филогенетические изменения предшествуют изменениям индивидуального развития.

Отсюда и формулировка биогенетического закона Э. Геккеля: «Онтогенез есть быстрое и краткое повторение филогенеза» или (полнее) «Онтогенез является быстрой и краткой рекапитуляцией<sup>19</sup> филогении, обусловленной физиологическими функциями наследственности (размножения) и приспособления (питания). Органическая особь повторяет во время быстрого и краткого течения своего индивидуального развития важнейшие из тех изменений формы, через которые прошли ее предки во время медленного и длительного течения их палеонтологического развития по законам наследственности и приспособления».

Подобные представления противоречат не только Ф. Мюллеру, но и Ч. Дарвину. Однако, как отмечал А. Н. Северцов (1939), для Э. Геккеля биогенетический закон был, скорее, не самостоятельной эволюционной закономерностью, а лишь служебным принципом, с помощью которого данные эмбриологии можно использовать для установления родства и происхождения организмов, т. е. для реконструкции филогенеза.

И. И. Шмальгаузен (1969) критиковал Э. Геккеля более мягко, чем А. Н. Северцов. Он указывал, что Геккель не изменил положений Мюллера, а лишь недоиспользовал их, взяв только принцип продления онтогенеза. Если видеть функцию онтогенеза только в достижении дефинитивной организации, а все его отклонения считать лишь способом изменения взрослой стадии, это представление будет верным. Если же учесть, что Геккель не обсуждал механизмы эволюционных изменений, относя их к проблеме соотношения наследственности и изменчивости, т. е. к упрощенному ламаркистскому принципу: «как организмы питаются, так они

---

<sup>19</sup> Рекапитуляция в точном переводе — повторение глав.

и изменяются», то становится понятным, что точка зрения А. Н. Северцова (1939) более строга и объективна.

Морфологи при реконструкции филогенеза до сих пор пользуются геккелевским принципом: онтогенез потомков кратко повторяет, рекапитулирует филогенез, т. е. ряд предков. Это оправдано, поскольку при реконструкции филогенеза важно именно установить рекапитуляцию. В качестве примера рекапитуляции можно рассмотреть развитие задней конечности у бесхвостых амфибий

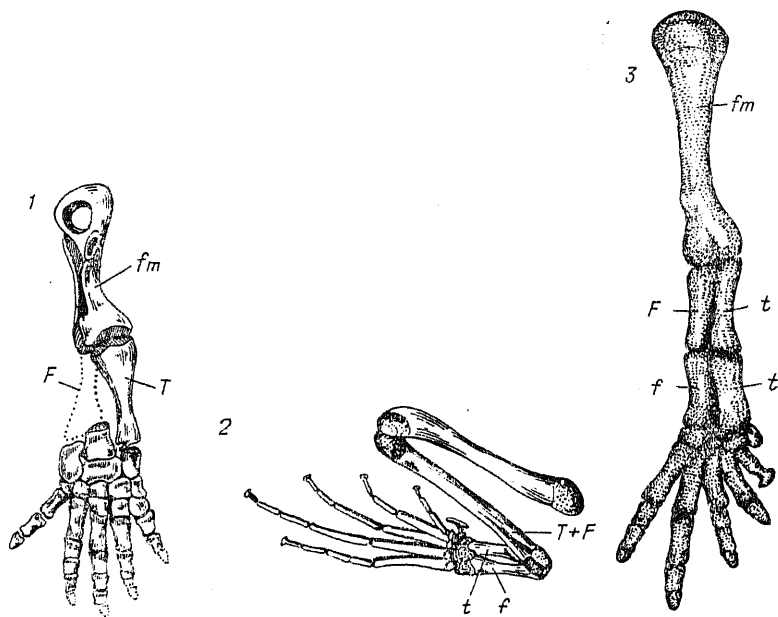


Рис. 55. Рекапитуляция строения задней конечности стегоцефалов в онтогенезе современных амфибий:

1 — скелет задней конечности взрослого стегоцефала *Trematops* с самостоятельными большой (Т) и малой (F) берцовыми костями; 2 — скелет задней конечности взрослой жерлянки (*Bombina bombina*), Т+F — сросшиеся большая и малая берцовые кости; 3 — скелет задней конечности головастика чесночницы (*Pelobates fuscus*) с самостоятельными закладками большой (Т) и малой (F) берцовых костей (по А. Н. Северцову, 1939)

(рис. 55). У ископаемых амфибий — стегоцефалов — голень состояла из двух костей: большой и малой берцовых. У современных бесхвостых амфибий она состоит из одной кости, но в эмбриогенезе закладываются две кости, которые затем сливаются.

Признаки онтогенеза, рекапитулирующие этапы филогенеза, Э. Геккель назвал палингенезами, а все нарушения палингенетического развития — ценогенезами. Чаще всего палингенез нарушается провизорными приспособлениями (эмбриоадаптациями), а также временными сдвигами в закладке и темпах развития органов (гетерохрониями).

С позиций генетики положение Э. Геккеля о первичности эволюционных изменений взрослых стадий ошибочно. Следующему поколению могут быть переданы родителями лишь генотипы. Поэтому только изменения в гаметах или зиготе могут определять наследственно обусловленные отличия следующего поколения от предыдущего. Если же генотип потомков не отличается от генотипа предков по тем или иным генам, то и развитие определяемых этими генами признаков будет практически тождественным. Это явление строгого повторения в онтогенезе потомков признаков онтогенеза предков было названо Г. де-Бером (1930) репетицией (в отличие от рекапитуляции).

Таким образом, можно считать доказанной правильность представлений Ф. Мюллера о первичности онтогенетических изменений. Однако эти взгляды получили дальнейшее развитие лишь в XX в. в работах А. Сэдживика (1910) и А. Н. Северцова (1910—1939). Сэджвик ограничился лишь констатацией факта первичности онтогенетических изменений в эволюции организмов, А. Н. Северцов разрабатывал эту проблему почти всю жизнь, и в итоге сложилась концепция, которую принято теперь называть теорией филэмбриогенеза.

В первоначальном объеме теория филэмбриогенеза — это теория эволюции органов. В дальнейшем, согласно А. Н. Северцову (1939), «филэмбриогенезом называется эволюционное изменение хода индивидуального развития». Однако надо учитывать, что А. Н. Северцов исследовал механизмы эволюции лишь дефинитивной организации, т. е. выяснял, как путем эволюционных изменений хода онтогенеза меняется организация взрослой особи. Поэтому И. И. Шмальгаузен (1969) в «Проблемах дарвинизма» определил филэмбриогенезы как «эмбриональные изменения, связанные с филогенетическим развитием взрослого организма». При таком подходе онтогенез рассматривается только как путь становления взрослого организма. Однако взрослый организм любого животного или растения всего лишь одна из стадий онтогенеза, стадия размножения. Поэтому теория филэмбриогенеза в первоначальном варианте описывает механизм становления адаптивной организации только одной из стадий индивидуального развития, т. е. рассматривает онтогенез односторонне, лишь как телеологический процесс, направленный на достижение конечного результата (с. 184—185).

Придя к выводу о первичности онтогенетических изменений, А. Н. Северцов заметил, что возникновение тех или иных изменений строения взрослого организма зависит не только от степени перестройки морфогенеза, но и от времени, т. е. от той стадии онтогенеза, на которой они начинаются. Время возникновения изменений хода развития данного органа у потомков по сравнению с предками было использовано им в качестве критерия различия модусов (способов) филэмбриогенеза. При анализе механизмов прогрессивной эволюции органов выделяются три модуса филэмбриогенеза.

1. Анаболия, или надставка конечных стадий развития данного органа, продолжается после достижения той стадии, на которой у предков его онтогенез заканчивался. В этом случае происходит добавление новых стадий к стадиям, существовавшим у предков, что приводит к изменениям дефинитивного строения органа. Иногда ее называют пролонгацией — продлением развития. Анаболия соответствует первому способу эволюции онтогенеза по Ф. Мюллеру (1864).

Примером анаболии может служить развитие челюстей у саргана (*Belone acis*, рис. 56). На ранних стадиях онтогенеза у саргана формируются относительно короткие челюсти, сходные по строению с челюстями *Atherina*. Затем начинается быстрое удли-

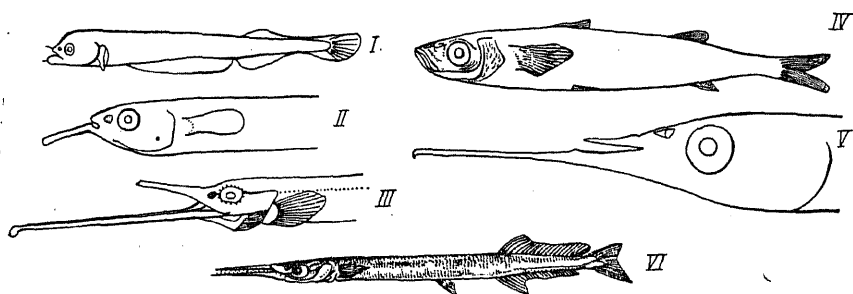


Рис. 56. Анаболия в развитии челюстей у саргана: I — малек (длина 10 мм), II — малек (длина 21 мм), III — малек (длина 91 мм), IV — взрослая атерина, V — голова взрослого полурыла, VI — взрослый сарган (по А. Н. Северцову, 1939)

нение нижней челюсти, а верхняя челюсть развивается медленнее. Челюсти саргана рекапитулируют строение челюстей у близкого к нему рода *Hemiramphus*. Позже удлиняется и верхняя челюсть, и возникает строение челюстей, свойственное взрослому саргану. Следовательно, надставка добавляет новые черты строения эволюционирующему органу. Благодаря анаболии происходит дальнейшее развитие органов, уже существовавших у предков.

В то же время нельзя вслед за Ф. Мюллером считать продление онтогенеза только способом достижения более высокой степени организации. Удлинение челюстей у саргана — это переход на новый способ питания, в данном случае — пищевая специализация, а вовсе не совершенствование уровня организации. Однако посредством анаболии может происходить и повышение уровня организации. Например, путем анаболии возникает четырехкамерность сердца у птиц и млекопитающих. Перегородка между желудочками представляет собой надставку, она формируется на последних стадиях развития сердца. Таким образом, по способу анаболии могут развиваться признаки, имеющие различное адаптивное значение.

При эволюции путем анаболии предыдущая, бывшая у предков конечной, стадия развития оказывается палингенетической ре-

капитуляцией. Она отражает предшествовавший этап эволюции, организацию предков. Однако поскольку анаболия возникает только у не вполне сформировавшегося организма, нельзя утверждать, что рекапитулируют признаки взрослых предков. Тем не менее именно при анаболии соблюдается биогенетический закон. Возможность его использования при реконструкции филогенеза объясняется тем, что анаболия представляет собой наиболее обычный модус филэмбриогенеза.

Закон специализации развития К. М. Бэра также основан на модусе анаболии. Однако при анализе причин зародышевого сходства и специализации развития речь идет об эволюции онтогенеза в разных ветвях филогенеза, развившихся от общих предков.

Само зародышевое сходство — это унаследованные от предков стадии онтогенеза, на основе которых в дивергирующих филумах возникали разные анаболии, что и определяет специализацию онтогенеза в каждой ветви. Таким образом, и специализация развития, и рекапитуляция основаны на анаболии, но представляют собой результаты соответственно дивергентной и филетической эволюции.

2. Девиация, или уклонение развития промежуточных стадий онтогенеза. В буквальном переводе «девиация» означает «изменение пути». Этот модус до некоторой степени совпадает со вторым способом эволюции онтогенеза по Ф. Мюллеру. Примером девиации может служить развитие чешуи у акул и рептилий.

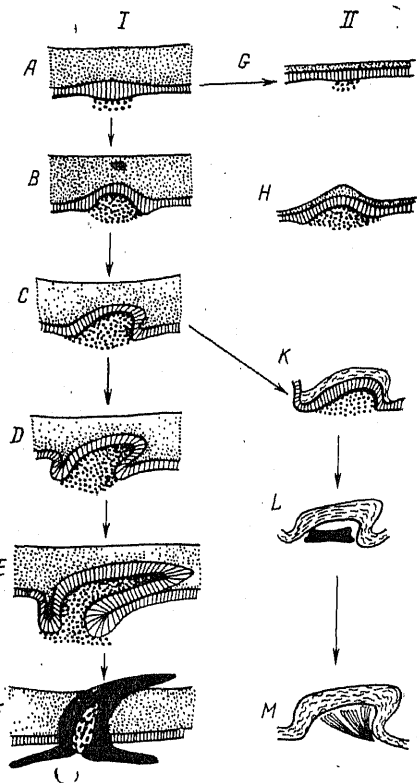


Рис. 57. Схема девиации в развитии чешуи акул (I) и рептилий (II). A—M — стадии развития (из А. Н. Северцова, 1939)

тилий (рис. 57). У акул, как и у рептилий, сначала возникают утолщения эпидермиса, под которыми скапливаются соединительно-тканые клетки кориума. Эти закладки растут к поверхности тела, постепенно приобретая форму чешуй. Однако у акул соединительно-тканые клетки кориума служат основой для развития окостенений и формирования костных чешуй, прободающих эпидермис, а у рептилий, напротив, чешуи формируются за счет ороговения эпидермальных закладок.

Приведенный пример показывает, что, изучая эволюцию органов, можно допускать очень вольные сравнения: примитивных хрящевых рыб и рептилий. Подобный подход намечает пути эволюции признака, в данном случае чешуй, но не позволяет судить о филогенетическом родстве сравниваемых групп животных. Но приведенный пример четко иллюстрирует, что девиация ведет не к дальнейшему развитию, а к перестройке органа, уже существовавшего у предков. Чем глубже перестройка, тем труднее выявить гомологии между органами предков и потомков и установить происхождение изучаемой структуры. Рекапитуляцию при этом способе филэмбриогенеза проследить можно лишь до начала уклонения. С точки зрения биогенетического закона девиация представляет собой нарушение палингенетического развития, т. е. ценогенез, в действительности же это один из способов эволюции онтогенеза. Из сопоставления взглядов А. Н. Северцова и Ф. Мюллера понятно, что мнение последнего об отсутствии повышения уровня организации системы при девиации ошибочно. Можно привести ряд примеров усложнения признаков при их эволюции по способу девиации. Так, путем девиации в развитии чешуи возникает сложная структура пера птиц.

Теория филэмбриогенеза рассматривает не филогенетическое или адаптивное значение перестроек онтогенеза, а лишь способы этих перестроек. Девиация — явление более редкое, чем анаболия, но все же достаточно обычное. Четких границ между обоими модусами филэмбриогенеза провести невозможно: девиация, возникающая на поздних стадиях, очень плохо отличима от анаболии, которая неизбежно затрагивает предыдущую стадию.

3. Архаллакис, или изменение первичных зачатков. При эволюции по этому способу изменяется закладка органа, с самого начала его онтогенез идет иначе, чем у предков. Ф. Мюллер такой случай не рассматривал. Одним из немногих примеров архаллакиса (этот способ встречается крайне редко) может служить развитие позвоночника у змей, передвигающихся посредством изгибов тела, по сравнению с ящерицами, передвигающимися при помощи ног. Число позвонков у крупных ящериц колеблется от 30 до 35, у крупных змей оно достигает 500 и более. Удлинение тела у змей происходит за счет закладки дополнительных сомитов (рис. 58), включающих сегмент мускулатуры и позвонка, причем это увеличение числа закладок происходит с момента возникновения данного органогенеза. На одной и той же стадии развития (судя по строению головы) формируются у геккона 24 сомита, у ужа — 34. На следующей стадии у геккона образуются 42 сомита, у ужа — 142. Дополнительные позвонки ужа по сравнению с позвонками геккона гомологов не имеют. Это именно дополнительные, отсутствовавшие у предков позвонки.

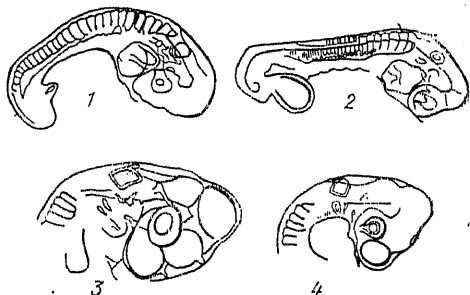
Таким образом, путем архаллакиса в эволюции могут возникать новые органы. Архаллакис можно наблюдать только в эволюции частей организма, но не организма как целого. Этим объясняется то, что Ф. Мюллер выделял лишь два способа измене-

ния онтогенеза, поскольку он занимался эволюцией целостных организмов, а не эволюцией органов, как А. Н. Северцов.

Редукция органов также происходит посредством филэмбриогенезов. А. Н. Северцов выделял два основных типа редукции органов: 1. Рудиментация — медленное исчезновение органа, утратив-

Рис. 58. Закладка сомитов у геккона *Ascalobotes fasciculatus* и ужа *Natrix natrix*:

1 — зародыш геккона на стадии 28 сомитов, 2 — зародыш ужа на стадии 34 сомитов, 3 — зародыш геккона на стадии 42 сомитов, 4 — зародыш ужа на стадии 142 сомитов. Видно попарное сходство стадий по строению головы (по А. Н. Северцову, 1939)



шего функцию и ставшего ненужным. Такой орган в онтогенезе недоразвивается, превращается в рудимент, который очень долго сохраняется в филогенезе; 2. Афанизия — орган, развитый и нормально функционирующий у предков, у потомков оказывается вредным. В этом случае орган может закладываться в онтогенезе, но затем его закладка полностью резорбируется.

Рудиментация может происходить двумя способами: 1) онтогенез органа до какой-то стадии идет, как у предков, а затем прекращается; 2) закладка органа оказывается меньше, чем у предков, возникает позже, и орган «не успевает» развиваться. Первый способ рудиментации иллюстрирует пример развития глаз у пещерной амфибии протей. Глаза закладываются и начинают развиваться как у всех амфибий. Молодые личинки протеев обладают вполне нормальными для этой стадии глазами. Затем темп роста глаз замедляется, и прекращается развитие глазодвигательных мышц. У взрослого животного глаза остаются маленькими и неподвижными и оказываются в итоге рудиментом, расположенным под эпидермисом. Такой тип онтогенеза называют либо аббревиацией (укорочением развития), либо отрицательной анаболией (выпадение конечных стадий).

Второй способ рудиментации можно рассмотреть на примере развития конечностей у ящериц (рис. 59, 60). На рис. 60 показаны закладка и несколько стадий развития задней конечности у геккона, в том числе закладка пяти пальцев. На рис. 61 представлены те же стадии развития у ящерицы *Seps chalcides*, но здесь сразу закладывается всего три пальца. Этот случай аналогичен примеру с закладкой позвонков у змей, только там число зачатков увеличивалось, а здесь уменьшается. А. Н. Северцов назвал такой способ редукции отрицательным архаллаксисом.

Механизм афанизии хорошо иллюстрируется редукцией хвоста у головастиков (см. рис. 51). В течение всего личиночного разви-

тия этот орган растет и развивается: расширяется плавниковая складка, добавляются новые позвонки и мышечные сегменты. Взрослым лягушкам, передвигающимся прыжками, хвост вреден, поэтому в период метаморфоза он начинает редуцироваться. Редукция хвоста идет в обратном порядке по сравнению с процессом его развития: уменьшается (вплоть до исчезновения) плавниковая складка, от конца к основанию хвоста последовательно резорбируются мышечные сегменты и позвонки. В результате хвост исче-



Рис. 59. Пять последовательных стадий развития задней конечности у геккона (*Ascalobotes fasciculatus*) (из А. Н. Северцова, 1939)

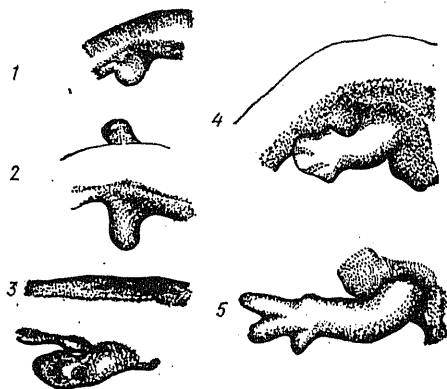


Рис. 60. Пять последовательных стадий развития задней конечности у ящерицы (*Seps chalcides*) (из А. Н. Северцова, 1939)

зает полностью. Этот модус филэмбриогенеза был также назван А. Н. Северцовым отрицательной анаболией, но здесь происходит не выпадение конечных стадий, а обратное развитие.

Посредством обратного развития (инволюции) органа может осуществляться не только афанизия, но и рудиментация органа. Именно таким способом развивается хорда у костных рыб. На ранних стадиях эмбриогенеза идет прогрессивное развитие хорды, с началом формирования костных позвонков хорда резорбируется, но у примитивных костных рыб, например осетровых, ее остатки сохраняются в течение всей жизни.

Как видно из анализа модусов редукции органов, теория филэмбриогенеза разработана недостаточно даже для позвоночных животных. Однако можно считать доказанным, что и прогрессивная эволюция, и редукция органов происходят путем филэмбриогенезов, которые тем не менее не представляют собой зеркального отражения друг друга, причем один и тот же результат (рудиментация) может достигаться разными путями. Но основное значение теории филэмбриогенеза заключается в том, что с ее помощью, во-первых, выявляется онтогенетический механизм эволюционных преобразований органов; во-вторых, объясняется факт



рекапитуляции, т. е. становится понятным, почему онтогенез может повторять филогенез; в-третьих, доказывается первичность онтогенетических изменений по отношению к изменениям взрослых организмов.

Теория филмэбриогенеза оказала большое влияние на развитие ряда наук об организме. По мере исследования выяснилось, что те же принципы приложимы и на более глубоких уровнях организации. Так, А. В. Румянцевым (1955) было показано, что в ряду позвоночных животных посредством анаболии происходила эволюция опорных (хрящевой и костной) тканей. По данным Я. А. Винникова (1966), эволюция светочувствительных элементов сетчатки глаза также осуществлялась путем филэмбриогенезов: колбочки в онтогенезе начинают развиваться как клетки ресничного эпителия, затем ресничка удлиняется и утолщается, и в ней формируются пластинки зрительного пигмента — родопсина.

Не остался в стороне и организменный уровень рассмотрения онтогенеза. Ведущую роль в разработке теории на этом уровне сыграл английский морфолог и эмбриолог Г. де Бер. В 1930 г. вышла его книга «Эмбриология и эволюция», где на новом материале были вскрыты два типа изменений онтогенеза, описанные Ф. Мюллером: продление и уклонение. Первый был назван геронтоморфозом, второй — пedomорфозом. Основное значение исследований де Бера состоит в доказательстве того положения, что девиации, как правило, предшествует выпадение конечных стадий развития, т. е. отрицательная анаболия (на органном уровне) или фетализация (на организменном уровне).

Явление фетализации — недоразвития — широко распространено в животном и растительном мире, это один из наиболее простых способов утраты специализированных признаков. Фетализация вырабатывается в тех случаях, когда продолжение онтогенеза после определенной стадии невыгодно. Наиболее полная фетализация — явление неотении. Фетализация может привести к пedomорфозу, т. е. резкому уклонению в сторону всего хода онтогенеза и тем самым к изменению направления эволюции. Например, А. Л. Тахтаджян (1966) показал, что путем фетализации и пedomорфоза возникли травянистые формы цветковых растений: первичные покрытосемянные были древесными формами, а затем на основе их недоразвития шла эволюция фетализированных травянистых растений. Сам де Бер считал, что насекомые произошли путем пedomорфоза от неотеничной личинки многоножек (рис. 61). Согласно Н. А. Ливанову, путем пedomорфоза от личинок асцидий возникли аппендикулярии — другой класс оболочников.

Эволюция путем пedomорфоза возможна не только на организменном уровне, но и на органном. Так, теория Л. Болька рассматривает происхождение черепа человека как пedomорфоз (рис. 62): поздние стадии онтогенеза черепа человекообразных обезьян выпали, и на этой основе сформировались сапиентные признаки.

Необходимо подчеркнуть, что пedomорфоз — это не скачок.

Любой эволюционный процесс идет постепенно под действием отбора, но при эволюции путем педоморфоза происходит перерыв в ряду конечных стадий развития взрослых организмов, т. е. перерыв в палеонтологической летописи, обусловленный не тем, что остатки предков не сохранились, а тем, что взрослых организмов не было; при фетализации конечные стадии онтогенеза были утрачены, а затем развились новые, в результате новых анаболий.

Несмотря на прогресс тео-

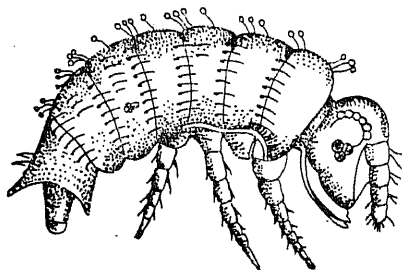
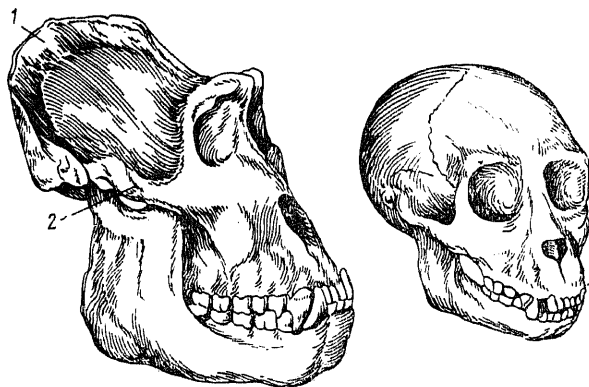


Рис. 61. Похожая на насекомое личинка многоножки *Polydesmus* с тремя парами задних конечностей (из Шмальгаузена, 1969)



рии филэмбриогенеза, филогенез продолжали рассматривать как изменения дефинитивной стадии развития, а он-

Рис. 62. Черепа старой (слева) и молодой (справа) гориллы. Строение черепа молодой гориллы более близко к строению черепа человека:

1 — затылочный гребень, 2 — скуловая дуга (из Шмальгаузена, 1969)

тогенез — как путь достижения этой стадии. С позиций отрицания такого подхода, несомненно правильных, начал в 1939 г. критику теории филэмбриогенеза С. Г. Крыжановский. Исходя из представления об адаптивности стадий онтогенеза, он показал, что любая из них включает как эволюционно древние, так и эволюционно новые признаки. Однако на основании этих вполне справедливых представлений С. Г. Крыжановский пришел к неправоначальному отрицанию явления рекапитуляции, а тем самым и теории филэмбриогенеза. Каждый этап онтогенеза рассматривался как исторически гетерогенная система признаков, совокупно обуславливающих адаптивность данной стадии, но не позволяющая сама по себе реконструировать филогенез. Ранее уже было показано, что на каждой стадии онтогенеза обеспечивается не только ее адаптивность, но и возможность перехода на следующую стадию. Поэтому выделять одну из этих двух сторон онтогенеза неверно. Но теория С. Г. Крыжановского вновь поставила вопрос, не рассмотренный А. Н. Северцовым, о механизмах эволюции провизорных приспособлений. Показав, что девиация

и архаллакис имеют значение филэмбриогенезов, он тем самым вывел их из состава нарушений палингенетического развития. В результате в составе ценогенезов остались лишь провизорные приспособления, эмбриоадаптации, а их эволюцию А. Н. Северцов не рассматривал.

Однако эволюция провизорных приспособлений, как и эволюция дефинитивных адаптаций, идет путем филэмбриогенезов (А. С. Северцов, 1970). Например, личинки хвостатых амфибий дышат при помощи наружных жабр — выростов эктодермы межжаберных перегородок, имеющих богатую сеть кровеносных сосудов. Это типичное провизорное приспособление свойственно некоторым рыбам и амфибиям. В процессе метаморфоза наружные жабры резорбируются по способу афанизии. Можно построить филогенетический ряд эволюции этого органа у хвостатых амфибий. У семиреченского лягушкозуба они имеют наиболее примитивное строение: бахрома из почти равноценных лепестков, занимающая верхнюю часть жаберной перегородки. У сибирского углозуба одни из верхних лепестков вытягиваются, возникает ствол наружной жабры, на котором развиваются вторичные лепестки. Это изменение обусловлено девиацией. У саламандры возникает дополнительный верхний ряд лепестков (анаболия). Таким образом, эволюция провизорных приспособлений основана на тех же механизмах, что и эволюция дефинитивных признаков. Естественно, что на каждой стадии возникают новые признаки, каждая стадия онтогенеза действительно адаптивна и исторически гетерогенна, но эта гетерогенность формируется не вопреки, а благодаря филэмбриогенезам.

Представление об адаптивности провизорных стадий онтогенеза заставляет дать более точное определение дефинитивной стадии развития данной структуры в организме. Выше в качестве дефинитивной стадии рассматривалась та, на которой происходит размножение, т. е. взрослый организм. Теперь же приходится говорить о дефинитивной стадии развития провизорного приспособления. Видимо, дефинитивную стадию следует определять двояко: с одной стороны, как стадию, на которой заканчивается морфогенез данной системы, с другой — как функциональную стадию, на которой признак вступает в контакт с внешней средой, обеспечивая выживание организма. Обычно к этому моменту морфогенез заканчивается, создавая данному органу возможность нормально функционировать.

Таким образом, теория филэмбриогенеза (включая и концепцию геронто- и педоморфозов) вполне удовлетворительно объясняет эволюцию строения организмов на всех уровнях — от клетки до особи и на всех стадиях онтогенеза — от зиготы до взрослого животного. Любой онтогенез и любую его стадию можно рассматривать как сложную систему, переплетение филэмбриогенезов органов, тканей и клеток. Эволюция индивидуального развития происходит посредством эволюции частных органо-, гисто- и цитогенезов. Большого эта теория объяснить не может по-

тому, что филэмбриогенез не элементарное изменение (подобно мутациям и их комбинациям), а способ возникновения адаптивных структур.

### ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ КОРРЕЛЯЦИЙ

Как показано выше, в первом приближении эволюцию онтогенеза можно представить как сложную систему филэмбриогенезов органов, тканей и клеток. На каждой стадии развития особи серии анаболий будут прерываться и нарушаться девиациями, девиации и архаллаксы — надстраиваться новыми анаболиями, которые снова будут исчезать в результате возникновения отрицательных филэмбриогенезов, и таким образом будет идти адаптивная перестройка организации. Однако, как уже указывалось, филэмбриогенез нельзя считать элементарным актом эволюционной перестройки онтогенеза. Кроме того, теория филэмбриогенеза, объясняя дифференциацию организма, не вскрывает причин сохранения этим организмом целостности. Она не отвечает на вопрос: почему, несмотря на непрерывно идущую дифференциацию, организм не превращается в набор не связанных частей и органов?

Эта проблема долгое время оставалась слабо изученной. С момента появления эволюционной теории все внимание и эволюционистов, и эмбриологов было обращено именно на закономерности возникновения новых форм, на процессы дифференциации, что порождало представления о независимости частей организма. Наиболее ярко эти взгляды отражены в теории мозаичного развития, разработанной А. Вейсманом (см. рис. 22). Он считал, что наследственная субстанция, разделенная на детерминанты, при дроблении яйца и вообще при клеточных делениях неравномерно распределяется между клетками. От неравного распределения детерминант зависит дальнейшая судьба бластомеров. Добавка, уничтожение или изменение любой детерминанты добавляет, уничтожает или изменяет зависящий от нее признак, не затрагивая всех остальных признаков организма.

Из теории А. Вейсмана вытекают представления о независимости частей организма не только в индивидуальном, но и в историческом развитии. Хотя эту теорию мозаичного развития опровергли данные эмбриологии, представление о мозаичной эволюции были восприняты неодарвинизмом и генетикой того времени. Материальные единицы наследственности — гены — отождествляли с вейсмановскими детерминантами, и доведенные до логического конца рассуждения в рамках догмы «один ген — один признак» также приводили к теории мозаичной эволюции. Не следует смешивать теорию мозаичного развития с мозаичным типом онтогенеза. У животных, обладающих мозаичным онтогенезом, на ранних стадиях развития, нередко в зиготе, происходит детерминация каждой части яйца. В результате каждый бластомер дает начало строго определенным зачаткам. В данном случае действительно генотип детерминирует судьбу зачатков, но не по схеме «один

ген — один признак», а весь генотип определяет развитие каждого признака. Мозаичный тип онтогенеза наблюдается у насекомых: лучше всего он изучен у *Drosophila*.

Противовесом вейсмановской материалистической, но механистической теории стала виталистическая (идеалистическая) теория целостности организма, разработанная Г. Дришем. Г. Дриш (1891) экспериментально изучал изоляцию бластомеров на ранних стадиях развития и выяснил, что на этих стадиях клетки зародыша эквивалентны, т. е. обладают равными возможностями. Например, если разделить два первых бластомера, то каждый из них даст начало нормальному зародышу (однояйцовые близнецы). Следовательно, идея целостного организма заложена в каждой его части, но в обычных условиях она не реализуется. Исходя из представления об организме как о развивающейся машине, Дриш пришел к выводу о невозможности такой самодифференцирующейся и самостоятельно поддерживающей свою целостность машины. Не найдя выхода из этого противоречия, Дриш прибавляет к машине «инженера» нематериальную силу (которую он вслед за Аристотелем назвал энтелехией), т. е. сверхматериальный фактор, направляющий развитие к конечному совершенствованию. Дриш даже создал формулу индивидуального развития:  $B(x) = f(SxlxE)$ , где  $B$  — конечный результат развития зачатка  $x$ ;  $f$  — функция от  $S$  — первоначальной величины зачатка  $x$ ;  $l$  — положение зачатка в организме;  $E$  — энтелехия, определяющая путь развития данного зачатка. Таким образом, согласно Дришу, конечный результат развития данной закладки есть функция от ее положения, величины и энтелехии, определяющей направление развития.

Реальные причины поддержания целостности развивающегося организма длительное время оставались неизвестными, поэтому виталистические представления довольно долго существовали в эмбриологии. Следы их есть даже в теории биологического поля, созданной крупным советским эмбриологом А. Г. Гурвичем (1947). Витализм начал изживать себя, когда была открыта роль взаимодействия зачатков в дифференциации организма и стала развиваться экспериментальная эмбриология. На основе данных этой науки И. И. Шмальгаузен (1939) сформулировал представление о трех типах корреляций индивидуального развития, показав, что дифференциация организма и его интеграция в процессе онтогенеза осуществляются одним и тем же механизмом — взаимодействием развивающихся зачатков. Согласно этой теории в онтогенезе организма последовательно накладываются друг на друга три волны коррелятивных зависимостей: корреляции геномные, морфогенетические, эргонтические.

**Геномные корреляции.** По отношению к онтогенезу геном никогда не представляет собой мозаики, т. е. набора независимых наследственных зачатков. Напротив, это комплекс связанной и закономерно считываемой информации. Влияние генов друг на друга хорошо доказано молекулярной генетикой.

И. И. Шмальгаузен основывал представление о геномных корреляциях на явлениях сцепления генов и плейотропии. В онтогенезе геномные корреляции проявляются как комплексы признаков, не связанных между собой ни единством процессов формообразования, ни функциональными отношениями (см. рис. 7). Роль геномных корреляций заключается в том, что они поддерживают целостность организма с самого начала его онтогенеза.

У организмов, обладающих регуляторным типом онтогенеза, взаимовлияние будущих зачатков выявляется уже в яйце. Например, у амфибий два первых бластомера влияют друг на друга, определяя путь дальнейшей дифференцировки каждого из них.

При мозаичном развитии геномные корреляции на ранних стадиях онтогенеза приобретают решающее значение. Так, в ряду первичноротых стабилизируется полярность яйцеклеток, возрастает детерминированность дробления, обуславливающего обособление и распределение компонентов яйца. У насекомых, которые обладают наиболее совершенным типом развития среди первичноротых, сегрегация овоплазмы осуществляется до начала дробле-

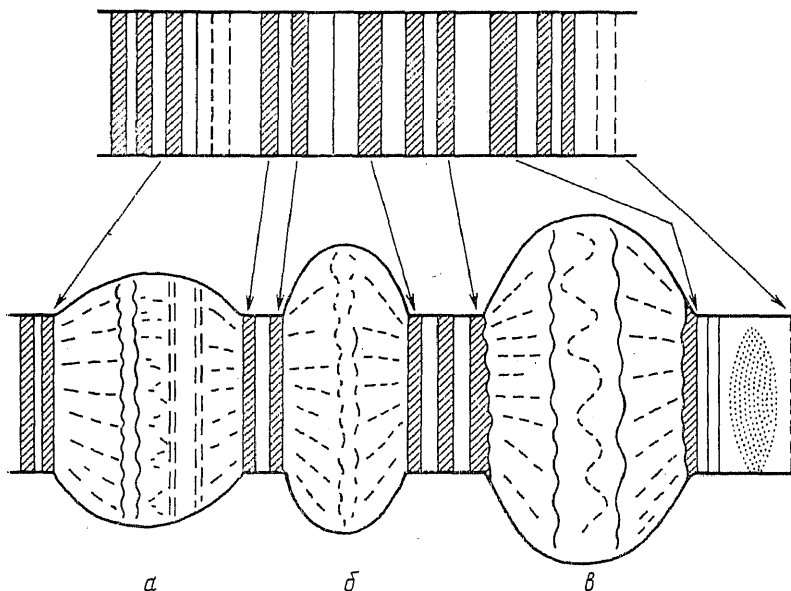


Рис. 63. Схема образования пуффов:

а — за счет комплекса дисков (сложный пуфф); б, в — за счет единичных дисков с разным количеством ДНК (из Кикнадзе, 1972)

ния. В результате каждый бластомер дает начало строго определенной части личинки. При поверхностном дроблении ядро делится в центре яйцеклетки, а дочерние ядра мигрируют на периферию, где происходит цитотомия поверхностного слоя и образуется ряд бластомеров (Ю. А. Захваткин, 1975). Поскольку движение

бластомеров активно, можно предполагать лишь общее влияние всего яйца на данный бластомер и возрастание роли генетического контроля, т. е. геномных корреляций.

**Морфогенетические корреляции.** На систему геномных корреляций с началом морфогенеза (у организмов с регуляторным типом развития — с началом дробления) накладывается система морфогенетических корреляций — взаимодействий развивающихся

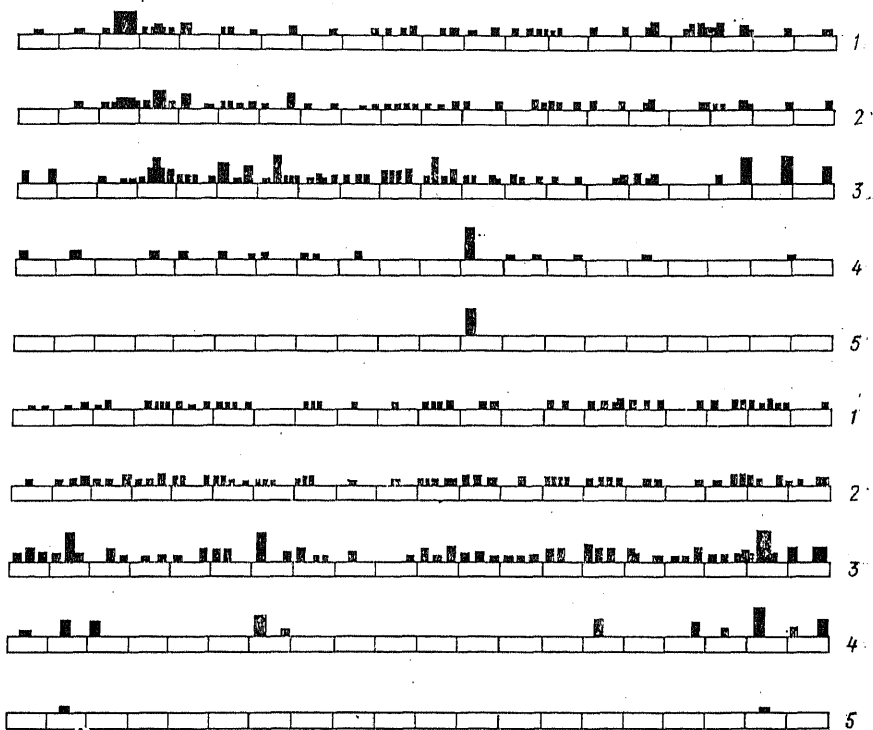


Рис. 64. Динамика развития пuffed в хромосомах слюнных желез комара (*Chironomus dorsalis*). Верхние пять рядов — 1-я хромосома, нижние пять рядов — 2-я хромосома:  
1 — личинка IV возраста, 9—10-дневная, 2 — предкуколка, 3 — молодая куколка, 4 — старая куколка (из Полянского, 1968; по Кикнадзе)

ся зачатков. Как уже сказано, даже два первых бластомера взаимно определяют путь дальнейшего развития каждого из них. Морфогенетические корреляции, будучи эпигеномными взаимодействиями, тем не менее основаны на функционировании генов. Любой гистологической и морфологической дифференцировке развивающихся зачатков предшествует генетическая, выражающаяся в дифференциальной репрессии и дерепрессии генов, т. е. в их дифференциальном функционировании в клетках.

Для гигантских хромосом слюнных желез личинок *Diptera* это связывают с возникновением и исчезновением пuffed — участков

деспирализованной ДНК (рис. 63, 64). Естественно, что не во всех случаях активность генов можно установить по наличию или отсутствию пuffed. Молекулярной генетикой накоплен обширный материал по дифференциальной активности генов. Включение тех или иных генов запускает биосинтез соответствующих белков, а их репрессия останавливает этот синтез. В результате метаболизм данной клетки меняется, что опосредованно изменяет метаболизм

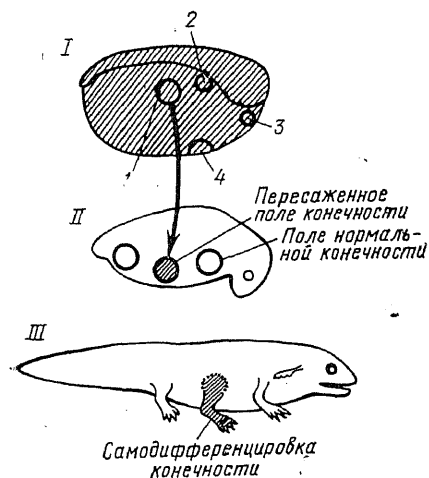


Рис. 65. Детерминация зачатков на стадии закладки центральной нервной системы у хвостатых амфибий: I — стадия нейрулы, II — стадия хвостовой почки, III — стадия личинки. 1 — будущая закладка конечности, 2 — уха, 3 — органы обоняния, 4 — сердца (из Бодемера, 1971)

всего организма. Поскольку онтогенез — процесс не только возникновения новых органов, но и постоянного увеличения клеточного разнообразия, т. е. не только морфогенез, но и гисто- и цитогенез, можно считать, что в разных зачатках репрессируются и дерепрессируются разные гены. Следовательно, морфологической дифференцировке всегда предшествует биохимическая, обусловленная явлением репрессирования, и дерепрессирования генов. Поэтому в каждой части зародыша возникает некое биохимическое своеобразие, которое определяет судьбу этого участка, т. е. детерминирует его.

Например, если на стадии нейрулы вырезать у эмбриона тритона кусочек эктодермы и мезодермы из того места, где впоследствии образуется конечность, и пересадить его на брюхо другому эмбриону, там разовьется дополнительная пятая нога (рис. 65). Трансплантат был выбран только на основе знания дальнейшей судьбы данного участка нейрулы: никакие морфогенетические процессы там еще не начинались. Следовательно, произошла лишь биохимическая дифференцировка, за счет которой этот участок эмбриональных тканей оказался детерминированным. У эмбриона, чей зачаток конечности был вырезан, ранка заживает, и на этом месте развивается вполне нормальная нога. Это результат регуляторного типа развития, для которого характерны взаимозависимость и лабильность дифференцировки зачатков.



Детерминация происходит в результате влияния уже дифференцированных окружающих частей или всего организма. Такая детерминация зачатка называется зависимой. Она определяется уровнем обмена веществ, т. е. физиологическими градиентами, или индуцирующим влиянием других зачатков. Рассмотрим опыт Ф. Джилкриста (1929) по воздействию температуры на развитие нервной трубки у тритона. Центральная нервная система позвоночных имеет эктодермальное происхождение. Она возникает как

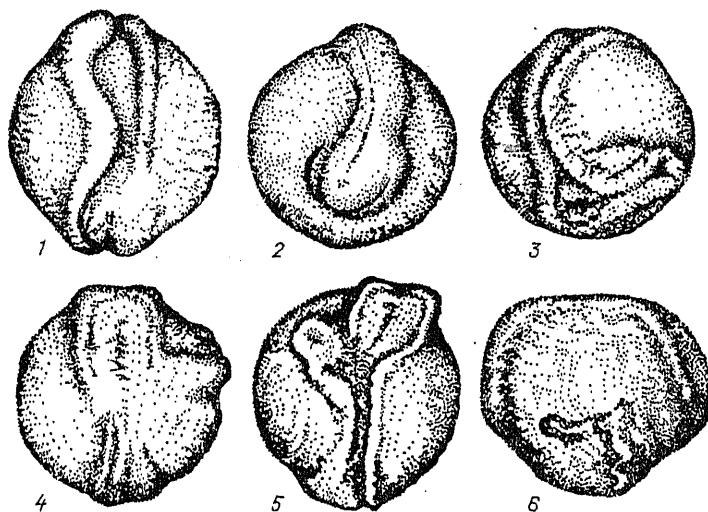


Рис. 66. Влияние поперечного градиента температуры в 5° на закладку центральной нервной системы у тритонов:

1, 2, 4, 5 — вид зародышей со спины, 3 — вид спереди, 6 — вид сбоку (из Токина, 1970)

желобок на спинной стороне гастрюлы. Этот желобок впоследствии прогибается, а окаймляющие его валики разрастаются и смыкаются. В результате возникает погруженная под эктодерму нервная трубка. Джилкрист помещал поздние гастрюлы тритона между двумя серебряными пластинами. Одну пластину охлаждали, другую нагревали так, чтобы разница температуры между ними составляла 5°. Нейруляция при этом шла ненормально (рис. 66). Разность температур меняла интенсивность метаболизма, создавая несвойственный организму, поперечный по отношению к плоскости симметрии физиологический градиент интенсивности метаболизма. Таким образом, эпигенетическое влияние нарушало генетическую детерминацию морфогенеза.

Более тонкая дифференцировка зачатков происходит внутри развивающихся органов и их систем на основе эмбриональной индукции. Например, контакт зачатка сетчатки — глазного пузыря — с эктодермой индуцирует образование из нее хрусталика, а затем роговицы, определяя тем самым развитие глаза как цело-

го (рис. 67). Важно учитывать, что индукционные механизмы дифференцировки основаны, как правило, не на одностороннем воздействии одного зачатка на другой, а на их взаимодействии, происходящем по принципу обратной связи (Шмальгаузен, 1964). Так, при разобщении глазного бокала и эктодермы с помощью тонкой стеклянной пластинки не только не развивается хрусталик, но останавливается и развитие глазного бокала.

*Эргонтические корреляции.* В процессе морфогенеза за счет геномных и морфогенетических корреляций формируются лишь основные соотношения частей организма. Тонкую «дошлифовку» и «подгонку» органов друг к другу осуществляет третья волна коррелятивных зависимостей — эргонтические корреляции. Примером их может служить усиленное развитие костей, образование на них мощных гребней в тех местах, где крепятся мышцы, испытывающие постоянную повышенную нагрузку (рис. 68). На этом рисунке изображен череп песка, у которого в молодости

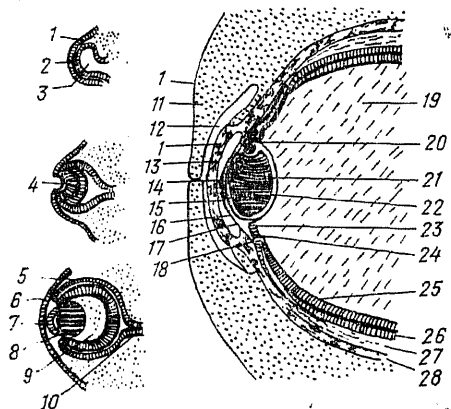


Рис. 67. Четыре этапа развития глаза позвоночных животных:

1 — эктодерма, 2 — эктодерма, из которой возникает хрусталик, 3 — глазной пузырь (вырост мозга), 4 — выпячивание эктодермы — закладка хрусталика, 5 — зачаток пигментной оболочки, 6 — зачаток сетчатки, 7 — передняя стенка хрусталика, 8 — задняя стенка хрусталика, 9 — зачаток стекловидного тела, 10 — глазной стебелек — зачаток зрительного нерва, 11 — верхнее веко, 12 — конъюнктивный мешок, 13 — роговица, 14 — эпителий хрусталика, 15 — передняя камера глаза, 16 — передний листок сосудистой оболочки хрусталика, 17 — радужная оболочка, 18 — ресничное тело, 19 — стекловидное тело, 20 — рес-

ничная круговая пленка, 21 — тело хрусталика, 22 — задний листок сосудистой оболочки хрусталика, 23 — радужина, 24 — ресничная часть сетчатки, 25 — сетчатка, 26 — пигментная оболочка, 27 — сосудистая оболочка, 28 — белковая оболочка (склера) (из Токина, 1970; по Щеголеву, 1923)

была повреждена правая ветвь нижней челюсти. В результате того что животное при питании использовало главным образом левую сторону рта, жевательная мускулатура этой стороны развивалась более интенсивно, что привело к асимметричному формированию костей черепа. Параллельно снижение механической нагрузки обусловило истончение кости на правой половине верхней челюсти.

Таким образом, дифференциация организма осуществляется на основе взаимодействия его частей. Этим же определяется и целостность организма в процессе его индивидуального развития: зачатки органов не могут развиваться вне взаимодействия друг с другом и без взаимовлияния организма как целого на каждую

его часть и каждой части на целое. Именно поэтому организм на каждом этапе индивидуального развития представляет собой не мозаику частей, а интегрированную систему.

Неверно было бы считать, что три волны коррелятивных зависимостей последовательно сменяют друг друга. Взаимодействие частей организма происходит постоянно на всех уровнях. Можно

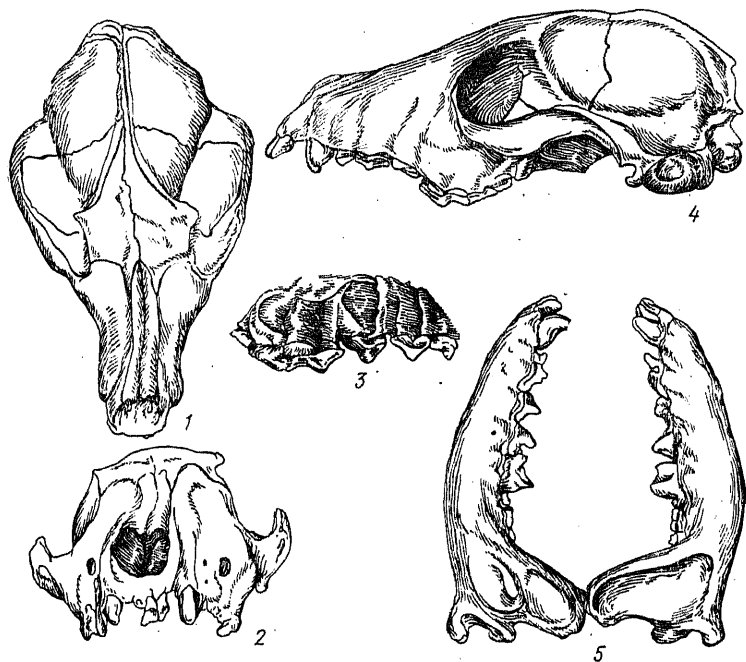


Рис. 68. Эргонтические корреляции между развитием костей и мышц в черепе песца (*Alopex lagopus*). Симметрия развития костей нарушена в результате травмы правой ветви нижней челюсти:

1 — череп сверху, 2 — спереди, 4 — сбоку, 3 — участок верхней челюсти с истонченной костью, 5 — ветви нижней челюсти (из Парамонова, 1945)

лишь говорить о том, что при окончании морфогенеза эргонтические корреляции еще продолжают действовать. Деление стадий на дофункциональные и функциональные условно. Морфогенетические зависимости также функциональны, но функции частей формообразовательного аппарата (т. е. системы зачатков, определяющих развитие друг друга) направлены на обеспечение дальнейшего развития, тогда как по окончании формообразования функционирование системы прямо или косвенно обеспечивает адаптацию организма к среде. В то же время начать функционировать может и не вполне сформировавшийся орган, что указывает на относительность понятия «окончание морфогенеза».

Таким образом, дифференциация и интеграция онтогенеза осуществляются на основе трех взаимно накладывающихся волн

коррелятивных зависимостей; причем морфогенетические и эргонтические корреляции представляют собой связи эпигеномные, лишь косвенно зависящие от наследственности.

Доказать эпигеномность морфогенеза можно следующим образом. Если от зародыша лягушки пересадить тритону кусочек верхней губы бластопора — зачаток, определяющий место возникновения хордомезодермы и тем самым план строения позвоночных животных, то у него развивается вторая нервная трубка, имеющая, однако, строение, свойственное тритонам, а не лягушкам. Мало того, мертвый (выдержанный в спирте или сваренный) первичный организатор — губа бластопора — все равно индуцирует нейруляцию. Поиски особых веществ — индукторов — не обнаружили специфичности индукционного воздействия: индукцию нервной трубки вызывают различные неспецифические воздействия вплоть до введения метиленовой синьки. Следовательно, природа индуцирующего воздействия генетически не детерминирована. Компетентия тканей, т. е. их способность специфически реагировать на неспецифическое воздействие, обусловлена генетически главным образом в отношении времени и в меньшей степени — локализации воздействия. В частных формообразовательных аппаратах, как показано выше, может быть детерминирована и локализация. На определенной стадии онтогенеза любое неспецифическое воздействие вызывает специфическую реакцию тканей, причем видоспецифичную, возможность которой предопределена генетически.

Следовательно, для изменения под действием мутации признаков данного организма прежде всего должны измениться процессы онтогенеза. Это впервые показал И. И. Шмальгаузен (1939), исследовав мутацию мохноногости у кур. Цевка нормальных кур покрыта роговыми чешуями, у кур с мутацией мохноногости и цевка и пальцы одеты перьями, а четвертый палец редуцирован. У мохноногих кур на ранних стадиях развития конечности под кожей скапливается мезенхима, которая в норме идет на развитие четвертого пальца. Эта избыточная мезенхима нарушает расположение закладок чешуй; чешуи недоразвиваются, а между ними вырастают перья, на развитие которых и идет избыточная мезенхима. Тот же эффект сложного проявления действия гена в онтогенезе иллюстрирует рис. 8. И. И. Шмальгаузен назвал такое действие мутации ступенчатой плейотропией. Необходимо учитывать, что данная мутация проявится в онтогенезе только с того момента, когда мутантный ген дерепрессирован, и только в тех органогенезах, на которые он влияет, если, конечно, не нарушены сами механизмы дерепрессии. Каждый тип организации требует своего типа дифференцировки, т. е. своего набора формообразовательных аппаратов. Иными словами, процессы морфогенеза неизбежно должны были эволюционировать (с. 103).

Закономерности эволюции формообразования мало изучены. Д. П. Филатов (1939) сформулировал правило, согласно которому эволюционная перестройка морфогенеза может происходить быст-

рее, чем меняется в филогенезе конечный результат формообразования, т. е. дефинитивная структура органа. Примером может служить формообразование обонятельного органа хвостатых амфибий (Медведева, 1963). Орган обоняния в онтогенезе возникает при срастании двух выростов: снаружи вглубь растет ноздря с обонятельным мешком, выстланным обонятельным эпителием, а навстречу от крыши головного отдела первичной кишки растет хоана. Передняя часть ноздри возникает из обонятельной плакоды — участка эпидермиса, а хоана — из энтодермы. У примитивных хвостатых амфибий *Nypobiidae* удаление обонятельной плакоды не влияет на развитие хоаны. Если же удалить обонятельную плакоду у тритона (высших *Urodela*), хоана либо вообще не возникает, либо развитие ее протекает ненормально и рано останавливается. Следовательно, у высших хвостатых амфибий обонятельная плакода индуцирует развитие хоаны, а у низших обе закладки развиваются независимо. В соответствии с правилом Филатова совершенствуется сам процесс морфогенеза без изменения его конечного результата.

И. И. Шмальгаузен (1939, 1964) показал, что эволюция онтогенеза как процесса (без учета изменений организации функциональных стадий) происходит под действием стабилизирующего отбора и приводит к двум основным результатам: упрощению (рационализации) и возрастанию независимости от внешних и внутренних воздействий (автономизации). Оба процесса наблюдаются и в эволюции целостного организма (с. 112—114), и в эволюции отдельных органогенезов.

Хорошим примером процесса автономизации служит развитие легких у личинок бесхвостых амфибий (Машковцев, 1936). Головастики, как известно, дышат жабрами, а взрослые амфибии — легкими. Легкие начинают формироваться еще у личинки и полностью заканчивают свое развитие к концу метаморфоза. На ранних стадиях они представляют собой парные выросты дна глотки, которые затем постепенно увеличиваются и разрастаются в полость тела. Внутри этих мешков развиваются септы — неполные перегородки, увеличивающие поверхность дыхательного эпителия. А. А. Машковцев обратил внимание на то, что головастики, еще не дойдя до стадии метаморфоза, начинают захватывать ртом воздух, поднимаясь к поверхности воды. Он опустил в аквариум ниже уровня воды сетку, мешавшую головастикам подниматься к поверхности. Оказалось, что в этих условиях у головастиков чесночницы, одного из примитивных видов бесхвостых амфибий, развитие легких останавливалось и септы не образовывались: не возникала система эргонтических корреляций, «дошлифовывающих» строение легочного мешка. Напротив, у головастиков жаб (более высокоорганизованных амфибий) в тех же условиях развитие легких идет нормально до конца. В данном случае эргонтические корреляции были замещены морфогенетическими.

Отсюда ясно, что в процессе эволюции формообразующее воздействие внешних факторов заменяется влиянием внутренних фак-

торов. В результате возрастает независимость формообразования от внешних условий, его автономность, что повышает адаптивность онтогенеза в целом, поскольку среда оказывает на него меньшее повреждающее воздействие.

В процессе эволюции должна возрасти автономность формообразования по отношению не только к внешним, но и к внутренним нарушениям — мутациям. Однако подтвердить независимость морфогенеза от внутренних нарушений можно лишь косвенными данными: если не изменить морфогенез сильнее, чем это происходит в норме, невозможно выяснить, насколько он защищен, а получить столь сильное нарушение можно только путем внешних воздействий. Так, по данным В. В. Попова и В. В. Ульяновой (1967) (нарушение индукции роговицы глаза головастиков рентгеновскими лучами), в норме индукция продолжается с 9-го по 20—25-й день развития эмбриона. Дозы порядка 100 Р не способны нарушить нормальное формообразование, дозы в 200 Р и выше начинают сдвигать индукцию на более поздние по сравнению с нормой стадии. Дозы в 300 Р сдвигают начало индукции с 9-го на 13-й день, а конец индукции — на 26-й день и в 5% случаев полностью прекращают индукцию. Интересно, что окончание индукции сдвигается труднее. Только дозы в 600 Р серьезно нарушали этот формообразовательный аппарат: индукция наблюдалась лишь в 10% случаев и шла с 18-го по 28-й день. Рентгеновские лучи — неспецифический повреждающий фактор, нарушающий клеточный метаболизм. Данная работа до некоторой степени моделирует эндогенные (мутационные) изменения морфогенеза.

Таким образом, формообразование — процесс, чрезвычайно защищенный, мало зависящий как от внешних воздействий, так и от внутренних. При такой автономности процессов морфогенеза любые мутационные нарушения лишь с трудом проявляются в фенотипе. Малые наследственные изменения подвергаются регуляции в процессе эпигеномного формообразования и не проявляются в фенотипе. Крупные мутации, резко нарушающие морфогенез, приводят к разбалансировке формообразования — нарушению морфогенетических корреляций и, следовательно, к сильному снижению относительной приспособленности. Морфогенез данного органа становится дефектным, а конечный результат в большинстве случаев — летальным (см. рис. 8). Это еще раз подтверждает положение, что эволюция идет лишь по комплексам малых наследственных уклонений. Только комплекс малых мутаций может, с одной стороны, настолько повлиять на морфогенез, что изменится функциональная стадия развития органа, а с другой, — влияя на разные части формообразовательного аппарата, — привести не к его ломке, а к перестройке.

Следовательно, прав был И. И. Шмальгаузен, утверждавший, что в процессе филогенеза преемственность жизненных форм создается не консервативной наследственностью, не неизменностью генов, передающихся в процессе размножения следующему поколению, а прочностью эпигеномных связей процессов формообра-

зования, их автономностью, благодаря которой смягчаются и внешние и внутренние повреждающие воздействия. Правило Д. П. Филатова наглядно показывает, что генетическая основа данного морфогенеза, приводящая к изменению процессов формообразования, меняется в ходе эволюции, тогда как конечный результат — строение органа — остается неизменным. Сама же автономность процессов онтогенеза представляет собой результат действия стабилизирующего отбора. Таким образом, автономизация — один из важнейших путей эволюции онтогенеза, создающий преемственность форм в эволюционном процессе. К. Уоддингтон назвал автономные каналы морфогенеза креодами.

Второй путь эволюции онтогенеза, по И. И. Шмальгаузену, его рационализация. В технике термин «рационализация» имеет смысл усовершенствования технологического процесса с помощью его упрощения. Тот же смысл вложен И. И. Шмальгаузену в слово «рационализация» в применении к биологическим явлениям. Упрощение онтогенеза подразумевает его первоначальную сложность. Сложность эта также возникает в процессе эволюции. Филэмбриогенезы обеспечивают развитие адаптаций и на провизорных, и на дефинитивных стадиях онтогенеза. Если же рассмотреть этот процесс глубже, то получается, что адаптивность каждой стадии онтогенеза достигается на основе эволюции формообразовательных аппаратов. Отсюда следует вывод, что филэмбриогенезы возникают на базе эволюционной перестройки морфогенеза, т. е. изменений морфогенетических корреляций (А. С. Северцов, 1970). Если рассматривать филэмбриогенез как результат эволюционной перестройки формообразования, которая, в свою очередь, идет на основе наследственной изменчивости под контролем отбора, становится понятно, почему анаболии встречаются гораздо чаще, чем девиации и тем более архаллакисы.

Целостность организма обеспечивается морфогенетическими корреляциями, нарушение их системы — это дезинтеграция. Поэтому отбором чаще подхватываются изменения, происходящие в конце органогенезов, когда они менее зависят друг от друга. Поскольку онтогенез — это в то же время последовательная дифференцировка, т. е. увеличение клеточного разнообразия, мутантные гены чаще будут дерепрессироваться в конце морфогенеза, чем в его начале. Следовательно, анаболии будут и чаще возникать, и чаще сохраняться отбором. Поэтому в большинстве случаев и оправдывается биогенетический закон. Девиация, естественно, меняет морфогенез гораздо сильнее. Это уже не надстройки, а перестройки формообразовательных аппаратов. Архаллакис — не обязательно становление нового формообразовательного аппарата. Формообразовательный аппарат может возникнуть без изменения результатов морфогенеза. Важнее, что морфогенез нового органа должен вписаться в комплекс морфогенетических зависимостей, что требует уже серьезной перестройки всего индивидуального развития. Поэтому архаллакисы редко появляются и редко сохраняются отбором.

Таким образом, филэмбриогенезы постоянно усложняют морфогенез и удлинняют его. Следовательно, обратной стороной возникновения новых адаптаций неизбежно должна быть рационализация — вторичное упрощение процессов онтогенеза. Единственный путь достижения вторичного упрощения морфогенеза — его дальнейшая перестройка. Рационализация выражается в исчезновении менее важных морфогенетических процессов, т. е. в вы-

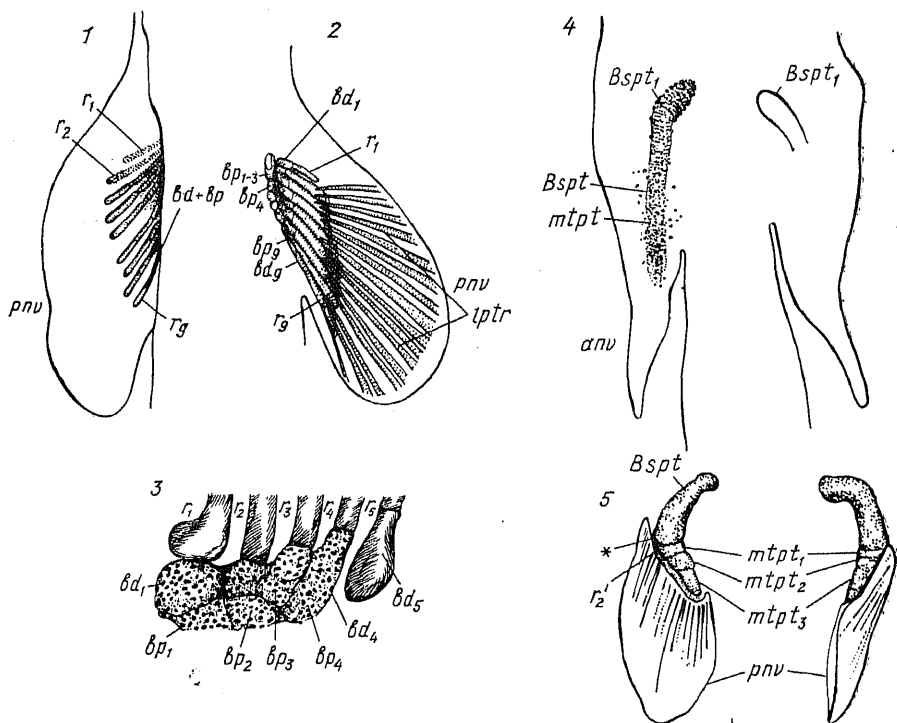


Рис. 69. Развитие брюшных плавников у осетра (1, 2, 3) и амии (4, 5): 1 — единые мезенхимные складки ( $bd+bp$ ) дистальных и проксимальных элементов каждого луча плавника ( $r$ ),  $pnu$  — край плавниковой складки, 2 — обособление проксимальных ( $bp$ ) и дистальных ( $bd$ ) отделов базиптеригия при их окрящевении,  $lptr$  — лепидотрихии, 3 — слияние окрящевевших элементов базиптеригия, 4 — постепенное окрящевение единой закладки базиптеригия ( $Bspt$ ,  $Bspt^1$ ) и метаптеригия ( $mtpt$ ) — производного лучей плавника, 5 — единый базиптеригий ( $Bspt$ ) и три самостоятельных отдела метаптеригия ( $mtpt$ ) после окрящевания (из А. Н. Северцова, 1939)

падении отдельных промежуточных стадий онтогенеза (Шмальгаузен, 1939).

У осетровых рыб основание брюшных плавников — базиптеригий — развивается следующим образом: сначала в плавниковой складке возникает серия метамерных мезенхимных закладок по числу лучей плавника. Затем закладка становится хрящевой



и делится на два отдела (рис. 69): базиптеригий и собственно луч. Происходит это в результате внедрения в хрящ соединительно-тканых клеток. Лишь после этого хрящевые элементы базальной части сливаются между собой, образуя единый базиптеригий. Данный процесс можно рассматривать как анаболию над сериальной закладкой базиптеригия. У Holostei (костных ганоидов) эти стадии развития плавника не наблюдаются, сразу возникает единая мезенхимная закладка базиптеригия, которая становится хрящевой. Поскольку Holostei — группа, несомненно, более прогрессивная, чем осетровые, можно говорить о вторичном упрощении, рационализации развития плавника. При этом произошло ускорение развития, возникла гетерохрония, обуславливающая возможность появления новых филэмбриогенезов, т. е. дальнейшей перестройки данного органогенеза.

Следствием рационализации онтогенеза является процесс, названный И. И. Шмальгаузен (1939) накоплением корреляций общего значения. Возможность выпадения промежуточных стадий, т. е. рационализация, обеспечивается перестройкой формообразовательных зависимостей. Морфогенез должен приводить к конечному результату без частных морфогенетических корреляций, определяющих промежуточные стадии. Следовательно, в процессе рационализации отбираются такие формативные зависимости, которые наиболее надежно и просто обеспечивают развитие адаптивных признаков, а также поддерживают целостность организма во время этих дифференцировок. Корреляции общего значения — это зависимости, определяющие не частный онтогенез одного признака, а большие циклы органогенезов.

Один из наиболее наглядных примеров корреляций общего значения — гастрюляция. Эта стадия онтогенеза существует у всех многоклеточных, за исключением губок. Во время гастрюляции происходит дифференцировка трех (у кишечнополостных — двух) зародышевых листков: экто-, мезо- и энтодермы, а также определяется местоположение основных частей тела. Эволюция типов гастрюляции — от деламинации через иммиграцию к инвагинации — хороший пример рационализации. В то же время значение гастрюляции во всех ветвях Metazoa одинаково, и у всех групп многоклеточных она сохраняется именно потому, что определяет пространственную организацию особи.

Корреляции общего значения, такие как гастрюляция, нейруляция, дифференциация мозговых пузырей, естественно, сохраняются всегда, а выпадают менее значительные стадии онтогенеза. Рационализация онтогенеза, помимо всего прочего, служит основой эмбрионизации, которая, в свою очередь, автоматически приводит к автономизации онтогенеза, возрастанию его независимости от воздействия внешней среды. Таким образом, оба процесса — и рационализация, и автономизация — теснейшим образом связаны между собой.

Следствие рационализации представляет собой и вторичная перестройка филэмбриогенезов, которые в процессе выпадения

промежуточных стадий частично изменяются и упрощаются, становясь корреляциями общего значения, а частично утрачиваются. Видимо, это и привело М. А. Шишкина (1972) к отрицанию роли филэмбриогенезов в эволюционной перестройке онтогенеза. М. А. Шишкин считает филэмбриогенез всего лишь записью мутационных перестроек формообразования. Отчасти это правильно. Филэмбриогенез — действительно результат наследственной перестройки формообразовательных аппаратов. Однако именно такая перестройка обеспечивает развитие новых приспособлений. Филэмбриогенез следует характеризовать как комплекс наследственно обусловленных адаптивных преобразований онтогенеза. Если признавать, что филогенез — адаптивные преобразования организации, то филэмбриогенез — механизм осуществления этих преобразований. Рассматривая филогенез как результат микроэволюционного процесса, необходимо учитывать механизмы становления филэмбриогенезов и их вторичной перестройки в ходе стабилизирующего отбора.

Поэтому необходимо несколько иначе взглянуть на проблему рекапитуляции. При обсуждении теории филэмбриогенеза был сделан вывод об обусловленности явления рекапитуляции тем, что эволюция онтогенеза идет главным образом по способу анаболии. Это положение необходимо уточнить. Поскольку анаболии вторично изменяются в процессе рационализации, рекапитулируют (особенно на ранних стадиях), собственно, не сами анаболии, а те вторично измененные модусы филэмбриогенеза, которые приобрели смысл корреляций общего значения. Следовательно, палингенетический ход онтогенеза обуславливается прочностью и адаптивной ролью именно корреляций общего значения.

В этом смысле справедлив геккелевский биогенетический закон, который гласит, что «онтогенез есть быстрое и краткое повторение филогенеза». Необходимо только учитывать, что филогенеза не дефинитивной стадии, а самого онтогенеза. Это еще раз подчеркивает правильность предложенного И. И. Шмальгаузен (1969) определения филогенеза как исторического ряда известных (прошедших отбор) онтогенезов.

Итак, неверно вслед за Э. Геккелем считать филогенез причиной онтогенеза: любое наследственное уклонение, чтобы пройти отбор, должно проявиться в фенотипе, что возможно только через изменение формообразования. Однако также неверно считать онтогенез причиной филогенеза, как это делали А. Н. Северцов и Г. де Бер. Любая эволюционная перестройка меняет именно онтогенез. Следовательно, неправомочно при обсуждении связи индивидуального и исторического развития выяснять вопрос первичности того или иного из этих явлений. Можно говорить лишь о закономерностях эволюционной перестройки онтогенеза. А это одна из важнейших, сложнейших и интереснейших проблем биологии.

## Глава 8

### ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЛОГЕНЕЗА

Закончив изложение проблем эволюции онтогенеза, мы переходим к анализу проблемы закономерностей исторического развития организмов, в рамках которой рассматривается широкий круг вопросов, касающихся перестройки организации особи в филогенезе и закономерностей возникновения и эволюции таксонов. Эти вопросы делятся на три основные категории.

Первая из них, касающаяся преобразований, которые допускает организация особи, возникшая в ходе ее предшествовавшей эволюции, включает анализ принципов и типов филогенетических изменений органов в связи с их функцией, закономерности дифференциации морфофункциональных систем в филогенезе и вопрос о филетических корреляциях, т. е. о механизмах поддержания целостности организма в его историческом развитии. Вторая категория затрагивает вопрос о направлениях эволюции таксонов, который включает анализ основных типов филогенеза (дивергенции, параллелизма и конвергенции) факторов, их определяющих, а также проблему поли- или монофилетического происхождения надвидовых таксонов. Наконец, к третьей категории относится проблема типов адаптивной эволюции, или главных направлений эволюции. С этими вопросами тесно связан ряд проблем филогенеза, таких как проблема вымирания, закон необратимости эволюции, принцип неспециализированности предков и т. п.

#### ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОРГАНИЗМА

Вопрос о том, какие преобразования допускает организация особи, возникшая в ходе предшествовавшей эволюции, или, иными словами, о том, какие ограничения накладывает на эволюцию организма его строение, возникает потому, что неопределенная изменчивость может менять только уже существующие признаки организации (с. 22). Следовательно, в каждый данный момент времени уже существующая организация определяет общее направление и саму возможность своей собственной перестройки. Эта перестройка всегда связана с функционированием частей организма, так как именно через функции осуществляются связи органов как между собой, так и с окружающей средой. Функция, по определению П. К. Анохина (1966) — это назначение органа в организме. А. Н. Северцов (1939) различал активные функции и пассивные приспособления. Активные функции (например, функция локомоции) осуществляются при включении тех или иных систем; вне времени осуществления этих функций орган не функционирует или выполняет иные функции. Иными словами, в каждый данный момент времени орган может выполнить лишь одну активную функцию. Пассивные приспособления функционируют постоянно,

причем орган может одновременно осуществлять несколько пассивных функций. Например, шерсть млекопитающих служит и для терморегуляции, и для механической защиты.

Через функции осуществляются связи между подсистемами внутри организма и между организмом и окружающей его средой. Необходимо, однако, учитывать, что такой подход не подразумевает преимущественно значения функции над формой. Неправильно придавать определяющее значение любой из этих категорий. Признание примата функции над формой свойственно ламаркизму (изменение функции первично по отношению к изменению структуры, тогда как признание примата формы над функцией свойственно автогенетическим представлениям: структура меняется в силу своих имманентных свойств, определяя тем самым изменение функции).

Принципы и типы филогенетических изменений органов не составляют единой системы. В «Морфологических закономерностях эволюции» А. Н. Северцов выделил 13 таких типов, к настоящему времени их насчитывается около 20. Все они с различных позиций описывают функцию и поэтому с трудом поддаются систематизации.

В основе любых эволюционных преобразований морфофункциональных систем лежит принцип мультифункциональности, сформулированный А. Дорном (1875). Согласно этому принципу любой орган выполняет более чем одну функцию. Минимальная мультифункциональность — две функции. Например, глаз воспринимает свет и передает возбуждение по зрительному нерву в мозг. Такая минимальная мультифункциональность свойственна, видимо, лишь очень немногим высокоспециализированным системам организма: специфическим гормонам, транспортным РНК, специфическим железистым клеткам. Обычно число функций выше двух. Так, если вернуться к функции глаза, зрение — это оценка освещенности (яркости), длины волны (цвета) и линейных размеров (величины предмета).

Среди функций, выполняемых данной морфофункциональной системой, одна всегда главная, а остальные — второстепенные, причем строение органа всегда строго согласовано с главной функцией, тогда как второстепенные могут выполняться и без этой согласованности. Например, главной функции руки человека — хватанию — соответствует и ее строение: противопоставленный большой палец, подвижность фаланг, ширина ладони и т. д. Все остальные функции (плавание, опоры и т. п.) могут осуществляться без изменения этих особенностей строения руки.

Адаптивная роль мультифункциональности очевидна: более универсальная система обеспечивает приспособленность организма в более широком диапазоне условий. Кроме того, мультифункциональность экономична: чем больше функций выполняет каждый орган, тем меньше необходимо органов.

Значение мультифункциональности для дальнейшей эволюции заключается в следующем: чем больше функций выполняет дан-

ный орган, тем в большем числе направлений может он изменяться в ходе эволюционного процесса. При изменении условий борьбы за существование отбор может пойти по любой из функций данной системы и привести к ее адаптивной перестройке. Следовательно, при повышении multifункциональности отдельных органов, увеличивающей и сложность всей организации особи, возрастает эволюционная пластичность как этих органов, так и организма в целом. Поэтому возможные типы адаптивных ответов организма на те или иные воздействия среды определяются функциями его частей. Таким образом, из принципа multifункциональности вытекает сама возможность адаптивного преобразования морфофункциональных систем, а наличие или отсутствие тех или иных функций данного органа определяют направления его перестройки при изменении среды.

А. Мильн-Эдвардс (1866) сформулировал правило дифференциации, которое гласит, что в процессе прогрессивной эволюции организмы дифференцируются, а их части специализируются. Ранее К. М. Бэр (1828) предлагал оценивать уровень организации животных по степени дифференциации организма. Этот критерий К. М. Бэра был использован Ч. Дарвином для характеристики эволюционного прогресса. Мильн-Эдвардс лишь придал ему значение принципа эволюции. По отношению к органам, а не к целому организму правило Мильн-Эдвардса превращается в сформулированный А. Н. Северцовым (1939) принцип разделения органов и функций: первично единая система дифференцируется на ряд подсистем, между которыми распределяются все ее функции.

Рассмотрим строение легких в ряду позвоночных, от амфибий до млекопитающих (рис. 70, 71). У примитивных хвостатых амфибий легкое представляет собой гладко-

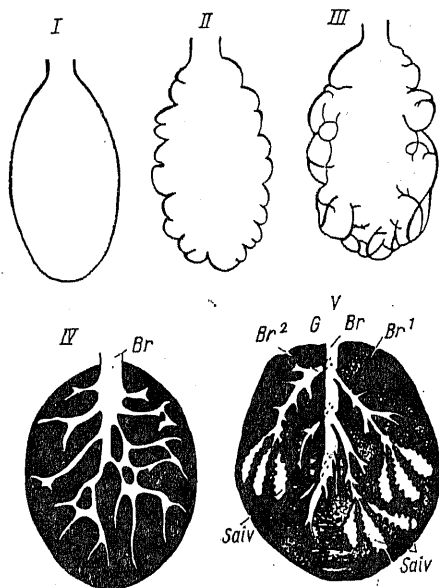


Рис. 70. Схемы строения легких:  
I, II — хвостатых амфибий, III — бесхвостых амфибий, IV — рептилий (исключая крокодилов), V — млекопитающих, Br, Br<sup>1</sup>, Br<sup>2</sup> бронх и его разветвления. Salv — альвеолы (из Кулагина, 1938)

стенный мешок, который при вдохе наполняется воздухом. У более прогрессивных форм внутри легкого развивается септы, увеличивающие поверхность газообмена. У рептилий возникает и прогрессивно развивается проводящая система легкого — бронх и его

разветвления, доставляющие воздух непосредственно к респираторному эпителию — сложно устроенной внутренней поверхности легкого. У крокодилов и млекопитающих в стенках бронхов и бронхиол развиваются хрящевые пластинки, предотвращающие изменения их просвета, а дыхательная поверхность легких еще более усложняется.

Все эти изменения связаны с интенсификацией газообмена. Если у амфибий легкие обеспечивают от 15 до 50% потребления

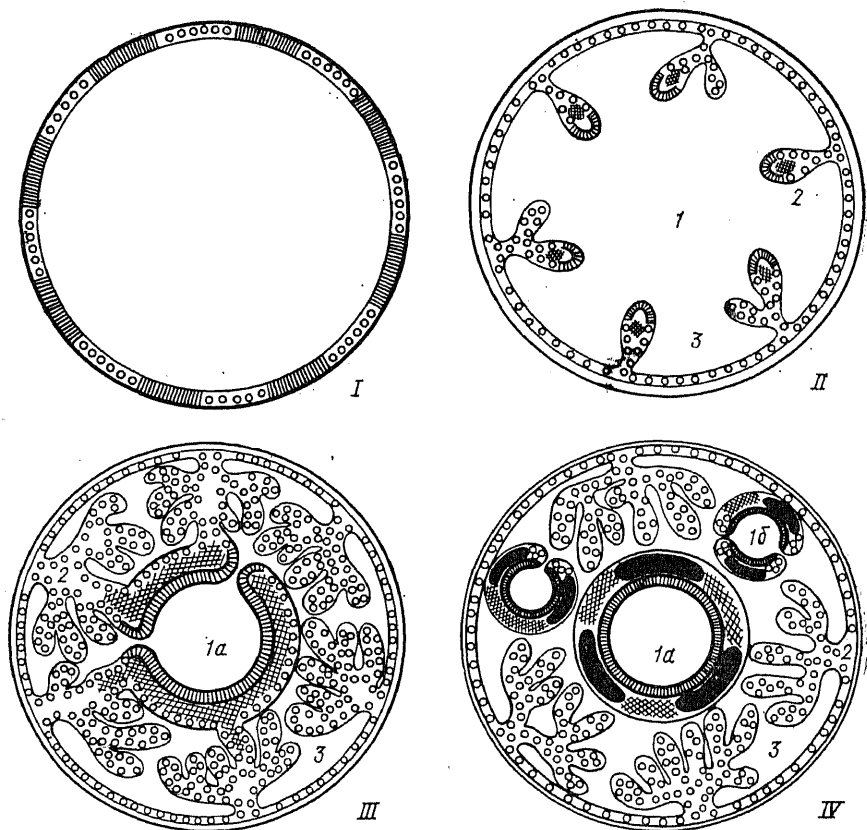


Рис. 71. Схемы поперечных срезов легкого:

*I* — примитивных хвостатых амфибий, *II* — высших хвостатых и низших бесхвостых амфибий, *III* — рептилий и высших бесхвостых амфибий, *IV* — млекопитающих и крокодилов, *1* — полость легкого, *1a* — бронх, *1b* — бронхи второго порядка, *2* — септы, *3* — респираторная ячейка (из Анучкина, Соболевой, 1971)

кислорода и от 0 до 15% выведения углекислого газа (остальной газообмен осуществляется через кожу и слизистую рта), то у рептилий легкие обеспечивают весь газообмен. У млекопитающих, животных гомойотермных, интенсивность газообмена выше,

чем у рептилий. Дифференциация легкого как органа дыхания была связана со специализацией подсистем этой системы. Бронхи берут на себя функцию проведения воздуха и не участвуют в газообмене, легочная ткань осуществляет газообмен, но не участвует в проведении воздуха.

Правило Мильн-Эдвардса \*лишь указывает закономерность, но не объясняет ее. Сделать это удалось А. Н. Северцову (1939), который показал, что для вида не имеет значения, осуществляется ли данная функция органом, унаследованным от предков, или же новым; главное с точки зрения успеха в борьбе за существование — чтобы она выполнялась лучше, чем у предков. Специализация же частей означает более глубокое приспособление к осуществлению выполняемой каждой из них функции и тем самым интенсификацию функций, один из важнейших типов эволюции органов.

Принцип интенсификации функций был введен Л. Плате (1913) и более четко сформулирован А. Н. Северцовым (1939). Он гласит, что в ходе прогрессивной эволюции механизмы осуществления функций, как правило, совершенствуются. Примером интенсификации функции бега у млекопитающих может служить переход от стопохождения к пальцехождению и, наконец, возникновение копыта. Интенсификация двигательной функции (сократимости) мышечной клетки представлена на рис. 72. Примеров интенсификации функций можно привести много. Любое прогрессивное изменение органов связано с интенсификацией либо главных, либо второстепенных функций.

Наиболее четко принцип интенсификации функций прослеживается на более глубоких уровнях организации: тканевом, клеточном и молекулярном. Это объясняется тем, что ткани связаны с внешней по отношению к организму средой лишь опосредованно, через органы, ими образуемые. Постоянство внутренней среды организма, не требующее широкой мультифункциональности тканей, обеспечивает наиболее полную интенсификацию их главных функций. Именно благодаря этому осуществляется открытый А. А. Заварзиным закон параллельных рядов тканевой эволюции, гласящий, что в рядах первичноротых и вторичноротых эволюция тканей шла независимо и параллельно. Так, независимо и параллельно в этих двух ветвях животного царства осуществлен переход от гладкой мускулатуры к поперечно исчерченной; эволюция нервной ткани также шла параллельно по пути развития главным образом интеркалярных нейронов. Интенсификация функций привела к утрате ядра эритроцитами млекопитающих; этим же, видимо, можно объяснить вырожденность нуклеотидного кода ДНК, смену ГЦ-типа ДНК на АТ-тип при переходе от низших к высшим таксонам в животном и растительном царствах.

Однако интенсификация функций часто ведет к снижению мультифункциональности и тем самым к уменьшению эволюционной пластичности морфофункциональных систем. Система ме-

няется в соответствии с данной функцией, а второстепенные при этом утрачиваются. А. Н. Северцов (1939) описал это явление как принцип уменьшения числа функций, гласящий, что при усилении главной функции органа общее число его функций сокращается. Снижение мультифункциональности как побочный результат интенсификации функций наблюдается практически при

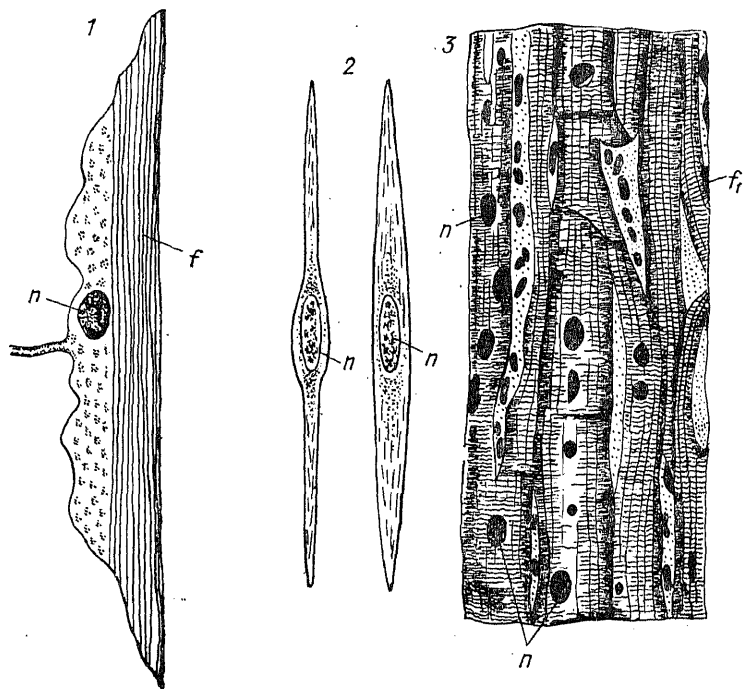


Рис. 72. Три последовательные стадии интенсификации функции сокращения мышечных клеток:  
1 — эпителиально-мышечная клетка, 2 — гладкомышечное волокно, 3 — поперечно-полосатые волокна, *n* — ядра клеток, *f*, *f<sub>1</sub>* — миофибриллы (из А. Н. Северцова, 1939)

любых изменениях организации. Это объясняется тем, что в процессе отбора сохраняются те организмы, у которых функция, подвергающаяся отбору, осуществляется лучше, чем у конкурентов; орган же, специально приспособленный для осуществления какой-либо функции, не может выполнять другие функции без изменения строения: например, конечность копытных непригодна для схватывания предметов.

Снижение мультифункциональности, а тем самым и эволюционной пластичности приводит к тому, что при достаточно резких изменениях среды организм не может быстро перестроить свою организацию, быстро приспособиться и происходит вымирание специализированного таксона (с. 265—270). Однако интенсифи-



кация функций не всегда ведет к снижению мультифункциональности. Напротив, в процессе эволюции постоянно возникают новые функциональные системы. Во многих случаях перестройка уже существующих систем не связана с уменьшением числа функций, и иногда наблюдается повышение мультифункциональности таких систем. Рассмотрим ряд типов филогенетических изменений органов, позволяющих избежать снижения мультифункциональности или даже повысить ее.

Первый и, видимо, важнейший из этих типов филогенетических изменений — открытый В. А. Догелем (1954) принцип полимеризации. В общей форме полимеризацией можно считать увеличение числа гомодинамных образований: вторичную сегментацию тела пиявок, увеличение числа метамеров у кольчатых червей, увеличение числа позвонков у змей. Результатом полимеризации служит увеличение числа жаберных щелей у ланцетника: первичножаберных щелей было 14 пар, у многих современных форм насчитывается до 150 пар. Примером полимеризации у растений может быть поликамбияльность у вторичнодревесных покрытосемянных. Полимеризация широко распространена в природе и явно связана с интенсификацией функций: так, наличие 150 пар жаберных щелей у ланцетника увеличивает поверхность газообмена, увеличение числа позвонков у змей повышает подвижность и гибкость тела.

Различают два вида полимеризации: первичную (множественность закладки по В. А. Догелю) и вторичную. Все приведенные примеры — случаи вторичной полимеризации, т. е. увеличения числа органов, уже существовавших у предков. Первичной полимеризацией можно назвать те случаи, когда в ответ на изменения условий среды в организме возникают новые системы, системы примитивные, не дифференцированные и, следовательно, полимерные. Примерами первичной полимеризации могут служить мантийные глаза двустворчатых моллюсков, глазки Гессе ланцетника, плакоидная чешуя (точнее, лепидомории) предков челюстноротых позвоночных, ороговения эпидермальных клеток амфибий.

В результате полимеризации формируются системы не дифференцированных друг относительно друга элементов (органов, групп клеток и т. д.), способные к дальнейшей дифференцировке. В филогенезе такие системы меняются и дифференцируются, причем, как правило, в процессе дифференцировки число однотипных элементов полимерной системы уменьшается, система подвергается олигомеризации.

Принцип олигомеризации введен В. А. Догелем (1954) в качестве антитезы полимеризации. Этот принцип гласит, что в процессе эволюции наблюдается тенденция уменьшения числа однотипных элементов. Например, первично у предков челюстноротых было, как минимум, 11 жаберных дуг, каждая из которых состояла из нескольких подвижных относительно друг друга отделов. При становлении челюстноротых, а также в процессе эво-

люции от низших семижаберных акул к высшим пятижаберным произошли следующие преобразования: две первые жаберные дуги редуцировались, третья превратилась в челюсти, четвертая — в подъязычную дугу, пятая — девятая остались жаберными, две последние также редуцировались. Таким образом, в процессе эволюции система жаберных дуг стала олигомерной, число ее элементов сократилось, но в то же время она дифференцировалась. Этот пример поясняет два важных принципа функциональной эволюции: смены функций и компенсации функций.

В вышеизложенном примере третья жаберная дуга, обеспечивавшая дыхание, стала выполнять функцию питания — произошла смена ее функций. Принцип смены функций, открытый А. Дорном (1875), характеризует интенсификацию не главной, а второстепенных функций и тем самым показывает возможность перестройки системы без снижения ее мультифункциональности при изменении условий среды. Жаберная дуга, состоящая из подвижных окостенений, сжимаясь, выталкивала воду из глотки через жаберные щели. Сжатие дуги в то же время способствовало удержанию находящейся во рту добычи. Интенсификация этой второстепенной функции третьей жаберной дуги приводит к преобразованию всего органа. Существовали рыбы (*Acanthoidei*), у которых имелись челюстные жабры, хотя челюстная дуга уже служила для питания. Смена функций — филогенетическая реакция организма на изменения условий среды. Поскольку внешние условия меняются постоянно, смена функций — один из наиболее распространенных типов филогенетических изменений органов.

Второй принцип функциональной эволюции, иллюстрируемый примером преобразований жаберного аппарата челюстноротых, — это принцип компенсации функций. Жаберные дуги, сохранившие свою первоначальную функцию (V—IX), подверглись олигомеризации: две последние редуцировались. В результате прежний уровень газообмена должен обеспечиваться меньшим числом функциональных единиц, что ведет к интенсификации их функций. Следовательно, оставшиеся передние жаберные дуги компенсировали утрату других. Принцип компенсации функций гласит, что в процессе олигомеризации одни органы могут компенсировать утрату данной функции другими органами. Этот принцип также был сформулирован В. А. Догелем (1954).

Н. Н. Воронцов (1961) расширил границы применения принципа компенсации функций. Он показал, что путем компенсации организм может избежать некоторых ограничений пластичности, связанных со снижением мультифункциональности. Это достигается за счет развития механизма осуществления утерянной функции другой морфофункциональной системой. Например, птицы в процессе филогенеза утратили зубы. Это обеспечило уменьшение массы скелета, что важно для полета, но в то же время ограничило спектр кормов: птицы лишились способности измельчать грубые корма. Однако у многих групп птиц утрата зубов компенсировалась развитием мускулистого желудка, в который

птицы (например, куриные) заглатывают камешки, что обеспечивает перетирание пищевых частиц. Благодаря такой компенсации функций снижения мультифункциональности организма в целом не происходит. Далеко зашедшая компенсация функций может привести к субституции органов (Клейненберг, 1886), т. е. к функциональному замещению одного органа другим. Так, в процессе эволюции хордовых хорда была замещена позвоночником.

И олигомеризация, и компенсация функций, и субституция органов происходят потому, что выполнение многих функций обеспечивается не одной, а несколькими функциональными системами. В этом выражается принцип множественного обеспечения биологически важных функций (Маслов, 1980). Этот принцип имеет очень важное и экологическое и эволюционное значение. Экологически он важен потому, что обеспечивает поддержание гомеостаза организма. Выше было сказано, что данная система в данный момент времени может выполнять только одну активную функцию. Множественное обеспечение позволяет не прекращать выполнения функции, даже в том случае, если часть компонентов системы множественного обеспечения выполняет в этот момент другие функции или не может функционировать в данных условиях среды. Так, у амфибий, как сказано выше, газообмен осуществляется тремя дыхательными поверхностями: легкими, кожей и слизистой рта. При нырянии, под водой, амфибии продолжают дышать через кожу и не гибнут даже в том случае, если израсходован весь кислород воздуха, запасенного в легких. Эволюционное значение множественного обеспечения заключается в том, что оно повышает пластичность организации. Смена функций или редукция одного из органов, обеспечивающих данную функцию, не приводит к утрате этой функции.

Однако важнейшее значение в поддержании эволюционной пластичности организма имеет увеличение мультифункциональности.

В достаточно редких случаях, причины которых не выяснены, сложная система может приобретать ранее ей не свойственные функции, т. е. увеличивать свою мультифункциональность. Это явление, открытое Л. Плате (1912), было названо им принципом расширения функций. Данный принцип можно проиллюстрировать уже приведенным примером строения легких млекопитающих (см. рис. 70, 71). Развитие альвеол и бронхиального древа, направленное на усиление газообмена, одновременно повысило терморегуляторную функцию легких. Точно так же склеротизированные покровы насекомых, развившиеся как приспособление, предохраняющее организм от высыхания в наземно-воздушной среде, приобрели в то же время функции наружного скелета. Можно привести еще один пример — функции жабр двустворчатых моллюсков. Основная функция этих органов — дыхание, однако ресничный эпителий жабр, обеспечивая циркуляцию воды в жаберной полости, одновременно играет роль в питании моллюска, поскольку с потоком воды под мантию заносятся органиче-

ские частицы. У некоторых моллюсков жаберная полость взяла на себя еще одну функцию: она стала выводковой камерой, где особи следующего поколения проходят ранние стадии онтогенеза. После увеличения мультифункциональности может происходить дальнейшая дифференцировка системы.

Описанные здесь принципы составляют примерно половину известных в настоящее время. Выделение того или иного принципа в значительной степени зависит от того, на что обращается большее внимание. Так, один и тот же пример — редукцию зубов у птиц и развитие у них мускулистого желудка — можно трактовать и как компенсацию функций, и как субституцию органов, т. е. замещение одного органа другим, выполняющим ту же функцию. Видимо, отсутствие стройной теории филогенетических изменений органов побудило И. И. Шмальгаузен (1969) ввести принцип смены адаптивных норм реагирования, т. е. экстраполировать принцип смены функций на целостный организм. Этот принцип констатирует, что по мере изменения среды в ходе эволюции организм меняет свою норму реагирования, что, в общем, самоочевидно. Такой подход не решает проблемы функциональной дифференциации организма, которая ждет дальнейшей разработки. Ясно лишь, что число функций данной системы определяет число возможных направлений ее эволюции. Поэтому столь большое значение имеют принципы, замедляющие снижение мультифункциональности в ходе филогенетической дифференции организма, и принципы, повышающие мультифункциональность его системы.

### КООРДИНАЦИЯ (ФИЛЕТИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯЦИИ)

Филогенетические преобразования органов и их систем рассматривались выше до некоторой степени упрощенно, как преобразования функционально и морфологически обособленных, автономных, частей организма. Любая функция, рассматриваемая даже на органном уровне, осуществляется морфофункциональной системой (Анохин, 1966), включающей многие морфологические компоненты: рецепторы, нервные и гуморальные регуляторы деятельности и рецепторов, и эффекторных органов, кровеносные сосуды и нервы. Поэтому любая функциональная перестройка органа невозможна без коррелированной перестройки нервной и гуморальной регуляции данной функции, а тем более без перестройки его жизнеобеспечения. В процессе эволюции осуществляются далеко не любые преобразования организации, и организм отнюдь не мозаика независимо меняющихся признаков.

В филогенезе, так же как в онтогенезе, целостность организма поддерживается системой внутриорганизменных связей. Связанные изменения органов и их систем в ходе исторического развития были названы филетическими корреляциями (Плате, 1913), или координациями (А. Н. Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1939). Координации, так показано И. И. Шмальгаузен, основываются

на корреляциях индивидуального развития. Следовательно, только перестройка онтогенетических корреляций обеспечивает координированное преобразование органов в филогенезе. Поэтому онтогенетические корреляции и координации тесно связаны между собой, но не тождественны друг другу. Различают три основных типа координаций: биологические, топографические и динамические.

Взаимозависимые изменения органов, которые определяются не непосредственной необходимостью сосуществования их в одном организме, а через окружающую среду, называются биологическими координациями. Примером биологических координаций может служить связь редукции конечностей наземных позвоночных с удлинением тела за счет возникновения добавочных позвонков (рис. 73) при переходе от хождения к ползанию. Эта ко-

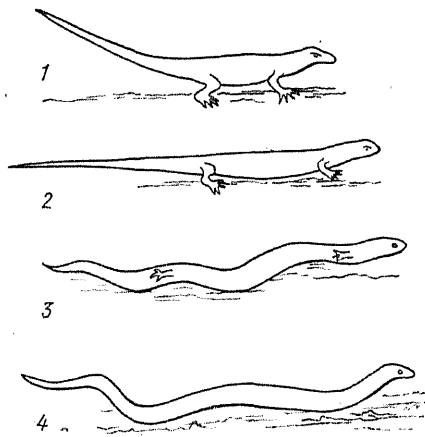


Рис. 73. Редукция конечностей у рептилий:

1 — *Agama*, бегающая на четырех лапках, 2 — *Ablepharus*, ползающий при помощи конечностей, 3 — *Seps* — ползающая форма с редуцированными конечностями, 4 — *Vipera* — конечности полностью редуцировались (из Шмальгаузена, 1969; по А. Н. Северцову, 1939)

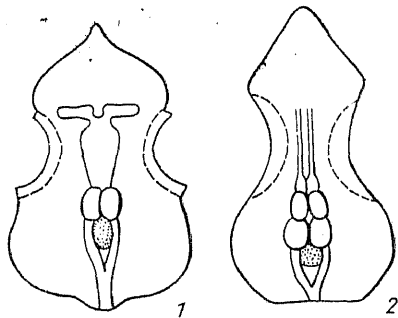


Рис. 74. Соотношение ширины черепа, размеров глазниц и расположения мозга в платибазальном (1) и тропибазальном (2) черепе (из Шмальгаузена, 1969)

ординация наблюдается у змей, безногих ящериц и безногих амфибий.

Биологические координации довольно легко возникают и так же легко разрушаются при изменении внешних условий, когда группа в процессе филогенеза попадает в другую среду обитания. Тем не менее биологические координации накладывают некоторые ограничения на возможности перестройки признаков организма. Понятно, что редукция конечностей у ползающих амфибий или рептилий вызывает удлинение, а не укорочение позво-

ночника, тогда как тела позвонков уменьшаются, что увеличивает гибкость позвоночника.

Более прочны описанные А. Н. Северцовым (1939) топографические координации, т. е. пространственные связи органов, которые координированно меняются в филогенезе, хотя и не объединены непосредственно друг с другом единой функцией. К этому типу координаций можно отнести соотношения формы и размеров костей крыши черепа позвоночных (кости должны между собой соприкасаться), явления платибазальности и тропибазальности черепа, когда увеличение размеров глаз или изменение их положения вызывают смещение мозга в заднюю часть черепной коробки (рис. 74). К таким зависимостям относятся и соотношения размеров, и расположения органов в полости тела. Подобные связи существуют на протяжении длительных этапов филогенеза.

В ряде случаев удается проследить процесс становления топографических координаций. Так, у амфибий мозг еще свободно лежит в черепной коробке и согласованности его формы с объемом черепа нет. У рептилий форма мозга более точно соответствует размерам черепа, тогда как у птиц и млекопитающих мозг уже заполняет всю черепную коробку. Это соотношение наиболее выражено у высших гоминид и человека, где по изменениям формы и размеров мозговой полости черепа можно точно судить о форме и размерах самого мозга и даже о расположении его нейронных полей.

Однако основное значение в поддержании целостности организма в филогенезе имеет третий тип координаций, которые были названы А. Н. Северцовым морфофизиологическими, а И. И. Шмальгаузен — динамическими. Динамические координации — соотносительные изменения функционально связанных между собой органов и их систем. Наиболее общей динамической координацией служит обмен веществ, равно определяемый всей организацией особи и ее положением в среде. Имеется немало примеров систем, тесно связанных единой функцией. Так, хорошо известна координированность развития рецепторов и соответствующих центров центральной нервной системы. Работы В. Д. Ильичева (1968) по биоакустике птиц показали, что в филуме, приведшем к возникновению воробьиных, прослеживается координированное усложнение наружного уха, организующего звуковой поток среднего и внутреннего уха, передающих и воспринимающих звуковые колебания, и слуховых центров мозга, анализирующих звуковые сигналы. Не менее четко выявляется аналогичная координация в эволюции летучих мышей. Другим примером может служить динамическая координация, наблюдаемая в филогенезе выделительной системы. У животных с незамкнутой кровеносной системой, где функции крови выполняет целомическая жидкость, органы выделения представлены лишь нефридиями. Только развитие замкнутой кровеносной системы в ряду вторичноротых связано с появлением почек.

Естественно, что органы, функционально связанные в единую систему, изменяются в ходе эволюции координированно до тех пор, пока данная морфофункциональная система не распадается на дочерние системы или не заменяется новой, выполняющей те же функции. Поскольку это происходит редко, динамические координации оказываются очень прочными. Дифференциация строения организмов, приводящая к увеличению сложности организации и тем самым усложняющая связи между морфофункциональными системами, привела к возникновению специфических систем, интегрирующих организм. Прежде всего это система гуморальной регуляции обмена веществ, затем проводящие системы, свойственные и растениям, и животным, обеспечивающие как распространение гуморальных влияний на весь организм, так и метаболизм его частей, и, наконец, нервная система, осуществляющая быструю связь частей организма и координирующая их работу. Любая морфофункциональная система у животных посредством нервной системы связана с внешней средой, что обуславливает возможность адаптивного регулируемого ответа целостного организма на внешние воздействия.

Представление о том, что многие органы связаны со средой лишь опосредованно, через другие морфофункциональные системы, привело к многочисленным попыткам разделить все признаки организма на адаптивные, т. е. изменяющиеся в соответствии с внешней средой, и организационные, меняющиеся независимо от нее или вообще мало изменяемые, отражающие тип организации. А. Н. Северцов (1939) рассматривал этот вопрос с другой стороны: с позиций анализа положения, а не изменемости органа в координационной цепи (морфофункциональной системе). Он подразделял органы на эктосоматические\* и эндосоматические — непосредственно и опосредованно связанные с внешней средой. А. А. Захваткин (1953) также выделял органы внешней среды и органы внутренней среды. Считалось, что изменения эктосоматических органов влекут за собой вторичные, косвенные, изменения эндосоматических органов. Логически такое деление справедливо, но на практике не всегда возможно отнести данный орган к тому или иному типу. Например, топографически желудок млекопитающих — орган эндосоматический, но в то же время его строение в большой степени обусловлено особенностями кормов данного вида. Видимо, истинно эндосоматическими органами можно считать лишь интегрирующие системы организма: транспортную (кровеносную и лимфатическую), нервную, гуморальную.

Вместе с тем необходимо учитывать, что связи в цепях динамических и топографических координаций вполне реальны. Они определяют опосредованное изменение звеньев системы (например, слуховых центров при изменении органа слуха), а также ослабленность связей между системами по сравнению с внутрисистемными зависимостями. Это обеспечивает некоторую автономность, но не независимость преобразований отдельных органов и их систем.

Таким образом, координации, повышая целостность организма и, следовательно, его адаптивность, одновременно представляют собой некоторые структурные ограничители, накладываемые организмом на возможности перестройки его частей. Может сложиться впечатление, что координации есть тормоз эволюции. Подобные высказывания можно найти и у И. И. Шмальгаузена (1969). Однако в действительности интегрированность организма не вызывает снижения темпов эволюции. Поскольку координации приводят к уменьшению автономности преобразований отдельных признаков, любое изменение одного из органов заставляет меняться всю координационную систему. Таким образом, чем выше степень интегрированности организма, тем быстрее происходит преобразование его организации. Иными словами, координации накладывают ограничения на направления эволюции, но не замедляют ее.

В заключение необходимо подчеркнуть, что эволюция организма — это баланс не только между мультифункциональностью и ее ограничениями, но и между автономностью преобразований и их взаимообусловленностью, координированностью. Иными словами, для эволюции организма равно важны и изменения среды, и возможности перестройки в соответствии с этими изменениями. Таким образом, уже существующая, сложившаяся в ходе эволюции организация через функциональные ограничения и ограничения, накладываемые координациями, определяет направление и скорость дальнейшей эволюции.

### ТИПЫ ФИЛОГЕНЕЗА ТАКСОНОВ

Для анализа закономерностей филогенеза, кроме вышеизложенного вопроса о роли организации особи в определении направления и темпов эволюции, важен вопрос о среде, в которой происходит эволюция таксонов и которая влияет на направление преобразований составляющих его особей. В процессе микроэволюции направление отбора определяется направлением изменений окружающей среды, т. е. условий борьбы за существование, и тем спектром наследственных уклонений, который в данный момент имеется в популяции и может подвергаться отбору в данных условиях. Необходимо подчеркнуть, что экологическая ниша — это не только условия обитания, вида, но и среда, где действует отбор, т. е. среда, где протекает эволюция вида. На длительных (макроэволюционных) периодах эволюции процесс смены экологической ниши определяется организацией особей вида и условиями среды, а их взаимодействие обуславливает дальнейшую перестройку организации, т. е. направление филогенеза.

Эти представления послужили Дж. Симпсону (1948) основой для создания концепции адаптивной зоны. Под адаптивной зоной он понимал комплекс условий внешней среды, где протекает эволюция данного таксона и которые определяют направление его



эволюции. Таким образом, Дж. Симпсон включил еще одну временную в понятие экологической ниши — время, показав, что как экологическая ниша характеризуется по занимающему ее виду, так и адаптивную зону можно характеризовать эволюционирующим в ней таксоном.

Рассмотрим адаптивную зону сухопутных хищных млекопитающих. Границы этой зоны определяются, с одной стороны, организацией хищных, т. е. их приспособлениями к добыванию пищи, а с другой — соседней адаптивной зоной козументов первого порядка — травоядных млекопитающих. В результате любя группа хищников, если бы их эволюция пошла в сторону травоядности, оказалась бы в худшем положении, чем, например, копытные, уже приспособившиеся к своей адаптивной зоне, т. е. эволюция хищных в сторону травоядности затруднена, если вообще возможна. Таким образом, границы адаптивной зоны вполне реальны.

Уточняя это положение, необходимо подчеркнуть, что понятие адаптивной зоны подразумевает не только возможности эволюции данного таксона, задаваемые средой его обитания, но и ограничения, затрудняющие изменение направления эволюции. Рассмотрим гипотетический пример животных, адаптировавшихся к жизни в пещерах. Почему они не могут приспособиться к жизни вне пещер? Понятно, что такое направление эволюции подразумевает резкую перестройку организации пещерного вида; это более сложно, а потому менее вероятно, чем дальнейшее приспособление к жизни в пещерах. Сама организация таксона, эволюционирующего в данной адаптивной зоне, определяет наличие границ этой зоны. Однако даже в том случае, если бы условия эволюции в пещерах стимулировали адаптацию вида к жизни вне пещер, он оказался бы в тяжелом положении, поскольку для такой адаптации потребовалась бы глубокая перестройка организации, обеспечивающая не только приспособления к жизни на поверхности земли, но и возможность выдержать конкуренцию с видами, эволюционировавшими вне пещер. Иными словами, границы адаптивной зоны определяются организацией (и экологией) данного таксона и таксонов, эволюционирующих в соседних адаптивных зонах.

Поэтому при дивергенции какого-либо таксона чаще наблюдается дробление его адаптивной зоны, а не выход в новую зону. Например, среди хищных сухопутных млекопитающих собачьи (Canidae) ловят добычу загоном, имеют свою адаптивную зону. В Австралии аналогичную адаптивную зону занимают сумчатый волк и собака динго. Соседние адаптивные зоны заняты кошками (Felidae), подстерегающими добычу, куньими (Mustellidae), перешедшими на питание мелкой добычей, и т. д. Понятно, что собачьи не выдержали бы конкуренции с кошками, если бы их эволюция пошла в том же направлении. В то же время каждую из указанных подзон можно дробить и дальше: волки часто охотятся загоном на крупную добычу, лисы же (как и волки) обыс-

кивают большие территории в поисках мелкой добычи, но не загоняют ее. Продолжая дробление, мы приходим к видовой экологической нише. Таким образом, адаптивная зона характеризуется эволюционирующим в ней таксоном, а зоны таксонов более высокого ранга подразделяются на подзоны подчиненных систематических групп. Дж. Симпсон схематически изображает адаптивную зону в виде коридора, в котором протекает филогенез данной группы (рис. 75). Важно то, что адаптивная зона действительно существует и границы ее реальны, хотя, естественно, подвижны и не непреодолимы.

Из всего сказанного вытекает следующее: возникновение нового таксона надвидового ранга, как правило, результат освое-

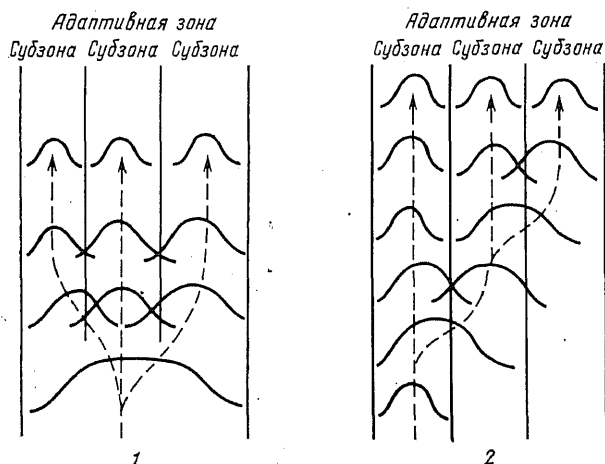


Рис. 75. Дробление адаптивной зоны на подзоны:

1 — первично единая популяция дивергирует на более узко приспособленные (специализированные) группы; 2 — популяции в процессе дивергенции осваивают соседние зоны. Пунктир со стрелками изображает направление филогенеза таксонов; кривые изображают изменчивость по признакам, позволяющим существовать в данной адаптивной зоне (из Симпсона, 1948)

ния новой адаптивной зоны, достаточно широкой, чтобы в ней могла идти дивергенция. Однако вселение в новую зону непосредственно не приводит к появлению таксона высшего ранга. В новой адаптивной зоне оказывается исходный для данного таксона вид, поэтому наиболее существенно выяснить, какой вид может настолько резко измениться, чтобы суметь занять эту зону.

Освоению новой адаптивной зоны способствует то, что таксон, эволюционирующий в направлении этой зоны (рис. 75, 2), неизбежно попадает в условия среды, промежуточные между обеими зонами. В этих условиях вырабатываются адаптации, подготавливающие таксон к существованию в новой зоне. Подобные приспособления Дж. Симпсон (1948) называл преадаптациями (ср. с. 290), а И. И. Шмальгаузен (1964) — организационными предпосылками освоения новых сред. Например, хищные клопы рода *Chiloxanthus* — типичные обитатели тундры — в таежной зоне связаны с илистыми или песчаными отмелями по берегам водоемов. В тундре же эти насекомые приурочены не только к берегам, но и к водоразделам, где живут на лишенных

растительности участках, например на торфяных буграх. Существовать в условиях короткого полярного лета двум тундровым видам этого рода — *Ch. pilosus* и *Ch. stellatus* — позволяет то, что они могут переносить зимовку на любой стадии своего жизненного цикла (Чернов, 1984).

Свойства видов — родоначальников больших таксонов описывает сформулированный Е. Копом (1870) принцип неспециализированности предковых форм, согласно которому во всех достаточно точно установленных случаях происхождения крупных таксонов их филогенез начинался от основания материнского таксо-

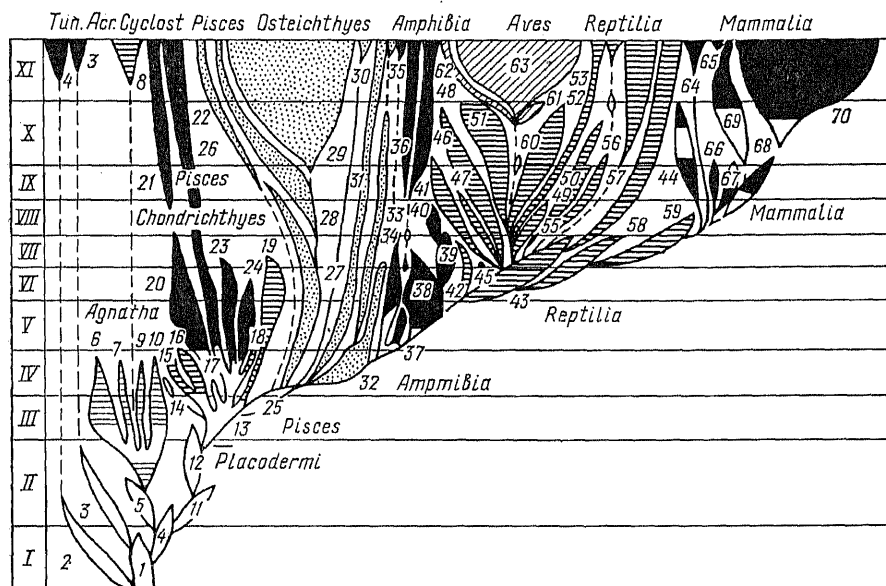


Рис. 76. Родословное древо позвоночных:

I — кембрий, II — ордовик, III — верхний силур, IV — девон, V — нижний карбон, VI — верхний карбон, VII — пермь, VIII — триас, IX — юра, X — мел, XI — кайнозойская эра (третичный, четвертичный и современный периоды): 1 — первичные бесчерепные; 2 — оболочники; 3 — бесчерепные; 4 — первичные черепные; 5 — энтобраниаты; 6, 7, 9, 10 — щитковые остракодермы; 8 — круглоротые; 11, 12 — эктобраниаты и первичные челюсторотые; 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19 — панцирные рыбы; 20, 21, 22, 23, 24 — хрящевые рыбы; 25 — первичные костные рыбы; 26, 27, 28, 29 — лучеперые костные рыбы (26, 27 — хрящевые ганоиды, 28 — костные ганоиды, 29 — костистые рыбы); 30 — многоперовые рыбы; 31, 32, 33 — мясистолапниковые, или хоанодышащие, рыбы (31 — двойкодышащие, 32, 33 — кистеперые); 34, 37, 38, 39, 40 — ископаемые амфибии, стегоцефалы; 35, 36, 41 — безногие, хвостатые, бесхвостые земноводные; 42, 43, 44 — котилозавры, черепахи; 45, 46, 47, 48 — морские ящеры (плезиозавры и ихтиозавры); 49, 51, 52, 53 — архозавры (динозавры и крокодилы); 50 — летающие ящеры; 55, 56, 57 — чешуйчатые пресмыкающиеся (гаттерия, ящерицы, змеи); 58, 59 — зверообразные ящеры; 60, 61, 62, 63 — археоптерикс и птицы; 64, 65, 66, 67, 68 — первозвери (65 — клоачные млекопитающие, 69 — сумчатые млекопитающие); 70 — плацентарные млекопитающие (из Матвеева, 1966)

на, т. е. от каких-то примитивных, согласно Копу, неспециализированных, представителей исходной группы. Возникновение дочернего таксона от основания исходного, по-видимому, довольно широко распространенное явление (рис. 76). Коп дополнил это положение анализом структуры органов исходных и дочерних групп. Так, рука человека представляет собой весьма примитивную и универсальную конструкцию, сходную, за исключением редукции фаланг и противопоставления первого пальца, с конструкцией конечности примитивных рептилий. Однако это объясняется не специфической неспециализированностью исходного таксона, а мультифункциональностью данной структуры. Чем менее орган специализирован, тем более он мультифункционален, тем соответственно с большей легкостью перестраивается. Принцип неспециализированности и следует понимать как выражение принципа мультифункциональности, поскольку известно много случаев происхождения высших таксонов от экологически высокоспециализированных предков (с. 262), т. е. специализация в ряде случаев не препятствует возникновению новых таксонов.

Итак, можно сказать, что в новую адаптивную зону попадает такой исходный вид, организация которого была настолько пластичной, что смогла подвергнуться необходимой для этого переделки.

*Дивергенция.* По определению дивергенция — это возникновение различий на основе одной и той же организации. На рис. 77

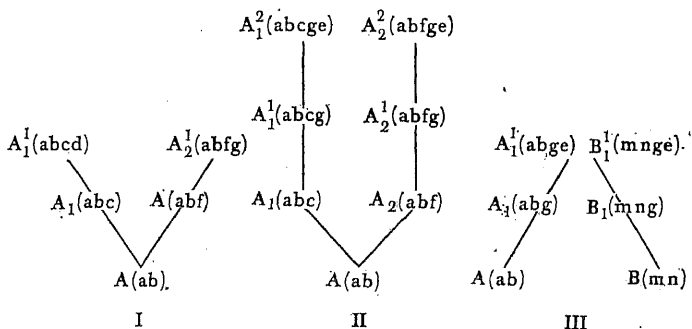


Рис. 77. Схема, поясняющая ход дивергентной (I), параллельной (II) и конвергентной (III) эволюции (из Шмальгаузена, 1969)

схематически изображена дивергенция органов. Признаки f, g, c, d, e можно рассматривать как новые филэмбриогенезы, обеспечивающие адаптивную перестройку организации.

Причины дивергенции на начальных этапах ее возникновения — расхождение по разным экологическим нишам и межгрупповая конкуренция. В результате конкуренции двух экологически близких групп в каждой из них преимущество получают особи, максимально отличающиеся от особей другой группы. По-

этому дивергенция продолжается, как минимум, до тех пор, пока не прекращается межвидовая конкуренция.

Если дочерний филум оказывается в адаптивной зоне, резко отличающейся от исходной, дивергенция продолжается и различия между дивергирующими таксонами нарастают. Например, ластоногие произошли от эволюционирующих на суше наземных хищников в результате приспособления к водной среде. Их адаптивная зона иная, чем у наземных хищников, и в данном случае (при продолжении адаптации к водной жизни) дивергенция прекратилась лишь с освоением водной среды обитания. Если два вида расходятся по разным экологическим нишам, они перестают конкурировать. Это, однако, не исключает дивергенции филумов, так как возникающие в процессе филогенеза новые виды могут снова прийти в конкурентные отношения, что вызовет либо дальнейшую дивергенцию, либо вытеснение одного вида другим. В процессе конкуренции будет происходить постепенное образование границ адаптивных зон таксонов, и дивергенция прекратится только с установлением этих границ. Как бы далеко ни дивергировали таксоны, этот процесс неизбежно прекращается потому, что либо перестает действовать конкуренция между таксонами, либо уклоняющаяся группа не может изменяться дальше, натолкнувшись на уже занятую адаптивную зону.

При возникновении больших таксонов, видимо, не наблюдается дивергенции в том смысле, как она была изображена на рис. 77, т. е. расхождения исходного таксона на две дочерние линии эволюции. Согласно дарвиновской схеме дивергенции на основе исходного таксона, как правило, возникает веер дочерних форм, из которых выживают две крайние, а промежуточные вымирают в результате острой конкуренции между близкими формами. На самом деле так происходит далеко не всегда. При возникновении важных адаптаций типа ароморфозов (с. 262), позволяющих таксону занять новую адаптивную зону или расширить исходную, начинается процесс, названный американским палеонтологом Г. Осборном (1929) адаптивной радиацией. Таксон, занявший новую адаптивную зону, выходит из конкуренции с ближайшими родственниками, и начинается его эволюция внутри этой зоны. Межгрупповая конкуренция внутри данного таксона приводит к дивергенции, которая продолжается до тех пор, пока вся адаптивная зона не будет занята. Границы зоны определяются типом организации рассматриваемого таксона. В результате дивергенции в данной адаптивной зоне возникает веер новых филумов, границы адаптивных зон которых определяются главным образом конкуренцией между ними (рис. 78). Однако исходная организация, перестройка которой ограничена координатными системами, не может меняться любым образом, что ставит пределы широте адаптивной радиации и степени дивергенции, а в результате ускоряет формирование границ адаптивных зон каждого из направлений адаптивной радиации.

*Параллельная эволюция.* После дробления адаптивной зоны,

когда дивергенция прекращается и каждый филум адаптируется к условиям своей зоны, наступает период параллельной эволюции. По определению параллелизм — это возникновение сходных признаков на общей организационной основе. На рис. 77 приведена схема, в которой это изображено следующим образом: после периода дивергенции (признаки f, c) параллельно и независимо возникают признаки g, e, одинаковые для обоих филумов. Параллельная эволюция происходит на общей, унаследованной от предков, организационной основе в сходных условиях обитания. Соседние параллельные адаптивные зоны — это части адаптивной зоны предков, поделенной между дочерними таксонами в процессе их дивергенции. Следовательно, границы зон после их формирования оказываются достаточно жесткими: равноприспособленные группы не могут вытеснить друг друга и вновь расширить свою адаптивную зону. В результате каждая группа эволюционирует в своей адаптивной зоне, перестраиваясь по мере изменения среды, доказательством чего служат

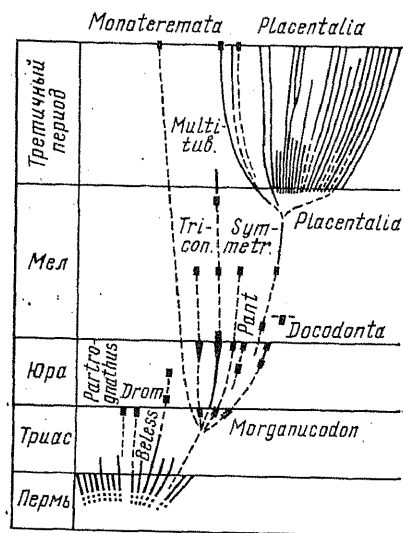


Рис. 78. Родословное дерево млекопитающих (из Матвеева, 1967; по Гроссу, 1964)

прослеживаемые в течение миллионов лет филогенетические ряды постепенного преобразования форм данного таксона (см. рис. 48).

В этом случае сходство среды и исходной организации накладывает глубокий след на эволюцию каждого филума. При параллельной эволюции степень сходства не отражает степени родства. Родство может в этом случае быть очень далеким, а сходство форм — высоким, что сильно затрудняет реконструкцию филогенезов конкретных групп. Эта трудность усугубляется еще тем, что параллелизмы часто затрагивают важнейшие черты организации.

Например, в конце силура из состава костных рыб выделились две самостоятельные группы — двоякодышащие и кистеперые, оказавшиеся в сходной среде обитания: мелких теплых пресных водоемах, бедных кислородом из-за массы гниющих водорослей. Обе группы приспособлялись к постоянному дефициту кислорода. В результате у двоякодышащих и кистеперых рыб сохранились унаследованные от общего предка легкие, которые, однако, эволюционировали в этих двух группах независимо и параллельно. Сохранение легких в обеих группах повлекло за собой развитие малого круга кровообращения и образование трехкамерного сердца. Амфицельные (двояковогнутые) позвонки

независимо и параллельно возникли у костных рыб — костных га-ноидов, двоякодышащих — и у амфибий. Костные панцири также дважды появлялись в эволюции — у бесчелюстных и примитив-ных хрящевых рыб.

Чем больше сходство среды при параллельной эволюции, тем глубже параллелизм. Один из наиболее наглядных тому примеров — закон параллельных рядов эволюции тканей (Заварзин, 1941). Ткани служат основой всех морфологических структур, но одна и та же ткань может использоваться для построения раз-ных органов. Кроме того, ткани внутренней среды (по термино-логии Заварзина), например кровь и соединительная ткань, лишь опосредованно связаны с внешней средой. Также опосредованна связь со средой мышечной и нервной тканей. Лишь эпителии имеют непосредственный контакт с окружающим миром. Ста-бильность внутренней среды организма обусловила глубочайшие параллелизмы эволюции тканей. Дифференциация тканей про-изошла у животных до разделения вторично- и первичноротых, при выделении трех зародышевых листков: эктодермы, энтодер-мы и мезодермы. В дальнейшем тканевая эволюция шла парал-лельно в обеих ветвях многоклеточных.

В очерках по эволюционной гистологии нервной ткани А. А. Заварзин (1941) провел сравнение эволюции брюшной нервной цепочки первичноротых и спинного мозга хордовых. Обе структуры можно рассматривать как гомологичные ткани, но не гомологичные органы. Первый этап параллельной эволюции нерв-ной ткани характеризуется: 1) диффузностью и поливалентностью нейтронов, 2) диффузностью их синапсов, 3) неразграничен-ностью ассоциативных элементов, 4) наличием перимедуллярного сплетения. Зональность мозга наблюдается лишь в области вхождения моторных корешков.

Эти примитивные черты присущи нервной ткани многощетин-ковых червей (*Nephtys*) и личинкам круглоротых (пескоройке), филогенетическое родство которых настолько отдаленное, что до-стоверно не прослеживается: существует несколько теорий про-исхождения вторичноротых вообще и хордовых в частности. В дальнейшем в обоих рядах (первично- и вторичноротых) оди-наково происходят редукция перимедуллярного сплетения, диф-ференцировка зоны сенсомоторных синапсов, выделение моторной и сенсорной зон. Все эти свойства характерны, например, для олигохет и акуловых рыб. И наконец, А. А. Заварзин пишет: «Насекомых следует сравнивать по дифференцированности аппа-рата туловищного мозга только с высшими млекопитающими и человеком, несмотря на то, что у них (насекомых) нет аппарата, аналогичного пирамидным путям». Параллельное прогрессивное развитие нервной ткани, а также параллелизмы, доказанные для эволюции опорных тканей и мышечной ткани, вполне объяс-нимы с точки зрения принципа интенсификации функций: совер-шенствование действия без смены функций, например переход от гладкой мышечной клетки к поперечно исчерченной.

О параллелизмах на молекулярном уровне свидетельствуют многочисленные работы по нуклеотидному составу ДНК, показавшие, что в большинстве ветвей растительного и животного царств при сравнении высших форм с низшими выявляется замена ГЦ-типа ДНК на АТ-тип.

Таким образом, параллелизмы наблюдаются на всех уровнях организации: на основе общего строения в сходных условиях среды должны вырабатываться сходные адаптации. Параллелизмы развиваются не обязательно одновременно. Часто наблюдаются случаи, когда сходные приспособления возникают в одной группе раньше, чем в другой. В таких случаях охотно говорят о «филогенетическом предварении», о «пророческих группах» и тому подобных явлениях. Эти факты иногда используются для обоснования автогенетических теорий эволюции (с. 237).

Подобные взгляды были распространены среди палеонтологов. Объяснение неодновременности возникновения в эволюции гомологичных систем с позиций дарвинизма лучше начать с примера. Отряд *Litopterna* — травоядных млекопитающих, однопалых так же, как лошади, существовал с верхнего палеоцена до плейстоцена. Эволюция лошадей началась несколько позже — в конце эоцена, но они живут и сейчас, а *Litopterna* вымерли. Этот пример интересен тем, что объясняет, во-первых, один из случаев вымирания таксона, во-вторых, причины филогенетического предварения, в-третьих, саму возможность такого предварения.

На рис. 37, 38 показано соотношение редуцирующихся пальцев и III пальца у лошадей и у *Litopterna*. У лошадей редукция боковых пальцев сопровождалась прогрессивным развитием III пальца, причем усиление этого пальца гармонировало и с общим увеличением размеров тела, и с возрастающей на него нагрузкой при беге. Следовательно, развитие III пальца у лошадей было координировано с перестройкой всей локомоторной системы. У *Litopterna* же при редукции боковых пальцев почти не было компенсации: соотношение отделов III пальца и его толщина оставались практически неизменными. В результате лошади оказались более приспособленными и вытеснили *Litopterna*. Таким образом, этот отряд вымер, не выдержав конкуренции с лошадьми.

Подобную эволюцию В. О. Ковалевский назвал инадаптивной, подразумевая при этом не неприспособленность (наоборот, однопалость явно адаптивна), а то, что группа, получившая выигрыш в борьбе за существование на определенном отрезке эволюции, оказывается менее приспособленной по сравнению с группой, эволюционировавшей в том же направлении более низкими темпами. Австрийский палеонтолог О. Абель образно назвал подобные признаки «ошибочными приспособлениями».

Филогенетическое предварение имеет место потому, что сходные условия среды требуют сходных адаптаций, но преимущество в борьбе за существование сначала получает та группа, у которой быстрее вырабатывается нужное приспособление. В то



же время параллельно, но медленнее эволюционирующая группа в дальнейшем оказывается лучше приспособленной, поскольку при более медленной эволюции успевает произойти надежная координированная перестройка организации.

В таком случае возникает вопрос: почему системы координаций в параллельных ветвях развиваются не одновременно? Автономность морфофункциональных систем (координационных цепей) организма делает возможным их несинхронное преобразование в процессе филогенеза. Вместе с тем, как показал А. Л. Тахтаджян (1946, 1966), при освоении новой адаптивной зоны меняются в первую очередь те системы, которые определяют адаптацию к новым условиям. Остальные системы отстают в своем эволюционном развитии. В результате такой мозаичной, по Г. де Бери (1954), эволюции возникает явление, названное А. Л. Тахтаджяном (1966) гетеробатмией: организация примитивных форм, дающих начало новым направлениям филогенеза, представляет собой сочетание (мозаику) примитивных и прогрессивных признаков. Например, у археоптерикса — формы, переходной между рептилиями и птицами, существовал перьевой покров, ключицы срослись в вилочку, крыло служило для полета — прогрессивные, свойственные птицам признаки. Наряду с этим хвост состоял из многих подвижно сочлененных позвонков, грудина не имела киля для прикрепления летательных мышц, челюсти несли зубы, передние конечности обладали подвижными пальцами с когтями — примитивные, характерные для рептилий признаки. Следует отметить, что в строении скелета археоптерикса примитивных признаков больше, чем прогрессивных.

А. Л. Тахтаджян (1946, 1966) показал, что по мере дальнейшей эволюции (в границах освоенной адаптивной зоны) гетеробатмия постепенно утрачивается. Благодаря развитию координаций отставшие в своем развитии признаки постепенно совершенствуются.

Поскольку в процессе адаптивной радиации, т. е. при освоении соседних адаптивных зон, близкие по своему происхождению и организации формы приспособляются к несколько различным условиям среды, у них прогрессивно развиваются разные признаки и разные признаки отстают в своей эволюции. В результате возникает явление, которое принято, вслед за Л. Долом, называть перекрестом специализаций, хотя правильнее было бы говорить о перекресте приспособлений.

Например, у двоякодышащих рыб верхняя челюсть полностью прирастает к осевому черепу (аутостилия), как у наземных позвоночных. У непосредственных предков наземных позвоночных — кистеперых рыб — верхняя челюсть соединена с осевым черепом лишь костными мостиками — признак более примитивный. В то же время парные плавники двоякодышащих имели центральную ось (бисерниальный плавник) — признак более примитивный, а у кистеперых рыб было радиальное строение парных плавников (рис. 79) — признак прогрессивный.

Благодаря наличию перекреста приспособлений при смене дивергентной эволюции параллельной гомологичные системы переходят к параллелизму с разной скоростью. Раннее развитие у одной из групп приспособлений к данной адаптивной зоне дает ей выигрыш в конкуренции, но если конкуренты все же выжи-

вают, то в дальнейшем развитие у них координаций, обуславливающих лучшую по сравнению с параллельным филумом адаптацию к внешним условиям, обеспечивает им победу в борьбе за существование.

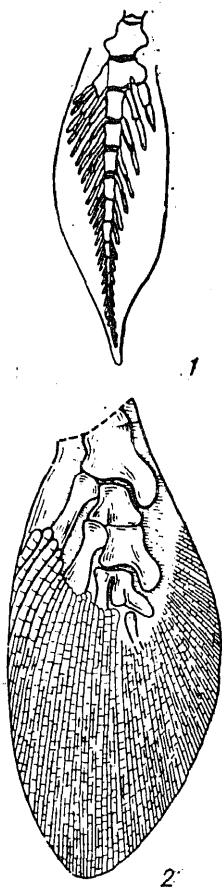


Рис. 79. Прimitивные бисериальные плавники мезозойской двоякодышащей рыбы *Epiceratodus forsteri* (1) и прогрессивные радиальные плавники палеозойской кистеперой рыбы *Eusthenopteron foordi* (2) (из «Основ палеонтологии», 1964)

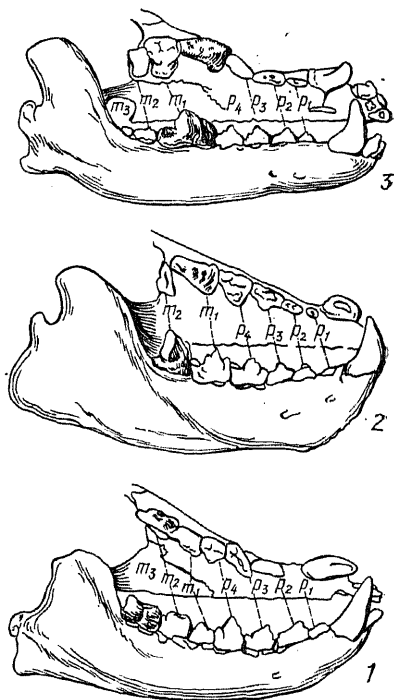


Рис. 80. Развитие хищного зуба (заштрихован) у креодонтов (1, 2) и настоящих хищных (3): 1 — *Nyaeodon*; 2 — *Oxyaena*; 3 — *Canis lupus*;  $m_1$ — $m_3$  — коренные зубы,  $p_1$ — $p_4$  — ложнокоренные зубы (из Шмальгаузена, 1969)

Например, среди третичных млекопитающих первыми перешли к хищничеству креодонты. Дифференцировка зубов у них

пошла по тому же пути, что и у настоящих хищников — Carnivora. Только основным — хищным — зубом, игравшим главную роль при разрывании мяса, у креодонтов был последний коренной, тогда как у настоящих хищников — последний предкоренной (рис. 80). Это давало креодонтам выигрыш в силе при кусании. Расположение хищного зуба ближе к челюстному суставу уменьшало плечо рычага при сокращении жевательных мышц, что, в свою очередь, увеличивало силу кусания. Но в то же время это была дискоординация: зуб не мог прогрессивно развиваться, так как был зажат в углу челюсти, разрастание же его вперед увеличило бы плечо рычага, т. е. было бы неадаптивным. В результате настоящие хищники, у которых хищный зуб увеличивался за счет редукции коренных зубов и мог совершенствоваться, вытеснили креодонтов.

Таким образом, медленность эволюции позволяет более координированно перестраивать организацию, но лишь в том случае, когда отставшая группа все же выживает.

Конкуренция параллельных филумов, занимающих соседние адаптивные зоны, может привести к двум результатам. Во-первых, это уже рассмотренный случай вытеснения менее приспособленной группы другой, более приспособленной, которая в результате вновь расширяет свою адаптивную зону и продолжает в ней эволюционировать. Такая эволюция может продолжаться неограниченно долго. Во-вторых, возможен случай, когда вытеснения вследствие инадаптивной эволюции не происходит. Тогда продолжается дивергенция каждого таксона в пределах своей адаптивной зоны, т. е. постепенное приспособление эволюционирующих групп ко все более узким условиям среды — специализация, сопровождающаяся дальнейшим дроблением адаптивной зоны данного таксона.

*Конвергенция* — возникновение сходных черт организации на изначально различной основе, т. е. путь развития аналогичных приспособлений. Это явление объясняется тем, что в одних и тех же условиях среды отбор вырабатывает сходные приспособления даже у разных организмов. Пояснить конвергенцию удобно схемой, изображенной на рис. 77, где А, В — изначально различные признаки, g, e — черты сходства. Примеров аналогичных приспособлений можно привести очень много: крыло пингвина и плавник акулы (рис. 81), форма тела дельфинов и хищников (рис. 82), летательная перепонка шерстокрыла, сумчатой белки и летяги (рис. 83) и т. п. При конвергенции четко проявляется воздействие на организацию среды: водная среда требует обтекаемой формы тела и сдвинутого назад органа локомоции, полет и даже длинный прыжок — опоры на воздух, т. е. увеличения поверхности тела.

Примеры шерстокрыла, летяги и сумчатой белки показывают, насколько трудно различать конвергенцию и параллелизм. Все живые организмы связаны родством; чем оно теснее, тем выше степень гомологии, тем ближе конвергенция к параллелизму.

О параллелизме можно говорить в том случае, когда сходные структуры развивались после того, как родственные филумы заняли каждый свою адаптивную зону. Конвергенция же будет наблюдаться тогда, когда группы независимо друг от друга вселялись в одну адаптивную зону. Поэтому сходная форма тела шерстокрыла, летяги и сумчатой белки — результат конверген-

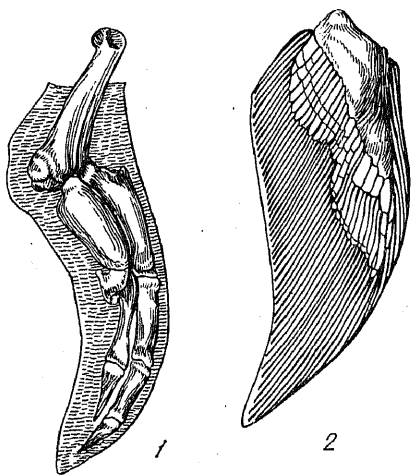


Рис. 81. Крыло пингвина (1) и грудной плавник акулы (2) (из Шмальгаузена, 1969)

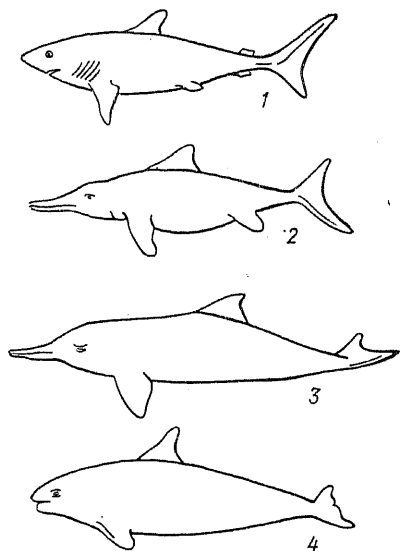


Рис. 82. Акула (1), ихтиозавр (2), дельфин (3), косатка (4) — конвергенция формы тела и расположения плавников у быстро плавающих животных (из Шмальгаузена, 1969)

ции: все эти животные независимо приспосабливались к планирующему прыжку.

Обычно конвергентно развиваются приспособления к абиотическим факторам среды. Это показывают уже рассмотренные примеры, а также случаи конвергенции на более глубоких уровнях организации: сходное строение глаз головоногих моллюсков и позвоночных, трахей хелицеровых и насекомых. Абиотическая среда сходно влияет на все организмы, поэтому, как писал И. И. Шмальгаузен (1969), конвергенции, в отличие от параллелизмов, всегда поверхностны и затрагивают лишь немногие черты организации конвергирующих групп.

Часто возникает вопрос, может ли конвергенция зайти так далеко, чтобы конвергирующие группы слились воедино? Из всего сказанного уже понятно, что конвергенция до полной неразличимости конвергировавших таксонов невозможна. Сближение организации конвергирующих таксонов обострит конкуренцию меж-

ду ними и вызовет дивергенцию, а разная исходная организация автоматически приведет к тому, что в разных филумах приспособления будут различными. В то же время по отдельным признакам конвергенция может обуславливать очень высокое сход-

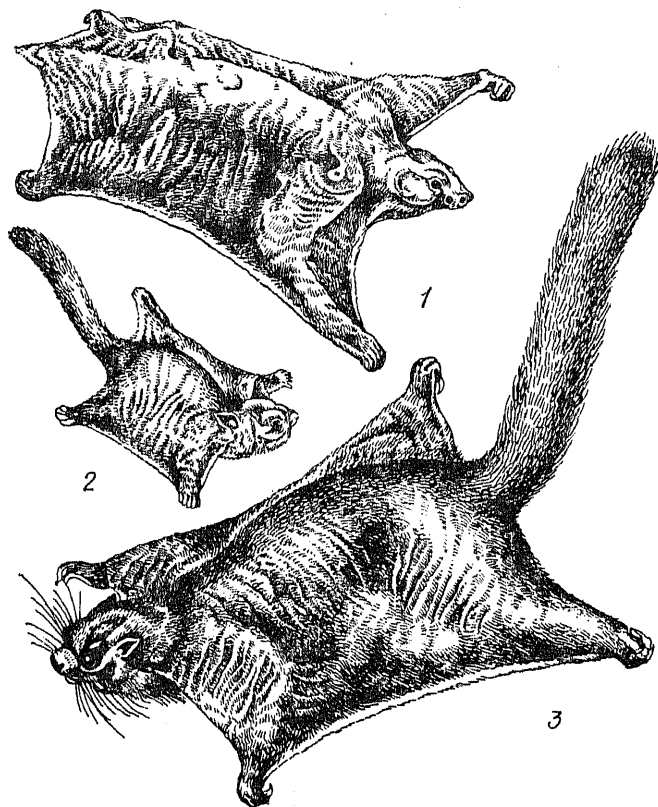


Рис. 83. Млекопитающие, приспособившиеся к планирующим прыжкам: 1 — шерстокрыл (*Galeopithecus*); 2 — сумчатая белка (*Petaurus*); 3 — белка-летяга (*Pteromys*) (из Шмальгаузена, 1969)

ство. Так, например, и у птиц, и у летающих ящеров — птерозавров — отверстие для пневматического мешка на плечевой кости и сама структура этой кости практически одинаковы.

#### МОНОФИЛИЯ И ПОЛИФИЛИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ

По поводу происхождения таксонов высшего ранга — подклассов, классов, надклассов — существуют две противоположные точки зрения. Исследователи, придерживающиеся теории монофилии, считают, что любой таксон надвидового ранга берет свое начало от одного исходного вида, от которого в процессе

адаптивной радиации возникает все разнообразие включаемых в данный таксон систематических групп. Сторонники теории полифилетического происхождения считают, что таксоны высокого ранга могут происходить от нескольких, иногда очень далеких по своему систематическому положению исходных групп. В процессе дискуссий между сторонниками каждой из этих теорий сформировалось несколько концепций. Представление, согласно которому весь рассматриваемый таксон берет свое начало от одного исходного вида, получило название концепции строгой монофилии (А. Н. Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1969), или парафилии (Hennig, 1969).

Дж. Симпсоном (1966) было сформулировано понятие широкой монофилии: таксон считается монофилетическим, если его ранг выше или равен рангу исходного таксона независимо от конкретного числа линий филогенеза, давших начало дочерней систематической группе. К этому представлению близка широко распространенная среди палеонтологов концепция ограниченной полифилии, согласно которой дочерний таксон может возникать от нескольких исходных (параллельно эволюционирующих) групп. Наконец, крайней точки зрения придерживаются сторонники ортогенетических теорий эволюции, считающие, что дивергенция вообще невозможна, и существует лишь филетическая эволюция, по мере которой происходит преобразование организации, и, следовательно, виды группируются в более высокие систематические категории лишь по сходству, а не по происхождению<sup>20</sup>.

Примером строгой монофилии таксонов может служить схема филогенеза млекопитающих по Ф. Гроссу (см. рис. 78), а иллюстрацией представления Дж. Симпсона о широкой монофилии — схема происхождения наземных позвоночных: надкласс *Tetrapoda* происходит от двух отрядов (*Osteolepiformes* и *Porolepiformes*), объединяемых в надотряд *Rhipidistia* подкласса *Crossopterygii* (кистеперые рыбы) (рис. 84). Автор этой схемы шведский палеонтолог Э. Ярвик (1970) считает происхождение наземных позвоночных полифилетическим. Поэтому та же схема иллюстрирует и полифилию (ограниченную полифилию), особенно в той ее части, где предполагается, что независимо и параллельно эволюционировавшие отряды кистеперых рыб *Porolepiformes* и *Osteolepiformes* дали две группы амфибий: *Lepospondyli* — предков хвостатых и *Labyrinthodontia* — предков бесхвостых и *Amniota*. В общей форме ограниченная полифилия изображена на рис. 85.

Теория ортогенеза в чистом виде, т. е. отрицающая дивергенцию, почти не имеет сторонников. Необходимо подчеркнуть, что логически последовательное применение концепции ортогенеза

---

<sup>20</sup> Следует подчеркнуть, что в настоящее время нет ни одного строго доказанного случая недивергентной, т. е. филетической, ортогенетической эволюции таксонов.

подразумевает изначальное существование на Земле не меньше, чем в настоящее время, числа видов. Поскольку доказано вымирание многих таксонов, не оставивших после себя потомков, число видов (при признании ортогенеза) должно по мере эволюции сокращаться. На самом же деле, как показывает палеон-

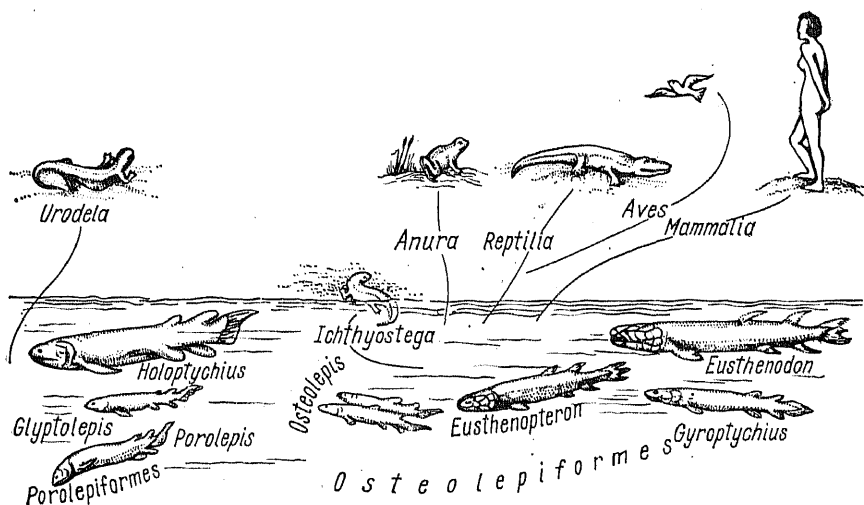


Рис. 84. Происхождение наземных позвоночных (из Ярвика, 1970)

тология, оно растет. Мало того, в ряде случаев дивергенция строго доказана не только на микроэволюционном, но и на макроэволюционном уровне.

Теория строгой монофилии подразумевает дивергенцию и признание в качестве естественной системы, основанную на критерии происхождения. Концепция ограниченной полифилии и близкая к ней точка зрения Симпсона, не отрицая принципа дивергенции как такового, подразумевают возможность независимого перехода в новую адаптивную зону двух или большего числа филогенетических ветвей исходного таксона. В дальнейшем эти ветви эволюционируют в новой зоне конвергентно или параллельно. Иными словами, обе эти концепции принимают правомочность построения биологической системы по сходству, т. е. считают естественным таксон, в котором подчиненные систематические группы имеют разное происхождение.

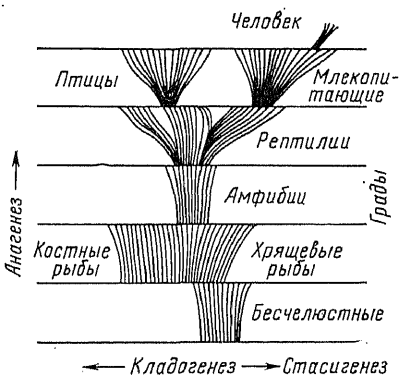


Рис. 85. Схема, изображающая соотношение анагенеза, кладогенеза и стасигенеза (из Матвеева, 1967; по Хаксли, 1954)

ние. Если эти группы, осваивая новую для них адаптивную зону, эволюционировали конвергентно, то различие между ними будет меньшим, чем между исходными таксонами; если же и в новой адаптивной зоне происходит параллельная эволюция, то различие между систематическими группами, составляющими дочерний таксон, будет не большим, чем между группами, входящими в исходные таксоны. Следовательно, при параллельной эволюции таксонов в новой адаптивной зоне ранг дочернего полифилетического таксона будет не ниже ранга исходного таксона.

Как видно, выбор одной из трех концепций — ограниченной полифилии, широкой монофилии или противопоставляемой им строгой монофилии — определяется (в теоретическом плане) отношением к принципам таксономии. При признании в качестве естественной генетической системы, основанной на безоговорочном применении принципа сближения по происхождению, доказательство полифилетичности любого таксона служит поводом для его разделения. Так произошло, например, с отрядом грызунов, разделенным ныне на отряды грызунов и зайцеобразных, с отрядом голенастых птиц, разделенным на отряды журавлеобразных и аистов, и рядом других таксонов. Напротив, при признании естественности системы, основанной на сходстве, возможно сохранение в качестве «естественных» и полифилетических таксонов.

Необходимо отметить, что теории полифилетического происхождения разработаны относительно многих таксонов. Так, среди позвоночных животных подобная теория отсутствует только для класса птиц.

Дарвинизм не отрицает возможности независимого перехода в новую адаптивную зону нескольких параллельно эволюционирующих таксонов, причем чем они ближе, тем труднее различимы. Поэтому для выбора одной из трех концепций происхождения больших таксонов необходимо выяснить, возникает ли в результате такого перехода таксон, который на основании всех доступных методов сравнительного анализа<sup>21</sup> можно считать естественным, но происшедшим от нескольких корней. На практике это выразится в сопоставлении степени схождения систематических групп исходного и дочернего таксонов: если сходство между группами, составляющими дочерний таксон, выше, чем между каждой из этих групп и соответствующей ей группой исходного таксона, можно говорить о полифилии.

При одновременном вселении в новую адаптивную зону двух или нескольких групп часть признаков, обуславливающих адаптацию в новой зоне, будет развиваться конвергентно, увеличивая сходство между вселенцами. Но конвергенция поверхностна и, как правило, легко выявляется (с. 248). Вместе с тем каждый из осваивающих новую зону таксонов, испытывая адаптивную радиацию, должен вступать в конкурентные отношения с парал-

---

<sup>21</sup> Известно, что при изучении филогенеза о родстве судят по сходству.



лельно эволюционирующим таксоном. Это, в свою очередь, приведет к дивергенции и разделению между ними адаптивной зоны. Каждый таксон, эволюционируя в своей зоне на основе несколько различной исходной организации, будет сохранять своеобразие этой организации, что способствует установлению его независимого происхождения, т. е. полифилии. При последовательном освоении новой зоны параллельно эволюционирующими группами независимость их эволюции устанавливается еще легче. Кроме того, снижается сама вероятность такого вселения: либо его не произойдет, либо вселившаяся более высоко адаптированная группа вытеснит предшественников (случай с креодонтами, с. 247). Сосуществовать же эти группы смогут лишь при занятии ими разных адаптивных зон, но тогда не возникает вопроса о единстве таксона. Наконец, возможен случай, когда одну зону осваивают очень близкие таксоны, например виды одного рода. При условии их вселения в новую зону в разных географических районах конкуренция между ними начинается лишь в процессе адаптивной радиации в новой зоне. Но в этом случае крайне мала вероятность возникновения самого вопроса о полифилии: степень различия систематических групп дочернего таксона будет существенно выше, чем у исходных видов, и этот таксон будет представляться монофилетическим. Следует подчеркнуть, что встречающаяся в литературе ссылка на гибридогенное происхождение ряда видов растений как на доказательство вероятности полифилии больших таксонов неправомерна, поскольку гибридизация систематически далеких видов невозможна, а происхождение надвидового таксона от исходного вида, возникшего путем аллополиплоидизации, не есть полифилия.

Причинами создания теорий полифилетического происхождения таксонов высшего ранга служат два обстоятельства: распространенность параллелизмов и отсутствие рядов переходных форм между исходным и дочерним таксонами, а также между основаниями ветвей адаптивной радиации дочернего таксона.

При параллельной эволюции сходство оказывается, как правило, более высоким, чем истинное родство, а это облегчает объединение независимых филогенетических линий в один таксон. Если же в ряде ветвей исходного таксона возникали признаки, эволюционировавшие параллельно с признаками дочернего таксона, то сопоставление этих признаков в филогенетических ветвях обоих таксонов (при отсутствии переходных форм) легко приводит к обоснованию полифилетического происхождения исследуемой группы. Доказательство монофилетического происхождения такой группы строится в первую очередь на обосновании дивергенции от общего предка линий эволюции дочернего таксона и на доказательстве их несопоставимости с линиями филогенеза исходного таксона, т. е. на исследовании признаков, не подвергавшихся параллельной эволюции. Обычно подобные исследования приводят в конце концов к выяснению истинных родственных связей исследуемого таксона.

В еще большей степени способствует появлению полифилетических теорий отсутствие переходных форм между таксонами высокого ранга. Следует подчеркнуть, что никто не считает происхождение птиц полифилетическим: известна исходная (переходная между ними и рептилиями) форма — *Archeopteryx lithographica*. Напротив, отсутствие переходных форм между рахитомными и лепоспондилными амфибиями послужило одной из основ представления о независимом от остальных наземных позвоночных происхождении хвостатых амфибий (см. рис. 84).

Поэтому очень важно установить причины систематического отсутствия переходных форм между таксонами высокого ранга. Объяснение этого явления было дано Дж. Симпсоном (1948) в созданной им теории квантовой эволюции<sup>22</sup>. Согласно этой теории возникновение больших таксонов связано с освоением исходной для подобного таксона группой новой адаптивной зоны, в которой и происходит ее адаптивная радиация. Эволюционный выход в новую адаптивную зону сопряжен с переходом через неустойчивое состояние, когда адаптации к условиям жизни предков утрачивают свое значение, а адаптации к новым условиям находятся в процессе формирования. Условия среды, промежуточные между адаптивной зоной предков и адаптивной зоной, занимаемой дочерним таксоном, Симпсон назвал неадаптивной зоной, употребляя это выражение в том смысле, что переход через промежуточную среду обитания для группы затруднителен. Поэтому переход через неадаптивную зону характеризуется малочисленностью переходной группы и высокими темпами ее эволюции, т. е. жесткой элиминацией и сопряженным с ней интенсивным отбором на приспособление к новым условиям среды. Если темпы эволюции группы недостаточны, она вымирает, не достигнув новой адаптивной зоны.

Квант в понимании Симпсона — временное увеличение темпов эволюции исходной для таксона популяции. Малочисленность и высокие темпы эволюции переходных групп обуславливают крайне малую вероятность обнаружения палеонтологических остатков таких групп (рис. 86). Как показал Симпсон, палеонтологические исследования постепенно выявляют переходные формы между таксонами среднего ранга: семействами, надсемействами, подотрядами, отрядами, тогда как пробелы между таксонами высокого ранга: подклассами, классами, надклассами, как правило, не заполняются. Действительно, для позвоночных животных — подтипа, наиболее хорошо изученного палеонтологически, известны всего две переходные формы между классами: уже упомянутый археоптерикс и ихтиостега — форма, промежуточная между кистеперыми рыбами и амфибиями. Однако в обоих случаях систематическое положение этих переходных форм не вызывает сомнений: археоптерикс относится к птицам, а ихтиостега — к амфибиям, т. е. обе формы ближе к дочерней группе и не занимают строго промежуточного положения.

<sup>22</sup> Другое объяснение содержится в теории педоморфоза Г. де Бера.

Отсутствие переходных форм можно проиллюстрировать и на группах более низкого таксономического ранга, происхождение которых связано с резкой сменой сред обитания. Так, в случаях приспособления наземных позвоночных к жизни в воде переходные формы неизвестны, хотя их филогенез в пределах адаптивной зоны дочернего таксона прослеживается. Это относится к группам морских рептилий (ихтиозавры, мозазавры), к китообразным.

Теория квантовой эволюции, объясняя с дарвиновских позиций механизм возникновения больших таксонов, а также выявляя одну из биологических причин неполноты палеонтологической летописи, ставит вместе с тем еще одну преграду на пути признания полифилетического происхождения крупных таксонов. Переход через неадаптивную зону столь затруднен, что мала вероятность одновременного ее преодоления двумя (или большим числом) группировками. Таким образом, независимое освоение новой адаптивной зоны видами, возникшими независимо друг от друга из нескольких относительно близких по своей организации таксонов,— явление, по всей вероятности, редкое, но возможное. При условии параллельной эволюции дочерних таксонов в новой адаптивной зоне доказать их независимое происхождение не менее трудно, чем доказать монофилетическое происхождение таксона высокого ранга, эволюционирующего в новой зоне. Перекрест приспособлений и параллелизмы в эволюции признаков исходного и дочернего таксонов (филогенетическое предварение) легко интерпретируются как доказательство полифилии.

Однако при условии признания естественной системой только системы «по происхождению» доказанная полифилетичность таксона означает лишь то, что этот таксон искусственный и подлежит разделению по происхождению. Иными словами, проблема поли- или моно-филии — это проблема теории систематики. В рамках теории эволюции ее рассмотрение правомочно лишь в той мере, в которой систематика эволюционна.

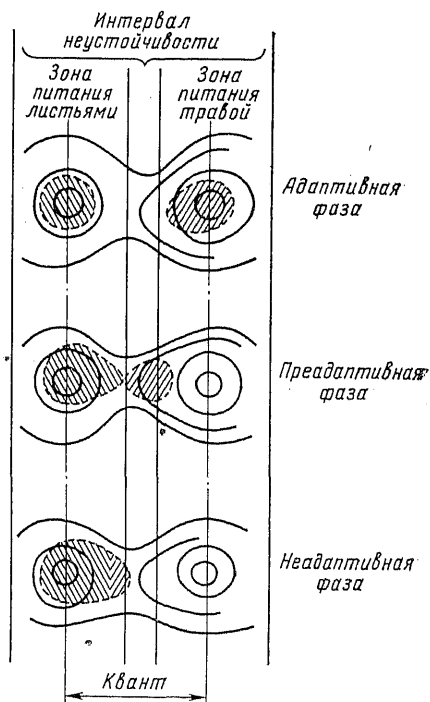


Рис. 86. Фазы истории Equidae, рассматриваемые как пример квантовой эволюции (из Симпсона, 1948)

## Глава 9

### ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

#### ОСНОВНЫЕ ПУТИ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА

Как уже было показано, направление филогенеза каждого конкретного таксона определяется адаптивной зоной, в которой этот таксон эволюционирует, и возможностями перестройки организации данной группы. Проблема главных направлений эволюционного процесса анализирует соотносительную роль каждого из упомянутых факторов в определении этих направлений, показывает, какими путями может повышаться приспособленность, т. е. какими путями вообще может происходить эволюция.

Впервые этот вопрос пытался разрешить Ж. Б. Ламарк. Он выделял два эволюционных процесса: повышение уровня организации (градация) и возникновение разнообразия типов организации на каждом уровне. Ламарк считал эти процессы независимыми: градация осуществляется в результате внутреннего стремления к совершенствованию, а разнообразие на каждой ступени возникает под действием среды. Несмотря на то что механизм обоих направлений эволюции был понят Ламарком неверно, само их существование — объективный факт.

Ч. Дарвин рассматривал этот вопрос иначе. Он считал эволюцию процессом приспособления, а следовательно, повышение уровня организации — только частным результатом этого процесса. Возрастание приспособленности в ходе эволюции обычно сочетается с усложнением организации: по мере дивергенции среда (в основном биотическая) постоянно усложняется, адаптацию же к более сложным условиям может обеспечивать лишь более сложное строение организмов. После Ч. Дарвина эта проблема разрабатывалась в двух направлениях: одно развивалось Б. Реншем и Дж. Хаксли за рубежом, другое — у нас в стране А. Н. Северцовым и его школой.

Б. Ренш, так же как и Ж. Б. Ламарк, справедливо считал, что эволюция может идти и по горизонтали, и по вертикали. Адаптивную радиацию (возникновение разнообразия на данном уровне организации) он назвал кладогенезом, а выход на новый уровень адаптивной радиации — анагенезом. Дж. Хаксли для обозначения уровней организации вернулся к ламарковскому термину «градь» (ступени). Кроме того, он рассматривал третье направление эволюции — стасигенез, явление эволюционной стабилизации, т. е. сохранение неизменяющихся, персистирующих, ветвей (см. рис. 85). Анализ направлений эволюции привел Дж. Хаксли к постановке вопроса: куда вообще идет эволюция и что может служить критерием прогрессивности? Отсюда парадокс Дж. Хаксли: кто более прогрессивен — человек или туберкулезная бацилла, вызывающая его заболевание?

Эти вопросы Дж. Хаксли пытался разрешить в своей теории ограниченного и неограниченного прогресса, согласно которой

эволюция, несомненно, прогрессивный процесс, но прогресс этот в основном ограниченный, групповой. Переходя от грады к граде, каждая группа организмов (таксон) развивается прогрессивно, но в конце концов приходит к стасигенезу или вымиранию. Лишь одно направление эволюции, которое привело к возникновению человека, представляет собой путь неограниченного прогресса, поскольку обуславливает выход на совершенно новый уровень эволюции — социальный. В нашей литературе обсуждался вопрос о том, правомерно ли выделение неограниченного прогресса или же это телеологический подход. Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов и А. В. Яблоков (1969) поддержали мнение Дж. Хаксли. Действительно, только человек практически перестал приспосабливаться к среде через отбор, а начал приспосабливать среду к себе.

Однако теория Дж. Хаксли, констатируя явление, не позволяет проанализировать его на досоциальном уровне и не объясняет причин ограниченности прогресса всех живых организмов, кроме предков человека. Гораздо более плодотворным представляется подход А. Н. Северцова (1925). Как А. Н. Северцов, так и Дж. Хаксли исходили из дарвиновского положения о том, что повышение уровня организации — частный и необязательный результат эволюции, возникающий при действии тех же факторов, которые обуславливают любое другое приспособление. Преимущество же теории А. Н. Северцова в том, что основное внимание обращено не на критерии, а на результаты различных путей эволюции.

Теория главных направлений эволюционного процесса отвечает на вопрос: какими путями может повышаться приспособленность организмов в ходе филогенеза? Согласно А. Н. Северцову, наиболее общее, наиболее очевидное направление эволюции — биологический процесс, иными словами, возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками. Понятие биологического прогресса выражает то же самое, что и понятие прогрессивной эволюции. Поэтому критерии биологического прогресса, предложенные А. Н. Северцовым, относятся не к организму, а к виду и надвидовым таксонам. Критерии эти следующие: 1) увеличение численности, 2) расширение ареала, 3) прогрессивная дифференциация — увеличение числа систематических групп, составляющих данный таксон: видов в роде, видов и родов в семействе, семейств в отряде и т. д.

Эволюционный смысл выделенных критериев заключается в следующем: возникновение новой адаптации снижает элиминацию, в результате средний уровень численности вида возрастает. Стойкое повышение численности потомков по сравнению с предками (первый критерий биологического прогресса) приводит к увеличению плотности населения, что, в свою очередь, через обострение внутривидовой конкуренции вызывает расширение ареала; этому же способствует и возрастание приспособленности. Расширение ареала (второй критерий биологического прогресса)

приводит к тому, что вид при расселении сталкивается с новыми факторами среды, к которым необходимо приспосабливаться. Поэтому второй критерий биологического прогресса точнее сформулировать как расширение экологической ниши. Увеличение численности и освоение новых экологических условий вызывает дальнейшую дифференциацию вида, усиливает дивергенцию. Поэтому третий критерий биологического прогресса — увеличение количества дочерних таксонов — уже не экологический, как первые два, а таксономический.

Пользуясь критериями биологического прогресса, можно сравнивать различные таксоны, даже если они не связаны прямым родством, поскольку речь в этих случаях идет о результате эволюции — адаптированности. Экологические показатели позволяют сравнивать любые два вида в биосфере. Неправильно считать все ныне существующие виды равно приспособленными. Нетрудно убедиться, что реликтовые виды менее приспособлены, чем широко распространенные, и т. д. Например, подкласс костистых рыб, составляющий 95% современной ихтиофауны, биологически более прогрессивен, чем подкласс двоякодышащих рыб, насчитывающий всего 3 вида, и прогрессивнее сумчатых млекопитающих, включающих около 30 видов с очень ограниченными ареалами и низкой численностью.

Антитезу биологического прогресса представляет собой биологический регресс, приводящий таксоны к вымиранию. Критерии биологического регресса диаметрально противоположны критериям биологического прогресса: утрата приспособленности при снижении поддерживающей роли отбора выражается в спаде численности, сокращении экологической валентности, что ведет к сужению ареала и вымиранию дочерних таксонов.

Проблема вымирания — еще слабо разработанный раздел эволюционной теории. Ч. Дарвин считал вымирание естественным результатом прогрессивной эволюции — следствием вытеснения менее приспособленных предков более приспособленными потомками. Однако этот процесс очень сложен. Конкретные систематические группы могут попеременно находиться на пути прогрессивного развития, затем регресса, а потом снова переходить к биологическому прогрессу, приобретая новые приспособления и меняя отношения со средой (рис. 87).

Биологический прогресс — наиболее общее выражение адаптивности эволюции. Путей же достижения биологического прогресса по меньшей мере четыре. А. Н. Северцов назвал их главными направлениями эволюционного процесса:

1. Ароморфоз, или морфофизиологический прогресс, т. е. повышение уровня организации в общепринятом смысле этого слова. Например, повышение уровня организации млекопитающих по сравнению с рептилиями, покрытосемянных растений по сравнению с голосеянными, эукариот по сравнению с прокариотами;

2. Идиоадаптация — выработка частных приспособлений. Сюда

относятся все случаи прогрессивной эволюции без повышения уровня организации. Примерами могут служить уже много раз упоминавшийся филогенез лошадей, эволюция системы прыжкового движения у бесхвостых амфибий, сопровождавшаяся глубокой перестройкой организации, развитие мимикрии и других типов приспособительной окраски. Одним словом, большинство случаев адаптивной эволюции — результат идиоадаптации. Специализация рассматривалась А. Н. Северцовым как частный случай идиоадаптации;

3. Общая дегенерация, морфофизиологический регресс, или вторичное упрощение организации. Этот способ биологического прогресса наблюдается, как правило, при переходе к паразитизму или к сидячему образу жизни. Классический пример эволюции по пути общей дегенерации — происхождение асцидий. Свободно плавающие личинки асцидий устроены довольно сложно, у них есть хорда, нервная трубка, метамерная мускулатура. Следовательно, теми же признаками обладали предки асцидий. При метаморфозе личинка асцидии переходит к сидячему образу жизни и утрачивает все эти системы. В то же время у взрослых асцидий сильно развивается глотка, которая и занимает основной объем тела. У паразитов, например у ленточных червей, исчезают пищеварительная и нервная системы, зато сильно развиваются выделительная и половая;

4. Ценогенез — выработка провизорных приспособлений, обеспечивающих выживание организмов на ранних стадиях онтогенеза.

Предложенные А. Н. Северцовым способы достижения биологического прогресса по своей сути экологические, хотя сам подход к проблеме явно морфологический: биологический прогресс рассматривается как выработка морфологических приспособлений, обеспечивающих выживание в данной среде обитания. Эти приспособления могут быть более или менее частными или же настолько существенными, что обеспечивают переход на новый уровень организации. Такие кардинальные морфологические пе-

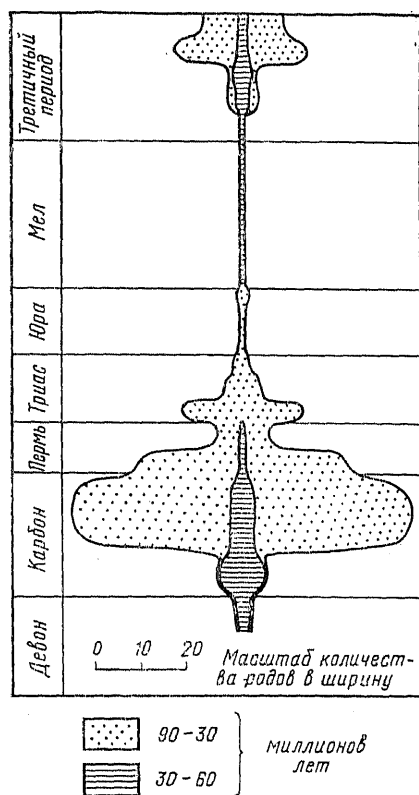


Рис. 87. Схема распределения во времени 237 родов амфибий (из Матвеева, 1967; по Мюллеру, 1955)

рестройки, как возникновение внутреннего скелета у хордовых, поперечно исчерченной мускулатуры у членистоногих, трахейной системы у насекомых, А. Н. Северцов и назвал ароморфозами. Таким образом, с одной стороны, ароморфоз — это направление эволюции, с другой — те приспособления, которые обеспечивают эволюцию по пути усложнения организации. Общая дегенерация, или вторичное упрощение организации, — это утрата потомками ароморфозов, приобретенных предками. При идиоадаптации происходит перестройка признаков, характерных для предков. Перечисленные способы достижения биологического прогресса иллюстрирует графическая схема, предложенная А. Н. Северцовым (рис. 88).

Основное значение разработанной А. Н. Северцовым теории главных направлений эволюционного процесса заключается в том, что она объяснила факт существования в одно и то же время форм, находящихся на разных уровнях организации: они равно идут по пути биологического прогресса, только разными дорожа-

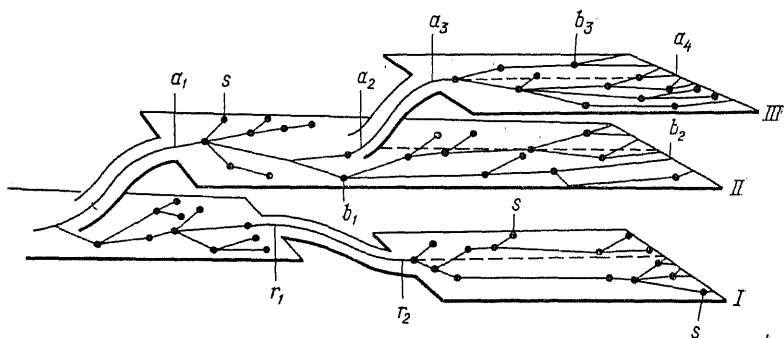


Рис. 88. Схема главных направлений биологического прогресса: ароморфозы ( $a$ ) изображены в виде подъема на более высокие уровни (II, III); идиоадаптации — в виде отклонений на данном уровне ( $b$ ); специализация как частный случай идиоадаптации ( $s$ ); общая дегенерация как переход на нижележащий уровень (I) (из А. Н. Северцова, 1939)

ми. Обращает на себя внимание тот факт, что в схему главных направлений эволюции (см. рис. 88) не вошел ценогенез, и это не случайно. Как уже было показано, эволюция отдельных стадий онтогенеза происходит более или менее самостоятельно, поэтому выработка провизорных приспособлений имеет то же значение, что и выработка дефинитивных, т. е. провизорные адаптации так же изменяют уровень организации промежуточных стадий онтогенеза, как дефинитивные — уровень организации взрослой стадии. Поэтому И. И. Шмальгаузен (1942) вывел ценогенез из состава главных направлений эволюционного процесса, показав, что изменение хода индивидуального развития идет по пути либо ароморфоза, либо идиоадаптации. Одни провизорные приспособления (возникновение вторичных яйцевых оболочек у Ам-



ниота, стадии куколки у *Holomefabela*, плаценты у мелкопитающих) могут рассматриваться только как ароморфозы, тогда как другие (развитие наружных жабр у амфибий, яйцевого зуба для вскрытия скорлупы у детенышей крокодилов и птенцов птиц) — только как идиоадаптации, т. е. частные приспособления. К такому же выводу пришел и Б. С. Матвеев (1967).

Таким образом, с точки зрения морфологии биологический прогресс может достигаться путем любых перестроек организации — от общего ее усложнения до общего упрощения. Следовательно, возникает вопрос, каково значение различных перестроек организма, т. е. каково эколого-морфологическое объяснение путей достижения биологического прогресса. Этот вопрос вполне актуален, поскольку далеко не все примеры ароморфозов, приводимые А. Н. Северцовым, представляют собой случаи повышения энергии жизнедеятельности (или, говоря современным языком, возрастания интенсивности обмена веществ), что он считал важнейшим критерием ароморфоза. Например, прогрессивное развитие нервной системы позвоночных если и повышает интенсивность обмена веществ, то лишь незначительно, а интенсификации метаболизма покрытосемянных растений по сравнению с голосемянными вообще не наблюдается.

И. И. Шмальгаузен (1939) рассматривал значение различных перестроек организации с точки зрения приобретения организмом более или менее широких приспособлений, которые вовсе не обязательно должны быть связаны с энергетикой. Любые пути эволюции ведут к адаптивным преобразованиям организации, разница лишь в соотношении между прогрессивным развитием одних морфологических систем и дегенерацией других. Поэтому И. И. Шмальгаузен и сохранил за этими терминами окончание «морфоз» как обозначение преобразований организации, тогда как в современной литературе чаще употребляют окончание «генез», т. е. путь, направление эволюции.

Эколого-морфологический подход к этой проблеме дал возможность рассматривать ароморфозы не только как морфологические адаптации, позволяющие подняться на новый уровень организации, но и как приспособления широкого значения, обеспечивающие повышение экологической валентности таксона, расширение его адаптивной зоны. Идиоадаптацию И. И. Шмальгаузен разделил на два типа приспособлений: алломорфоз и специализацию. Под алломорфозом он понимал преобразования организации, связанные с дальнейшим приспособлением при сохранении того же, что и у предков, типа отношений со средой. Специализация же рассматривалась как снижение экологической валентности, т. е. как приспособления к узким условиям среды. Таким образом, алломорфоз можно считать продолжением эволюции в адаптивной зоне предков или сменой адаптивной зоны на другую, но не более широкую, чем первичная. Специализация же — сужение адаптивной зоны потомков по сравнению с предками.

Одновременно И. И. Шмальгаузенoм было показано, что в большинстве филогенетических ветвей, по крайней мере у позвоночных животных, наблюдается довольно четкое чередование фаз преобразований организации в филогенезе данного таксона — фаз адаптациоморфоза: эволюция крупного таксона начинается обычно с ароморфоза, затем таксон переходит к алломорфозу и далее к специализации.

Понятно, что возникновение таксона высшего ранга далеко не всегда связано с расширением его адаптивной зоны, т. е. с ароморфозом. Таксономический ранг группы не характеризует тип адаптациоморфоза, на основе которого она возникла, поскольку систематическое положение группы прежде всего определяется степенью ее обособленности от других групп, ее своеобразием. Так, тип *Rogonophora* и подтип *Tunicata* — результат эволюции по пути общей дегенерации. В то же время в основе многих таксонов высшего ранга лежат ароморфозы.

Рассмотрим подробнее, как происходит смена фаз адаптациоморфоза и что собой представляет каждая из них. С чем связано возникновение ароморфозов, например таких, как развитие трехкамерного сердца, малого круга кровообращения и легких при выходе позвоночных на сушу или приобретение гомойотермии птицами и млекопитающими? Легочное дыхание обеспечило кистеперым рыбам возможность использовать атмосферный кислород при недостатке его в воде. Гомойотермия дала возможность поддерживать активность при резких колебаниях температуры во внешней среде. Эти примеры показывают, что ароморфоз возникает как приспособление к нестабильным условиям среды, перекрывающее весь диапазон колебаний данного фактора. Так, гомойотермия позволила млекопитающим распространиться от полюса до полюса, тогда как среди пойкилотермных животных встречаются более холодостойкие и более теплолюбивые, но всегда с более узкой кормой реакции на изменения температуры. Изначально ароморфозы формируются как частные адаптации к конкретным условиям адаптивной зоны, в которых протекает эволюция исходной группы. Например, переход кистеперых рыб к легочному дыханию обеспечил их выживание в бедных кислородом пересыхающих водоемах.

Что же может произойти после того, как сформируются эти приспособления широкого значения, но приспособления к условиям своей адаптивной зоны? Достаточно широкие приспособления, перекрывающие весь спектр изменений внешнего фактора, позволяют группе перейти через неадаптивную зону в новую и таким образом расширить свою адаптивную зону. Поскольку ароморфные приспособления вырабатывались к условиям исходной адаптивной зоны, последняя не утрачивается группой, а расширяется.

Первые наземные четвероногие, осваивая сушу, не порвали связь с водной средой, сохранив приспособленность к ней и в то же время выработав новые, позволившие им выйти в наземно-

воздушную среду. Таким образом, адаптивная зона амфибий складывается из двух подзон: исходной зоны предков (водная среда) и вновь приобретенной (суша). Ароморфные приспособления, вырабатывавшиеся в водной среде, обеспечивают выживание в обеих подзонах. К таким приспособлениям можно отнести легочное дыхание, появление второго круга кровообращения и трехкамерного сердца. Адаптации лишь к новой адаптивной зоне, в данном случае, например, пятипалая конечность и кожное дыхание, следует считать алломорфозами. Следовательно, приспособления становятся ароморфными, если позволяют расширить адаптивную зону предков, и остаются частными при эволюции в своей адаптивной зоне (например, трехкамерное сердце и легочное дыхание двоякодышащих рыб).

Доказательством того, что ароморфоз формируется как частное приспособление, обеспечивающее биологический прогресс в своей адаптивной зоне, служит также и тот факт, что ароморфные преобразования организации далеко не сразу обуславливают расширение адаптивной зоны и победу в борьбе за существование в новых условиях. Например, млекопитающие возникли в триасе, а господствующее положение заняли лишь в кайнозое. В течение юрского и мелового периодов все свойственные млекопитающим приспособления — будущие ароморфозы — не помогали им вытеснить господствовавших в это время и очень высоко адаптированных рептилий. После того как ароморфная группа расширит свою адаптивную зону, начинаются освоение новой зоны и адаптивная радиация в ней, т. е. дробление зоны на мелкие подзоны. Это означает, что группа перешла к алломорфозу — выработке частных приспособлений.

Алломорфную эволюцию в новой адаптивной зоне, т. е. преобразования организации по мере изменений внешней среды, можно рассмотреть на примере акуловых рыб. Акулообразные сформировались в силурийском периоде, т. е. примерно 430—420 млн. лет назад, и их эволюция продолжается до сих пор. В процессе эволюции получали преимущество разные группы: в палеозое максимальную численность имели остеодонты, в мезозое господствовали ортодонты. Дивергенция обоих подотрядов происходила постоянно, постоянно повышался уровень организации: прогрессивно развивались органы обоняния и обонятельные доли мозга, шла редукция числа жаберных щелей (от 7 пар до 5 пар), совершенствовалось размножение, вплоть до появления у ряда современных форм живорождения. И в то же время, сформировавшись к середине девона в группу пелагических хищников, акулы так и остались до сих пор в этой адаптивной зоне. Акулы представляют собой самую примитивную группу рыб, не имеющих гидростатического органа, окостенений осевого скелета, совершенной выделительной системы (продукт азотного обмена у них не мочевина, а мочевая кислота). Выдержать конкуренцию со всеми позднейшими группами рыб и вторичными вселенцами в моря (ихтиозаврами, зубатыми китами) акулы смогли

благодаря наличию многих частных приспособлений, т. е. за счет алломорфозов (идеоадаптаций).

Происходящую при алломорфозе смену одной адаптивной зоны на другую, равноценную, можно проиллюстрировать примером эволюции скатов. Скаты произошли от акул приблизительно в середине мезозоя. Как и бывает при смене адаптивных зон, переходные группы в данном случае неизвестны. Скаты — такие же примитивные хрящевые рыбы, как и акулы, только приспособившиеся к придонному образу жизни. Острые зубы, свойственные акулам, у скатов слились в давящие пластинки, органом локомоции стали грудные плавники, разросшиеся вдоль всего тела, хвост превратился в руль и основной орган защиты (в отличие от хвоста других рыб, у которых он служит главным органом движения), рот и жаберные щели сместились на брюшную сторону тела, а глаза — на спинную. Разнообразие условий адаптивной зоны скатов (дно океанов) не меньше, чем у акул (пелагиаль океана); в результате наблюдается богатая адаптивная радиация скатов в новой зоне.

Адаптивную радиацию можно наблюдать на примере большинства птиц (воробьиные, гусеобразные, ржанкообразные), у высших раков, моллюсков, высших растений. Алломорфоз — наиболее распространенный путь эволюции, эволюции по мере и вместе с изменениями среды. Такую эволюцию И. И. Шмальгаузен (1969) называл эволюционной стабилизацией, предполагая, что в этой фазе адаптациоморфоза выравнивается интенсивность стабилизирующего и ведущего отбора. Необходимо подчеркнуть, что эволюционная стабилизация не тождественна стасигенезу Дж. Хаксли. Стасигенез — остановка эволюции (например, так называемые «живые ископаемые»), эволюционная стабилизация — смена адаптаций по мере изменения среды. Поэтому неверно считать, что алломорфоз ведет не к биологическому прогрессу, а лишь к стабилизации. Алломорфоз — и причина стабилизации эволюции как процесса, и путь достижения биологического прогресса. Таким образом, оказывается, что алломорфоз, в свою очередь, понятие сборное, объединяющее минимум два типа эволюции.

В отличие от ароморфоза, который неизбежно сменяется алломорфозом, сам алломорфоз может продолжаться бесконечно долго, не обязательно переходя в специализацию. Специализация начинается лишь в тех случаях, когда возможно дальнейшее дробление адаптивной зоны. Естественно, что дивергенция в рамках общей адаптивной зоны приводит к суждению адаптивных зон дочерних филумов по мере увеличения их количества. Сужение адаптивной зоны вызывает повышение стенобионтности организмов, выработку специальных приспособлений, т. е. снижение мультифункциональности их органов. Неправильно рассматривать специализацию как более высокую приспособленность: это приспособленность односторонняя, только к своей узкой адаптивной зоне.

И. И. Шмальгаузен считал специализацию гетерогенным явлением, выделяя четыре ее типа: теломорфоз, гиперморфоз, катоморфоз и гипоморфоз. В действительности типов специализации гораздо больше. Классификация И. И. Шмальгаузена, очевидно, не охватывает всех существующих форм специализации, но основу для анализа дает.

Наиболее распространенный тип специализации, видимо, теломорфоз. К теломорфозу относятся специализация по питанию, возникновение особых защитных приспособлений и другие случаи явного сужения адаптивной зоны. Примеры подобных узкоспециализированных групп — муравьеды, колибри, нектарницы, палочники, богомолы, корабельный червь, орхидеи и т. д. Теломорфная специализация позволяет группе выйти из конкуренции с параллельными филумами: группа оказывается приспособленной к очень узкой зоне, но зато приспособленной хорошо, т. е. биологически прогрессивной. В то же время, поскольку биологический прогресс — это увеличение численности, в узкой адаптивной зоне будет усиливаться внутrigрупповая конкуренция. В результате пойдет жесткий отбор тех уклонений, которые обеспечивают дальнейшее приспособление к этим узким условиям. Все отклонения от этого типа будут снижать относительную приспособленность и, следовательно, элиминироваться. В данном случае действует правило, сформулированное Ш. Депере (1915): группа, вставшая на путь специализации, эволюционирует только в сторону дальнейшей специализации. После того как группа специализировалась, т. е. освоила данную зону, начинает преобладать стабилизирующий отбор, и темпы эволюции этой группы снижаются.

В период специализации при интенсивном движущем отборе происходит обеспечивающая ее быстрая перестройка органов и их систем. В результате часть систем оказывается эволюционно продвинутыми, часть — отстающими, т. е. возникает гетеробатмия. При последующем замедлении темпов эволюции (преобладании стабилизирующего отбора) после специализации создается возможность усовершенствования системы координаций в соответствии со строением специализированных органов, что снижает эволюционную пластичность. Это ставит группу под угрозу вымирания. Ш. Депере считал, что специализация всегда ведет к вымиранию. Это неверно. Возможны три варианта судьбы теломорфных филумов.

При резких изменениях условий группа не успевает переспециализироваться и вымирает. Например, если представить себе, что южноамериканская сельва (влажный тропический лес) в результате иссушения климата сменится степью, ленивцы, обитающие в лесу и прекрасно там приспособленные, вымрут. Если же сельва продолжает существовать, т. е. среда практически не меняется, такая высокоспециализированная группа, как ленивцы, оказывается в своей зоне вне конкуренции и не может быть оттуда вытеснена. Следовательно, второй результат теломорфоза —

персисти́рование (переживание без изменения). Так и сохраняются «живые ископаемые» типа лингулы, гаттерии и т. п. Гаттерия сохранилась в Новой Зеландии благодаря тому, что там не было хищных млекопитающих, но едва не была уничтожена завезенными домашними кошками<sup>23</sup>. Третьим результатом теломорфоза может быть создание условий для нового ароморфоза (Гиляров, 1949; А. С. Северцов, 1972). По достижении специализации замедление темпов эволюции группы обеспечивает возможность координированных преобразований организации, в частности, появления и таких систем, которые окажутся адаптивными не только в данной адаптивной зоне.

Второй выделенный И. И. Шмальгаузенom тип специализации — гиперморфоз — переразвитие, гигантизм. Общеизвестны гигантские динозавры: 30—40-метровые травоядные диплодоки и бронтозавры, 10—15-метровые тиранозавры. Гигантизм распространен в очень многих группах животного и растительного царств. Хорошо известны огромные млекопитающие третичного периода, современные усатые киты, а также растения-гиганты — секвойи и баобабы. В карбоне жили *Palaeodyctyoptera* — похожие на стрекозы насекомые с 1,5-метровым размахом крыльев. В перми встречались 5—7-метровые амфибии. В настоящее время существуют глубоководные нематоды длиной до 8 м, на острове Сулавеси водятся почвенные олигохеты, достигающие 5-метровой длины.

Почему же гигантизм — это специализация? Среди гигантов встречались хищники, травоядные и всеядные формы, далеко не во всех случаях огромные размеры обеспечивали защиту. Дело в том, что гигантизм может возникнуть только при высокой обеспеченности кормом. На бедной или колеблющейся кормовой базе он невозможен. Следовательно, гигантизм — резкое сужение адаптивной зоны, т. е. стенобионтность по питанию, но не по спектру кормов, а по их количеству. Причины гигантизма различны. У растений это, возможно, конкуренция за свет при обеспеченности водного и минерального питания, для позвоночных — скорее всего сопряженная эволюция хищника и жертвы при обеспеченности последней кормом. Если размеры жертвы достаточно велики, так что находятся на грани недоступности для хищника, хищники переходят на питание молодыми животными. В таком случае идет отбор на увеличение темпов роста и тем самым на возрастание размеров тела жертвы. Но и у хищника также происходит отбор на увеличение размеров тела и ускорение роста.

И. И. Шмальгаузен относил к гиперморфозу не только гигантизм, но и переразвитие отдельных органов, например клыков у саблезубых тигров и у бабirusсы, бивней у мамонтов. Переразвитие клыков у саблезубых кошек или рогообразных выростов

<sup>23</sup> Следует отметить, что распространенное представление о редкости живых ископаемых во многом обусловлено неполнотой палеонтологической летописи. Так, в балтийском янтаре (возраст 40 млн. лет) обнаружено около 10 видов современных насекомых, в том числе малая комнатная муха *Fannia scalaris*.

у титанотериев (рис. 89) — переходный случай между гигантизмом и переразвитием отдельных органов.

Увеличение размеров жертвы может привести не только к росту хищников, но и к усиленному развитию средств нападения. Точно так же у жертвы могут совершенствоваться защитные приспособления, например воротники цератопсов, пластины стегозавров (рис. 90).

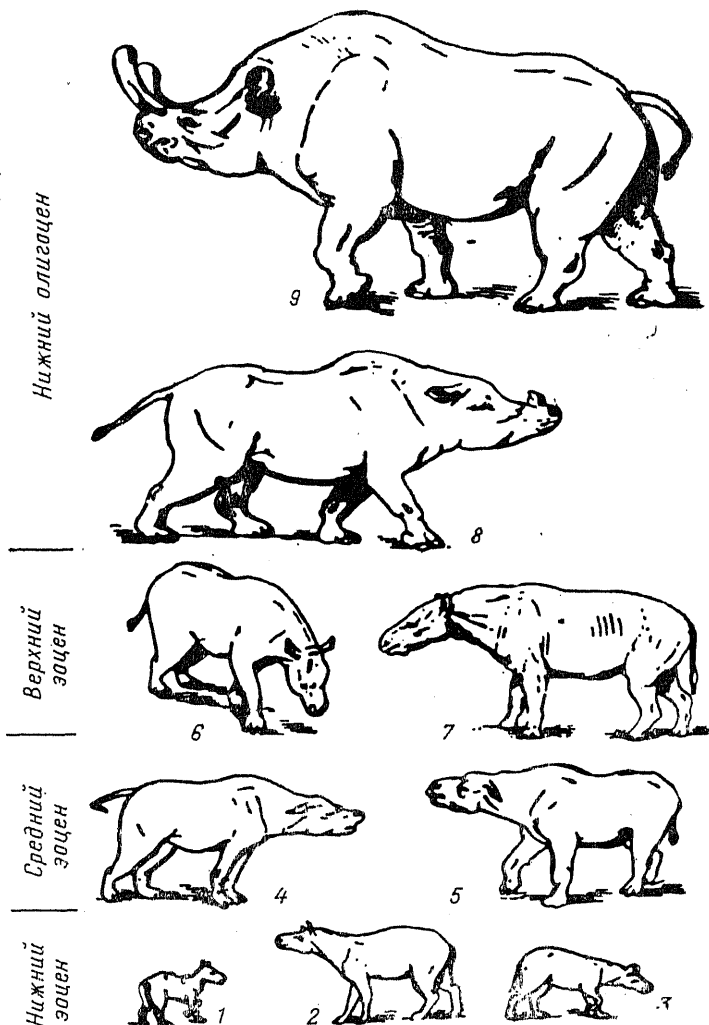


Рис. 89. Палеонтологический ряд титанотериев. Увеличение размеров сопровождалось увеличением рогообразных выростов на конце морды:

1 — *Lambdaotherium popoagiana*; 2 — *Eotitanops princeps*; 3 — *E. gregori*; 4 — *Mesotirhinus petersoni*; 5 — *Palaeosyops leidy*; 6 — *Manteoceras manteoceras*; 7 — *Dolichorhinus hyognathus*; 8 — *Brontotherium leidy*; 9 — *B. platyceras* (из Шмальгаузена, 1969)

Некоторые случаи переразвития, например бивни мамонта, рога ирландского торфяного оленя (рис. 91), не вписываются в схему эволюции пары хищник — жертва. Эти гиперморфозы при-  
сущи одному полу животных и, видимо, представляют собой ре-  
зультат полового отбора. Переразвитие вторичных половых при-  
знаков связано с другими случаями гиперморфоза общим свойст-  
вом — дискоординацией частей организма. Это позволило

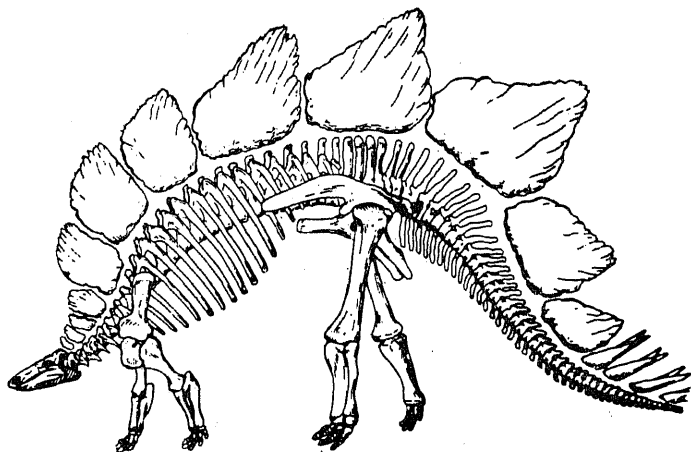


Рис. 90. Скелет стегозавра (из Шмальгаузена, 1969)

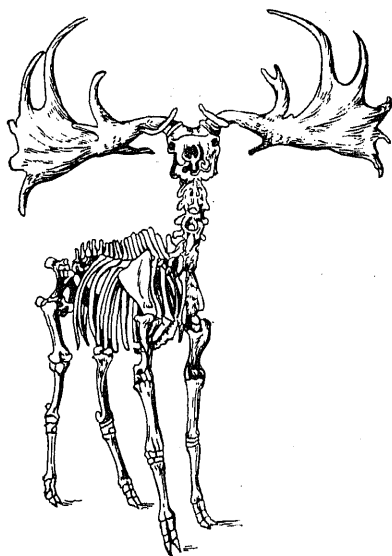


Рис. 91. Скелет торфяного оленя *Megaloceros*, размах рогов около 2,5 м (из Рауппа, Стенли, 1974)

И. И. Шмальгаузену (1969) счита-  
ть, что гиперморфозы приводят  
к снижению конкурентоспособно-  
сти и вымиранию группы. Одна-  
ко С. А. Северцов (1951) исклю-  
чал переразвитие вторичных по-  
ловых признаков из путей спе-  
циализации, поскольку этот ги-  
перморфоз не характеризуется  
снижением эврибионтности.

Третий тип специализации,  
выделенный И. И. Шмальгаузе-  
ном, — катаморфоз, или общая  
дегенерация, связан с утратой  
потомками ароморфозов, приоб-  
ретенных предками. Среда обита-  
ния седентарных и паразитиче-  
ских форм необычайно проста,  
очень небольшое количество фак-  
торов влияет на организм. Это  
наглядно видно на примере эн-  
допаразитов, у которых основные



функции обеспечения организма пищей и защиты от внешних воздействий берет на себя хозяин, паразитам остается главным образом репродуктивная функция<sup>24</sup>.

Примеры паразитизма ясно показывают, что катаморфоз — это именно биологический прогресс: несмотря на крайнее упрощение организации, паразиты процветают, хотя на них направлен весь арсенал современной медицины. Вместе с тем катаморфоз — это сужение адаптивной зоны: стоит исчезнуть одному из хозяев паразита, и он вымрет. Среди седентарных организмов часто встречаются древние по своему происхождению таксоны, дожившие до наших дней, — катаморфные ветви эволюции представляют собой перистожаберные, брахиоподы, погонофоры, — которые сохранились благодаря простым и стабильным соотношениям со средой.

Последний из разобранных И. И. Шмальгаузенем типов специализации — гипоморфоз — неотения, выпадение взрослой стадии. Что это специализация, понятно, поскольку неотенические формы теряют всю ту часть адаптивной зоны, которую занимал взрослый организм. Гипоморфоз — это экологическая специализация, но в то же время морфологическая деспециализация — выпадение новейших анаболий, утрата специализированных приспособлений. Такая деспециализация может создать почву для нового ароморфоза, как это и показал Г. де Бер в теории педоморфоза.

Смена фаз адаптациоморфоза вполне закономерна: если в основе возникновения данного таксона лежит ароморфоз, то освоение этим таксоном новой, более широкой (по сравнению с предками) адаптивной зоны знаменует переход к алломорфозу, алломорфоз же часто сменяется специализацией. Однако нетрудно заметить, что по мере смены фаз адаптациоморфоза возрастает неопределенность дальнейшей судьбы таксона. В эволюции данного таксона за ароморфозом всегда следует алломорфоз, который, однако, не обязательно сменяется фазой специализации: он может и продолжаться неограниченно долго. Специализация, как это показал И. И. Шмальгаузен, многообразна, но отнюдь не всегда сопряжена с вымиранием специализированного таксона. Специализированные группы в зависимости от конкретных условий либо переходят к персистированию и неограниченно долго существуют в этом состоянии, либо вступают в новый период ароморфоза (во всяком случае теломорфные и гипоморфные филумы).

А. Н. Северцов (1939) и И. И. Шмальгаузен (1939) считали, что новый ароморфоз возникает на основе алломорфной (идиоадаптивной) организации исходного таксона. Однако, по-видимому, лишь специализация может дать начало новому ароморфозу

<sup>24</sup> Упрощение связей со средой свойственно не только катаморфной, но и теломорфной специализации. При теломорфозе также происходит развитие одних систем и отставание других, хотя и менее ярко выраженное: сужение адаптивной зоны — это в значительной мере упрощение среды обитания.

при условии, что она происходит в адаптивной зоне, граничащей со свободной адаптивной зоной, не занятой другими таксонами, и существуют экологические причины, заставляющие специализирующуюся группу перейти границу этих зон (А. С. Северцов, 1978).

Таким образом, теория главных направлений эволюции содержит наиболее общую характеристику тех путей, которыми осуществляется адаптация организмов к внешним условиям. Путь, по которому идет данная систематическая группа, определяется в равной мере организацией составляющих ее особей и существующими в данный момент времени экологическими факторами, в первую очередь конкуренцией с другими группами, находящимися на том же уровне организации.

### О ЗАКОНОМЕРНОМ ХАРАКТЕРЕ ЭВОЛЮЦИИ

С момента опубликования дарвиновской теории (1859) и до настоящего времени одним из широко распространенных аспектов критики дарвинизма является указание на то, что эволюция — процесс закономерный, тогда как согласно Ч. Дарвину этот процесс основан на случайности. В новейшей литературе приводятся результаты экспериментов на ЭВМ, показывающие, что случайная комбинаторика генов и случайное их мутирование делают возникновение адаптаций почти невероятным событием, и уж во всяком случае эволюция на такой основе должна происходить гораздо медленнее, чем реальный эволюционный процесс, прослеживаемый по палеонтологическим данным.

С другой стороны, палеонтологические исследования подчеркивают строго закономерный характер филогенеза, протекание его как бы по заранее predetermined направлению, что также якобы необъяснимо с позиций теории естественного отбора неопределенных наследственных уклонений. Этот подход породил комплекс эволюционных теорий, смысловым ядром которых служат отрицание дивергенции и постулирование различных факторов, обуславливающих внутренне присущее организмам свойство эволюционировать (автогенез).

Поэтому в заключение раздела, посвященного закономерностям филогенеза, важно еще раз обсудить вопрос о причинах его направленности по определенным руслам (это явление называют канализацией филогенеза), тем более что эволюция — процесс не телеологический и объяснить канализацию филогенеза существованием программы развития и подразумеваемой такой программой конечной целью нельзя.

Мутационная изменчивость случайна в том смысле, что, даже подбирая специальные мутагены, невозможно предсказать возникновение каждой данной мутации, и ненаправленна в том смысле, что мутационные изменения не повышают относительную приспособленность мутантных особей к условиям их обитания. Не обсуждая философской стороны вопроса, т. е. соотношения

категорий случайности и закономерности (сама случайность мутаций — биологический закон, основанный на химических свойствах ДНК), следует подчеркнуть, что мутируют лишь те гены, которые уже имеются в генотипах особей данной популяции, и частота возвратных мутаций ниже частоты мутаций, меняющих норму (дикий тип). Поэтому наследственная изменчивость — изменчивость внутривидовая. Она обуславливает не эволюцию (возникновение адаптаций), а разнообразие особей в популяции.

Организация особей любого вида выражается спектром неопределенной изменчивости всех их органов. Эта изменчивость и представляет собой материал эволюции, который на микроэволюционном уровне рассмотрения эволюционного процесса определяет множественность возможностей адаптивных преобразований популяции в ответ на то или иное изменение среды. Изменение условий среды также обычно не подразумевает жесткой детерминированности эволюционной адаптации популяций. Повышение относительной приспособленности особей может достигаться качественно разными способами. Конкретное же направление адаптации — равнодействующая условий борьбы за существование и имеющихся в данный момент времени в генофонде данной популяции наследственных уклонений, повышающих относительную приспособленность особей.

Начавшись в каком-либо направлении, микроэволюционный процесс вполне закономерно продолжается в том же направлении до прекращения элиминации по данному признаку, т. е. до того момента, когда движущий отбор сменяется стабилизирующим. Закономерное преобразование популяции в однажды возникшем направлении обусловлено накапливающимся и творческим эффектами естественного отбора. Как отмечено выше (с. 102), отбор подхватывает все наследственные уклонения, повышающие адаптивность тех признаков фенотипа, по которым он происходит. Поэтому комбинирование генов в ряду поколений не случайно. Мало того, эти комбинации проявляются через изменение систем онтогенетических корреляций, что еще более повышает скорость адаптивного преобразования особей. Таким образом, закономерный характер эволюции на микроэволюционном уровне непосредственно вытекает из представления об адаптивности эволюционного процесса. Поскольку эволюция под действием отбора не может идти в сторону снижения приспособленности, она неизбежно идет по пути дальнейшего развития уже начавших формироваться адаптаций.

Еще более четко проявляется закономерный характер эволюции при изучении филогенеза. Иной объект исследования (особь вместо популяции) и другие масштабы времени (десяtkи и сотни миллионов лет) позволяют проанализировать ограничения числа направлений изменения организации, обуславливающие канализированность (но не телеологичность) филогенеза.

Необходимо подчеркнуть, что возможности адаптивного ответа организма на те или другие изменения среды лимитированы

законами физики и химии. Например, в каких бы группах животных ни возникали органы зрения, они всегда включают прозрачные — светопреломляющие и непрозрачные — пигментные клетки. Законы оптики требуют вполне определенной конструкции глаза, и варьирование структуры органов зрения возможно лишь в пределах, допускаемых этими законами. Именно поэтому столь наглядны конвергенции строения глаза у позвоночных и головоногих моллюсков. Точно так же законы гидродинамики диктуют обтекаемую форму тела, свойственную всем быстро плавающим позвоночным (см. рис. 82). Гемоглобин появлялся в эволюции животных неоднократно (например, у позвоночных и личинок *Chironomidae*). Поскольку гемоглобин возникает на основе цитохрома, этот пример иллюстрирует не только значение определенной структуры молекулы, оптимальной для транспорта кислорода, но, как и вышеприведенные примеры, роль организации предков — очень важного фактора, определяющего направление филогенеза потомков.

Именно подчеркивая значение организации предков как важнейшей причины канализации филогенеза, М. С. Гиляров (1976, 1977) возрождал представление об ортогенезе как прямом развитии, т. е. эволюции без дивергенции. Пользуясь этим термином, необходимо строго различать ортогенез признаков — явление, весьма распространенное, и ортогенез (филетическую эволюцию) таксонов, ни одного достоверного случая которого до сих пор не известно. Ортогенез признаков отнюдь не подразумевает ортогенеза таксонов. Это хорошо иллюстрируется сравнением ортогенеза конечностей лошадей (см. рис. 37) с дивергентной эволюцией этого таксона (рис. 92).

При анализе причин канализации филогенеза выделяются три основные группы факторов, определяющих направление эволюции таксона: 1) тип онтогенеза, 2) морфофункциональная организация особи, 3) условия внешней среды.

Как было показано выше, тип онтогенеза данного таксона формируется в процессе эволюции. Вырабатываемая при автономизации и рационализации индивидуального развития прочность онтогенетических корреляций в значительной степени обуславливает преемственность организации в ряду поколений и ограничивает число путей дальнейшей перестройки онтогенеза. Прочность онтогенетических корреляций лимитирует также и спектр и степень изменений фенотипических проявлений генотипической изменчивости. Сказанное не означает, однако, что уже сложившийся морфогенез препятствует собственной адаптивной перестройке. Напротив, ограничение числа направлений подобной перестройки делает ее более плавной и более быстрой: эволюция идет по комплексам малых мутаций, не нарушающих, а преобразующих морфогенез.

Важнейшие морфогенетические зависимости, корреляции общего значения, в значительной степени детерминируют пути филогенеза таксона. Такие корреляции могут эволюционировать

лишь по пути дальнейшего совершенствования обусловленных ими взаимозависимостей развивающихся зачатков, но не по пути перестройки этих взаимозависимостей, которая привела бы к дезинтеграции онтогенеза и тем самым либо к невозможности его продолжения, либо к снижению приспособленности особей, т. е. гибели. Так, хорошо известна связанная с изменениями количества желтка в яйцеклетке эволюция процессов гастрюляции в ряду наземных позвоночных: переход от инвагинации у амфибий к эпителии у рептилий и птиц и сегрегации у млекопитающих. Но результат гастрюляции — возникновение трех зародышевых

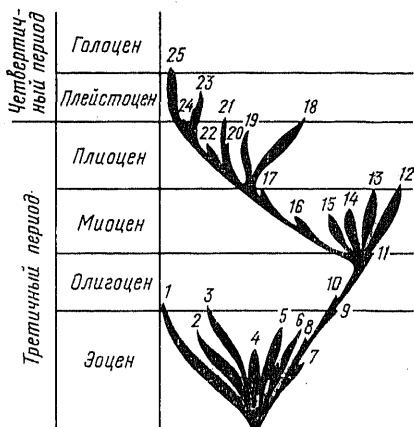


Рис. 92. Родословное дерево лошадей: 1 — *Palaeotherium*; 2 — *Anchilophus*; 3 — *Plagiolophus*; 4 — *Propalaeotherium*; 5 — *Lophiotherium*; 6 — *Pachynolophus*; 7 — *Eohippus*; 8 — *Orohippus*; 9 — *Eohippus*; 10 — *Mesohippus*; 11 — *Miohippus*; 12 — *Anchitherium*; 13 — *Hypohippus*; 14 — *Archaeohippus*; 15 — *Kalobatihippus*; 16 — *Parahippus*; 17 — *Merychippus*; 18 — *Hipparion*; 19 — *Protohippus*; 20 — *Neohipparion*; 21 — *Neohiprus*; 22 — *Pliohippus*; 23 — *Hippidium*; 24 — *Plesihippus*; 25 — *Equus* (из Шмальгаузена, 1969, по Борнсю)

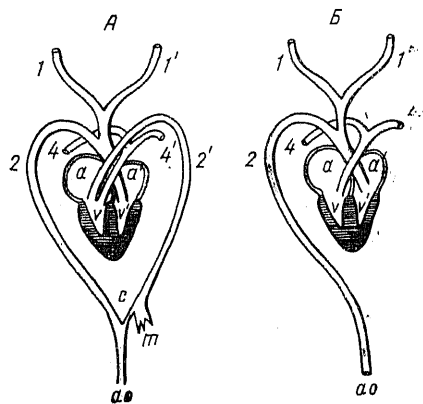


Рис. 93. Сердце и дуги аорты крокодила (А) и птицы (Б): а — правое, а' — левое предсердия; V и V' — правый и левый желудочки; 1 и 1' — сонные артерии; 2 и 2' — дуги аорты (ao); 4 и 4' — кювьеров проток; m — кишечная артерия

лишков и детерминация плана строения позвоночных (расположение центральной нервной системы дорсальнее пищеварительной) — остается неизменным. Нарушение взаимосвязи развивающихся зачатков привело бы не к изменению плана строения, а к невозможности продолжения онтогенеза. Таким образом, уже сформировавшийся тип онтогенеза в значительной степени определяет канализированность филогенеза.

Не меньшее значение в ограничении числа путей филогенеза

имеет морфофункциональная организация особи на каждой стадии ее онтогенеза. Степень мультифункциональности, определяющая возможные направления перестройки каждого органа и, координационные связи между органами, еще более ограничивающие число вероятных преобразований морфофункциональных систем, подчас очень жестко детерминируют путь филогенеза, обуславливая систему запретов, которые не допускают изменения этого пути. Например, у крокодилов, в отличие от всех других рептилий, сердце четырехкамерное — признак, несомненно, прогрессивный. У птиц и млекопитающих возникновение четырехкамерного сердца связано с гомойотермией, т. е. представляет собой ароморфоз. Однако и у тех и у других четырехкамерность сердца, т. е. появление межжелудочковой перегородки, координирована с редукцией одной из дуг аорты: вся артериальная кровь из соответствующего желудочка (у птиц — правого, у млекопитающих — левого) направляется в большой круг кровообращения. У крокодилов сохранились обе дуги аорты (рис. 93): по одной из них течет артериальная кровь, по другой — венозная. Если бы дуги аорты не соединялись, крокодилы не могли бы жить, так как часть их тела не снабжалась бы кислородом. Этого не происходит, поскольку у крокодилов не зарастает эмбриональный кювьеров проток, благодаря которому артериальная и венозная кровь перемешиваются, но настолько слабо, что органы полости тела снабжаются почти чистой венозной кровью, а скелетная мускулатура — смешанной, зато в сосуды, снабжающие кровью голову, поступает артериальная кровь. Иными словами, кровообращение у крокодилов оказалось даже худшим, чем у амфибий. Гомойотермия у крокодилов не развилась, и по всем признакам они остались рептилиями.

Число примеров подобных структурных ограничений, накладываемых связями частей организма, очень велико. В данном случае более интересен факт параллелизма в эволюции сердца крокодилов и высших амниот. Межжелудочковая перегородка развивалась потому, что обеспечивала улучшение снабжения мозга артериальной кровью (интенсификация функций центральной нервной системы) — обе сонные артерии отходят от левой дуги аорты (рис. 94). Из этого примера видно, что параллелизмы в эволюции органов (ортогенез в понимании М. С. Гилярова), а тем самым канализация филогенеза обусловлены в значительной мере оптимизацией адаптации организмов к условиям их обитания. Необходимость улучшения снабжения кислородом центральной нервной системы привела к формированию четырехкамерности сердца, так как возникновение межжелудочковой перегородки — единственно возможный для позвоночных животных способ разделения артериальной и венозной крови.

Следовательно, в каждый данный момент времени морфофункциональная организация особи определяет пути ее дальнейшей адаптивной перестройки, канализирует филогенез. Кроме

того, за длительные периоды времени сама структура постепенно дошлифовывается (оптимизируется) применительно к условиям данной адаптивной зоны и в пределах, допускаемых данной организацией.

Наконец, сама среда (адаптивная зона), в которой протекает эволюция данного таксона, как показано выше, имеет обычно довольно жесткие границы, определяемые соотношением организации его особей и особей, входящих в состав таксонов, которые эволюционируют в соседних адаптивных зонах (А. С. Северцов, 1978). Наличие границ адаптивной зоны обуславливает направленность филогенеза по пути дальнейшего приспособления к той среде, в которой данный таксон уже обитает. Ограниченность адаптивной зоны эволюции наиболее ярко выступает именно при параллелизме. Поэтому чаще всего параллелизмы и используются антидарвинистами для подтверждения теорий ортогенетической или автогенетической эволюции. На самом деле параллелизм, как уже подчеркивалось, объясняется дарвиновским принципом борьбы за существование и унаследованным от общих предков сходством организации особей таксонов, эволюционирующих в соседних адаптивных зонах.

Таким образом, число возможных для данного таксона направлений филогенеза действительно ограничено. Однако эти ограничения, подчас носящие характер детерминации, отнюдь не подразумевают программированности, или телеологичности, филогенеза. Конкретное направление филогенетических изменений определяется в каждом поколении сочетанием условий внешней среды, морфофункциональной организацией и типом онтогенеза особи, а судим мы об этом направлении только *a posteriori*.

Во всем предшествующем изложении имелось в виду, как само собой разумеющееся, что эволюция носит поступательный характер, т. е. изменение организации особи не может происходить в обратном направлении. Иными словами, конечность лошади не может снова стать пятипалой. Это представление было сформулировано еще Ч. Дарвином, писавшим в «Происхождении видов...»: «Нетрудно понять, почему вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться снова, если бы даже снова появились совершенно тождественные условия жизни — органические и неорганические. Если бы потомок какого-либо вида и мог (что, без сомнения, случалось весьма нередко) приспособиться таким образом, чтобы занять в экономии природы место, занимаемое другим видом, и, таким образом, заместить его, все же обе формы — старая и новая — не были бы вполне тождественны потому, что обе они почти несомненно унаследовали бы от своих различных прародителей различные признаки, а организмы уже различные, будут и изменяться различным образом». Поэтому «группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь».

Необратимость эволюции возвел в ранг эволюционного закона бельгийский палеонтолог Л. Долло, которому принадлежит, пожалуй, наиболее точная формулировка этого закона: «Организм ни-

когда не возвращается точно к прежнему состоянию, даже в том случае, если он оказывается в условиях существования, тождественных тем, через которые он прошел. Но вследствие неразрушимости прошлого он всегда сохраняет какой-нибудь след промежуточных этапов, которые были им пройдены». Закон необратимости эволюции представляет собой одно из важнейших обобщений эволюционной теории.

Следует обратить внимание на то, что и у Ч. Дарвина, и у Л. Долло речь идет о необратимости эволюции целостных организмов и таксонов, т. е. сложных систем. Дело в том, что, как показали многочисленные работы, и в первую очередь исследования П. П. Сушкина (1923) по палеонтологии позвоночных, отдельные признаки могут возвращаться к состоянию, свойственному предкам. Чаще всего подвергаются обращению количественные признаки; так, организмы, размеры которых увеличивались в ходе филогенеза, могут затем снова мельчать. У оленей под действием полового отбора увеличиваются размеры рогов. В онтогенезе они растут постепенно (в среднем один новый отросток за год), и старые самцы обладают наиболее красивыми ветвистыми рогами. Однако спортивная охота, точнее, погоня за трофеями, когда выборочно отстреливали животных с наиболее развитыми рогами, привела к тому, что в ряде стран Европы, прежде всего Средней Европе, у оленей начался отбор на уменьшение рогов. Число отростков на рогах старых животных уменьшилось. Подвергаться обращению могут и отдельные качественные признаки. Так, человеком в связи с переходом к прямохождению было утрачено возникшее у приматов как приспособление к древесному образу жизни противопоставление первого пальца нижних конечностей.

Вместе с тем утраченные в ходе эволюции органы никогда не восстанавливаются и перестройка сложных органов, как и целостного организма, никогда не вызывает возврата системы к свойственному предкам состоянию. Так, например, завезенные испанцами в Мексику и на острова Карибского моря лошади там одичали, но мустанги не вернулись по своим признакам к дикой лошади. Иными словами, закон необратимости эволюции оправдывается и на уровне видов, а не только на макрорезволюционном уровне. Поскольку известны возвратные мутации и удачные случаи восстановления вымирающих видов методами селекции (европейский зубр в СССР, дикий томат в США), необходимо рассмотреть причины необратимости эволюции.

Анализируя этот вопрос, М. А. Шишкин (1973) подчеркнул, что причина необратимости эволюции — системность организации жизни. Действительно, мутация, возвращающая структуру гена к исходному состоянию, проявится в фенотипе на фоне иной, чем у предков, генной среды. Поскольку в эволюции под действием стабилизирующего отбора постоянно происходит перестройка индивидуального развития, генетическая основа которого также непрерывно меняется в процессе мутирования и комбинирования,



возвратные мутации не могут вернуть организм в исходное состояние: они будут лишь перестраивать морфогенез.

Для возвращения организма в исходное состояние необходимо соответствующее направление отбора, что и доказывается успешным восстановлением европейского зубра методами селекции. Однако в природе возникновение такого направления отбора крайне маловероятно, популяция просто не может попасть в условия, тождественные тем, в которых находилась популяция ее отдельных предков. Иными словами, эволюционируют все виды данной экологической системы, и ниша, занимаемая данной популяцией, меняется по мере ее эволюции.

Таким образом потенции изменений генетически обусловленных морфофункциональных систем, эволюционно сложившийся тип онтогенеза и среда, в которой протекает эволюционный процесс, делают невероятным обращение эволюции целостного организма, хотя возврат отдельных признаков к свойственному предкам состоянию в ряде случаев происходит.

## *Глава 10*

### **ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМ И ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ**

Разработка проблемы эволюции экосистем находится в зачаточном состоянии. Однако поскольку эта проблема представляет собой раздел, равновеликий по своему значению и микроэволюции, и макроэволюции, целесообразно изложить имеющиеся немногочисленные данные.

Прежде всего необходимо отметить, что эволюция биосферы, по всей вероятности, происходила не плавно, а претерпевала ряд экологических кризисов или катастроф. На один из таких кризисов указывали М. В. Гусев и Г. Б. Гохлернер (1980), согласно которым возникновение фотосинтезирующих организмов и накопление в атмосфере и гидросфере Земли свободного кислорода привело к глубокой перестройке всей «докислородной» биоты нашей планеты. Возможно, к таким же кризисным последствиям приводило возникновение эукариот, а затем многоклеточных организмов. Меньшую по масштабам экологической перестройки, но не по своим эволюционным последствиям экологическую катастрофу реконструировал В. В. Жерихин (1978). Этот кризис произошел в середине мелового периода и был вызван вытеснением мезофита, сформировавшейся в течение мезозойской эры флоры голосемянных растений, кайнофитом — покрытосемянными.

Представление о катастрофах в истории биосферы восходит к Ж. Кювье. Но до последнего времени их либо отрицали, либо причины подобных катастроф видели в действии внешних по отношению к биоте факторов (таких как глобальные изменения климата, процессы горообразования, периоды вулканической ак-

тивности) или даже космических катаклизмов, например вспышки вблизи Солнечной системы сверхновой звезды. Подобные «космические» объяснения палеонтологами воспринимаются юмористически. Относительно глобальных изменений климата В. В. Жерихин (1978) справедливо отметил, что они происходили чаще, чем экологические кризисы. По-видимому, последние обязаны своим возникновением не столько внешним воздействиям на биосферу, сколько эволюции составляющих ее видов.

Относительно среднемелового экологического кризиса В. В. Жерихину удалось показать, что он был обусловлен именно вытеснением сообществами покрытосемянных сообществ голосемянных растений. Поселяясь на какой-либо территории, покрытосемянные прерывали ход нормальной сукцессии мезофитных сообществ, ранее существовавших на этой территории, на которой они уже не возобновлялись. То, что смена мезофита кайнофитом представляет собой именно кризис, лучше всего иллюстрируется судьбой насекомых. В середине мела вымерло примерно 50% семейств мезозойской фауны насекомых, и разнообразие их за счет бурной эволюции восстановилось только в палеогене. Интересно, что позвоночные пострадали меньше. Вымирание динозавров растянулось до конца мелового периода, т. е. еще приблизительно на 25 млн. лет, тогда как перестройка фауны насекомых заняла около 10—15 млн. лет. Это связано, по-видимому, с тем, что экосистемы довольно слабо интегрированы и их компоненты взаимозаменяемы. Иными словами, для возникновения нового или перестройка уже существующего сообщества компоненты его рекрутируются из числа уже существующих в биосфере видов. Это отмечали многие авторы и наиболее полно показал Ю. И. Чернов (1984). С другой стороны, основная структура сухопутных сообществ — деление их на продуцентов, редуцентов и деструкторов — сформировалась, по-видимому, очень давно, очевидно, в процессе освоения суши зелеными растениями и беспозвоночными животными (Гиляров, 1973).

Большинство авторов сходятся на том, что виды — пионеры освоения новых территорий, т. е. виды, способные создавать новые сообщества, по своему происхождению связаны с интерзональными (Чернов, 1984) или азональными (Длусский, 1981) экосистемами. Так, в процессе образования тундры, одной из самых молодых зон земного шара, решающая роль принадлежала растениям и животным, сформировавшимся в условиях ассоциаций, близких к тундровым, в зоне тайги или холодных степей. Например, хищные клопы *Chiloxanthus pilosus* и *Chiloxanthus stellatus* — типичные обитатели побережий, т. е. илистых и песчаных отмелей, причем *Ch. stellatus* распространен не только в тундре и лесотундре, но и в степной зоне Сибири. В тундре оба вида занимают не только те же местообитания, но встречаются и на водоразделах, на участках, лишенных растительности, например на торфяных буграх. Сама возможность существования в условиях Арктики этих насекомых обусловлена тем, что они способны

переносить зимовку на любой стадии своего жизненного цикла (Чернов, 1984).

М. С. Гиляров (1951) показал, что ассоциации сорняков (черная полынь, лебеда, осот, пырей и т. п.) и насекомых (например, проволочники) сформировались на выбросах нор степных грызунов — сурков и сусликов. Приспособление к жизни на перемещаемых грунтах позволило этим видам по мере сельскохозяйственного освоения территории человеком занять огромные пространства пахотных земель. Виды муравьев, осваивающих пустыни, первоначально были связаны с такими аazonальными местообитаниями, как песчаные дюны, осыпи и т. п. (Длусский, 1981). В. В. Жерихин (1978) убедительно показал, что вытеснившие флору голосемянных ассоциации покрытосемянных растений сформировались именно как аazonальные ассоциации. Это и позволило им поселяться на любой территории, где нормальная мезофитная растительность по каким-либо причинам была нарушена, например в результате пожаров, оползней и т. п.

Можно думать, что именно условия аazonальных ассоциаций приводят к выработке преадаптаций, позволяющих каждому данному виду внедряться в новую среду обитания, а сообществам захватывать новые территории. Чем шире радиация таксона в осваиваемой им адаптивной зоне, тем вероятнее освоение его потомками новых адаптивных зон. Действительно, широта адаптивной радиации повышает вероятность вытеснения конкурирующими между собой группами некоторых ее ветвей в аберрантные среды и формирования в них аazonальных сообществ. Специализация в подобных нетипичных для таксона в целом условиях способствует выработке преадаптаций, позволяющих затем занять новую адаптивную зону или расширить старую.

Таким образом, формирование новых экосистем связано с проникновением в новые среды обитания видов или комплексов видов, преадаптированных к новым условиям в процессе предшествующей эволюции в соответствующих аazonальных условиях. Этот процесс освоения новых сред и формирования новых экосистем может быть достаточно длительным. Ю. И. Чернов для зоны тундры и Г. М. Длусский для пустынь показали одновременность освоения этих зон видами, входящими в типичные для них сообщества.

Дальнейшая судьба видов, образующих сообщества на новой территории, исследована Г. М. Длусским (1981) на примере коадаптивных комплексов муравьев пустынь земного шара. Между видами, формирующими сообщество, особенно, если они находятся на одном трофическом уровне, возникает конкуренция, интенсивность которой зависит от степени ограниченности наиболее дефицитного ресурса среды (пищи, убежищ и т. п.). При этом более конкурентоспособный вид вытесняет тот вид, с которым он конкурирует. Конкурентоспособность усиливают: лучшее приспособление к использованию дефицитных ресурсов среды, дальнейшая адаптация вида к условиям его обитания, повышающая общую

устойчивость его в данных условиях существования, или специализация, способствующая снижению остроты конкуренции за ресурс. Два последних направления эволюции позволяют видам сосуществовать на данной территории, продолжая приспосабливаться к ее особенностям и друг к другу. Так возникает адаптивный комплекс видов, в котором направление эволюции каждого определяется взаимодействием со всеми остальными.

В наиболее наглядном виде типичная структура «пустынных коадаптивных комплексов муравьев представлена на пухлых солончаках. Так, в сазовом солончаке в предгорьях Кульджуктау при довольно высокой общей численности и биомассе (659 г/га) обитают всего пять видов муравьев, резко различающихся по спектрам питания: два отличающихся размерами карпонекрофага — *Cardiocondyla uljanini* (карпонекрофаг — вид, питающийся семенами. — А. С.) ( $\bar{p}=0,07$  мг) и *Monomorium kusnezovi* ( $\bar{p}=0,24$  мг), мелкий некрофаг *Tapinoma karavaievi* ( $\bar{p}=0,44$  мг), крупный дневной зоонекрофаг *Cataglyphis acnescens* ( $\bar{p}=1,80$  мг) и ночной зоофаг *Campanotus furcestanicus* ( $\bar{p}=6,36$  мг). Резкое доминирование зоонекрофагов объясняется тем, что на солончаках Кызылкумов обитает большое количество насекомых, связанных с тамариском, семена которого муравьями не поедаются, и продукция пригодной для муравьев животной пищи больше, чем растительной» (Длусский, 1981, с. 24—25).

Нетрудно заметить, что при таком распределении по питанию каждый вид может приспосабливаться дальше к особенностям уже используемых им кормовых ресурсов. Иными словами, коадаптация видов, снижающая конкуренцию между ними, канализирует эволюцию каждого вида, входящего в сообщество.

Двум фазам эволюции сообществ — их формированию и дальнейшей коадаптации — свойственны разные темпы эволюции. Так, в период формирования новых сообществ темпы эволюции, не сдерживаемой конкуренцией с другими компонентами коадаптивного комплекса, резко возрастают, происходит некогерентная эволюция (Красилов, 1969; Жерихин, 1978), характеризующаяся интенсивным движущим отбором. Когда новое сообщество сформировалось и его компоненты лишь коадаптируются друг к другу, темпы эволюции замедляются, она становится когерентной. Так, согласно В. В. Жерихину, в исследованных фаунах насекомых конца мелового периода обнаружено лишь 4 новых семейства насекомых, в палеоцене таких семейств — 6, в эоцене — 47, в олигоцене — 81. К началу миоцена число вновь возникающих семейств сокращается до 37, в миоцене оно падает до 14 и в плиоцене — до 8. Иными словами, в миоцене произошел переход от некогерентной эволюции, вызванной меловым экологическим кризисом, к когерентной эволюции в сформировавшихся к этому времени экосистемах покрытосемянных.

Представления о когерентной и некогерентной эволюции, возможно, применимы и к эволюции отдельных таксонов в новой для них адаптивной зоне. Быстрая адаптивная радиация в этих

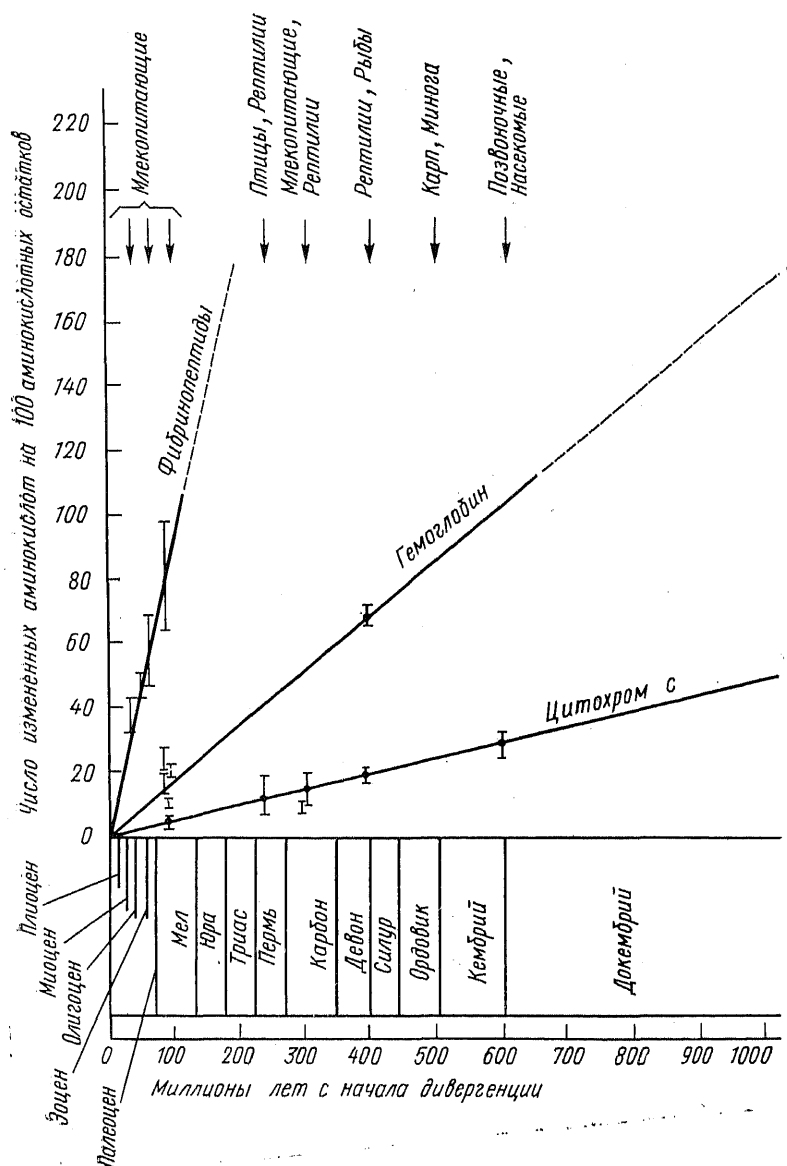


Рис. 94. Скорости молекулярной эволюции различных белков (из Айалы, 1984, по Diskerson, 1971)

условиях свидетельствует о ненасыщенности среды и тем самым о некогерентности эволюции таксона. Переход к параллелизму, т. е. канализированной эволюции, видимо, соответствует переходу к когерентной ее фазе.

В целом проблема темпов эволюции неизменно привлекает внимание палеонтологов, так как изменения организации в филогенетических рядах (рис. 48) и изменение числа дочерних таксонов в последовательно сменяющих друг друга фаунах и флорах (см. рис. 87) представляют собой наиболее употребительные характеристики темпов эволюции. Оба показателя тесно связаны между собой: число дочерних таксонов может быть сведено к числу этапов преобразования организации. Выбор того или иного показателя темпов эволюции определяется главным образом удобством обработки имеющегося материала и задачами исследования.

Следует учитывать, что на темпы эволюции влияют очень многие факторы: насыщенность или ненасыщенность экосистем, т. е. наличие свободных ниш, величина популяций данного вида, количество изменчивости и интенсивность отбора по данному признаку, уровень организации особей данного вида, тип онтогенеза, наличие или отсутствие организационных запретов, не позволяющих организму меняться в том или ином направлении, и, видимо, множество других факторов.

Поэтому темпы эволюции при рассмотрении их и на микро-, и на макроэволюционном уровнях варьируются в очень широких пределах: от нуля у персистентных форм до видообразования за одно поколение при возникновении новой видовой формы путем ауто- или аллоплоидии. Так, известен случай, когда в Канаде в одном-единственном саду возникла за 60 лет новая раса яблоневой плодовой мушки, паразитирующая на груше. С другой стороны, как отмечено выше, из балтийского янтаря (эоцен, 40 млн. лет назад) известно более 10 видов насекомых, не отличающихся от современных. Иными словами, темпы эволюции — это функция, зависящая от большого числа переменных. Любая из этих переменных может иметь ведущее значение на данном этапе филогенеза и уступить свое ведущее значение на следующем этапе другой переменной. Поэтому наиболее общая характеристика темпов эволюции — их неравномерность и непостоянство. Неравномерно относительно друг друга эволюционируют разные уровни организации и разные системы внутри одного и того же уровня, даже если эволюция каждой из них равномерна (рис. 94). С разной скоростью эволюционируют разные популяции одного вида и разные виды данного таксона (см. рис. 87). Видимо, поэтому до сих пор нет ни одной общепринятой теории темпов эволюции. Можно констатировать, что данная структура или данный таксон эволюционировали с той или иной скоростью, но считать темпы эволюции такой же характеристикой таксона или определенного уровня организации, как его морфология или экология, не представляется возможным.

## МЕТОДОЛОГИЯ ДАРВИНИЗМА

## Глава II

ДАРВИНИЗМ — МАТЕРИАЛИСТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ  
ЭВОЛЮЦИИ

## ДАРВИНИЗМ И АНТИДАРВИНИЗМ

Дарвинизм, материалистическая теория эволюции, не только исследует механизм и закономерности эволюционного процесса, но и вскрывает причины двух важнейших явлений: 1) приспособленности биологических систем к условиям их существования и 2) разнообразия видов, населявших и населяющих биосферу Земли. Эти два явления требовали объяснения на всем протяжении истории науки. Долгое время господствовали религиозно-философские взгляды, согласно которым все разнообразие биологических видов было создано нематериальной высшей силой — «творцом», причем каждый из них «творцом» же приспособлен к тем условиям среды, в которых он обитает. Органическую целесообразность (приспособленность организмов) считали абсолютной и рассматривали как важный аргумент, подтверждающий справедливость религиозной догмы. Креационизм, постулируя акт творения, утверждал тем самым неизменность видов, т. е. отрицал эволюцию.

По мере развития биологии накапливались две группы фактов, подрывавших убедительность креационистской доктрины: палеонтологические находки, показавшие, что население Земли не всегда было таким, как сейчас; данные по изменчивости и наличию переходных форм между ныне существующими видами, свидетельствовавшие об их изменении. Изменение человеком домашних животных и культурных растений (искусственный отбор) не служило аргументом против креационизма вплоть до выхода в свет «Происхождения видов...». Напротив, сходство домашних животных Древнего Египта и современных, ставшее известным европейским биологам благодаря египетскому походу Наполеона, послужило веским доводом против теории Ж. Б. Ламарка.

Попытка объяснить данные палеонтологии с позиций креационизма была предпринята Ж. Кювье, который предположил наличие в истории Земли последовательных катастроф (например, всемирный потоп) и серий последующих за ними повторных актов творения. Эта теория, однако, не могла объяснить существования переходных форм как между вымершими, так и между современными видами. Только теория Ч. Дарвина, вскрывшая механизм эволюции, обусловила сравнительно легкую победу эволюционизма над креационизмом. Но именно эта победа, т. е. признание

эволюции большинством ученых (как биологов, так и небиологов), привела к появлению различных антидарвинистских теорий эволюции: сам процесс исторического развития стал общепризнанным, а объяснения ему давали разные.

Прежде всего возродился ламаркизм, чему существенно способствовали всеобщая вера в наследование благоприобретенных признаков, которой не избежал и Ч. Дарвин, и простота ламарковского объяснения эволюции. Следует напомнить, что такие сподвижники Дарвина, как Э. Геккель и Г. Спенсер, придерживались ламаркистских представлений о механизме эволюции. На базе теории Ламарка возникли два основных направления неоламаркизма: механоламаркизм, основателем которого считается Г. Спенсер, и ортоламаркизм, берущий свое начало от автогенетических воззрений Е. Копэ.

В основе механоламаркизма, или эктогенеза, лежит ламарковский принцип наследования благоприобретенных свойств: изменения среды есть непосредственная «механическая» причина изменений организмов. В философском аспекте механоламаркизм опирается на представление об абсолютности органической целесообразности: способность к адекватным наследственным изменениям рассматривается как имманентное свойство жизни. Отбору в подобных воззрениях отводится обычно роль фактора, отсекающего неблагоприятные отклонения. Базой механоламаркизма всегда служила трудность опровержения наследования благоприобретенных свойств. В естественных науках доказать отсутствие какого-либо явления трудно, тем более что случаи генокопирования всегда можно использовать как аргументы в пользу существования соматической индукции. Гносеологически рассуждения неоламаркистов сводятся к отрицанию творческой роли естественного отбора: отбор может даже способствовать развитию признака, уже адаптивного, но не способен обусловить его возникновение. Для появления признаков необходимо действие факторов, постулированных Ламарком. Несостоятельность этого утверждения вытекает из анализа творческой роли естественного отбора (см. гл. 3, с. 128).

Наиболее поздним этапом развития механоламаркизма в отечественной биологии стала теория, созданная Т. Д. Лысенко, которая получила среди ее последователей название «творческого дарвинизма». От дарвинизма эта теория взяла признание всеобщности роли естественного отбора в эволюции, от ламаркизма — концепцию наследования благоприобретенных свойств, от мутационизма — представление о сальтационном видообразовании. Новым был взгляд на роль индивидуального развития: воздействие внешней среды на определенные этапы онтогенеза влечет за собой изменение всего последующего индивидуального развития, включая и взрослый организм, а потому и наследственных свойств этого организма.

Приведем выдержки из доклада Т. Д. Лысенко на сессии ВАСХНИЛ СССР в 1948 г., характеризующие его представления



о наследственности и роли отбора как процесса выживания организмов, адекватно реагирующих на внешние воздействия.

«В развитии растительных организмов наблюдаются два рода качественных изменений.

1. Изменения, связанные с процессом осуществления индивидуального цикла развития, когда природные потребности, т. е. наследственность, нормально удовлетворяются соответствующими условиями внешней среды. В результате получается тело такой же породы, наследственности, как и предшествующие поколения.

2. Изменения природы, т. е. изменения наследственности. Эти изменения также являются результатом индивидуального развития, но уклоненного от нормального, обычного хода. Изменения наследственности обычно являются результатом развития организма в условиях внешней среды, в той или иной мере не соответствующих природным потребностям данной органической формы. Изменения условий среды, через изменение условий функционирования, вынуждают изменяться сам тип развития растительных организмов. Видоизмененный тип развития является, таким образом, первопричиной наследственности. Все те организмы, которые не могут измениться соответственно условиям жизни, не выживают, не оставляют потомство»<sup>25</sup>.

«Наследственность есть эффект концентрирования воздействий условий внешней среды, ассимилированных организмами в ряде предшествующих поколений»<sup>26</sup>.

Сторонники Т. Д. Лысенко, развивая его взгляды, трактовали дарвиновскую относительность органической целесообразности лишь как целесообразность по отношению к определенным условиям среды (с. 135). Поэтому признавалась только межвидовая борьба за существование, а внутривидовая борьба полностью отрицалась. Считалось, что все внутривидовые отношения направлены только на пользу виду. Например, гибель части семян ели (см. рис. 27) обусловлена не индивидуальной конкуренцией, а самоизреживанием, направленным на обеспечение существования вида за счет лучших растений. Это привело к пропаганде агротехнического приема гнездовой посадки дуба, картофеля, кукурузы и других культур, когда в одну лунку закладывается по нескольку семян или клубней, причем ослабленность выживших растений в расчет не принималась. Для получения новых хозяйственно ценных сортов растений или пород животных рекомендовали воздействие на них соответствующими факторами среды на определенных стадиях онтогенеза. Это вызывает расшатывание консервативной наследственности и выявляет особей, способных к адекватным по отношению к выбранному воздействию реакциям. Среди таких особей и действует отбор, создавая новые жизненные формы.

---

<sup>25</sup> Лысенко Т. Д. О положении в биологической науке. Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ. М., 1948, с. 29.

<sup>26</sup> Там же, с. 33.

В подтверждение приводили многочисленные опыты по переделке яровых культур в озимые и обратно при помощи охлаждения прорастающих семян (яровизации). Считалось, что расшатыванию наследственности способствуют вегетативная гибридизация или отдаленная гибридизация (межвидовые и межродовые скрещивания). Были попытки применять методы вегетативной гибридизации и к животным: например, утверждалось, что замена белка в яйце кур одной породы белком, взятым из яиц другой породы, представляет собой вегетативную гибридизацию, создающую новую породу с измененной наследственностью.

Представления о расшатывании наследственности и адекватном реагировании организмов на изменения условий онтогенеза привели к концепции порождения одних видов другими. Так, Т. Д. Лысенко считал, что кукушки «самозарождаются» в гнездах разных видов мелких воробьиных птиц в том случае, если один из птенцов получает больше корма, и ссылался на «факты» «порождения» ели сосной в Латвии и лещины грабом на Кавказе. В действительности же в обоих последних случаях имела место спонтанная прививка трущихся друг о друга деревьев: у андижанской «граболещины» сук орешника попал в развилку сучьев граба.

Таким образом, представления Т. Д. Лысенко и его сторонников о фактах эволюции были весьма эклектичными. При этом вся классическая генетика (хромосомная теория наследственности, существование дискретных генов, законы Г. Менделя, теория мутаций и т. д.) считалась лженаукой. Вместе с тем взгляды дарвинизма на макроэволюцию мичуринской биологией практически не затрагивались. Некоторой критике были подвергнуты только воззрения А. Н. Северцова (1939). Более новые, появившиеся к 1948 г. обобщения (Шмальгаузен, 1939, 1946; Дж. Хаксли, 1942; Симпсон, 1944; и др.) игнорировались, так как перечисленные исследователи связывали свои разработки в области макроэволюции с данными генетики.

Все достоверные опыты, подтверждавшие вышеизложенные положения Т. Д. Лысенко, могут быть интерпретированы с позиций классической генетики и дарвинизма. Резкие изменения качественного состава популяций, такие как переделка яровых культур в озимые и обратно, объясняются жестким отбором полигенных признаков с широкой нормой реакции. В ряде случаев успешное расшатывание «консерватизма наследственности» обеспечивалось изменением пенетрантности и экспрессивности генов в ненормальных условиях онтогенеза, что способствовало отбору уклоняющихся вариантов, но не имело отношения к соматической индукции. В заключение следует подчеркнуть, что развитие генетики и особенно молекулярной биологии показало полную несостоятельность теоретических представлений Т. Д. Лысенко и его последователей.

Отправной точкой второго направления неоламаркизма — автогенеза (ортоламаркизма) — служит ламарковский принцип

градации, точнее, представление о внутреннем стремлении организмов к совершенствованию. В основе теории автогенеза лежит понимание эволюции как процесса саморазвития отдельных организмов. Эволюция в понимании дарвинизма тоже процесс саморазвития, т. е. развития, идущего на основе внутренних для данной системы противоречий, но в качестве элементарной единицы этого процесса рассматривается популяция в среде (авторегулярный цикл по И. И. Шмальгаузену), а не отдельная особь.

Ранние автогенетические теории, такие как психолamarкизм Е. Копы, имеют чисто исторический интерес. Коп предполагал, что движущей силой эволюции для низших форм жизни являются «усилия под влиянием нужды», вызывающие то или иное изменение роста; для более высокоорганизованных форм — «выбор» путей эволюции «под влиянием обстоятельств», а для разумных существ — «сознательный выбор». Стремление организмов к совершенствованию, по Копу (так же как градация по Ламарку), подразумевает ортогенез, т. е. эволюцию без дивергенции. Фактической базой теории служили широкое распространение параллелизмов и отсутствие переходных форм между таксонами высокого ранга. Интерпретация обоих явлений с точки зрения дарвинизма дана выше. Здесь лишь следует напомнить, что ортогенез признаков отнюдь не подразумевает ортогенез таксонов, обладающих этими признаками.

Для большинства автогенетических теорий характерно отождествление закономерностей онтогенеза и филогенеза: филогенез трактовался как рост. Это свойственно отчасти и Копу, впервые обратившему внимание на явление гиперморфоза (по его терминологии — гипертелия) и абсолютизовавшему этот частный случай специализации. В еще большей степени такой подход выражен у палеонтолога Т. Эймера, изучавшего эволюцию аммонитов. Действительно, широкая распространенность анаболий приводит к тому, что последовательные этапы филогенеза и онтогенеза в ряде случаев совпадают. Особенно четко это прослеживается у таких организмов, как аммониты и фораминиферы, у которых эволюция шла по пути увеличения числа камер раковин посредством анаболий, у аммонитов часто сопровождавшегося усложнением швов. Совпадение филогенетических рядов и этапов индивидуального развития облегчало механический перенос представлений об онтогенезе на филогенез. Такой перенос способствовал развитию финалистических представлений: так же как онтогенез особи всегда оканчивается смертью, филогенез группы неизбежно приводит к ее вымиранию. Так, Ш. Делере (1915), правильно показавший, что специализированная группа эволюционирует в сторону дальнейшей специализации, абсолютизировал это представление и считал вымирание специализированных групп неизбежным. Выше подчеркивалось, что специализированная группа может служить основой для нового ароморфоза, а вымирание такой группы происходит лишь при резких изменениях среды. Еще более четко отождествление онтогенеза и филогенеза,

согласно которому таксон в своем филогенезе проходит фазы юности, зрелости и дряхлости, оканчивающейся его гибелью, сформулировано палеонтологом Дж. Брокки.

Характерная черта вышеизложенных представлений заключается в том, что они неверно интерпретируют правильно подмеченные закономерности. Иными словами, частные случаи возводятся в ранг общих законов, а в качестве таковых оказываются ошибочными. Именно для придания всеобщности частному явлению параллелизма признаков сторонникам автогенеза приходится привлекать внутренние причины эволюции, например психогенез.

В СССР среди антидарвинистских теорий наиболее известна теория номогенеза, сформулированная Л. С. Бергом (1922). От большинства автогенетических концепций она отличается тем, что Л. С. Берг четко сформулировал гносеологические основы своих представлений и причины несогласия с дарвинизмом. Согласно Л. С. Бергу, «эволюция организмов есть результат некоторых закономерных процессов, протекающих в них. Она есть *номогенез*, развитие по твердым законам в отличие от эволюции путем случайностей, предлагаемой Дарвином. Влияние борьбы за существование и естественного отбора в этом процессе имеет совершенно второстепенное значение, и во всяком случае прогресс в организации ни в малейшей степени не зависит от борьбы за существование».

Противопоставляя номогенез дарвинизму, Л. С. Берг, исходя из неверной трактовки положения дарвинизма о целесообразности, утверждает: «Целесообразность есть результат счастливого *случайного* стечения обстоятельств. Это объяснение, ведущее свое начало от Эмпедокла, Эпикура и Лукреция, было в подробностях развито Дарвином». Сам Л. С. Берг придерживается противоположной точки зрения: «*Итак, целесообразность есть основное свойство живого*». Этой точки зрения придерживаемся и мы.

Одним из следствий поддерживаемого нами принципа изначальной целесообразности является учение о влиянии упражнения и неупражнения органов, или так называемый *ламаркизм*. И все авторы, как стоящие всецело на точке зрения Ламарка, так и признающие наряду с естественным отбором и принципы Ламарка (каковы Дарвин, Спенсер, Плате и др.), бессознательно поддерживают взгляд на целесообразность как на основное, далее не разложимое свойство живого».

Таким образом, Л. С. Берг сознательно избирает отправной точкой своих рассуждений представление об абсолютности органической целесообразности. Он справедливо указывает, что на этом принципе и основана теория Ламарка, но, по-видимому, не прав, рассматривая номогенез как концепцию, более общую, чем лamarкизм. Ж. Б. Ламарк анализировал механизмы проявления целесообразности, а Л. С. Берг удовлетворяется общим утверждением, согласно которому целесообразность — элементарное, далее не разложимое и не изучаемое свойство жизни. В этом подходе проявляется агностицизм теории Берга.

Вместе с тем Л. С. Берг был одним из немногих теоретиков, показавших, что дарвинизм и ламаркизм (в том числе и номогенез) представляют собой взаимно исключающие друг друга теории. «Почему раздражение заставляет организм реагировать целесообразно? На это ответ может быть только один: потому, что *это есть основное свойство живого*. Но удовлетворит ли этот ответ дарвинистов? Думаем — нет. Ибо, если живое вообще обладает способностью реагировать на раздражение целесообразно, к чему весь естественный отбор? Ведь тогда сразу получается то, что нужно».

Действительно, признания абсолютности органической целесообразности достаточно для объяснения эволюции. Любая идеалистическая концепция «удобнее» в этом отношении, чем материалистическая: обосновывая то или иное явление нематериальными факторами, она делает ненужным дальнейшее их изучение. Так, поступил и Л. С. Берг, который сначала выделил данные биологии, приведшие его к отрицанию дарвинизма, а затем изложил факты, с его точки зрения, подтверждающие номогенез.

Основным аргументом против дарвинизма Л. С. Берг считал постулируемые им ограниченность и направленность наследственной изменчивости: «...новые вариации возникают в определенном месте и в определенном числе... [(ср. выше — Osborn, 1907)]. Они бывают или индифферентны для организма, или вредны — и тогда вид со временем вымирает, — или полезны. Если они полезны, то не случайно полезны, а возникли в нужном для организма, совершенно определенном месте.

Отбору не из чего выбирать. Это лучше всего видно на тех примерах развития в определенном направлении, какие мы приведем для *Thegomorpha*, динозавров и птерозавров».

В подтверждение мнения о направленности изменчивости Л. С. Берг ссылался на закон параллельных рядов гомологической изменчивости Н. И. Вавилова<sup>27</sup>. Однако ненаправленность мутационной изменчивости — явление доказанное и сомнению не подлежит. Феноменология изменчивости была неплохо описана уже к 1922 г. — времени создания теории номогенеза. Л. С. Берг просто отбросил все факты, не соответствовавшие его концепции, и тем самым подменил критику дарвинизма критикой своего представления о нем — представления, искажающего теорию Ч. Дарвина. Огромное количество фактов, подтверждающих теорию номогенеза, подобрано Л. С. Бергом столь же тенденциозно: это случаи конвергенций и параллелизмов (например, отсутствие кили у нанду, казуаров, страусов), а также параллельной изменчивости (например, «ангорские» мутации у кошек и коз). Подобный способ аргументации удачно назван Л. Я. Бляхером (1972) методом доказательства при помощи «непротиворечащих примеров». При тенденциозном подборе таких доказательств мож-

---

<sup>27</sup> Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977, с. 116.

но аргументировать любую концепцию<sup>28</sup>. Однако на самом деле они ничего не доказывают, так как прекрасно объясняются с позиций дарвинизма, тогда как номогенез отбрасывает все факты, не укладывающиеся в эту теорию, например изменчивость, дивергентную эволюцию и т. п.

Среди сторонников теории номогенеза наиболее видное место занимал А. А. Любищев, неоднократно выступавший с критикой дарвинизма, основанной на философско-логическом анализе положений Ч. Дарвина и синтетической теории эволюции. Работы А. А. Любищева, по выражению одного из наиболее активных сторонников его теоретических представлений, С. В. Мейена (1978)<sup>29</sup>, есть «уникальное собрание трудных и нежелательных для современной биологии фактов». «В противовес синтетической теории эволюции, определяющей сегодняшнюю научную парадигму в биологии, Любищев отстаивал представление о том, что эволюция подчинена внутренним закономерностям изменчивости и видообразования. Это представление выдвигалось Л. С. Бергом в теории номогенеза. В отличие от Берга, Любищев полагал, что факторы, предопределяющие потенциальное многообразие живых организмов, отнюдь не всегда определяют направление эволюции». Сами факторы в понимании А. А. Любищева — все та же абсолютная органическая целесообразность. Поэтому необходимо еще раз подчеркнуть, что автогенетические теории, во-первых, не новая парадигма, а, во-вторых, основаны на идеалистическом мировоззрении, одним из выражений которого в биологии они и являются.

Третье направление антидарвинизма — теории, часто объединяемые под общим названием мутационизма, или сальтационизма. Эти представления берут свое начало от взглядов Г. де Фриза (1903, 1906), считавшего, что новые виды возникают скачкообразно путем редких единичных мутаций. Общая черта этих теорий — отождествление изменчивости и эволюции и в скрытой форме представление об абсолютности органической целесообразности. Неизбежное следствие концепции видообразования путем единичных мутаций — признание адаптивности таких наследственных уклонений. Накопление данных о том, что мутации нарушают приспособленность организмов, породило очень своеобразную концепцию преадаптации, сформулированную французским генетиком Л. Кено. Согласно теории Кено, мутации, снижая приспособленность организмов к тем условиям среды, в которых обитает данный вид, могут предприспособить (преадаптировать) мутантный организм к каким-то будущим условиям жизни. При попадании такой особи в соответствующие условия она становится родоначальницей нового вида.

Этих же взглядов придерживался Р. Гольдшмидт (1940), пред-

---

<sup>28</sup> А. А. Любищев (1970) совершил еще более явную подмену понятия направленности понятием закономерности, ссылаясь на законы Г. Менделя.

<sup>29</sup> Химия и жизнь, 1978, № 6, с. 32—33.

полагавший, что путем макромутаций возникают таксоны надвидового ранга, родоначальниками которых являются «многообещающие уроды». Подобное рассуждение неприменимо к двуполым организмам, так как невероятно одновременное возникновение двух одинаковых «многообещающих уродов» и одновременное же их попадание в идентичные условия.

Концепцию сальтационного видообразования разделяли и некоторые эмбриологи, подчеркивавшие, что незначительное изменение ранних закладок органов может привести к резким изменениям конечного результата формообразования. Однако резкое нарушение формообразования может привести лишь к возникновению уродств в результате разрыва коррелятивных связей. Следует учитывать, кроме того, что для эволюции существенна степень перестройки фенотипа, а не характер преобразований генотипа. Неважно, возникло ли данное уродство на основе транзиции пары пуриновых или пиримидиновых оснований молекулы ДНК или более крупной перестройки хромосомного аппарата клетки. Важна степень нарушения целостности организма и его приспособленности. Поэтому ссылки на возможность возникновения «многообещающих уродов» не более чем остроумная попытка обойти вопрос об адаптивности эволюции, а не его решение.

Развитие молекулярной биологии несколько стимулировало возрождение мутационистских представлений об эволюции. Выше на примере взглядов С. Оно были рассмотрены концепции «недарвиновской» эволюции, идущей путем накопления безотносительных, т. е. селекционно нейтральных, замен аминокислотных остатков в белковых молекулах. Впервые подобные взгляды были высказаны Дж. Кингом и Т. Джуксом (1969); много работ на эту тему издают японские исследователи М. Кимура (1985) и другие. Надо еще раз отметить, что, признавая полную селективную нейтральность подобных замен, нельзя забывать самоочевидных фактов; различия между видами не исчерпываются одним признаком (например, разницей в аминокислотных остатках  $\alpha$ -цепи гемоглобина). Иными словами, эволюция не сводится к накоплению подобных замен. Вторым аргументом в пользу мутационизма обычно служит ссылка на теорию вероятности, среди массы неадаптивных должны изредка появляться благоприятные мутации — основа новых видов.

Отождествление изменчивости и эволюции, свойственное лобой мутационной теории, ведет к отрицанию творческой роли естественного отбора и признанию за ним значения фактора, лишь отсекающего неадаптивные варианты. В этом мутационизм смыкается с автогенезом. Недаром и Л. С. Берг, и совершенно независимо от него С. Оно развивали представление о том, что отбор есть фактор, сдерживающий эволюцию.

Развитие молекулярной биологии, и в частности открытие горизонтального переноса ДНК от одного вида к другому в составе плазмид или вирусных частиц, открытие, легшее в основу технологии генетической инженерии, послужило основой еще одной по-

пытки обосновать сальватационизм. Так, Кордюм (1982) выпустил книгу, в которой кроме попытки обосновать возникновение новых форм жизни на основе горизонтального переноса генов, обуславливающих новые признаки у тех форм жизни, в ДНК которых они попали, содержится концепция единства генофонда всей биосферы, обусловленного все тем же горизонтальным переносом.

Подобные построения не верны прежде всего потому, что не учитывают адаптивности эволюции. Встроенный в ДНК данного вида чужеродный локус не отличается по своему эволюционному значению от мутации нативной ДНК. В контексте наследственной информации этого вида он может быть селективно вредным, что наиболее вероятно, селективно нейтральным и не влиять на жизнеспособность и эволюцию, или, наконец, иметь некую селективную ценность. В последнем случае он будет подхвачен как любое другое положительное наследственное уклонение. В отсутствие изоляции невозможна дивергенция, а разнообразие видов, составляющих биосферу, если убывает, то лишь под воздействием антропогенных факторов.

Таким образом, можно выделить три основных направления антидарвинизма: эктогенез (механоламаркизм), основанный на признании наследования благоприобретенных свойств; автогенез, опирающийся на принцип присутствия у каждой особи внутренней силы, которая обуславливает ее способность к адаптивной эволюции; мутационизм, предполагающий скачкообразное изменение наследственных свойств особей, которое создает новые виды или надвидовые таксоны. Для всех антидарвинистских теорий характерно явное или скрытое признание абсолютности органической целесообразности и отрицание творческой роли естественного отбора.

Стоящий перед каждым биологом выбор между дарвинизмом или антидарвинизмом (в любом его выражении) есть выбор, обусловленный философскими и мировоззренческими позициями исследователя. Дарвинизм основан на философии диалектического материализма, любая форма антидарвинизма в той или иной мере идеалистична.

## **БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ КАК ПРОЦЕСС ДИАЛЕКТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ**

Во введении уже было отмечено, что классики марксизма-ленинизма рассматривали эволюционную теорию Ч. Дарвина как одно из важнейших естественно-научных обоснований диалектического материализма. Диалектический материализм представляет собой всеобщую теорию развития материи, а дарвинизм — материалистическую теорию развития органического мира. Материалистичность дарвинизма выражается в том, что самый сложный процесс биологической эволюции объясняется взаимодействием наследственной изменчивости, борьбы за существование, естествен-



ного отбора и изоляции, т. е. факторов материальных, без каких-либо ссылок на нематериальные силы, еще не познанные или в принципе не познаваемые наукой. Признание материальности движущих сил эволюции делает дарвинизм истинно научной теорией, обобщающей и объясняющей наблюдаемые явления на основе столь же реальных явлений. Остальные теории либо неполны, т. е. не вскрывают всей совокупности проявлений эволюции, либо кладут в основу этого процесса нематериальные (идеальные) факторы.

Диалектичность процесса эволюции проявляется буквально во всех ее аспектах. В. И. Ленин в «Философских тетрадах» дает следующее определение развития: «Развитие есть «борьба» противоположностей. Две основные (или две возможные? или две исторически наблюдающиеся?) концепции развития (эволюции) суть: развитие как уменьшение или увеличение, как повторение, и развитие как единство противоположностей (раздвоение единого на взаимоисключающие противоположности и взаимоотношения между ними).

При первой концепции движения остается в тени «само» движение, его двигательная сила, его источник, его мотив (или сей источник переносится *вовне* — бог, субъект etc.). При второй концепции главное внимание устремляется именно на познание *источника «само»* движения.

Первая концепция мертва, бледна, суха. Вторая — жизненна. Только вторая дает ключ к «самодвижению» всего сущего; только она дает ключ к «скачкам», к «перерыву постепенности», к «превращению в противоположность», к уничтожению старого и возникновению нового»<sup>30</sup>.

Основное противоречие, обуславливающее процесс эволюции, — это противоречие между разнокачественными особями, составляющими популяцию, и окружающей их средой. Данное противоречие, несомненно, внутреннее (Шмальгаузен, 1969), так как ведущее значение в эволюции имеет индивидуальная конкуренция (внутрипопуляционные взаимоотношения особей), причем с повышением уровня организации роль этих отношений усиливается, достигая наибольшего развития у общественных насекомых, а также у птиц и млекопитающих. Разрешается противоречие между организмами и окружающей средой в процессе борьбы за существование, через отбор (дифференциальное переживание и дифференциальное размножение), возникновением новых и сохранением уже существующих адаптаций. Внутрипопуляционные отношения — ведущие, но не единственные в процессе эволюции. Отношения между популяциями одного вида и между видами, т. е. противоречия между группами особей, имеют большое значение не только в выработке приспособлений, но и в процессах обособления таксонов друг от друга и интеграции популяций и видов как индивидуальных биологических систем. С другой стороны,

<sup>30</sup> Ленин В. И. Философские тетради. — Полн. собр. соч., т. 5, с. 317.

каждая популяция любого вида представляет собой компонент биогеоценоза. Поэтому качественные преобразования популяций и взаимодействие между ними ведут к перестройке биогеоценозов и биосферы в целом. Иными словами, процесс эволюционной адаптации диалектичен, и в этом аспекте через видообразование (возникновение новых жизненных форм) он приводит к изменению условий борьбы за существование и тем самым к необходимости новой адаптации.

Вместе с тем глубоко диалектично и действие каждого из факторов эволюции. Наследственная изменчивость, в основе которой лежат мутации, представляет собой, с одной стороны, помехи в передаче генетической информации, снижающие эффективность регуляции качественного состава популяции, а с другой — материал эволюции, без которого подобная регуляция была бы невозможна.

Борьба за существование — процесс, подразумевающий воздействие не только среды на организмы, но и организмов на среду, причем воздействие, активно меняющее биотические и абиотические условия. В. И. Вернадский (1926) выражал это термином «давление жизни», подчеркивая именно геохимическое воздействие биосферы на литосферу, гидросферу и атмосферу. Достаточно напомнить о биогенном происхождении осадочных пород (например, известняков и их производных, сапропелей, каменного угля, нефти и т. п.), кислорода земной атмосферы, чтобы оценить масштабы «давления жизни». Однако борьба за существование диалектична и по своим проявлениям: часто она приводит не к конкурентному вытеснению менее приспособленных, а к коадаптации жизненных форм, высшее выражение которой — симбиоз. Примеры симбиоза (лишайники, микориза, взаимопомощь актинии и рака-отшельника и т. п.) общеизвестны. Однако следует напомнить о роли симбионтных организмов в пищеварении млекопитающих (особенно жвачных парнокопытных) или насекомых-опылителей в жизни и эволюции цветковых растений, чтобы подчеркнуть значение симбиоза для формирования биогеоценологических связей и эволюции биосферы. Вместе с тем необходимо отметить, что впервые высказанное П. Г. Кропоткиным и до сих пор повторяемое некоторыми критиками дарвинизма представление о том, что конкуренция и взаимопомощь — взаимно исключаящие друг друга явления, а потому эволюция не может быть основана на конкуренции и ее движущая сила представляет собой взаимопомощь организмов, неверно. Симбиоз как адаптация (коадаптация разных видов) есть результат эволюции, а не ее движущая сила.

Диалектические противоречия легко прослеживаются и в характере действия естественного отбора. Два основных результата единого процесса переживания наиболее приспособленных — сохранение уже сформировавшихся и возникновение новых адаптаций — проявляются в диалектике взаимодействия стабилизирующей и движущей форм отбора, возникающих на базе противоре-

чий разнонаправленных векторов балансирующего отбора. Однако обе формы противоречивы и внутри себя. Сохраняя неизменными адаптации, стабилизирующий отбор приводит к совершенствованию процессов онтогенеза. Создавая новые адаптации, движущий отбор усложняет онтогенез.

Диалектичен и результат эволюции — адаптированность, которая не абсолютна, а лишь относительна, поскольку постоянно нарушается как мутациями, так и изменениями окружающей среды. Относительность адаптаций (относительность органической целесообразности) — важнейшее диалектико-материалистическое положение дарвинизма. Оно исключает все идеалистические трактовки эволюции как процесса, основанного на абсолютной целесообразности, т. е. на имманентном свойстве биологических систем приспосабливаться к внешним условиям. С другой стороны, представление об относительности органической целесообразности показывает неправомотность финалистических теорий, подразумевающих неизбежность остановки эволюционной адаптации и вымирание видов как обязательное следствие процесса их эволюции. Действительно, эволюция никогда не может прекратиться потому, что никогда не может быть достигнута абсолютная адаптированность организмов. Даже при сохранении неизменными условий среды для данного признака или данного вида (персистентные формы) приспособленность нарушается мутированием и продолжается стабилизирующий отбор, совершенствующий процессы индивидуального развития. Поэтому биологическое представление об эволюции как о происходящем в ряду поколений процессе адаптации популяций и общефилософская концепция развития как процесса, в ходе которого возникают новые свойства развивающегося объекта, практически совпадают. Эволюция — это действительно процесс развития, но процесс крайне сложный, при котором возникновение новых приспособлений есть наиболее общий результат, а адаптивность — неотъемлемое свойство.

Нельзя, однако, отождествлять возникновение новых свойств с усложнением организации. Пути биологического прогресса различны, и ароморфоз лишь один из способов его достижения. И при алломорфозе, и при специализации (в том числе катаморфозе) появляются новые свойства, не ведущие к усложнению организации.

Рассматривая эволюцию как процесс, основанный на единстве и борьбе противоположностей, необходимо обратить внимание на проявление в этом процессе второго закона диалектики. Действительно, количественные изменения концентрации того или иного аллеля в популяции обуславливают качественное преобразование популяции как целого. Накапливающее действие естественного отбора приводит к усилению адаптивных признаков, что, в свою очередь, вызывает перестройку других признаков организма, т. е. качественные его преобразования. Однако наиболее важный качественный скачок в процессе эволюции — возникновение нового вида — репродуктивно изолированной (генетически

закрытой) системы популяций, занимающей свою экологическую нишу.

Наконец, спиральность развития, отрицание отрицания, наиболее четко проявляется в замещении менее высокоорганизованных форм все более и более высокоорганизованными: хищные рептилии были замещены примитивными млекопитающими, креодонты, в свою очередь, вытеснены настоящими хищниками и т. п. Не менее наглядно выражается отрицание отрицания в действии закона необратимости эволюции. Утраченные органы не восстанавливаются вновь, и замещающие их части развиваются на другой основе. Так, птицы в ходе своей эволюции утратили зубы, которыми еще обладал археоптерикс. У ряда птиц развиваются зубоподобные структуры, но не костные, как у их предков, а роговые, дифференцирующиеся из краев клюва. Такие «зубы» известны у соколов, но наибольшего развития они достигают у ископаемого *Odontopteryx*.

Таким образом, в эволюции прослеживается действие всех основных законов диалектики. При более детальном рассмотрении нетрудно заметить проявление и более частных ее закономерностей, таких как взаимодействие парных категорий, например, формы и функции (структуры и функции), частного и общего, отдельного и целого, закономерного и случайного и т. д. Анализ закономерностей эволюции с применением категориального аппарата диалектического материализма потребовал бы значительно больше места, чем само изложение теории эволюции. Поэтому мы и ограничились лишь отдельными примерами проявления законов диалектики в эволюционном процессе. Диалектичность эволюции надо непременно учитывать при анализе ее закономерностей, причем обычно нет необходимости применять для этого философские категории. Диалектичность эволюции выявляется при анализе чисто биологических категорий, таких как естественный отбор, адаптация, наследственная изменчивость, популяционные отношения и т. п. Именно диалектичность эволюционного процесса обусловила то, что философские проблемы эволюционной теории стали одним из важных направлений развития диалектического материализма в СССР.

### ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

В предыдущих главах мы изложили основные положения теории эволюции в том виде, как они сформулированы к настоящему времени. Нетрудно заметить, что эти положения разработаны неравномерно. Например, теория эволюции онтогенеза представляется в целом более полной и стройной, чем теория функциональной дифференциации организмов. Однако теория филэмбриогенеза и особенно теория эволюции онтогенетических корреляций нуждаются в дальнейшей разработке: достаточно напомнить о слабой изученности отрицательных модусов филэмбриогенеза и почти полной неизученности закономерностей возникновения новых морфогенетических корреляций. Теория главных направлений эволюции в целом разработана лучше, чем ее раздел, посвященный формам специализации и их значению в прогрессивной эволюции. Закономерности эволюции популяций (микроэволюция) изучены подробнее, чем закономерности филогенеза (макроэволюция).

Для теории, опирающейся на данные науки, которая развивается столь быстро, как современная биология, неравномерная разработанность вполне естественна. Различные разделы биологии непрерывно поставляют новые факты и обобщения, требующие эволюционного осмысления и заставляющие совершенствовать теорию эволюции. Так, развитие молекулярной генетики уже изменило и будет дальше менять представления о генетических основах эволюции, в первую очередь о роли мутационного процесса в формировании материала эволюции. Молекулярная биология поставила две совершенно новые проблемы, разработка которых уже началась, хотя об их месте и значении в теории эволюции судить еще рано. Это проблема эволюции генома, точнее, вопрос о закономерностях формирования нуклеотидных последовательностей нуклеиновых кислот и проблема эволюции структуры белков. Антидарвинистские интерпретации данных молекулярной биологии рассмотрены в гл. 4 и 8. Однако несмотря на большое количество работ, посвященных молекулярной эволюции, обобщение этих данных не вышло за пределы построения филогенетических древ, т. е. находится примерно на том уровне, на котором находилась сравнительная анатомия в 70-х гг. прошлого века. Видимо, должен пройти какой-то период накопления материала,

прежде чем начнут проявляться закономерности молекулярной эволюции. Много новых данных для развития теории эволюции дают и другие области биологии. Например, возникновение науки о поведении животных существенно меняет представления о механизмах борьбы за существование. На основе изучения поведения возникла концепция условной конкуренции (гл. 3). Число подобных примеров можно существенно увеличить.

С другой стороны, задачи развития теории эволюции, вытекающие из современного ее состояния, постоянно требуют постановки специальных исследований, направленных на разработку тех или иных разделов этой теории. Примерами таких работ могут служить многочисленные исследования по структуре видов, механизмам изоляции, отбору в экспериментальных и естественных популяциях и т. п.

Существенную роль в развитии теории эволюции играет борьба мнений как в рамках самой теории, так и между дарвинизмом и антидарвинизмом. Едва ли можно думать, что антидарвинизм способен позитивно разрабатывать теорию эволюции, но негативная критика тоже полезна — она выявляет сложные, плохо изученные вопросы, заставляет осмысливать их с позиций диалектического материализма и тем самым способствует разработке теории эволюции. Несмотря на то что за 127 лет своего развития эволюционная теория превратилась в стройную систему твердо установленных закономерностей (изложению этой системы и посвящена данная книга), ни один из ее разделов нельзя считать завершенным. Поэтому целесообразно обсудить основные направления дальнейшего развития теории эволюции и сформулировать некоторые проблемы, требующие специального изучения.

Чтобы сделать обсуждение проблем эволюционной теории более объективным, рассмотрим три структурных уровня организации жизни, сформировавшихся в период ее становления на нашей планете. Как подчеркивал академик А. И. Опарин (1977), уже на предбиологической фазе биогенеза непременным условием существования систем типа коацерватов, микросфер и им подобных была фазовая обособленность их от окружающей среды, т. е. существование особей. Однако неустойчивость и недолговечность этих «особей» делала неизбежным то, что противостоять случайной гибели индивидов и адаптироваться к окружающим условиям могла только группа более или менее подобных друг другу особей, иными словами популяции. А. И. Опарин показал, что отбор действовал на предбиологической фазе биогенеза и именно он привел к возникновению жизни, а, как показано в гл. 4, отбор может действовать лишь в популяциях. Наконец, необходимо подчеркнуть, что экологическая система популяция — окружающая среда представляет собой примитивный биогеоценоз.

Таким образом, в процессе возникновения жизни параллельно и в очень тесной связи друг с другом сформировались три уровня организации: индивидуальный (часто называемый онтогенетическим), популяционно-видовой и биогеоценотический. Биосфера

сформировалась лишь в процессе увеличения разнообразия на популяционно-видовом уровне (дивергенции) и распространения жизни на поверхности Земли. И то и другое было связано с эволюцией организации особей и усложнением структуры биогеоценозов. В дальнейшем все три первично возникших уровня организации жизни эволюционировали совместно. Эволюция особей есть результат действия отбора в популяциях, а эволюция биогеоценозов — результат эволюции составляющих их популяций.

Нетрудно заметить, что изложенные в предыдущих главах закономерности эволюции касаются лишь онтогенетического и популяционно-видового уровней организации. Современная теория эволюции не рассматривает закономерности эволюционных преобразований биогеоценозов, а тем более биосферы в целом. Это не случайно. Несмотря на то что роль межвидовых связей и абиотических факторов в эволюции любого данного вида понимал еще Ч. Дарвин, активное изучение структуры и закономерностей функционирования экосистем началось лишь в последние десятилетия. В процессе исследований выявлена высокая стабильность экосистем во времени, сочетающаяся с лабильностью их состава, проявляющейся в процессе циклических и необратимых сукцессий. Однако о закономерностях эволюции биогеоценозов практически ничего не известно (гл. 3 и 10). Теория эволюции экосистем, несомненно, наиболее крупная из требующих решения проблем теории эволюции.

Возможны различные подходы к изучению эволюции биогеоценозов, например: исследования естественных экосистем (в том числе и палеонтологическое), моделирование эволюции на искусственных экосистемах, математическое (в том числе и машинное) моделирование и т. п. Не касаясь перспектив использования этих подходов и затруднений, ожидающих исследователя при разработке проблемы эволюции биогеоценозов, необходимо подчеркнуть, что ее решение важно не только для развития теории эволюции, но и для ряда разделов прикладной биологии, таких как космическая биология, охрана окружающей среды, повышение продуктивности экосистем (включая и агроценозы).

Уже сейчас многие исследовательские коллективы в ряде стран ведут разработки по созданию замкнутых экосистем жизнеобеспечения человека в длительном космическом полете. Чем бо́льшая продолжительность функционирования будет требоваться от таких систем, тем бо́льшее значение для поддержания их стабильности будут иметь эволюционные факторы, например гомозиготизация малочисленных популяций и отбор на адаптацию каждой популяции к условиям данной системы. Изучение закономерностей формирования и эволюции экосистем под действием антропогенных факторов имеет важнейшее значение для сохранения нормальных экологических условий существования человека. Заманчивой перспективой стало создание самоподдерживающихся агроценозов с высокой продуктивностью, основанных на коадаптации их компонентов.

Как отмечено выше, закономерности эволюции на популяционно-видовом уровне организации жизни изучены наиболее полно. Известно взаимодействие факторов эволюции, хорошо разработаны формы отбора, активно изучаются механизмы внутривидовой дифференциации и видообразования. Однако, как это постоянно происходит в науке, решение той или иной проблемы порождает новые вопросы.

А. В. Яблоков и А. Г. Юсуфов (1976) в книге «Эволюционное учение» (гл. 18) среди нерешенных проблем теории эволюции формулируют следующие задачи изучения микроэволюционного процесса: «роль ненаследственной изменчивости», «взаимодействие элементарных факторов», «проблема вида», «проблема моделирования эволюции», «эволюция эволюционных механизмов», «соотношение микро- и макроэволюции», «недарвиновская эволюция». Почти все эти проблемы в настоящее время активно обсуждаются. Э. Майр (1974) в книге «Популяции, виды и эволюция» формулирует серию частных вопросов, например вопрос о механизмах конкуренции симпатричных видов, о причинах симпатрии или вопрос о роли гибридизации в видообразовании.

Видимо, можно ожидать двух основных направлений развития микроэволюционных исследований: «вглубь» и «вширь». Развитие «вширь» подразумевает увеличение числа таксонов, на которых ведутся микроэволюционные исследования, и расширение круга признаков, подвергающихся изучению с позиций микроэволюции. Современная теория микроэволюции строится главным образом на данных популяционной генетики, круг объектов которой ограничен преимущественно эукариотами с облигатным бисексуальным размножением. Нехромосомная наследственность почти не учитывается (гл. 1). Анализ чаще всего проводится по признакам с изученным генетическим определением, предпочтительно олиго- или моногенным (гл. 1, 2, 4, 5). Можно предполагать, что расширение круга объектов, в том числе изучение прокариот, агамны хвядов, а также специальные исследования, направленные на сравнительное изучение действия факторов эволюции в популяциях видов, принадлежащих к разным таксонам, углубят понимание процессов микроэволюции.

Можно ожидать, что при накоплении биологических данных возрастет эффективность математического моделирования. Сравнительный анализ действия факторов эволюции, видимо, позволит не только сформулировать, но и решить проблему эволюции эволюционных механизмов, подробно обоснованную в монографии К. М. Завадского и Э. И. Колчинского «Эволюция эволюции» (1974).

Расширение круга признаков относится в первую очередь к анализу действия факторов эволюции на более глубоких уровнях организации индивида (молекулярном, клеточном, тканевом) и на промежуточных, особенно «дофункциональных», стадиях онтогенеза. Можно ожидать, что выявится своеобразие закономерностей эволюционных преобразований признаков, защищенных гомеоста-



зом организма и эпигеномностью морфогенетических процессов. Поскольку действие отбора на признаки глубоких уровней организации и на процессы морфогенеза, как правило, опосредовано, можно ожидать интересных результатов, вскрывающих механизмы косвенного отбора, эффективности отбора по коррелятивным системам, роль тканевых и клеточных адаптаций в видообразовании, частично обсуждавшуюся С. С. Шварцем (1966). Следует отметить, что значение движущего отбора в эволюции формообразования совершенно не изучено. Между тем, помимо дальнейшего развития теории эволюции, исследование этого вопроса может иметь значение для развития методов селекции.

Развитие микроэволюционных исследований «вглубь» подразумевает дальнейшее изучение действия и взаимодействия факторов эволюции. Например, до сих пор очень слабо изучены закономерности преобразования под действием отбора признаков со сложным генетическим определением (полигенных и, главное, эпигеномных). Не изучена роль эволюции онтогенетических корреляций в преобразовании функциональных признаков. Слабо изучено соотношение структуры популяций, степени изоляции и интенсивности отбора в формировании новых адаптаций. Не ясно, какую роль играет направленное комбинирование генотипов прошедших отбор особей в ускорении эволюционного процесса. Число подобных вопросов очень велико. Следует отметить, что в целом наиболее важная задача в изучении факторов эволюции — изучение отбора. Как ни парадоксально, этот важнейший фактор эволюции наименее исследован и в эксперименте и в природе.

Теория видообразования и критерии вида активно разрабатываются в ряде стран на широком круге объектов. Трудно, однако, ожидать близкого завершения разработки этой проблемы. Напротив, она становится все более дискуссионной.

Вместе с тем необходимо подчеркнуть следующее. Теория микроэволюции благодаря достижениям популяционной генетики разработана настолько подробно, что возникает возможность перехода от качественного изучения процессов адаптивного преобразования популяций к изучению количественной стороны этого процесса. Важнейшее условие этого перехода состоит в разработке методов количественной оценки напряженности естественного отбора и тем самым скорости процессов микроэволюции по отбираемому признаку.

Решение данной проблемы важно не только с точки зрения вышеуказанной перспективы развития теории эволюции, оно важно в практическом отношении. Антропогенные воздействия на биосферу уже привели к ряду хозяйственно важных эволюционных изменений диких видов, например, резистентности вредителей сельского хозяйства к пестицидам, возникновению штаммов патогенных микроорганизмов, резистентных к антибиотикам, возникновению флор цианей и одноклеточных водорослей, резистентных к загрязнению воды нефтью и детергентами, эволюции патогенности паразитов сельскохозяйственных культур и т. д. Можно

ожидать, что по мере научно-технического прогресса все большее число видов будет вовлекаться в процессы эволюционной адаптации к хозяйственной деятельности человечества. Для того чтобы учитывать, прогнозировать, а в отдаленной перспективе управлять этим процессом, необходимы всестороннее изучение отбора (в эксперименте и в природе) и разработка количественной теории микроэволюции.

Следует, однако, учитывать, что адаптивное преобразование популяции по данному признаку во многом зависит от ее экологической структуры. В еще большей степени от этой структуры зависит эволюция популяции в целом — результат взаимодействия всех противоречивых, часто противоположно направленных векторов отбора, действующих на данную популяцию. Популяционная экология накопила уже богатый материал, показывающий сложную структурированность популяций, а следовательно, и их генофондов. В гл. 3 показано, что разные уровни популяционной организации, от парцеллы до подвида, играют разную роль в преобразовании генофонда по данному признаку. На значение фенотипической структуры видового населения как фактора, определяющего и устойчивость видов, и возможности их дальнейшей эволюции, впервые обратил внимание Н. И. Вавилов (1931). В последние годы показан эффект частотно-зависимого отбора. Отбор, работающий против признака при высокой его концентрации, начинает благоприятствовать этому признаку, когда он становится редким. Подобные изменения концентрации во многом зависят от изменений структуры населения. Так, известно, что изменение плотности популяции приводит у мышевидных грызунов к смене особей, занимающих доминирующее положение в группах, причем доминантными становятся особи с иным типом поведения.

Сложность и лабильность биогеоценотической обстановки, в которой существует любая данная популяция, и структуры самой популяции, перестраивающейся в ответ на изменения среды, делают чрезвычайно трудным изучение микроэволюции как процесса адаптации надындивидуальных систем, когда преобразование генофонда по данному аллелю представляет собой не более чем одну из множества составляющих.

Число разрозненных данных и частных обобщений, указывающих на значение структуры популяций для их эволюции, уже довольно велико. На их основе можно предполагать, что экологическая структура популяций имеет для микроэволюции не меньшее значение, чем организация особи для дальнейшего филогенеза. Без обобщения этих данных и изучения роли структуры популяций во взаимодействии векторов отбора надындивидуальных систем трудно ожидать кардинального прогресса теории микроэволюции.

Переходя к проблемам филогенеза (макроэволюции), необходимо отметить, что в современном состоянии теория этого процесса представляет собой систему обобщений, связанных друг с дру-

гом гораздо менее тесно, чем обобщения, касающиеся эволюции популяций. Отчасти это, видимо, объяснимо исторически. Ч. Дарвин в «Происхождении видов...» создал теорию эволюции на популяционно-видовом уровне, а закономерности филогенеза — результат работ многих исследователей, интересовавшихся различными сторонами этой проблемы.

Один из ведущих советских палеонтологов Л. П. Татаринов в монографии «Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики» (1976) обсуждает следующие проблемы теории филогенеза: «закономерности эволюции переходных групп», «необратимость эволюции», проблему ароморфоза, проблему монофилии и полифилии. А. В. Яблоков и А. Г. Юсуфов (1976) называют две проблемы макроэволюции: проблему монофилии и полифилии, а также проблему направленности эволюционного процесса. Обе эти проблемы представляют собой наиболее дискуссионные вопросы теории филогенеза, служащие предметом полемики и среди сторонников дарвинизма, и особенно между сторонниками дарвинизма и номогенеза. Надо, однако, отметить, что полемическая острота этих проблем в большей степени и отражает непреклонность позиций участвующих в дискуссиях авторов, чем перспективы развития теории филогенеза. Что же касается проблем, требующих дальнейшей разработки, то в ней нуждаются все сформировавшиеся к настоящему времени разделы теории филогенеза.

В рамках теории эволюции онтогенеза эволюция промежуточных стадий индивидуального развития изучена на ограниченном числе зоологических объектов. Расширение круга исследованных таксонов может выявить новые закономерности эволюции этапности онтогенеза и типов индивидуального развития. Далека от завершения проблема автономизации онтогенеза, в частности замены внешних факторов развития внутренними. Почти не изучено значение эмбрионизации и дезэмбрионизации для эволюции постэмбрионального развития. Исследование эволюции генетических механизмов смены стадий онтогенеза и эволюции действия генов в онтогенезе может стать новым разделом теории эволюции индивидуального развития, объединяющим эту главу теории филогенеза с теорией микроэволюции.

Теория филэмбриогенеза, несомненно, нуждается в дальнейшей разработке, прежде всего в изучении модусов редукции органов (гл. 8) и в исследовании связей модусов филэмбриогенеза с эволюцией онтогенетических корреляций. В настоящее время эта связь показана, но не изучена. Почти не изучены модусы филэмбриогенеза органов, обладающих периодическим развитием и неограниченным ростом. А. Н. Северцов (1939) выделил периодическое развитие, например развитие рогов оленей, в специальный модус филэмбриогенеза. Нетрудно, однако, заметить, что ежегодное увеличение числа отростков рогов — своеобразная анаболия, многократно повторяющаяся в течение онтогенеза данной особи. С этих позиций представляется перспективным изучение филэм-

бриогенезов растений, успешно начатое А. Л. Тахтаджяном (1966). Не менее перспективно дальнейшее развитие теории филэмбриогенеза в применении к глубоким уровням организации индивида — клеточному и молекулярному. В настоящее время имеются лишь свидетельства того, что структуры на этих уровнях организации эволюционируют посредством филэмбриогенезов.

Однако наиболее важным представляется изучение закономерностей эволюции собственно морфогенеза, а в более широкой форме — эволюции механизмов онтогенеза. Становление эпигемности процессов морфогенеза и дальнейшая эволюция эпигеномных, канализированных процессов; устойчивость механизмов взаимодействия зачатков в процессах развития и действие на них отбора, взаимодействие типов корреляций в процессе эволюции — далеко не полный перечень вопросов, входящих в эту проблему. Можно указать также на вопрос о морфогенетических механизмах редукции органов и связанный с ним вопрос об атавизмах, возникающих, как предполагал И. И. Шмальгаузен (1946, 1969), в результате случайного восстановления утраченных в ходе филогенеза морфогенетических корреляций. Следует также отметить, что проблема гетерохронии, разрабатываемая главным образом на уровне теории филэмбриогенеза, судя по ряду публикаций, имеет важное значение для понимания эволюции морфогенеза.

Можно ожидать, что по мере разработки проблемы эволюции механизмов онтогенеза будет усиливаться ее связь с проблемой направленности эволюции. В настоящее время имеются только свидетельства этой связи. И. И. Шмальгаузен (1942, 1946, 1969) показал, что при гиперморфозе быстрая эволюция темпов онтогенеза влечет за собой нарушение системы морфогенетических корреляций и тем самым дискоординацию организации. Видимо, перестройка системы онтогенетических корреляций играет существенную роль в ароморфной эволюции (А. С. Северцов, 1972). Однако выяснение роли эволюции онтогенеза в биологическом прогрессе (и регрессе) таксонов, так же как и в определении конкретных путей их дальнейшей эволюции, — дело будущего.

Выше отмечено, что теория функциональной дифференциации организма в ходе филогенеза — одна из наименее разработанных глав теории эволюции. Действительно, несмотря на обилие описанных принципов и типов филогенетических изменений органов в связи с их функцией, в настоящее время невозможно построить логически выдержанную систему представлений о функциональных преобразованиях организации в ходе филогенеза даже на организменном уровне, не говоря уже о практически не изученных в этом отношении более глубоких уровнях организации особи. Между тем в связи с исследованиями в области молекулярной биологии, с одной стороны, и поведения животных — с другой, эта проблема приобретает известную остроту. Установление лабильности структуры (конформации) высокомолекулярных биологически активных веществ, связанной с их мультифункциональностью, требует дальнейшего изучения проблемы соотношения

структуры и функции. Того же требуют исследования по эволюции поведения и других лабильных форм адаптации. Важное направление в разработке проблемы функциональной дифференциации организма — изучение эволюции связей между «дофункциональными» (морфогенетическими) корреляциями онтогенеза и функциональными (эргоническими) корреляциями.

В заключение следует подчеркнуть, что трудно ожидать существенного прогресса в разработке проблемы функциональной дифференциации организма (в ее современном объеме) без детального изучения причин и способов возникновения новых функций уже существующих органов (расширение функций) и возникновения новых признаков. В настоящее время показано лишь то, что филогенетически новые признаки могут возникать как побочный эффект адаптивной перестройки координационных систем и на первых этапах своего филогенеза не иметь собственного функционального значения (Креславский, 1978).

С проблемой соотношения структуры и функции в эволюции организма тесно связана проблема структурных ограничений, накладываемых организацией (а также химическими и физическими закономерностями) на пути филогенетических преобразований строения организма. В теории координаций эта проблема решена только частично: не выяснено, по каким причинам и в каких условиях данная координационная система не может быть перестроена под действием отбора таким образом, чтобы избежать данного структурного запрета. Как отмечено выше, можно предполагать, что в решении этого вопроса большое значение будет иметь изучение эволюции онтогенеза.

Самостоятельный раздел проблемы закономерностей филогенеза представляет собой изучение эволюции признаков на клеточном и молекулярном уровне организации. Закон параллельных рядов тканевой эволюции А. А. Заварзина и ряд данных по филогенезу структуры ДНК (гл. 8) показывают своеобразие этих закономерностей.

В заключение обсуждения проблем филогенетических изменений организма следует сказать, что А. Г. Креславским (1978) показано следующее: по мере возрастания функционального значения признака происходит постепенный переход от полигенного к моногенному его определению, а это ведет к снижению изменчивости и стабилизации признака. Утрата функционального значения данным признаком влечет за собой его дестабилизацию и повышение генотипической изменчивости. Нетрудно заметить, что эти представления близко примыкают к положению И. И. Шмальгаузена (1946, 1969) о бесконтрольном накоплении мутаций в процессе редукции органов. На основе этих данных можно сформулировать проблему филогенеза генотипического определения признаков.

В проблемах происхождения таксонов высокого ранга (проблеме моно- и полифинии) и типов филогенеза наиболее важно изучение закономерностей параллельной эволюции. Исследования Л. П. Татарина (1976) гораздо полнее, чем более ранние обоб-

ждения Дж. Симпсона (1959), показали глубочайшие параллелизмы в формировании признаков млекопитающих в разных группах зверозубых рептилий. Лишь консолидация этих признаков характеризует организацию собственно млекопитающих. До сих пор очень мало известно о роли экологических факторов в формировании параллелизмов, почти не изучена роль онтогенеза в возникновении и синхронных параллелизмов, и филогенетического предвращения. Слабо исследована проблема инадаптивной эволюции. Не доказан ни один случай филетической эволюции в строгом смысле термина, т. е. ортогенез таксона. Доказательство отсутствия (или наличия) филетической эволюции, видимо, во многом изменит характер полемики между сторонниками и противниками дарвинизма.

Теория главных направлений эволюционного процесса, как сказано выше, представляется в настоящее время одним из наиболее развитых разделов теории макроэволюции.

Однако Л. П. Татаринев (1976) вполне справедливо рассматривает проблему ароморфоза среди дискуссионных вопросов этой теории. Действительно, условия перехода от специализации к ароморфозу, возможности перехода от алломорфоза к ароморфозу, роль эволюции онтогенеза в возникновении ароморфных преобразований организации, наконец, вопрос о частных и крупных ароморфозах — лишь частично изученные стороны этой проблемы.

Еще более, чем теория ароморфоза, нуждается в дальнейшей разработке теория специализации. Выделенные И. И. Шмальгаузен (1942, 1946, 1969) формы специализации не исчерпывают многообразия этого явления. Достаточно напомнить, что увеличение размеров, гиперморфоз, И. И. Шмальгаузен выделил как особую форму специализации, а альтернативное явление — уменьшение размеров тела, связанное также с сопряженной эволюцией пары хищник — жертва (или паразит — хозяин), которое можно было бы назвать «нанноморфозом», не нашло себе места среди форм специализации. Для пояснения явления нанноморфоза достаточно напомнить о мышке-малютке среди грызунов, ласке среди кунных, колибри среди стрижеобразных и т. п. Причины перехода от специализации к ароморфозу и к персистированию изучены очень слабо. Не исследовано явление переспециализации.

В теории алломорфоза представляется перспективным изучение соотношения биологического прогресса и филогенетической продвинутой систематических групп данного таксона. Это важно в связи с положением И. И. Шмальгаузена (1946, 1969) о биологической (эволюционной) стабилизации — выравнивании интенсивности действия движущего и стабилизирующего отбора в эволюции алломорфных филумов.

В настоящее время не существует целостной теории биологического регресса и вымирания, аналогичной теории биологического прогресса. Относительно изучена только связь вымирания со специализацией и инадаптивной эволюцией. Однако поскольку постоянно происходит вымирание отнюдь не высокоспециализирован-

ных таксонов или таксонов, идущих по пути инадаптивной эволюции, очевидно, необходима разработка общей теории биологического регресса.

По мере развития исследований в области макроэволюции можно ожидать все более тесной связи между ее разделами. Действительно, эволюция организации особи — это эволюция процессов индивидуального развития, и смена фаз адаптациоморфоза, несомненно, в значительной степени результат эволюции процессов индивидуального развития. В то же время можно ожидать возникновения более тесной связи между теорией микроэволюции и теорией макроэволюции. Экологическая структура популяций и морфофизиологическая организация составляющих эти популяции особей совокупно определяют условия борьбы за существование и направление основных векторов естественного отбора.

Наконец, необходимо подчеркнуть, что в последние годы началось формирование нового раздела эволюционной теории — эволюция экосистем. В настоящее время трудно оценить перспективы развития этого направления. Ясно, однако, что закладываются основы третьего раздела теории эволюции, равновеликого по своему значению двум уже существующим — микро- и макроэволюции.

- Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977.
- Берман З. И. и др. История эволюционных учений в биологии. М.; Л.: Наука, 1966.
- Берман З. И. и др. Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избр. произ. Л.: Наука, 1956 (1922).
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Избр. произв. — Т. 1. Л.: Наука, 1956 (1930).
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь // Собр. соч. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939 (1859).
- Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений // Собр. соч. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951 (1868).
- Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор // Собр. соч. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953 (1871).
- Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968.
- Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л.: Наука, 1973.
- Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л.: Наука, 1977.
- Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1974.
- Кейн А. Вид и его эволюция. М.: ИЛ, 1958.
- Ламарк Ж. Б. Философия зоологии. Т. 1, 2. М.: Изд-во АН СССР, 1935 (1809).
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
- Мамзин А. С. Очерки по методологии эволюционной теории. Л.: Наука, 1974.
- Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М.: Мир, 1972.
- Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон // Избр. работы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973.
- Парамонов А. А. Дарвинизм. М.: Просвещение, 1978.
- Рауп Д., Стенли С. Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1967 (1925).
- Северцов С. А. Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: ИЛ, 1948.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. П., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. Изд. 2-е. М.: Наука, 1977.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973.
- Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки



- зрения современной генетики // Классики современной генетики. М.: Наука, 1968 (1926).
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969.
- Шепард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968.
- Шмальгаузен И. И. Проблема дарвинизма. Л.: Наука, 1969.
- Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М.: Мир, 1966.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 1976.

Абель 244  
Айалла 282  
Алексеев 147, 148  
Анохин 223, 226  
Анучкин 226  
Аристотель 154, 209  
Астауров 186

Бампас 109  
Банников 88, 187  
Баранов 85  
Бауэр 13—15, 38  
Беквел 42, 50  
Белл 64  
Беляев 51, 52  
Бер 191, 194—196, 199, 201, 205, 222,  
225, 245, 269  
Берг 125, 288—291  
Берман 16  
Блитс 7  
Бляхер 289  
Бодемер 212  
Больк 205  
Боннэ 4, 194  
Борисяк 273  
Брокки 288  
Бэр де 194, 222, 245, 269  
Бюффон 3, 155, 156

Вавилов 144, 159, 160, 167, 170, 289,  
302  
Вайнберг 34—36, 58, 140  
Вейсман 5, 19, 69, 70, 173, 197, 208  
Вернадский 294  
Вильсон 64  
Винников 205  
Винн-Эдвардс 97  
Вольтерек 39  
Вольтерра 55  
Воронцов 69, 173, 230, 257

Гаузе 169  
Геккель 183, 197, 199, 222, 284  
Гераклит Эфесский 3  
Гершензон 32  
Гиляров 266, 272, 274, 278, 279  
Глотов 73

Годрон 6  
Гольдшмит 37, 179, 290  
Гохлернер 277  
Гросс 250  
Груздев 143  
Гукер 6, 157  
Гулд 161  
Гурвич 209  
Гусев 277

Давиденков 104  
Дарвин 3, 5—8, 17, 18, 20, 21, 24, 33,  
40, 41—43, 72, 77, 78, 80, 81, 93,  
100, 101, 107, 114, 118, 126, 136,  
140, 157—159, 167, 173, 175, 183,  
196, 197, 225, 256, 258, 270, 275,  
276, 283, 284, 288, 289, 292, 299,  
303  
Денисова 88, 187  
Депере 265, 287  
Детто 19  
Джилкрист 213  
Джукс 291  
Джохансон 163  
Динесман 117  
Длусский 278—280  
Добжанский 32, 101, 121—124, 129,  
166, 168  
Догель 229, 230  
Долло 245, 275, 276  
Дорн 224, 230  
Дорфман 17  
Драйвер 29  
Дриш 209  
Дубинин 33, 62, 173

Жерихин 277—280  
Жордан 158

Завадский 10, 72, 151, 156, 165, 300  
Заварзин 227, 243, 305  
Захваткин 189, 191, 192, 210, 235  
Зеликман 70

Иди 163  
Ильичев 234  
Иогансен 49, 70

- Каверзнев 3  
 Калабухов 131  
 Камерер 14  
 Карн 109  
 Карп 27  
 Кашкаров 100  
 Кейн 166  
 Кено 290  
 Кетлуэл 117  
 Кикнадзе 210, 211,  
 Кильмейр 194  
 Кимура 291  
 Кинг 291  
 Кисловский 50  
 Клайтон 67  
 Клейнсенберг 231  
 Клейнфельтер 104  
 Ковалевский 244  
 Колчинский 300  
 Комаров 158—160, 165  
 Коп 69, 239, 240, 284, 287  
 Кордюм 292  
 Коржинский 158  
 Красилов 280  
 Креславский 150, 305  
 Крик 19  
 Кропоткин 294  
 Крыжановский 206  
 Крылов 73  
 Кулагин 225  
 Купцов 48  
 Кювье 6, 277, 283  
  
 Ламарк 3—5, 67, 136, 157, 256, 283,  
 284, 288  
 Ламерей 60  
 Левонтин 32, 140  
 Ленин 9, 292  
 Лернер 102  
 Ли 65  
 Ливанов 205  
 Линней 154—156  
 Лихачев 91, 92  
 Лобашов 46, 48  
 Лотка 55  
 Лошкарев 149  
 Лысенко 284—286  
 Любичев 290  
 Людвиг 173  
  
 Майзе 142  
 Майр 38, 136, 138, 139, 141, 150, 157,  
 161, 162, 164, 166, 168—170, 183,  
 300  
 Мальтус 81  
 Марк-Артур 83  
 Маркерт 13, 26  
 Маркс 8, 9, 81  
 Маслов 231  
 Матвеев 239, 261, 242, 251, 259  
 Машковцев 217  
 Медведева 217  
  
 Медников 25  
 Мейен 230  
 Меккель 194, 196  
 Менгель 5, 286  
 Меллер 32  
 Метью 7  
 Мильн-Эдвардс 225, 227  
 Моно 184  
 Морган Л. 93  
 Морган Т. 28, 30  
 Морган Л. 93  
 Моррис 67  
 Моуэт 91  
 Мюллер 196, 197, 199—202, 205, 259  
  
 Наумов 70, 71, 126  
 Неймайр 160  
  
 О'Дональд 140  
 Оно 135, 173, 174, 291  
 Опарин 298  
 Осборн 241  
 Оуэн 3  
 Ошима 123  
  
 Пасеков 60  
 Парамонов 195, 215  
 Пеннет 34  
 Пенроуз 109  
 Перл 55  
 Плате 86, 93, 126, 227, 231, 232  
 Полянский 210  
 Попов 74, 218  
 Правдин 112  
 Пустовойт 9, 44  
  
 Райт 55, 57, 62  
 Раупп 182, 189, 268  
 Рей 154, 162  
 Ремане 180  
 Ренш 165, 256  
 Рич 64  
 Робертсон 67  
 Родионов 131  
 Ромашов 62, 173  
 Румянцев 205  
  
 Саввантова 152, 153  
 Светлов 190  
 Свирижев 60, 87  
 Северцов А. Н. 175, 184, 195, 197—  
 204, 206, 207, 223—225, 227, 228,  
 232, 234, 235, 250, 256—261, 268,  
 286, 303  
 Северцов А. С. 137, 207, 219, 266,  
 270, 275, 304  
 Северцов С. А. 82, 83, 86, 94, 98, 268  
 Семенов-Тянь-Шанский 71, 159, 165  
 Сент-Илер 6, 180  
 Серебровский 24, 174  
 Симпсон 9, 21, 108, 118, 119, 121,  
 161, 176, 236—238, 250, 254, 255,  
 286, 306

Сковрон 168  
Соболева 226  
Спенсер 101, 284  
Спигельман 9  
Стенли 182, 189, 268  
Сушкин 276  
Сэджвик 199  
Строганов 143

Татариннов 303, 306  
Тахтаджян 181, 205, 245, 304  
Теофраст 154  
Тимирязев 101, 173  
Тимофеев-Ресовский 25, 26, 29, 30,  
31, 69, 74, 86, 87, 130, 144, 147, 173,  
257  
Токин 185, 193, 213, 214  
Тудей 122

Уатт 79, 80, 90  
Уилсон 83  
Уильямс 44  
Ульянова 218  
Уоддингтон 112, 130, 219  
Уолд 182  
Уоллес 7, 81  
Уршпрунг 13, 26  
Уэлдон 114

Фалконер 64, 68  
Филатов 216, 219  
Филипченко 15, 37—39  
Фишер 55, 61, 62, 64, 65, 76, 125, 129  
Флоркен 182  
Форд 106, 129  
Фриз де 33, 101, 161, 290

Хаксли 34, 102, 158, 166, 251, 256,  
257, 264, 286

Харди 34—36, 58, 140  
Холдэн 55  
Холм 63, 115, 116, 120

**Цингер 149**

Чепмен 81  
Черный 45  
Чернов 239, 278  
Четвериков 33, 106, 123, 173

Шварц 71, 73, 113, 114, 169, 179, 301  
Шеппард 120  
Шишкин 222, 276  
Шмальгаузен 10, 15, 19, 29, 30, 78,  
84, 86, 91, 92, 94—97, 101, 107—  
109, 111—113, 118, 119, 122—125,  
127, 128, 131, 135, 160, 168, 173—  
178, 181, 190, 197, 199, 206, 209,  
210, 214, 216—222, 232—234, 236,  
238, 240, 246, 248—250, 260—262,  
264, 268, 269, 273, 286, 287, 293,  
304—306  
Шмит 186  
Штреземан 165

**Щеголев 214**

Эймер 287  
Элдридж 161  
Энгельс 8, 81  
Эрлих 63, 115, 116, 120

**Юдин 143, 183**  
**Юсуфов 9, 300, 303**

**Яблоков 9, 69, 73, 173, 257, 300, 303**  
**Ярвик 250, 251**  
**Яхонтов 117**

Аббревиатура 203  
 Абберация хромосомная 103, 151  
 Автогенез 224, 270, 275, 286—290  
 Адаптация 7, 10, 11, 84, 88, 89, 96, 105, 123, 124, 128, 129, 132—135, 170, 175, 188, 190, 263, 271, 294, 301  
 Адаптациоморфоз 262—270, 306  
 Адаптивная зона 236, 237, 241, 245, 247, 254, 262, 264, 265—275  
 — границы 236—238  
 Адаптивная ценность 57  
 — радиация 241, 245, 250, 252, 256, 264  
 Аллель 33, 34, 35, 36, 39, 61, 65, 85, 87, 109, 117, 124  
 — рецессивный 31, 34  
 — доминантный 31, 34  
 Аллелей рецессивных накоплений 33, 34, 111, 123  
 Алломорфоз 261, 262—264, 269  
 Анаболия 200, 206, 207, 219, 269, 287  
 Анагенез 256  
 Анаморфоз 199  
 Ассортативное скрещивание 140  
 — гомогамное 140  
 — гомономное 141  
 — гетерономное 141  
 Анеуплоидия 21  
 Антропоценоз 90  
 Апомиксис 151  
 Ареал вида 70, 73, 126, 142—148, 165, 170—171, 257  
 — кольцевой 142—147, 156  
 Ароморфоз 241, 258, 260—263, 269, 274, 295  
 Архаллаксис 202, 219  
 Архетип 3  
 Аутбридинг 49, 57  
 Аутополиплоидия 45, 151  
 Афанизия 203, 207  
 Биогеноценоз 77—79, 89, 117, 132, 294, 299  
 Биосфера 258, 283, 277, 294, 299, 301  
 Биотип 72  
 Биотический потенциал 81, 82  
 Биоценоз 76, 79, 91  
 Близнецы однойцовые 38

Бонитировка 42, 50  
 Борьба за существование 77, 78, 84, 85, 92—100, 173, 175  
 — внутривидовая 93, 94, 285  
 — индивидуальная 96  
 — конституционная 93, 94  
 — косвенная 94, 95  
 — межвидовая 93, 94, 99, 285  
 — межсемейная 97  
 — межпопуляционная 97  
 — напряженность 84, 86  
 — причины 84—86  
 — прямая 94, 99, 98  
 — формы 92  
 Вид 136, 139, 154—172  
 Вида дискретность 155, 158, 164, 165  
 — дифференциация 77, 98, 132, 149, 165, 167  
 — интеграция 99  
 — концепция биологическая 161, 162, 166  
 — концепция морфологическая 164  
 — номиналистическая 157  
 — политипическая 159  
 — типологическая 155  
 — критерии 167—172  
 — генетический 168  
 — географический 170  
 — геносистематика 172  
 — иммунологический 171  
 — кариологический 171  
 — морфологический 171  
 — не скрещиваемости 156  
 — эволюционный 167  
 — экологический 169  
 — электрофорез белков 172  
 — реальность 155, 157, 158, 159, 165, 167  
 — структура 70, 152, 159  
 Видовой комплекс 152  
 Видообразование 124, 132, 142—153, 158, 292, 299  
 — аллопатрическое 142—148  
 — гибридогенное 151  
 — сальтационное (скачковое) 161, 184, 290  
 — симпатрическое 148—152

Выживание дифференциальное 102  
Вымирание 258

Гальтер 14

Гамета 21, 34, 37

Гаметогенез 186

Генетико-автоматические процессы 62, 111

Генов дрейф 62, 63, 111, 124, 173, 174

— дупликация 174

— пенетрантность 30—32, 43, 123, 130, 132, 286

— экспрессивность 30—32, 43, 123, 130, 132, 286

Генокопирование 130, 131

Генотип 11, 12, 14, 21, 22, 27—31, 34, 54, 102, 106, 107, 128, 129, 199

Генофонд 33, 36, 48, 75, 86, 91, 92, 97, 123, 152

Гены аллельные 27

— прыгающие 21

— структурные 32

Гены-модификаторы 129

Геронтоморфоз 205, 207

Гетеробатмия 181, 248, 268

Гетерохрония 181, 198

Гиперморфоз 266

Гипоморфоз 269

Гомологии критерии 180

Гомология 180—182

Града (грады) 256

Градация 4, 6, 69, 256, 287

Давление жизни 294

Девнация 201, 205, 207, 219

Дегенерация общая 259, 260, 268

Деления 21

Дем 71, 75

Дезэмбрионизация 303

Детерминация 213

Дивергенция 75, 93, 98, 100, 121, 168, 189, 223, 237, 240, 242, 250, 258

Диморфизм 87

Дифференциации правило 225

ДНК 22, 25, 28, 174, 175, 181, 182, 212, 227, 244, 271

Доместикация 51, 55

Дупликация 21

Жизненный цикл 186

Жорданон 158, 159

Закон Бэра 194, 195, 201

— биогенетический 197, 222

— взаимосвязей 180

— необратимости эволюции 275, 276

— параллельных рядов гомологической изменчивости 289

— параллельных рядов тканевой эволюции 227, 243

Законы Ламарка 4

Зигота 22, 186

Зоны гибридные 146, 170

— интерградации 146

Идиоадаптация 258, 261, 269

Изменчивость генотипическая 12, 19, 21, 69, 89

— бластогенная 19, 20

— внутривидовая 23, 33, 271

— групповая 18

— клинальная 138, 148

— комбинативная 37—39, 44, 105, 113, 173

— коррелятивная 45, 51, 53, 56, 208—222

— мутационная 13, 20, 21—26, 31, 38, 105, 128, 135, 270

— накопление 33

— неопределенная 20, 33, 38, 84, 97, 108, 110, 175, 178, 223

— определенная 17, 20

— резерв 111, 123, 124

— паратипическая 12

— соматогенная 20

— фенотипическая 12, 14

— цитоплазматическая 21

Изоляции нарушение 137

— механизмы прекопуляционные 138, 139

— посткопуляционные 138, 139

Изоляция 50, 76, 98, 122, 136—153, 173, 175

— биотопическая 138

— генетическая 50, 76, 145, 147, 151

— географическая 139, 142

— первичная 151

— пространственная 144—148

— хронологическая 138, 143, 151

— экологическая 145, 149, 150

— этологическая (поведенческая) 150

Изоляты периферические 141

Изореагент 72

Инбридинг 47, 49, 54, 141

Инверсия 21, 124

Инволюция 204

Индукция генеративная 20

— эмбриональная 213

— параллельная 20

— соматическая 20

Инсерция 21

Интродукция 100

Инфравид 152

Канализация онтогенеза 112

Канализация филогенеза 270

Кариотип 2, 151, 171

Катаморфоз 268

Кладогенез 256

Клон 54, 162

Коадаптация 294, 280

Коадаптивный комплекс 279

- Колхицин 23, 45  
 Комменсализм 132  
 Конкуренция 78, 94  
 Конвергенция 9, 223, 252  
 Конгруэнция 97, 98  
 Конкуренция 78, 79, 85, 94, 97—99  
   — активная 94, 97, 98  
   — внутривидовая 84, 90, 97, 261, 268  
   — индивидуальная 96  
   — межвидовая 98, 99  
   — межгрупповая 97  
   — межпопуляционная 97  
   — межсемейная 97  
   — напряженность 86  
   — пассивная 94, 97, 98  
   — условная 97  
 Координации 232  
   — биологические 233  
   — динамические 234  
   — топографические 234  
 Корреляции геномные 209  
   — морфогенетические 211  
   — общего значения 221  
   — онтогенетические 209  
   — филетические 232  
   — эргонтические 214  
 Коэффициент отбора 37  
 Креационизм 3, 6, 35, 155, 283  
 Креод 112, 219  
 Кросс 53  
 Кроссинговер 24  
  
 Ламаркизм 4—6, 19, 69, 224, 284—286  
 Лестница существ 4, 194  
 Линнеон 158—159  
 Локус 21, 27, 37  
  
 Микромутация 290  
 Маркоэволюция 11, 175, 179, 184, 236, 281  
 Мегаэволюция 176  
 Меланизм 115, 130  
 Метаморфоз 89, 188—190, 217  
 Метод тройного параллелизма 183  
 Механоламаркизм 284  
 Миграция 36  
 Микропопуляция 71, 122  
 Микроэволюция 11, 172, 175, 236, 281, 300  
 Мимикрия 119, 120  
 Митоз 23  
 Мобилизационный резерв изменчивости 111, 123, 124  
 Модификации 14—18, 20, 111, 130  
   — быстрые 18  
   — длительные 16, 17  
   — световые 14, 15  
   — температурные 16  
 Монофилия теория 249  
 Монофилия строгая 250  
   — широкая 250  
 Морфогенез 199, 207, 212, 213, 215, 216  
 Морфогенеза эпигеномность 216, 301  
 Морфозы 13, 108, 130  
 Морфофункциональная система 224, 232—235, 245, 277  
 Мультифункциональности снижение 227  
   — повышение 229, 231  
 Мультифункциональность 133, 224, 228, 231, 240, 272  
 Мутагены 23, 270  
 Мутагенез 23, 45, 57, 103, 110  
   — индуцированный 45  
 Мутации 13, 21, 22, 24, 25, 26, 28, 29, 33, 38, 69, 103, 105, 111, 129, 216, 270  
   — генные 21, 28  
   — генеративные 22, 103  
   — допустимые 22  
   — доминантные 30, 32, 129, 130  
   — запрещенные 22  
   — индуцированные 23  
   — нехватки 21  
   — нейтральные 22  
   — в онтогенезе 25, 216  
   — почковые 22  
   — рецессивные 24, 33, 47, 69, 101, 129, 130  
   — соматические 22  
   — спонтанные 23  
   — точечные 21, 24  
   — цитоплазматические 21  
 Мутаций накопление бесконтрольное 135  
   — ненаправленность 22, 34, 105  
   — норма реагирования 28  
   — случайность 22  
   — частота 33  
   — фенотипическое выражение 29—33, 43, 132  
 Мутационизм 33, 290—292  
 Мутационный процесс 23, 33, 54, 124, 173  
  
 Надвид 72, 165  
 Наследование приобретенных свойств 5, 19, 22, 69, 131  
   — сцепленное 24  
 Наследуемости коэффициент 47, 51, 66  
 Неодарвинизм 69  
 Неоламаркизм 284, 286  
 Неотения 88, 191, 205, 269  
 Номогенез 125, 287  
 Норм реагирования смена 232  
 Норма реакции 11, 12, 13, 15, 29—32, 39, 47, 64, 69, 84, 111, 112, 130  
   — широкая 11, 12, 111  
   — узкая 11, 12, 112

Олигомеризация 229  
 Онтогенез 10, 12, 15, 25, 82, 84, 88, 90, 91, 103, 105, 112, 184—222, 259, 272  
 Онтогенеза автономизация 112, 193, 218, 217, 221  
 — рационализация 193, 209, 217, 219, 221  
 — тип 272  
 — этапность 84, 186—187  
 Органов инволюция 204  
 — неупражнение 5  
 — упражнение 5  
 Организации уровень 13, 258, 261  
 Органы эктосоматические 235  
 — эндосоматические 235  
 Органогенез 111, 127  
 Ортогенез 250, 272, 274  
 — признаков 272  
 Ортоламаркизм 284  
 Ортоселекция 126  
 Отбор балансирующий 123, 124  
 — бессознательный 40, 41, 42  
 — гетерозиготирующий 123  
 — групповой 125  
 — движущий (ведущий) 59, 60, 113—118, 119, 135, 174, 181, 264, 265, 271  
 — дестабилизирующий 51  
 — дизруптивный 19, 122, 149  
 — естественный 7, 11, 36, 62, 78, 80, 87, 93, 100, 129, 135, 173, 174  
 — индивидуальный 48, 125  
 — искусственный 7, 40—68  
 — канализирующий 112  
 — косвенный 128  
 — массовый 47  
 — методический 41, 42  
 — нормализующий 112  
 — отрицательный 127  
 — половой 14, 268, 96  
 — разнообразный 121  
 — стабилизирующий 9, 107—113, 119, 126, 127, 174, 181, 217, 264, 265, 271  
 — семейный 125  
 — центробежный 119  
 — центростремительный 118, 119  
 — циклический 62, 121  
 Отбора вектор 107, 118, 123  
 — коэффициент 57  
 — механизм 43, 100—107  
 — роль накапливающая 43, 55, 127  
 — преобразующая 43, 55  
 — творческая 55, 94, 128  
 —  $K$  и  $r$  стратегии 83  
 — фундаментальная теорема 61—62  
 — эффект консервирующий 126  
 — накапливающий 43, 126, 274  
 — поддерживающий 125  
 — распределяющий 126  
 — творческий 126, 128, 274

— эффективность 48, 51, 54, 97  
 Палингенез 198  
 Панмиксия 34, 105, 129, 170  
 Параллелизм (параллельная эволюция) 223, 241—247, 275  
 Парафилия 250  
 Парцелла 70, 73, 106, 122  
 Педоморфоз 205, 207, 269  
 Персистирование 110, 126, 266, 169  
 Плейотропия 24—27, 103, 130, 132  
 — ступенчатая 216  
 Подвид 72, 75, 98, 106, 143—146, 168  
 Полигенность 27  
 Поликросс 53  
 Полимеризация 229  
 Полиморфизм сбалансированный 12, 13, 87, 121  
 — транзитивный 121  
 Полиплоидия 21, 23, 45, 151, 153  
 Полифилия 250, 252  
 — ограниченная 250, 252, 255  
 Полувид 72, 165  
 Популяций взаимозаменяемость 166  
 — плотность 74  
 — численность 75, 77, 82, 83, 84, 106, 129, 131, 174  
 Популяция 33, 34, 36, 38, 56, 58, 61, 68—76, 83, 85, 89, 91, 92, 97, 98, 106, 107, 111, 117, 124, 129, 132, 137, 139, 142, 146, 150, 151, 152, 160, 162, 165, 166, 167, 173, 178  
 — видовая 64, 71, 73  
 — географическая 71, 98  
 — локальная 71, 72, 75, 126, 165  
 — местная 71, 72, 75  
 — панмиктическая 34, 165  
 — экологическая 71  
 — элементарная 70  
 Правила методического отбора 42  
 Правило Харди — Вайнберга 34—36  
 — Филатова 216, 219  
 — ниш 169  
 Преадаптация 279, 290  
 Признаки безотносительные 139  
 — полигенные 27  
 Принцип зародышевого сходства 194, 195, 196  
 — наследования благоприобретенных признаков 5  
 — наследования в соответствующем возрасте 196  
 — основателя 141  
 — специализации индивидуального развития 194, 201  
 — упражнения и неупражнения органов 5  
 Приспособление см. адаптация  
 — ошибочное 244  
 Приспособлений перекрест 245  
 Приспособленность абсолютная 56  
 — относительная 56, 97



— средняя 58, 59, 61  
 — гетерозиготы 60  
 Прогресс биологический 256—261, 263, 269  
 — морфофизиологический 257  
 — неограниченный 256  
 — ограниченный 256  
 Прогресса биологического критерия 257  
 Прокариоты 21, 28  
 Пролонгация 200  
 Пророческие группы 244  
 Психогенез 69  
 Психолармаркизм 287  
 Развитие историческое 9, 223  
 — мозаичное 208, 209  
 — прямое 189  
 — регуляторное 211  
 Развития канализация 112  
 Размножение дифференциальное 102  
 Раса 72, 79, 149, 158  
 Регресс биологический 258  
 Редукция 29, 203—205, 274  
 Резистентность 23, 76  
 Рекапитуляция 197, 198, 205, 206, 222  
 Репликация ДНК 173, 174  
 Репитация 199  
 РНК 10, 224  
 Рудиментация 203, 204  
 Сальтационизм 161, 179, 290  
 Селекционный дифференциал 66  
 Селекция 42—55  
 Селективное скрещивание 140  
 Сиб-селекция 51  
 Симбиоз 294  
 Системы интегрирующие 235  
 — скрещивания 140—141  
 Состязание 78, 95  
 Специализации перекрест 181, 245  
 Специализация 228, 265—269  
 Стабилизация эволюционная 264  
 Стадии дефинитивные 88, 207  
 — провизорные 88, 207  
 Стадийность онтогенеза 184—194  
 Стасигенез 256, 264  
 Стенобиотность 266  
 Субституция органов 231  
 Таксон 3, 92, 125, 127, 165, 176, 178, 223, 225, 236—256, 258, 272  
 Таксономия 72, 252  
 Таксономический ранг 255  
 Термоморфоз 20  
 Теломорфоз 265  
 Теория катастроф 283  
 — мутационной эволюции 290  
 — параллелизма 197  
 — прерывистого равновесия 161  
 — происхождения метаморфоза 194  
 Толерантность 76

Топкросс 53  
 Транзиции 21, 289  
 Трансверсии 24  
 Транскрипция 26, 35  
 Транслокация 21, 24  
 Трансляция 24  
 Транспозиция 21  
 Трансформизм 3  
 Факторы абиотические 14, 76, 89, 94  
 — биотические 76, 94  
 — мутагенные 23  
 Фен 24, 103  
 Фенокопия 14  
 Фенотип 11, 12, 21, 22, 27—31, 45, 55, 73, 78, 90, 102, 106, 105, 128, 185  
 Фетализация 205  
 Филогенез 176—179, 182, 184, 198—202, 217—222, 223, 230, 235, 236, 270, 271, 273  
 Филогенетический ряд 176, 179, 182  
 Филогенетическое предварение 244  
 Филум 241, 242, 246, 249, 265, 269  
 Филэмбриогенеза модусы 200—215, 219, 221  
 — теория 194  
 Фитоценоз 89  
 Форм предковых неспециализированность 223, 239  
 Формообразование 216—219, 222  
 Формообразования автономизация 217  
 — рационализация 219, 221  
 — эволюция 217  
 Формы переходные 3, 156, 254  
 Функций интенсификации 227  
 — компенсации 230  
 — множественное обеспечение 231  
 — разделение 225  
 — расширение 231  
 — смена 230  
 — уменьшение числа 26  
 Функция активная 223  
 — второстепенная 224  
 — главная 224  
 — пассивная 223  
 Хиатус 92, 155, 162, 164, 171  
 Хемоморфоз 20  
 Хромосомы 13, 21, 24, 33  
 Целесообразности органической абиотичность 135, 292  
 — относительность 135, 291, 292  
 Ценогенез 88, 198, 202, 207, 259  
 Численности динамики 57—58, 74—75, 83—84, 173  
 Эволюции главные направления 256, 260

- материал 13, 22, 38, 100, 123, 129, 175, 271, 293
- необратимость 223, 275, 276
- определение 9, 10
- специфика 10
- темпы 161, 236
- факторы (движущие силы) 172—175
- Эволюция адаптивная 97, 258
  - когерентная 280
  - некогерентная 280
  - доминантности 129
  - инадаптивная 244
  - квантовая 251, 255
  - коадаптивная 132
  - мозаичная 181, 208, 245
  - прогрессивная 96, 100, 125, 126, 128, 201, 259
  - рецессивности 129
  - сопряженная 266
  - филетическая 168, 169, 201, 250, 272
- Эврибионтность 77, 99, 100, 268
- Экология 100
- Экологические кризисы 277
- Экологическая ниша 69, 81, 98, 110, 166, 169, 173, 236, 237
- Экологическое вторжение 79, 99
- Эктогенез 284, 292
- Экотип 72
- Элиминации формы 86—92
- Элиминация 50, 80, 84, 86, 87, 89, 90, 91, 92, 94, 95, 106, 126
  - безусловная 108, 113
  - возрастная 87, 89, 90
  - групповая 92
  - избирательная 91, 92
  - индивидуальная 91, 96
  - массовая 91
  - неизбирательная 89, 90
  - сезонная 86, 87, 89
  - семейная 91, 92
  - случайная 90, 91
- Эмбриоадаптация 88, 192, 198
- Эмбриогенез 192
- Эмбрионизация 191—194, 303
- Эукариоты 21, 28, 38, 106, 173
- Эпистаз 27
- Яровизация 286

|                                                                                   |            |
|-----------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Введение. Предмет дарвинизма. Определение эволюции</b>                         | <b>3</b>   |
| <b>Раздел I. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ</b>                                                    |            |
| <b>Глава 1. Генетические основы эволюции</b>                                      | <b>11</b>  |
| Норма реакции                                                                     | 11         |
| Наследственная изменчивость как материал эволюции                                 | 20         |
| <b>Глава 2. Искусственный отбор</b>                                               | <b>40</b>  |
| Феноменологическое описание отбора                                                | 40         |
| Математическое описание отбора                                                    | 55         |
| <b>Глава 3. Экологические основы эволюции</b>                                     | <b>68</b>  |
| Популяция как элементарная единица эволюции                                       | 68         |
| Борьба за существование как процесс взаимодействия организмов с окружающей средой | 77         |
| Формы элиминации и формы борьбы за существование                                  | 86         |
| <b>Глава 4. Естественный отбор</b>                                                | <b>100</b> |
| Механизм действия естественного отбора                                            | 100        |
| Формы естественного отбора                                                        | 107        |
| Роль естественного отбора в эволюции                                              | 125        |
| Адаптация как результат действия естественного отбора                             | 132        |
| <b>Глава 5. Видообразование</b>                                                   | <b>136</b> |
| Изоляция и видообразование                                                        | 136        |
| Учение о виде                                                                     | 154        |
| <b>Глава 6. Соотношение микроэволюции и макроэволюции</b>                         | <b>172</b> |
| Факторы эволюции                                                                  | 172        |
| Микроэволюция и макроэволюция                                                     | 175        |
| <b>Раздел II. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ</b>                                                   |            |
| <b>Глава 7. Эволюция онтогенеза</b>                                               | <b>184</b> |
| Стадийность онтогенеза и эволюция стадий                                          | 184        |
| Теория филэмбриогенеза                                                            | 194        |
| Эволюция онтогенетических корреляций                                              | 208        |
| <b>Глава 8. Закономерности филогенеза</b>                                         | <b>223</b> |
| Функциональная дифференциация организма                                           | 223        |
| Координации (филетические корреляции)                                             | 232        |
| Типы филогенеза таксонов                                                          | 236        |
| Монофилия и полифилия происхождения надвидовых таксонов                           | 249        |
| <b>Глава 9. Главные направления эволюционного процесса</b>                        | <b>256</b> |
| Основные пути биологического прогресса                                            | 256        |
| О закономерном характере эволюции                                                 | 270        |

|                                                                 |     |
|-----------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Глава 10. Эволюция экосистем и темпы эволюции</b>            | 277 |
| <b>Раздел III. МЕТОДОЛОГИЯ ДАРВИНИЗМА</b>                       |     |
| <b>Глава 11. Дарвинизм — материалистическая теория эволюции</b> | 283 |
| Дарвинизм и антидарвинизм                                       | 283 |
| Биологическая эволюция как процесс диалектического развития     |     |
| <b>Заключение. Проблемы эволюционной теории</b>                 | 297 |
| <b>Литература</b>                                               | 308 |
| Именной указатель                                               | 310 |
| Предметный указатель                                            | 313 |

## УЧЕБНИК

*Алексей Сергеевич Северцов*

## ОСНОВЫ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Зав. редакцией *Н. М. Глазкова*. Редактор *Г. М. Полехова*. Переплет художника *В. Б. Гордона*. Художественный редактор *М. Ф. Евстафиева*. Технический редактор *Л. Р. Черемискина*. Корректоры *Л. А. Айдарбекова, Л. С. Ключкова*.

ИБ № 2746

Сдано в набор 28.07.86. Подписано в печать 25.02.87. Л-62068. Формат 60×90/16.  
Бумага типогр. № 1. Гарнитура литературная. Высокая печать. Усл. печ. л. 20,0.  
Уч.-изд. л. 23,31. Тираж 7340 экз. Заказ 439. Цена 1 р. 10 к. Изд. № 4321

Ордена «Знак Почета» издательство Московского университета.  
103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.  
Типография ордена «Знак Почета» издательства МГУ.  
119899, Москва, Ленинские горы