

А. С. СЕВЕРЦОВ

Направленность эволюции

*Издательство
Московского университета
1990*

Северцов А. С. Направленность эволюции. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 272 с.: ил. — ISSN 5—211—00917—7.

В монографии впервые в мировой биологической литературе проблема направленности эволюции рассмотрена не только на макро-, но и на микроэволюционном уровне. Выявлено своеобразие движущего отбора в зависимости от степени генетической детерминированности отбираемых признаков. Вскрыт механизм отбора на расширение нормы реакции. Подытожено развитие представлений о значении организации как фактора, направляющего эволюцию на уровне организма.

Для специалистов, занимающихся проблемами эволюции.

Рецензенты:

академик *Л. П. Татаринов*,
профессор *Г. М. Длусский*

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

Научное издание

Алексей Сергеевич СЕВЕРЦОВ

Зав. редакцией *Н. М. Глазкова*. Редактор *Г. М. Полехова*. Художественный редактор *Б. С. Вехтер*. Переплет художника *И. С. Клейнарда*. Технические редакторы *В. В. Макарова*, *Г. Д. Колоскова*. Корректоры *Л. А. Айдарбекова*, *Г. В. Сибирцева*.

ИБ № 3729

Сдано в набор 07.08.89.	Подписано в печать 08.08.90.	Формат 60×90/16
Бумага тип. № 2	Гарнитура литературная.	Высокая печать.
Уч.-изд. л. 20,7	Тираж 2550 экз.	Заказ 151
		Изд. № 885
		Усл. печ. л. 17,0
		Цена 2 р. 80 к.

Ордена «Знак Почета» издательство Московского университета.

103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.

Типография ордена «Знак Почета» изд-ва МГУ. 119899, Москва, Ленинские горы

С $\frac{1903000000-101}{077(02)-90}$ 140—90

ISBN 5—211—00917—7

© Издательство
Московского университета,
1990

В процессе возникновения жизни одновременно и в тесной связи друг с другом сформировались по меньшей мере три уровня организации: онтогенетический (индивидуальный, организменный), популяционно-видовой и биогеоценотический. А. И. Опарин (1976, 1977; Опарин, Гладилин, 1980а, б) справедливо отмечал, что важнейшим условием существования предбиологических форм, таких как коацерваты, микросферы и им подобные структуры, была фазовая обособленность от окружающей среды, т. е. существование «особей». Условием сохранения и дальнейшей эволюции этих особей на предбиологических и ранних биологических этапах развития жизни была их множественность — наиболее простой способ сохранения данной организации во времени, несмотря на уничтожение части «особей» всевозможными внешними воздействиями. Множественность сходных структур в сочетании с гибелью части этих структур обусловили возникновение механизма эволюции — отбора наследственных (т. е. сохраняющихся в поколениях) уклонений независимо от механизма возникновения и сохранения этих уклонений.

Таким образом, возникающая как следствие слабой резистентности предбиологических структур к внешним воздействиям (вплоть до их механического дробления от сотрясаний или дробления по достижении некоего критического объема) их множественность привела к формированию «популяций» данного вида про- или протобионтов. Популяции подобных особей могли сохраниться лишь в условиях, обеспечивавших их существование. Система популяция — среда представляет собой простейший биогеоценоз, на основе которого могли формироваться все более сложные и разнообразные экологические системы и, в конечном итоге, биосфера.

Все три уровня организации эволюционировали совместно и параллельно: эволюция организации особей — следствие отбора, действующего в популяциях, а эволюционные изменения состава биогеоценозов — результат преобразований входящих в его состав популяций.

Ранние этапы усложнения организации на организменном и биогеоценотическом уровнях удачно выделены Г. А. Заварзиным (1974, 1987). Для особи — прокариотный, эукариотный и тканевый уровни организации. Для экосистем — возникновения авто-

трофов-продуцентов и гетеротрофов-консументов. Для популяционно-видового уровня основными этапами стали, видимо, возникновение механизмов наследственности, затем рекомбинации и полового размножения. В фанерозое происходили не менее крупные преобразования каждого уровня, но благодаря лучшей изученности конкретных путей эволюции они представляются не столь дискретными.

Наши знания о закономерностях эволюции каждого из трех уровней организации неравномерны. Закономерности эволюции экосистем почти не изучены (Камшилов, 1974, гл. 3), хотя в настоящее время накапливаются очень интересные сведения по их истории (Динесман, 1968; Жерихин, 1978, 1980, 1987). Как известно, наиболее глубоко изучены движущие силы (факторы) эволюции, действующие на популяционно-видовом уровне. Этому во многом способствовали два момента: возможность экспериментального изучения на модельных популяциях и то, что теория факторов эволюции была сразу сформулирована Ч. Дарвином как единое целое. Однако о закономерностях исторического развития структуры популяций, напротив, известно очень мало. Можно указать лишь отдельные, во многом еще гипотетические обобщения, касающиеся филогенеза поведенческих отношений в группировках высших животных (Рогинский, 1977; Шилов, 1977), а также биохимических отношений низших форм жизни (Гусев, Гохлернер, 1980). Пути исторического развития на организменном уровне благодаря наличию палеонтологических данных и огромному опыту, накопленному биологией в области реконструкции филогенеза, изучены несравненно лучше. Можно сказать, что сформулированная Э. Геккелем в 1866 г. грандиозная задача реконструкции путей исторического развития жизни на земле в довольно удовлетворительном виде выполнена по меньшей мере для тканевого уровня организации, т. е. для многоклеточных животных и высших растений (Заварзин, 1987).

Сказанное, однако не означает, что филогенетика (в значении, приданном этому понятию В. Н. Беклемишевым, 1964а, б) исчерпала себя. Напротив, чем шире развиваются такие области биологии, как эволюционная биохимия, эволюционная физиология, эволюционная гистология и т. п., тем важнее изучение филогенеза, дающее основу для анализа эволюционных преобразований на молекулярном, внутриклеточном и других глубоких уровнях организации особи. Но реконструкции филогенеза конкретных таксонов часто сами являются результатами сложных теоретических построений. Поэтому закономерности филогенеза, которые представляют собой результат обобщения данных по филогенезу конкретных таксонов, изучены существенно хуже, чем факторы эволюции, и данные, позволяющие продвинуться вперед в этом направлении, накапливаются очень медленно. Отсутствие возможности экспериментальной проверки делает закономерности филогенеза одним из наиболее сложных и наиболее полемичных разделов.

Тема данной книги — вопрос о направленности эволюции. Подобный подход обусловлен главным образом двумя причинами: 1. О направленности эволюции, в рамках дарвинистического подхода к ее движущим силам, слишком часто говорят как о проблеме решенной. При этом ссылаются на направляющее действие естественного отбора и канализированность филогенеза, трактуемую иногда (Сутт, 1975, 1977) наряду с онтогенезом в качестве телеономического процесса, направленного на повышение приспособленности. Подобное суждение слишком общее. Постоянно накапливаются новые данные о механизмах и микроэволюции и макроэволюции, а в последние годы и эволюции экосистем, требующие конкретизации и перестройки существующих представлений. 2. Многие сторонники антидарвинистических теорий эволюции, и в первую очередь последователи любых оттенков номогенеза (Бляхер, 1962, 1976), в меньшей степени нейтрализма, напротив, критикуют дарвинизм за отрицание закономерности эволюционного процесса (Burton, Place, 1986, Mosburger, 1985; Stebbins Ayala, 1985; Szarsky, 1986; Turner, 1986). Эта критика может быть опровергнута лишь объективным анализом проблемы направленности. Поэтому обсуждение проблемы направленности эволюции, а тем самым и ее закономерности, остается актуальным, несмотря на то что в той или иной степени ее затрагивают практически все эволюционисты. Данная работа претендует лишь на то, что этот аспект рассмотрения эволюции поставлен в ней во главу угла, а рассмотрение отнесено к каждому из трех вышеупомянутых уровней эволюционного процесса.

Направленность (канализированность) процессов филогенеза, по-видимому, общепризнана. Она тесно связана с представлением о закономерности этого процесса (Гиляров, 1970б, 1975; Северцов, 1939; Татаринов, 1976, 1977; Шмальгаузен, 1969; и др.). Под закономерностью филогенеза подразумеваются в основном три его свойства: изменение организации в ряду поколений, преемственность этих изменений, прослеживаемая даже по отдельным признакам в очень неполных рядах форм, и направленность процессов преобразования организации.

Нетрудно заметить, что если бы отсутствовало любое из трех указанных свойств филогенеза, то невозможно было бы установить само существование этого процесса. Действительно, если нет изменения организации, нельзя утверждать, что процесс идет. При отсутствии преемственности этих изменений нельзя говорить об изменении организации как поступательном процессе. Наконец, если бы филогенез не был бы направленным процессом, то он представлялся бы хаосом форм, преемственность изменений организации которых едва ли можно было бы установить. Под направленностью филогенеза обычно понимают осуществление единственного или немногих из нескольких действительно возникавших или теоретически мыслимых направлений развития исходного таксона (Гиляров, 1970а, б, 1975). Таким образом, указанные характеристики, по-видимому, на самом деле являются важнейшими

свойствами филогенеза. Можно сказать, что объяснение этих свойств филогенеза на внутриорганизменных, онтогенетическом и таксономическом уровнях составляет львиную долю того, что А. Н. Северцов (1939) назвал «морфологическими закономерностями эволюции», И. И. Шмальгаузен (1969) — «закономерностями эволюционной морфологии». Возникают эти закономерности, однако, не сами по себе, а, как и сам процесс филогенеза, вследствие действия факторов эволюции на популяционном уровне.

Направленность эволюции на популяционно-видовом уровне изучена гораздо слабее, чем на онтогенетическом, что, вероятно, обусловлено следующим: представление о направляющем действии отбора для сторонников синтетической теории эволюции давно стало триумфом, а противники селекционизма не рассматривают популяцию как единичную эволюции. Между тем вопрос о направленности микроэволюции отнюдь не прост. Существование стабилизирующего отбора заставляет признать, что изменение организации, а тем самым и направленность этих изменений, далеко не непременное свойство эволюции. Дальнейшее развитие теории отбора скорее подтвердило это представление. Если не касаться реорганизации генома и морфогенеза, нормализующий стабилизирующий отбор, сохраняя адаптивность организации, по определению сохраняет и ее неизменность. Это заставляет специально рассматривать вопрос о направленности микроэволюции, тем более что вопреки синтетической теории эволюции классический дарвинизм рассматривает в качестве направляющего фактора эволюции не отбор, а борьбу за существование (Северцов, 1981а; Шмальгаузен, 1969).

Наконец, как отмечено выше, мы очень мало знаем об эволюции экосистем, еще меньше — о направленности эволюции этого уровня. Тем не менее из общих соображений теории систем и из известных закономерностей филогенеза следует, что этот уровень организации, во всяком случае в значительной степени, определяет конкретные направления эволюции популяций, а тем самым и филогенеза. Таким образом, сама неравномерность изученности проблемы направленности эволюции делает обсуждение ее правомерным.

В данной работе практически не затронут один из важнейших аспектов рассмотрения эволюции: эволюция индивидуального развития и ее влияние на эволюцию как направленный процесс. Автор сознает, что отказ от онтогенетического подхода существенно упрощает реальную ситуацию и обедняет работу. Однако эволюция онтогенеза представляет собой достаточно сложный раздел теории эволюции и включение его в эту книгу нецелесообразно как из-за слабой разработанности ряда проблем эволюции онтогенеза (Воппег, 1987), так и из-за опасения, что использование онтогенетического подхода на современном уровне наших знаний скорее затуманит, чем прояснит картину.

Бурное развитие молекулярной биологии породило вполне естественное стремление к изучению эволюции на молекулярном

уровне. Некоторые результаты этого изучения, например построение филогенетических схем на основе изучения аминокислотных замен в белковых молекулах путем накопления нейтральных мутаций, получили широкую известность. Многие же другие подходы наталкиваются на существенные затруднения, обусловленные сложностью функциональной интерпретации перестроек генома (например, «эгоистическая» ДНК) и невозможностью на современном уровне знаний связать наблюдаемые перестройки с онтогенезом. Попытки установить прямую связь между положением и составом нуклеотидных последовательностей и эпигеномными процессами онтогенеза едва ли оправданы (Белоусов, 1987; Иванов, 1987; и др.). Однако исследования в этом направлении идут очень интенсивно, и можно надеяться, что через какое-то время мы будем больше знать о механизмах эволюции онтогенеза, а отсюда — о влиянии этих механизмов на направленность эволюции.

Наконец, в данной работе не использованы математические подходы, получившие довольно широкое развитие при описании микроэволюции, молекулярной эволюции и ряда других аспектов эволюционных исследований. Представляется, однако, что большинство математических моделей основано на достаточно произвольных допущениях, а потому они не могут претендовать на роль независимого доказательства или проверки вербальных построений (Шаталин, 1987), тогда как сами вербальные описания в силу большей гибкости меньше вводят читателя в заблуждение относительно их доказательности. В связи с этим следует напомнить высказывание Томаса Гексли: «Математика — жернов, что под него засыпано, то он и перемелет, из лебеды не получить пшеничной муки». Эту мысль знаменитого сподвижника Ч. Дарвина неоднократно повторял один из крупнейших отечественных математиков-прикладников — академик А. Н. Крылов (Мои воспоминания, 1943, с. 148).

НАПРАВЛЕННОСТЬ МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Представление о том, что эволюция происходит посредством естественного отбора наследственных изменений и наименьшей (элементарной) эволюционирующей единицей является популяция, практически общепринято. Лишь немногие авторы ставят под сомнение или отрицают действенность естественного отбора как движущей силы эволюции, причем причиной подобного отрицания обычно являются общие философского плана соображения (Корочкин, 1985; Любищев, 1975; Оно, 1973; Но et al., 1986; Monod, 1970; и др.).

Общепринято и мнение, что отбор не только движущий, но и направляющий фактор эволюции. Правда, оно не точно. Отбор — не направляющий, а направленный фактор эволюции. Направленность отбора на выработку (или сохранение) тех или иных адаптаций задается условиями борьбы за существование, т. е. экологическими взаимодействиями особей данного вида как с внутривидовыми факторами, так и с факторами, внешними по отношению к популяции. Иными словами, именно эти взаимодействия делают естественный отбор векторной характеристикой. Точкой приложения вектора отбора является признак, по которому он идет (в борьбе за существование участвуют фенотипы), условия борьбы за существование определяют направление вектора отбора, а ее напряженность — его величину.

То, что естественный отбор приводит к направленному изменению какого-либо признака, происходящему посредством направленного преобразования генетического определения этого признака по мере его эволюции и направленного преобразования генофонда популяции, представляет собой верную, но, по-видимому, очень удаленную от реальности схему. На организмы данной популяции действует весьма сложный комплекс экологических факторов, что заставляет предполагать одновременное существование сложной системы векторов отбора. Организм представляет собой целостную систему, и отбор по любому признаку, даже более или менее дискретному, неизбежно приводит к коррелятивным перестройкам других признаков. Поэтому проблема направленности преобразования популяции под действием отбора далека от своего решения, а настоящая глава представляет собой, по-видимому, первую попытку проанализировать вопрос о направленности

эволюции с учетом множественности ответов фенотипа на отбор и множественности векторов отбора.

1.1.

ПОПУЛЯЦИЯ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ВЕКТОРА ОТБОРА, ИДУЩЕГО ПО СТАБИЛЬНЫМ ПРИЗНАКАМ ФЕНОТИПА

Общепринято представление, что важнейшим ограничением числа возможных направлений преобразований организации в ходе эволюции является само действие отбора как дифференциального сохранения (переживания) и размножения более приспособленных особей и их группировок. Популяции диких видов всегда находятся под действием факторов эволюции, поэтому абсолютная приспособленность, характеризующая численностью, не должна монотонно убывать в ряду поколений. В противном случае популяция вымрет.

С другой стороны, один и тот же уровень относительной приспособленности (адаптивной ценности) может достигаться разными способами. Принимая балансовую гипотезу генотипической изменчивости (Левонтин, 1978; Dobzhansky, 1951, 1970), приходится признать, что в любом поколении любой популяции нет двух генотипически (и фенотипически) идентичных особей. К тем же результатам приводит и признание неоклассической гипотезы. Однако популяция — это множество особей, обладающих практически одинаковой относительной приспособленностью, о чем свидетельствует сам факт их существования (Мина, 1986). Достаточный для выживания и размножения уровень приспособленности особей в популяции достигается множеством различных комбинаций генов. Это приводит к тому, что даже при искусственном отборе, идущем в строго заданном направлении по определенному признаку, отбору подвергаются разные признаки и разные их сочетания (Walter, 1984), что в естественных условиях может привести к дивергенции популяций даже при совпадении в них направлений отбора.

Аналогично множественность адаптивных реакций на одни и те же условия среды проявляется при сравнении изолированных популяций одного вида, оказавшихся в сходных условиях. Так, на о-ве Оаху (Гавайские острова) существует около 25 видов наземных улиток рода *Acanthinella*. Каждый вид обитает в отдельной долине, изолированной от соседних долин скальными гребнями, практически непреодолимыми для влаголюбивых улиток (Gulick, 1905). Условия в долинах на относительно небольшом тропическом острове очень сходны, и можно считать, что достигшая видового уровня дивергенция популяций была обусловлена главным образом не разными условиями борьбы за существование в разных популяциях, а тем, что при сходных условиях в изоли-

рованных популяциях отбору подвергались качественно разные наследственные уклонения, одинаково обеспечивавшие приспособленность тех популяций, в которых они возникли. Направленность, векторизованность естественного отбора определяется условиями борьбы за существование. Характер взаимодействия особей с окружающей их средой определяет судьбу этих особей и вклад каждой из них в генофонд следующего поколения.

Таким образом, само направление отбора, а отсюда и направление эволюции популяций в каждом конкретном случае, задается двумя условиями: внешней средой (условиями борьбы за существование) и наличной в данной популяции изменчивостью — ее генетической структурой (Goodnight, 1985; Leslie, 1986; Lüschenegger et al., 1985). М. В. Мина (1986) еще раз обратил внимание на такой фактор, направляющий эволюцию, как канализированность изменчивости. Действительно, сходство генотипов и типов морфогенеза особей систематически близких групп определяет сходство варьирования их фенотипического облика часто по очень сложным и интегральным признакам. Указанным автором собрано значительное число фактов, подтверждающих это положение.

Неопределенность в возникновении того или иного направления отбора не противоречит представлению о направленности преобразования популяций. Однажды возникнув, вектор движущего отбора сохраняется до тех пор, пока не будет достигнута максимально возможная приспособленность по отношению к условиям среды и всем другим признакам фенотипа или пока изменение экологической ситуации не приведет к изменению направления отбора. Как только возникает признак, повышающий относительную приспособленность имеющих его особей, он начинает распространяться в популяции. По мере увеличения доли особей, обладающих этим признаком, его селективная ценность будет падать. Тогда преимущество будут получать те особи, у которых данный признак будет усиливаться (накапливающий эффект отбора), и признак будет развиваться до тех пор, пока его развитие не придет в противоречие с адаптивностью других признаков фенотипа. Иными словами, направление отбора по признаку будет сохраняться до достижения той степени развития, которая возможна на данной организационной основе и в данной экологической ситуации, или до изменения условий борьбы за существование, затрагивающих данный признак. Продолжительность отбора в данном направлении может варьировать в очень широких пределах: от продолжительности в одно поколение до сотен тысяч поколений, сменяющих друг друга в течение миллионов лет. Последнее характерно для ортоселекции (Plate, 1913). Таков отбор на уменьшение числа пальцев у Equidae, на развитие вооружения головы цератопсов, на увеличение размеров тела титанотериев и т.д. Ортоселекцию часто рассматривают как важнейшую, если не единственную причину возникновения филогенетических рядов.

На генотип стабилизирующий отбор действует так же, как и движущий, частично совпадает с движущим и его действие на фенотип. Эволюция процессов онтогенеза, выражающаяся в его рационализации и автономизации, ведущая к накоплению коррелирующей общей значимости (Шмальгаузен, 1938), может идти столь же медленно и долго, как эволюция функциональных признаков фенотипа при ортоселекции. Естественно, изменений тех функциональных фенотипических признаков, по которым идет стабилизирующий отбор, не происходит. Поэтому в применении к ним бессмысленно говорить и о направленности. Сокращая изменчивость по признаку, стабилизирующий отбор не меняет сам признак (Имашева и др., 1986).

Однако стабилизирующий отбор, возможно, имеет и еще одно проявление, определяющее направленность эволюции. Показано, что нейтральные мутации, определяющие замены аминокислотных остатков в полипептидных цепях, происходят тем чаще, чем менее важен в функциональном отношении данный участок гена. Так, в псевдогенах различные замены накапливаются быстрее всего, тогда как гистоны НУ практически не менялись в течение всей эволюции животных (Жарких, 1985). Это позволяет предположить, что стабилизирующий отбор, охраняя функционально значимые структуры, а тем самым и консервативные последовательности нуклеотидов, связанные с подобными белками, действительно допускает накопление лишь нейтральных замен. Представляется вероятным, что вся нейтральная, т. е. «недарвиновская», эволюция представляет собой, так сказать, тень, отбрасываемую адаптивной эволюцией всех уровней организации на структуру биологических макромолекул. Адаптивная эволюция идет на основе мутаций, влияющих на приспособленность и проявляющихся в фенотипе (Гершензон, 1985).

Поскольку отбор в популяциях идет по фенотипам, он приводит не только к дифференциальному выживанию и размножению наиболее адаптированных особей, а тем самым к передаче их генотипических особенностей следующему поколению, но и к направленному, совпадающему с направлением отбора комбинированию генов. В случае панмиксии скрещивание особей в любом данном поколении популяции можно считать случайным. Однако эти случайно скрещивающиеся особи уже прошли естественный отбор, т. е. не несут проявляющихся в фенотипе наследственных особенностей, существенно снижающих их относительную приспособленность. Геномы подобных особей комбинируются и, следовательно, в череде поколений адаптивных комбинаций генов должны накапливаться. По мере отбора в данном направлении адаптивные комбинации генов будут не только чаще сохраняться, но и чаще возникать: комбинирование генов будет направленным. Так, повышение частоты возникновения фенотипа *crosveinless* по мере отбора этого морфоза послужило С. Уоддингтону (Waddington, 1957) индикатором успешности «генетической ассимиляции».

Возможности направленного комбинирования под действием отбора не безграничны. Они зависят от численности популяции, полигенности отбираемого признака и интенсивности отбора. При исчерпании изменчивости по признаку подобный результат получен во многих экспериментах (Фолкнер, 1985), отбор в данном направлении становится неэффективным. Экстраполируя подобные экспериментальные случаи на эволюцию естественных популяций, можно предполагать, что невозможность ответа на отбор из-за исчерпания резерва изменчивости по признаку должна приводить либо к вымиранию популяции, либо к возникновению иного направления отбора, компенсирующего невозможность эффективного отбора в первоначальном направлении (см. 1.3).

Представление о направленном комбинировании генов в череде поколений панмиктической популяции близко соприкасается с концепцией селективного скрещивания, а также с вопросом о влиянии систем скрещивания на направленность эволюции популяций. Селективное скрещивание представляет собой синоним полового отбора (Гриценко и др., 1983). Поэтому при селективном скрещивании сохраняет свое значение все вышесказанное о направленности эволюции под действием движущего отбора. Но поскольку селективное скрещивание связано с устранением от размножения, а не с гибелью особей, отличающихся более низкой конкурентоспособностью, оно может приводить к осуществлению более чем одной стратегии адаптации, т. е. к возникновению полиморфизма. Одна из подобных стратегий может быть связана с дальнейшим повышением половой активности, усилением конкуренции за самку, занятием более высокого положения в иерархии, развитием турнирного оружия и т.п. Вторая — с устранением от поединков за самку и тем самым с экономией энергии (Gadgil, 1972). Наличие подобного полиморфизма в поведении петухов домашних кур продемонстрировано Л. З. Кайдановым (1966).

Положительное асортативное скрещивание ведет к тому же результату, что и селективное скрещивание, — к направленному преобразованию популяции. Согласно Р. Фишеру (Fisher, 1918), гомогамия ведет к гомозиготизации популяций. Иными словами, при совпадении направления отбора и положительного асортативного скрещивания должно ускоряться преобразование популяции в направлении отбора и быстрее исчерпываться резерв ее изменчивости в этом направлении. Само по себе гомомное скрещивание может быть обусловлено различными причинами (Гриценко и др., 1983). Наиболее очевидны случаи соответствия размеров спаривающихся особей у насекомых (Малоземов, 1970; Соломатин и др., 1976, 1977). Обычно гомогамия сопряжена с этологической изоляцией, часто обусловленной предварительной дивергенцией пространственно изолированных популяций (Dobzhansky, Koller, 1938; Kurokawa, 1963; Santibanez, 1960). В этом случае положительное асортативное скрещивание способствует дивергенции популяций и сохранению направления эволюции каждой из них.

Столь же сходно с селективным и отрицательное асортативное скрещивание (Ли, 1978). Возможно, гетерогамия поддерживается селективным преимуществом гетерозигот (Dobzhansky et al., 1963). Накапливая и поддерживая гетерозиготность, отрицательное асортативное скрещивание увеличивает резерв изменчивости. Так, гетерономные скрещивания способствуют распространению генов меланизма в популяциях чешуекрылых, обитающих в условиях, где этот признак имеет селективное значение (Kettlewell, 1956; Sheppard, Cook, 1962).

Инбридинг в отличие от положительного асортативного скрещивания ведет к повышению гомозиготности генотипов в целом, а не отдельных генов. Тем самым инбридинг в еще большей степени способствует выщеплению рецессивных гомозигот и снижению гетерозиготности популяций. Следствием этого является фиксация аллелей. Инбридинг часто обусловлен поведенческими механизмами — хомингом, гнездовым консерватизмом, преимущественным участием в скрещивании особей, занимающих высшие ступени поведенческой иерархии, и т. п. В этом инбридинг опять же близок к селективному скрещиванию. При преимущественном размножении доминирующих особей он, несомненно, способствует ускорению преобразования популяций.

Таким образом, анализ отличающихся от панмиксии систем скрещиваний не меняет существующих представлений о механизме направленного изменения популяций под действием отбора. Та или иная система скрещивания, влияя на частоты генов и генотипов, определяющих отбираемые признаки, может ускорять или замедлять преобразования популяций под действием отбора, но не может изменить его направление. Следовательно, анализ направленности эволюции популяций на фенотипическом уровне достаточен для эффективного обсуждения этой проблемы. При умеренных темпах эволюции изменчивости для осуществления данного ее направления в любой популяции достаточно.

Т. Добжанским (Dobzhansky, 1951, 1970) было сформулировано представление о балансирующем (уравновешивающем) отборе, ответственном за формирование и поддержание генетического полиморфизма естественных популяций. Сам. Т. Добжанский отнес к балансирующему отбору дизруптивный (по терминологии Добжанского (1970) — гетерогенизирующий) отбор и отбор на гетерозиготность. Позднее в этой форме отбора стали различать еще частотно-зависимый и плотностно-зависимый отборы. Дизруптивный отбор, т. е. тот случай, когда на популяцию действуют два или более разнонаправленных вектора отбора, разрывающих ее, был отнесен к балансирующему на том основании, что в большинстве случаев дизруптивный отбор не приводит к подразделению исходной популяции на две или более дочерних. Действительно, если подобный отбор идет по признакам, не связанным с размножением, он не способен создать изоляцию между «разрываемыми» группировками. В результате формируется не система обособленных дивергирующих популяций, а система сбалансирован-

ного полиморфизма. Несмотря на ряд попыток доказать эффективность дизрупции (Higuet, 1986; Thoday, Voam, 1959; Thoday, Gibson, 1962 и др.), результаты подобных экспериментов оказались невоспроизводимыми (Scharloo, 1971). Примером полиморфизма, определяемого дизруптивным отбором, может служить мимикрия у *Papilio dardanus* (Шеппард, 1970). Самцы этих бабочек не мимикрируют на всем протяжении ареала вида, а самки мимикрируют под наиболее распространенные в данной местности, поедаемые птицами модели, главным образом бабочек сем. *Danaiidae*. Поскольку в разных частях ареала доминируют разные *Danaiidae*, дизруптивный отбор несомненен. Однако все миметические формы между собой свободно скрещиваются и расщепляются во втором поколении согласно менделеевским законам, а вид остается единым, хотя и полиморфным. Другим примером полиморфизма, вызываемого дизруптивным отбором, может служить известная работа В. Шарлоо (Scharloo, 1964), получившего при дизруптивном отборе по длине четвертой крыловой жилки у дрозофилы увеличение общей дисперсии по сравнению с контролем приблизительно в 3,3 раза и аддитивной генетической дисперсии почти в 5 раз.

Если же дизруптивный отбор идет по признакам, связанным с размножением, т. е. усиливает (или формирует) изоляцию внутри структурированной популяции или между соседними популяциями, он может приводить к дивергенции и к направленным преобразованиям организации. Так, отбор на этологическую изоляцию *Drosophila pseudoobscura* и *D. persimilis* приводил к резкому сокращению частоты скрещиваний между этими очень близкими видами (Коортман, 1950). Классическим примером подобной изоляции является возникновение четырех рас в горных популяциях большого погремка, связанной с хронологической изоляцией, обусловленной сенокосением, и засорением погремком посевов ржи (Цингер, 1928).

Представление об отборе на гетерозиготность основано на наблюдении, что сверхдоминирование (однолокусный гетерозис) дает столь существенное увеличение относительной приспособленности гетерозигот по сравнению с гомозиготами, что существует постоянный отбор в пользу гетерозигот. Одним из наиболее известных и неопровержимых его доказательств служит серповидноклеточная анемия у человека, при которой гетерозиготы по этому гену имеют селективное преимущество перед обеими гомозиготами. Т. Добжанским с сотрудниками был выявлен ряд случаев моногенного гетерозиса по инверсиям в естественных популяциях ряда видов дрозофилы (Dobzhansky, 1970). Современное представление о балансирующем отборе, по сути дела, сводится к отбору на гетерозиготность (Левонтин, 1978). К повышению гетерозиготности, связанному, возможно, с селективным преимуществом гетерозигот, приводит гетерономное скрещивание (Averats, Richardson, 1974). Важнейший результат отбора на гетерозиготность — повышение изменчивости, но не направленное преобразо-

вание фенотипов. На основе концепции балансирующего отбора сформировались представления о частотно- и плотностно-зависимом отборе. К этим концепциям близко примыкает циклический отбор, описанный на примере *Adalia bipunctata* (Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966).

Частотно-зависимый отбор также имеет циклический характер. При таком отборе более редкая форма имеет селективное преимущество перед чаще встречающейся. По мере нарастания концентрации редкого по скрещиванию партнера его селективное преимущество утрачивается, но повышается селективное преимущество альтернативного варианта, становящегося редким. Это показано в многочисленных опытах по скрещиванию разных линий дрозофилы и других насекомых (Ayala, Campbell, 1974; Ehrman et al., 1965, 1973; Leonard et al., 1974; Petit, 1971, 1976; Spiess, Langer, 1961; Spiess, Spiess, 1967 и др.). В ряде случаев частотно-зависимый отбор связан с пищевыми предпочтениями. Так, согласно Г. Д. Полякову (1961), у карпов при ухудшении условий питания модальные классы оказываются в худших условиях, чем крайние, питающиеся не типичным для данной популяции кормом.

Плотностно-зависимый отбор детально исследован Ф. Н. Севемским (1979) на дубовой листовертке. С увеличением численности этого вида паразиты-наездники поражают главным образом более крупные куколки листоверток, при спаде численности — куколки любых размеров.

Краткое изложение теории балансирующего отбора (Левонтин, 1978; Dobzhansky, 1970) показывает, что относительно этой формы отбора нельзя говорить о направленности эволюции в общепринятом значении этого выражения. Направленного преобразования организации, даже в виде направленного преобразования процессов онтогенеза, свойственного стабилизирующему отбору, при балансирующем отборе не происходит. Он создает полиморфизм и поддерживает (или увеличивает) приспособленность популяций. Только в этом смысле — повышение приспособленности — и можно говорить о направленности балансирующего отбора.

Следует, однако, оговориться, что А. Г. Креславский (1987) высказал гипотезу, согласно которой балансирующий отбор может приводить к направленным преобразованиям организации. Это предположение основано на доказанной Д. С. Фолконером (1985) асимметрии ответа на отбор: отбор в плюс- и минус-направлениях (направленный и на усиление и на ослабление одного и того же признака) происходит на разной генетической основе, т. е. приводит к комбинированию разных генов. Поскольку изменения направления отбора при частотно- и плотностно-зависимом отборе можно рассматривать как плюс- и минус-направления отбора по данному признаку, последовательно сменяющие друг друга во времени, можно предполагать, что каждое из них способно привести к направленному преобразованию организации или хотя бы ее генотипической основы, а не только к полиморфизму. Иными словами, случаи циклических изменений направления отбора,

возможно, могут быть сведены к простейшему случаю направленного комбинирования генов под действием движущего отбора. Это предположение нуждается в экспериментальной проверке и изучении ограничений, накладываемых организацией отбираемых признаков, структурой популяции и структурой среды на подобные эволюционные изменения. Возникновение полиморфизма в подобных ситуациях показано, но возникновению направленных преобразований признаков в плюс- и минус-направлениях, видимо, будет противодействовать единство генофонда популяций, а главное, целостность функциональных признаков, которая нарушится при отборе, идущем в разных направлениях по одному и тому же признаку.

1.2.

ПОПУЛЯЦИЯ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ВЕКТОРА ОТБОРА, ИДУЩЕГО ПО ПЛАСТИЧНЫМ ПРИЗНАКАМ ФЕНОТИПА

Все предыдущее изложение вопросов направленности микроэволюции велось при трех существенных упрощениях: 1) признаки, по которым идет отбор, предполагаются стабильными, лишенными изменений в пределах нормы реакции, точнее, не имеющими таковой; 2) на признак действует лишь один вектор отбора; 3) признаки не взаимодействуют между собой. Между тем пространство адаптации популяции многомерно. В каждый момент оно определяется всеми параметрами экологической ситуации, действующей на всю организацию особи, т. е. на все ее прямо или опосредованно взаимодействующие со средой признаки, которые в свою очередь прямо или косвенно связаны между собой (организм целостен), а также на связи между особями данной популяции.

Большая часть условий внешней среды, в которых существуют популяции любого дикого вида, испытывает колебания, причем эти колебания по многим параметрам не закономерны и во времени и в пространстве. Это относится к абиотическим (микроклимату, химизму среды и т. п.) и в большей степени к биотическим факторам. Поэтому особи любого вида вынуждены адаптироваться не к конкретным значениям того или иного внешнего воздействия, а к некоторому диапазону его изменений. Это общеизвестное положение применимо не только к отдельной особи, но и к популяции в целом. В зависимости от типа онтогенеза, с которым связан характер генетического определения признаков (Шмальгаузен, 1968 а), можно выделить два полярных способа адаптации популяций к незакономерным изменениям среды: полиморфизм генотипически детерминированных признаков (Гриценко и др., 1983; Левонтин, 1978) и модификационный полиморфизм (Шмальгаузен, 1968 а, 1982). Оба способа адаптации связаны непрерывным

рядом переходов, причем промежуточными членами этого ряда являются полигенные признаки и эпигеномные со стабильным фенотипическим выражением. Различие с точки зрения адаптации между крайними членами ряда заключается преимущественно в том, что в случае сбалансированного полиморфизма генофонд популяции подстраивается к изменениям среды как целое, платя за адаптацию гибелью особей, обладающих пониженной в данных условиях жизнеспособностью. При адаптации через изменения в пределах нормы реакции приспособление достигается за счет онтогенетических, физиологических и поведенческих реакций индивидуумов, причем плата за адаптацию выражается в гибели (или устранении от размножения) особей, недостаточно толерантных к данному воздействию. Согласно И. И. Шмальгаузену (1968а), в этих условиях плата за эволюцию может быть существенно меньшей, а адаптация более быстрой. Поскольку возникновение каждого из указанных способов обусловлено многими причинами, а большая или меньшая их адаптивность определяется конкретной экологической ситуацией, оценить, какой из способов адаптации лучше, не представляется возможным. Надо, однако, отметить, что большая часть приспособлений любых эукариотических организмов к меняющимся условиям среды достигается за счет онтогенетических, физиологических и поведенческих реакций, т. е. пластичных (лабильных, по терминологии Шмальгаузена, 1968а, 1982) признаков фенотипа, обладающих более или менее широкой нормой реакции.

Если не считать Ламарка и ламаркистов, то первым, кто обратил внимание на индивидуальную адаптацию организмов в процессе эволюции, был, вероятно, Болдуин (цит. по Майр, 1968), введший принцип генокопирования. Основной вклад в изучение механизмов эволюции подобных признаков внесли И. И. Шмальгаузен (1968а, 1982) и С. Уоддингтон (Waddington, 1957). С. Уоддингтону принадлежит экспериментальное доказательство генокопирования. При отборе по температурному морфозу — разрыву поперечной жилки крыла у дрозофилы (фенотип Crossveinless) было получено увеличение частоты его возникновения с повышением температуры и появление этого фенотипа в случае нормальной температуры.

И. И. Шмальгаузен разработал теорию формирования адаптивных модификаций и эволюции форм с пластичными признаками фенотипа. При этом он рассматривал три основных случая направленной эволюции организмов, способных к адаптивным модификациям: лабильный организм в однородно меняющейся среде, лабильный организм в разнородно меняющейся среде и стабилизацию новой адаптивной нормы. Эволюция пластичных признаков фенотипа в однородно меняющейся среде при движущей форме отбора (первый случай) отличается от эволюции стабильных признаков тем, что элиминируются не только неблагоприятные наследственные уклонения, но и те адаптивные модификации, которые возникли в ответ на случайные изменения внешней среды

и стали не адаптивными при ее возвращении к норме. В то же время выживают не только особи, наследственные отклонения которых совпадают с изменением среды, но и все особи, проявления нормы реакции которых соответствуют этим изменениям, т. е. выживание обусловлено и генотипической и паратипической изменчивостью. В результате сочетания наследственных и модификационных изменений происходит генокопирование, и те признаки, которые были первоначально лишь вариантами фенотипа в пределах нормы реакции, фиксируются генетически как единственное проявление данного признака. Так, рассеченность листьев у *Ane-
monae pulsatila* в западной части ареала сильнее, чем в восточной, а цветки поникшие, причем при скрещивании западных и восточных форм признаки менделируют. Однако обе формы листьев можно получить у одного растения, меняя степень освещенности, т. е. модификационно. При более сухом климате Восточной Европы освещенность выше и модификация фиксированна (Шмальгаузен, 1968а).

В разнородно меняющейся среде, согласно И. И. Шмальгаузену, отбор действует на пластичные признаки фенотипа, создавая систему более или менее дискретных проявлений нормы реакции. Примерами служат три модификации листьев стрелолиста: лентовидные — подводные, округлые — плавающие и стреловидные — воздушные. И. И. Шмальгаузен подчеркивал, что проявления подобных модификаций стабилизируются в ходе эволюции за счет совершенствования морфогенетических механизмов, происходящего посредством элиминации случайных отклонений от оптимального пути. Зависимые от среды пути развития приобретают при этом авторегуляторный характер. Так, например, световые или теневые листья развиваются в зависимости от освещенности почек в предыдущем сезоне вегетации.

И. И. Шмальгаузену же принадлежит наиболее ясное обоснование значения адаптивных модификаций как фактора, определяющего быструю адаптацию популяций к новым условиям среды. При изменении внешних условий, если диапазон этих изменений не выходит за пределы нормы реакции особей данной популяции, особи, ее составляющие, за одно поколение подстраиваются к изменению. Элиминация при таком способе адаптации снижается по сравнению с адаптацией стабильных организмов. Затем постепенно, под действием стабилизирующего отбора, фиксируется оптимальная для новых условий новая норма реакции.

Таким образом, учет наличия пластичных признаков фенотипа, не меняя основной концепции — направленного комбинирования генов под действием отбора, дает возможность объяснить ускорение темпов адаптации при изменениях внешних условий, в то же время подчеркивает значение среды в определении направления эволюции. Действительно, если при отборе по стабильным признакам направление отбора зависит и от среды, и от наличной генотипической изменчивости, способной подвергаться отбору в данном направлении, то при эволюции признаков с широкой нормой

реакции адаптация происходит независимо от наследственной изменчивости. Отбор и комбинирование генов отстают по времени от адаптации и не определяют ее направление.

Анализ эволюции пластичных признаков фенотипа ставит вопрос о том, как возникают подобные признаки. И. И. Шмальгаузен был, по-видимому, первым, кто пытался решить этот вопрос. На основе развитого им представления об эволюции процессов онтогенеза под действием стабилизирующего отбора он предположил, что в колеблющихся условиях среды особи, находящиеся на краях распределения по отбираемому признаку, в зоне условной элиминации, и обладающие генотипически обусловленной более широкой нормой реакции, получают селективное преимущество, что ведет в ряду поколений к формированию адаптивных модификаций. Это положение сводится, по сути дела, к следующему дарвиновскому тезису: чтобы вести отбор в каком-либо направлении, должна существовать изменчивость, которая может быть подвергнута отбору в данном направлении. В приложении к рассматриваемому случаю это означает, что для начала отбора на расширение нормы реакции должна существовать изменчивость по широте нормы реакции отбираемых признаков.

Подобная изменчивость, по-видимому, чаще возникает, когда мутации меняют эпигенетические механизмы онтогенеза, дестабилизируя их. Например, в норме и окраска глаз, и морфология их у дрозофилы — признаки стабильные. Мутации, приводящие к изменению окраски глаз, такие как *cherry*, *eosin*, *apricotte*, *white* и т. п., нарушая биосинтез пигментов глаза, т. е. действуя на биохимическом уровне, не обладают сколько-нибудь заметной широтой нормы реакции. Напротив, мутации, меняющие число или строение фасеток глаза (*eyeless*, *bar*, *ultra-bar*, *puffed* и др.), т. е. мутации, действующие на морфогенез, всегда обладают более или менее широкой нормой реакции (Митрофанов, 1978; Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966). Изменчивость по широте нормы реакции в природных популяциях дрозофилы показана Н. В. Гловым и В. В. Таракановым (1985). Если вышеизложенное справедливо, то вопрос о первоначальном (в филогенетическом смысле) возникновении признаков с широкой нормой реакции сводится к вопросу о возникновении эпигенотипа, т. е. выходит за рамки задач данной работы. Так или иначе мутации, меняющие широту нормы реакции, существуют, и, следовательно, материал для отбора в данном направлении имеется. Индивидуальная изменчивость пластичных признаков фенотипа, в первую очередь физиологических реакций, начинает привлекать внимание биологов. Ряд примеров приводит А. М. Уголев (1985), много примеров содержится в работах энтомологов (Семевский, Семенов, 1982; Schwedtfeger, 1963). Индивидуальная изменчивость пластичности поведенческих признаков общеизвестна.

Однако в других отношениях предложенное И. И. Шмальгаузенем объяснение расширения нормы реакции не может быть принято по следующим причинам:

1. Согласно этой модели стабилизирующий отбор ответствен не только за расширение, но и за сужение нормы реакции — генотипическое фиксирование модификаций, которые происходят через элиминацию неадаптивных к данным условиям ее проявлений. Если учесть, что внешние условия флуктуируют постоянно, становится непонятным, когда один и тот же селективный механизм ведет к сужению, а когда — к расширению нормы реакции.

2. Стабилизирующий отбор действует на края распределения, а центральная его часть — популяционная норма — отбору не подвергается по определению. Следовательно, расширение нормы реакции у особей, относящихся к центральным классам распределения, должно происходить через их скрещивание с особями, получившими селективное преимущество на его краях. Это привело бы к тому, что в череде поколений расширение нормы реакции у особей центральных классов распределения отставало бы от такового у боковых классов. Тем самым особи из центра распределения должны в каждый данный момент времени иметь более узкую норму реакции, чем особи, уклоняющиеся от средней. В действительности этого не наблюдается (см. ниже). В литературе также не удалось найти подобных указаний.

3. Колебания внешних условий для особей, вынужденных к ним приспосабливаться, представляют собой попеременные ухудшения и улучшения экологической обстановки. В первом случае селективное преимущество будут получать особи, близкие к модальному классу, и особи, способные приблизиться к нему благодаря широте их нормы реакции. Однако при улучшении условий особи, обладающие более широкой нормой реакции, не получат селективного преимущества, так как в этой ситуации будут выживать организмы с любой нормой реакции. Следовательно, стабилизирующий отбор всегда способствует сужению нормы реакции (фиксации модификаций), но не ее расширению.

Исходя из изложенных соображений, нами была поставлена серия опытов на головастиках *Rana temporaria* и *R. esculenta* с целью выяснить механизм расширения нормы реакции (Северцов, 1981б, 1984; Северцов, Сурова, 1981; Сурова, 1985). В качестве примера пластичного признака фенотипа были использованы темпы роста головастиков. Среди факторов, модифицирующих скорость роста личинок бесхвостых амфибий, таких как температурный режим, газовый режим, освещенность, обеспеченность пищей и т. п., важное значение имеют внутрипопуляционные взаимодействия развивающихся особей. С повышением плотности головастиков (выше трех особей на 2 л воды) средние темпы роста и развития снижаются, а изменчивость по этому признаку растет (Шварц и др., 1976). При более низкой плотности средние темпы онтогенеза повышаются, а изменчивость уменьшается (Сурова, 1985), тогда как в случае выращивания головастиков поодиночке изменчивость снова возрастает, а высокие средние темпы онтогенеза сохраняются (Сурова, 1985; табл. 3). Считается, что основным механизмом внутрипопуляционных взаимодействий являются

экзометаболиты — вещества белковой природы, выделяемые головастиками в воду. Определенное значение имеют также тактильные и зрительные контакты между особями (Поус, Поус, 1964; Сурова, 1985; Шварц и др., 1976; Adolph, 1931; Gromko et al., 1973; Guyetant, 1973, 1976; Heusser, 1972; Holder, 1958; Licht, 1967, 1970 и др.). В естественных водоемах, в принципе, такая же картина (Пикулик, 1976; Северцов, Сурова, 1979а; Сурова, 1985).

Анализ наследуемости темпов роста и развития головастиков, проводимый по стандартным методикам на сибсах (Рокицкий, 1974), не дает однозначных результатов. Коэффициент наследуемости в наших исследованиях в зависимости от условий опыта колебался от $h^2g=0,665$ до 0 (Северцов, Сурова, 1981; Сурова, 1985). В то же время изменчивость по темпам роста имеет определенные пределы, хотя внутри этих пределов темпы роста очень непостоянны. Анализ 157 индивидуальных траекторий роста головастиков показал, что ускорение наблюдается у 22% особей, а замедление — у 78%. При сохранении темпов роста неизменными отношение среднесуточных приростов (вычисленное по формуле $x = \frac{l_3 - l_2}{t_3} : \frac{l_2 - l_1}{t_1}$, где l — длина тела от конца морды до края анального отверстия в мм, а t — время) равно единице. В среднем это соотношение равно 0,69, т. е. темпы роста по мере онтогенеза тормозятся, хотя лимиты этого показателя колеблются от

Таблица 1

Изменчивость длины тела головастиков Rana temporaria, развивающихся поодиночке (I) и в группе (II) со сменой воды, и изменчивость отношения среднесуточных приростов головастика за время между промерами (III)

Серия	№ промера	Дни от вылупления	N	lim	$\bar{x}$	σ^2	Cv	Стадия
I	1	20	71	4,9—5,8	$5,4 \pm 0,03$	$0,05 \pm 0,01$	$4,0 \pm 0,34$	39
	2	31	64	7,5—14,2	$11,2 \pm 0,20$	$2,61 \pm 0,46$	$14,5 \pm 1,37$	40—45
	3	42	64	11,0—18,0	$14,6 \pm 0,19$	$2,30 \pm 0,41$	$10,4 \pm 0,9$	43—49
II	1	20	72	4,9—5,8	$5,4 \pm 0,03$	$0,05 \pm 0,04$	$3,95 \pm 0,34$	39
	2	31	62	10,4—14,3	$12,4 \pm 0,11$	$0,79 \pm 0,14$	$7,17 \pm 0,64$	43—45
	3	42	44	11,6—15,8	$14,2 \pm 0,13$	$0,68 \pm 0,15$	$5,8 - 0,65$	45—49
III			64	-0,06—+3,63	$0,69 \pm 0,06$	$0,26 \pm 0,04$	$74,5 \pm 3,3$	

0,06 до 3,63 (табл. 1, I, III) (Северцов, Сурова, 1981). Изменчивость среднесуточных приростов головастиков выше, чем изменчивость тех же головастиков по длине тела (табл. 1, III), что обусловлено перекрестом траекторий роста (рис. 1). Каждый головастик как бы выбирает свое место в общем распределении по темпам роста и тем самым по размерам в зависимости от своих

генотипических особенностей и меняет это место в зависимости от ситуации.

Эта пластичность более четко выявляется при вычислении корреляции между начальными и конечными размерами головастика: $r=0,13$ ($r_n=0,19$, $r_b=0,43$). Корреляция настолько мала, что невозможно говорить о фиксированных траекториях роста головастика. Как сказано выше, опыты по содержанию головастика в

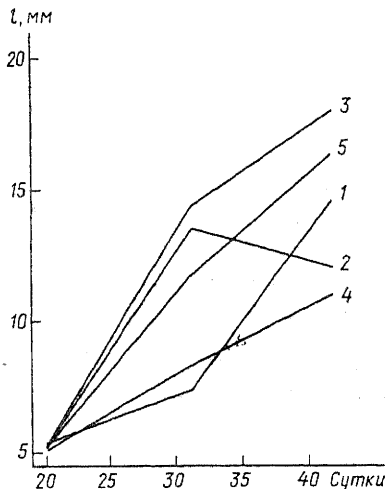


Рис. 1. 5 из 157 индивидуальных траекторий роста головастика *Rana temporaria*:

1 — наибольшее ускорение роста, 2 — наибольшее замедление роста, 3 — самый крупный головастик, 4 — самый мелкий головастик, 5 — головастик, наиболее близкий к средним для популяции темпам роста

группах низкой плотности и поодиночке показывают, что они запрограммированы на максимально быстрый рост при данных условиях среды. Поэтому в каждый данный момент времени нахождение любого головастика в той или иной части распределения обусловлено его физиологическим состоянием в рамках, ограниченных генотипическими возможностями. Вместе с тем в любой последующий момент времени, при любом изменении условий, например гибели части особей, изменении освещенности, питания и т. д., происходит перегруппировка генотипов внутри распределения, и в каждом размерном классе оказываются другие особи. Очевидно, эта перегруппировка может происходить только в пределах нормы реакции каждой данной особи.

Для того, чтобы, несмотря на недостоверность данных по наследуемости темпов роста, выяснить, влияет ли генотипический состав группы на ее фенотипическую изменчивость, был поставлен

опыт с подразделением группы на части. Следует подчеркнуть, что в производных группах, представляющих собой части исходной группы (рис. 2, I—IV; табл. 2, I—IV), режим кормления, химизм среды и плотность оставались неизменными. Изменен был только один параметр — набор генотипов. Этого изменения оказалось достаточно, чтобы вызвать перераспределение головастика внутри каждой группы. Первично единая группировка головастика ($N=379$) из одной кладки икры, выращенных в лаборатории до стадии № 39 (Дабагян, Слепцова, 1975) при плотности 5 особей на 1 л воды (рис. 2, 1), была разделена на 4 части (рис. 2, 2). В первую вошли наиболее мелкие особи (рис. 2, 2, 1), находившиеся по своему развитию в начале стадии № 39

(начало формирования почки задней конечности). Во вторую (рис. 2, 2, II) вошли средние по размерам особи на той же стадии развития, что и в предыдущей группе. В третью группу (рис. 2, 2, III) были отобраны головастики тех же размеров, что и в предыдущую, но находившиеся на второй половине стадии № 39 (конечная почка задней конечности). В четвертой группе находи-

Таблица 2

Изменчивость длины тела головастика (*Rana temporaria*) в зависимости от состава группы

Дни от разделения групп	Группа	N	lim	$\bar{x}$	σ^2	C_v	Стадии
0	Исходная	379	4,7—7,3	6,3±0,02	0,17±0,01	6,80±0,26	39
	I	108	4,7—6,0	5,7±0,03	0,08±0,01	5,09±0,34	39
	II	95	6,1—6,6	6,3±0,02	0,03±0,004	2,70±0,22	39
	III	93	6,1—6,6	6,4±0,02	0,02±0,003	2,28±0,15	39
	IV	84	6,7—7,3	6,8±0,02	0,02±0,003	2,04±0,15	39
10	I	108	7,2—11,4	8,7±0,06	0,35±0,05	6,75±0,48	39—44
	II	95	7,6—10,3	8,9±0,03	0,30±0,04	6,12±0,44	39—43
	III	93	6,7—10,4	8,8±0,07	0,45±0,07	7,6±0,59	39—43
	IV	79	7,9—10,9	9,7±0,07	0,40±0,06	6,49±0,56	39—44
22	I	108	7,5—13,8	10,9±0,09	0,89±0,12	8,59±0,61	39—48
	II	94	9,0—13,4	11,4±0,09	0,77±0,11	7,65±0,59	42—47
	III	93	8,8—14,0	12,0±0,09	0,84±0,12	7,59±0,59	40—48
	IV	79	10,3—14,0	12,2±0,08	0,47±0,08	5,58±0,48	43—48
33	I	100	8,0—12,9	11,3±0,09	0,88±0,13	8,28±0,57	40—48
	II	90	9,1—14,4	11,7±0,11	1,02±0,15	8,60±0,68	42—48
	III	80	9,9—13,7	12,3±0,10	0,73±0,12	6,89±0,56	43—48
	IV	72	10,5—14,6	13,0±0,10	0,79±0,13	6,73±0,59	41—48

лись наиболее крупные головастики, по развитию соответствовавшие второй половине стадии № 39.

Как видно из рис. 2, 2, в момент разделения распределения в дочерних группах ничем не напоминали нормальные. Однако через 10 дней все они приняли вид, свойственный любой аквариумной группировке головастика повышенной плотности (рис. 2, 3). Таким образом, в каждой дочерней группе установилось новое соотношение генотипов, обуславливающее дальнейший нормальный онтогенез каждой особи. Однако, несмотря на перегруппировку генотипов, каждая из вновь сформированных групп сохраняла свойственные ей средние темпы роста (табл. 2). Наиболее мелкие остались наиболее мелкими, наиболее крупные — наиболее крупными, а промежуточные — промежуточными. Следовательно, изменение темпов роста каждого головастика уже, чем диапазон изменчивости по этому признаку группы в целом.

Можно, однако, предположить, что сам эффект группы модифицирует темпы роста сильнее, чем изменение качественного со-

става группы. Для проверки этого предположения был поставлен опыт по ссаживанию в группы выращенных поодиночке головастиков и рассаживанию выращенных в группе головастиков по одному (табл. 3). Как видно из таблицы, ни ссаживание, ни рассаживание на средних темпах роста не сказались. Более заметно они сказались на изменчивости по этому признаку (ср. σ^2 I→II, II→I и II). Эти данные также свидетельствуют об ограниченности

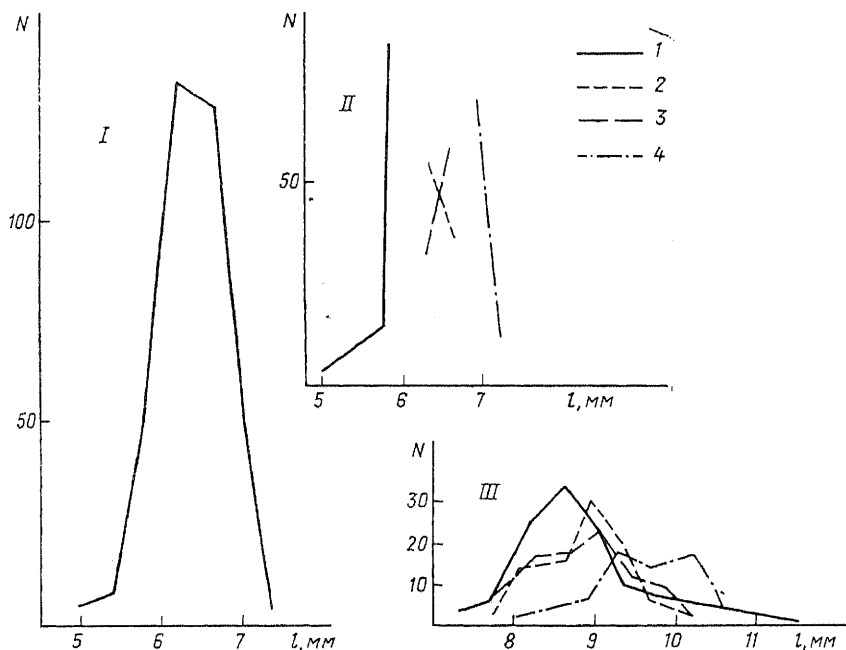


Рис. 2. Изменчивость длины тела головастиков *Rana temporaria* (l , мм) в зависимости от состава группы:
I — вариационная кривая исходной группы, II — распределение в выделенных группах (1—4) в момент их выделения, III — распределение в тех же группах через 10 дней

широты нормы реакции по темпам роста. Наконец, из 157 проанализированных индивидуальных траекторий роста был обнаружен лишь один случай столь сильного ускорения роста, что головастики, минимальный по размерам, при следующем измерении оказался третьим по длине тела. Столь же сильного торможения роста не найдено. Таким образом, темпы роста головастиков представляют собой пластичный, обладающий широкой нормой реакции признак, причем ширина его нормы реакции, как и следовало ожидать, уже диапазона реакции популяции в целом. В то же время существует индивидуальная, по всей вероятности, генетически обус-

ловленная изменчивость широты нормы реакции головастика по темпам их роста.

Чтобы выяснить механизм действия отбора на расширение нормы реакции, представлялось целесообразным смоделировать схему Шмальгаузена: действие стабилизирующего отбора на пластичные признаки фенотипа, конкретно — на темпы роста головастика. Для этого необходимо предварительно выяснить характер

Таблица 3

Влияние одиночного (I) и группового (II) содержания на темпы роста головастика Rana temporaria

Серия	№ промера	Дни от вылупления	N	lim	$\bar{x}$	σ^2	Co	Стадии
I	1	15	70	4,2—6,0	5,1 $\pm$ 0,04	0,10 $\pm$ 0,02	6,2 $\pm$ 0,52	38—39
	2	28	64	8,8—16,0	12,2 $\pm$ 0,22	3,08 $\pm$ 0,54	14,4 $\pm$ 1,2	39—45
I	1	16	63	4,0—5,8	5,3 $\pm$ 0,03	0,07 $\pm$ 0,01	5,2 $\pm$ 0,57	38—39
	2	29	57	9,4—15,8	13,9 $\pm$ 0,17	1,59 $\pm$ 0,30	9,05 $\pm$ 0,86	41—45
I→II	1	15	67	3,7—5,0	4,6 $\pm$ 0,03	0,05 $\pm$ 0,01	4,9 $\pm$ 0,41	37—39
	2	30	56	6,4—11,9	9,8 $\pm$ 0,06	1,54 $\pm$ 0,29	12,6 $\pm$ 1,30	39—44
II→I	1	22	58	3,6—7,6	5,3 $\pm$ 0,71	0,36 $\pm$ 0,02	11,2 $\pm$ 1,04	37—39
	2	29	44	5,3—11,9	8,8 $\pm$ 0,19	1,65 $\pm$ 0,36	14,6 $\pm$ 1,65	39—43
II	1	20	81	4,6—5,6	5,4 $\pm$ 0,05	0,17 $\pm$ 0,03	7,50 $\pm$ 0,64	39
	2	29	68	7,6—11,6	9,8 $\pm$ 0,11	0,83 $\pm$ 0,14	9,30 $\pm$ 0,78	39—42
	1	22	63	4,8—7,6	6,4 $\pm$ 0,08	0,37 $\pm$ 0,07	9,5 $\pm$ 0,90	39—40
	2	29	59	7,6—12,0	9,9 $\pm$ 0,13	1,03 $\pm$ 0,19	10,3 $\pm$ 0,93	39—44

распределения головастика по отбираемому признаку при развитии их в отсутствие элиминирующего фактора (табл. 4, 5). В аквариумы была помещена икра из одной кладки на стадии поздней гастролы. Минимальные плотности — 45 особей на 30 л воды (табл. 4) и 50 особей на 33 л воды — соответствовали оптимальной (Шварц и др., 1976). При этой плотности средние темпы роста головастика выше, чем при повышенной. По мере онтогенеза дисперсия по длине тела растет, причем с повышением плотности в общем быстрее, чем при оптимальной (см. табл. 1, I, II и табл. 2). Вместе с тем флуктуации изменчивости темпов роста довольно значительны. Эти флуктуации не удается связать с плотностью, поскольку все параметры содержания были выравнены, они, видимо, определяются генетическим составом группы. Форма кривых распределения головастика по длине тела меняется в процессе онтогенеза. Как правило, она приобретает отрицательную асимметрию, выраженную тем сильнее, чем выше плотность (табл. 5). Этот эффект объясняется не гибелью быстро растущих, а увеличением числа отставших в росте головастика, создающих «шлейф» мелких особей. Уменьшение асимметрии в последнем промере объясняется тем, что перед метаморфозом, т. е. у более крупных особей, темпы роста замедляются и кривая приобретает более симметричную форму. Показатель эксцесса (табл. 5) колеб-

лется незакономерно, что свидетельствует об отсутствии преимущественной гибели головастиков в крайних классах распределения. Смертность составляет 12—42% от начальной численности, и не влияет на форму распределения головастиков. В естественных популяциях наблюдается аналогичная картина, также определяемая динамикой онтогенеза головастиков, но не их смертностью (Северцов, Сурова, 1979а; Сурова, 1985).

Таблица 4

*Зависимость смертности, темпов роста и изменчивости длины тела головастиков *Rana temporaria* от плотности населения*

Серия	Показатели	7/V 1978	21/V 1978	1/VI 1978
I. $N_0=45$	N	44	40	40
	$\bar{x}$	$6,11 \pm 0,05$	$14,7 \pm 0,12$	$16,7 \pm 0,1$
	σ^2	$0,12 \pm 0,025$	$0,58 \pm 0,12$	$0,38 \pm 0,084$
	Cv	$5,88 \pm 0,24$	$5,22 \pm 1,19$	$3,72 \pm 0,098$
	A	$0,02 \pm 0,35$	$-0,09 \pm 0,37$	$-0,2 \pm 0,37$
	E	$-0,1 \pm 0,69$	$0,17 \pm 0,73$	$0,13 \pm 0,73$
II. $N_0=45$	N	31	30	30
	$\bar{x}$	$7,2 \pm 0,07$	$16,55 \pm 0,14$	$16,48 \pm 0,17$
	σ^2	$0,15 \pm 0,038$	$0,65 \pm 0,167$	$0,85 \pm 0,219$
	Cv	$5,5 \pm 0,21$	$4,89 \pm 0,17$	$5,6 \pm 0,22$
	A	$-0,01 \pm 0,42$	$-0,66 \pm 0,42$	$-0,44 \pm 0,42$
	E	$-0,7 \pm 0,81$	$-0,36 \pm 0,82$	$0,23 \pm 0,82$
III. $N_0=90$	N	70	64	66
	$\bar{x}$	$6,62 \pm 0,04$	$14,4 \pm 0,09$	$15,6 \pm 0,09$
	σ^2	$0,15 \pm 0,025$	$0,51 \pm 0,09$	$0,61 \pm 0,106$
	Cv	$6,02 \pm 0,256$	$4,96 \pm 0,17$	$5,01 \pm 0,18$
	A	$-0,51 \pm 0,28$	$-1,1 \pm 0,29$	$-0,23 \pm 0,29$
	E	$1,07 \pm 0,56$	$1,71 \pm 0,58$	$-0,21 \pm 0,58$
IV. $N_0=180$	N	120	110	104
	$\bar{x}$	$6,7 \pm 0,03$	$13,1 \pm 0,07$	$14,69 \pm 0,08$
	σ^2	$0,1 - 0,012$	$0,51 - 0,068$	$0,72 - 0,099$
	Cv	$4,78 \pm 0,16$	$5,49 \pm 0,21$	$5,0 \pm 0,18$
	A	$-1,53 \pm 0,22$	$-1,43 \pm 0,23$	$-0,04 \pm 0,23$
	E	$0,05 \pm 0,43$	$2,87 \pm 0,45$	$0,34 \pm 0,47$

Для непосредственного выяснения влияния отбора на пластичный признак в экспериментальных популяциях головастиков были созданы условия, увеличивающие их смертность. В качестве элиминирующего фактора были выбраны повышенная температура и течение воды. Группировки головастиков *Rana temporaria* повышенной плотности (7,5—8,5 особей на 2 л воды), происходящие из одной кладки и выравненные по стадии развития — почка задней конечности (стадии № 39) (Дабагян, Слепцова, 1975), были рассажены в аквариумы (табл. 6). Первая группировка находилась в условиях круглосуточного подогрева ($+25 \pm 1^\circ$), что соответствует верхней границе температурного оптимума (Терентьев, 1950). Вторая группировка круглосуточно подвергалась воздей-

ствию кругового течения со скоростью ≈ 10 мм/с. Контролем служили аналогичные группировки, также выравненные по стадии развития и происходившие из той же кладки икры. Выравнивание головастиков по стадии должно было сократить изменчивость. Обе нагрузки были относительно мягкими. Отличие от естествен-

Таблица 5

Колебания смертности, темпов роста и изменчивости длины тела головастиков Rana temporaria в условиях оптимальной плотности населения

Серия	Показатели	16/V 1978	27/V 1978	7/VI 1978
I. $N_0=50$	$\bar{N}$	50	40	40
	$\bar{x}$	$7,41 \pm 0,08$	$12,66 \pm 0,11$	$14,4 \pm 0,1$
	σ^2	$0,33 \pm 0,066$	$0,56 \pm 0,12$	$0,43 \pm 0,096$
	Cv	$7,75 \pm 0,42$	$5,92 \pm 0,25$	$4,58 \pm 0,15$
	A	$-0,49 \pm 0,33$	$-0,17 \pm 0,37$	$-0,39 \pm 0,37$
	E	$-0,46 \pm 0,66$	$0,05 \pm 0,53$	$-0,17 \pm 0,73$
II. $N_0=50$	$\bar{N}$	50	37	34
	$\bar{x}$	$6,99 \pm 0,06$	$13,3 \pm 0,15$	$15,3 \pm 0,1$
	σ^2	$0,19 \pm 0,038$	$0,93 \pm 0,216$	$0,4 \pm 0,097$
	Cv	$6,23 \pm 0,27$	$7,95 \pm 0,37$	$4,14 \pm 0,12$
	A	$0,38 \pm 0,33$	$0,55 \pm 0,38$	$-0,42 \pm 0,4$
	E	$-0,43 \pm 0,66$	$-0,61 \pm 0,75$	$-0,53 \pm 0,78$
III. $N_0=50$	$\bar{N}$	50	46	44
	$\bar{x}$	$7,11 \pm 0,07$	$12,3 \pm 0,11$	$14,3 \pm 0,15$
	σ^2	$0,27 \pm 0,05$	$0,63 \pm 0,13$	$1,09 \pm 0,232$
	Cv	$7,41 \pm 0,39$	$6,45 \pm 0,29$	$7,31 \pm 0,38$
	A	$-0,02 \pm 0,33$	$-0,2 \pm 0,34$	$-2,0 \pm 0,35$
	E	$0,29 \pm 0,66$	$16,69 \pm 0,68$	$4,81 \pm 0,7$
IV. $N_0=50$	$\bar{N}$	50	48	48
	$\bar{x}$	$7,25 \pm 0,07$	$12,7 \pm 0,13$	$15,0 \pm 0,12$
	σ^2	$0,24 \pm 0,048$	$0,82 \pm 0,167$	$0,78 \pm 0,159$
	Cv	$6,85 \pm 0,33$	$7,15 \pm 0,36$	$5,89 \pm 0,25$
	A	$0,17 \pm 0,33$	$-2,8 \pm 0,34$	$-2,02 \pm 0,34$
	E	$-0,69 \pm 0,66$	$16,66 \pm 0,68$	$7,46 \pm 0,67$
V. $N_0=50$	$\bar{N}$	50	49	47
	$\bar{x}$	$7,53 \pm 0,06$	$11,1 \pm 0,11$	$14,5 \pm 0,09$
	σ^2	$0,21 \pm 0,042$	$0,61 \pm 0,123$	$0,4 \pm 0,082$
	Cv	$6,17 \pm 0,27$	$7,08 \pm 0,35$	$4,39 \pm 0,14$
	A	$0,04 \pm 0,33$	$-0,19 \pm 0,33$	$-0,28 \pm 0,34$
	E	$-0,92 \pm 0,66$	$-0,24 \pm 0,6$	$0,42 \pm 0,68$

ных условий состояло только в том, что в природных водоемах подобная температура действует на скопления головастиков травяной лягушки 7—9 ч в сутки, а в опыте она поддерживалась непрерывно (Северцов, 1981б). Скорость потока воды в аквариуме не превышала скорости потока, создаваемого движением головастиков в крупном скоплении. В естественных условиях головастики двигаются мало, только при опасности, суточных миграциях и

отчасти при питании. Круговое течение заставляло их непрерывно держаться против потока, расходуя на это энергию.

Можно было ожидать, что при воздействии течения воды в первую очередь будут гибнуть наиболее мелкие, т. е. наиболее слабые, особи, и наиболее крупные, т. е. быстрее растущие, особи, расходующие энергию на увеличение массы собственного тела.

Таблица 6

Зависимость смертности, темпов роста и изменчивости головастиков *Rana temporaria* от неблагоприятных условий

Серия	Показатели	27/V 1978	5/VI 1978
Подогрев $t=25^{\circ}$	N	149	88
	$\bar{x}$	$5,65 \pm 0,02$	$7,2 \pm 0,07$
	σ^2	$0,09 \pm 0,01$	$0,51 \pm 0,076$
	Cv	$5,39 \pm 0,21$	$9,86 \pm 0,69$
	A	$0,01 \pm 0,19$	$-0,13 \pm 0,25$
	E	$-0,5 \pm 0,39$	$0,3 \pm 0,5$
	lim	$5,1-6,2$	$5,2-8,9$
Контроль	N	150	115
	$\bar{x}$	$5,46 \pm 0,03$	$7,55 \pm 0,06$
	σ^2	$0,18 \pm 0,02$	$0,5 \pm 0,065$
	Cv	$7,82 \pm 0,43$	$9,37 \pm 0,62$
	A	$1,3 \pm 0,19$	$-0,03 \pm 0,22$
	E	$0,44 \pm 0,39$	$0,51 \pm 0,44$
	lim	$4,5-6,4$	$5,6-10,0$
Течение $U=10$ мм/с	N	169	47
	$\bar{x}$	$5,5 \pm 0,02$	$6,07 \pm 0,06$
	σ^2	$0,11 \pm 0,012$	$0,41 \pm 0,084$
	Cv	$6,1 \pm 0,26$	$10,64 \pm 0,80$
	A	$0,11 \pm 0,18$	$0,11 \pm 0,34$
	E	$-0,5 \pm 0,37$	$-1,11 \pm 0,67$
	lim	$4,7-0,37$	$5,0-7,3$
Контроль	N	156	111
	$\bar{x}$	$5,4 \pm 0,02$	$7,63 \pm 0,05$
	σ^2	$0,12 \pm 0,01$	$0,36 \pm 0,047$
	Cv	$6,52 \pm 0,30$	$7,11 \pm 0,35$
	A	$0,86 \pm 0,19$	$-0,46 \pm 0,22$
	E	$-0,19 \pm 0,38$	$0,16 \pm 0,44$
	lim	$4,4-6,1$	$5,3-9,8$

Следовательно, лимиты распределения головастиков по размерам по сравнению с контролем должны сближаться, а эксцесс — увеличиваться. Тем самым был бы смоделирован стабилизирующий отбор.

Подогрев, стимулируя метаболизм головастиков, а отсюда темпы их онтогенеза, как и течение воды, должен стимулировать энергетические затраты. Принято считать, что само по себе раз-

витие практически не требует дополнительных затрат энергии (Barth, Barth, 1954). По данным Л. А. Ковальчук (1978), энергетические траты на развитие у головастиков возрастают только в период метаморфоза, тогда как описываемый опыт был окончен на стадии 42, т. е. за 6 стадий до начала метаморфоза. При изучении связи энергетического обмена головастиков с их размерами Л. А. Ковальчук получила противоречивые данные: в одних случаях корреляция была положительной, в других — нулевой, в третьих — отрицательной. Можно было предполагать, что усиление энергетического обмена под действием повышенной темпера-

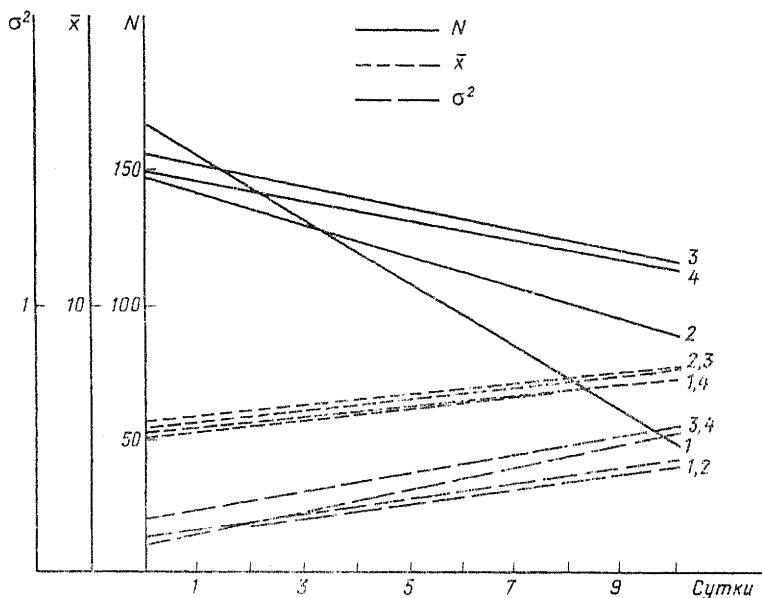


Рис. 3. Динамика численности (N), средней длины тела ($\bar{x}$) и дисперсии по длине тела (σ^2) головастиков *Rana temporaria* при ухудшении условий онтогенеза:
1 — круговое течение, 2 — подогрев, 3, 4 — контроль

туры может сказаться на любом крае распределения или на обоих краях аналогично нулевой гипотезе относительно течения. Любое изменение распределения в сочетании с повышенной смертностью дало бы сведения о механизме действия отбора при ухудшении внешних условий.

Из рис. 3 и табл. 6 видно, что оба воздействия привели к резкому повышению смертности головастиков. В опыте с подогревом на 8-й день их осталось примерно 59%, в опыте с течением за то же время выжило лишь 28%, тогда как в контроле сохранилось 75 и 76% особей соответственно. Формы кривых распределения в обоих опытах оставались близкими к нормальной. Изменения показателя асимметрии лежат в пределах ошибки измерения. За

пределы ошибки вышел показатель эксцесса, но при подогреве он увеличился, а при течении — понизился, причем то и другое в пределах колебаний этого показателя в других опытах (см. табл. 5). Изменения показателей эксцесса и асимметрии в контролях были сходны с таковыми в других опытах с повышенной плотностью. Изменчивость головастика (табл. 6), несмотря на их высокую смертность, не понизилась по сравнению с контролем. По F-критерию различия дисперсий в опыте и контроле не до-

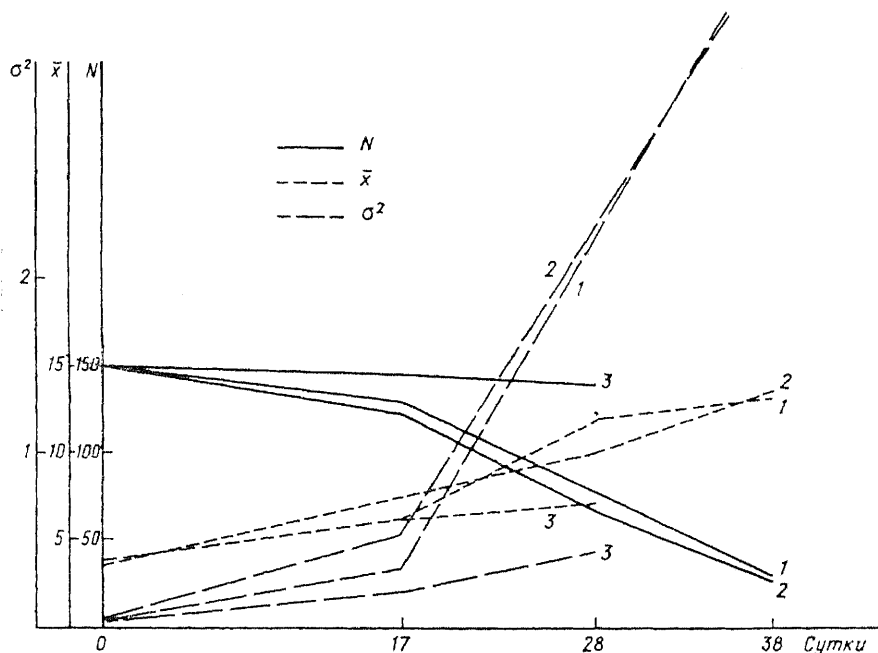


Рис. 4. Динамика численности (N), средней длины тела ($\bar{x}$) и дисперсии по длине тела (σ^2) головастика *Rana esculenta* при ухудшении условий онтогенеза:

1 — круговое течение с подогревом воды, 2 — подогрев без течения, 3 — контроль

стоверны. Это, как и неизменность формы кривых распределения, указывает на то, что гибель распределялась по всем классам совокупности пропорционально.

Несоответствие полученных результатов ожидаемым ставит вопрос о том, какие головастики смогли избежать гибели, т. е. о подвергавшемся отбору признаке. Ухудшение условий было общим для всей группировки, подвергавшейся данному воздействию. По своим физиологическим свойствам, в данном случае темпам роста, головастики были различны. Поэтому пропорциональная их гибель, без снижения изменчивости, может свидетельствовать лишь о том, что отбор шел не по уровню метаболизма (темпам

Зависимость смертности, темпов роста и
изменчивости длины тела головастиков *Rana*
esculenta от неблагоприятных воздействий

Серия	Показатели	20/VI 1979	7/VII 1979	18/VII 1979	28/VII 1979
I	2	3	4	5	6
I. Течение $V = 5 \text{ мм/с}$ Подогрев $t = 30^\circ \text{C}$	N	156	131	82	30
	$\bar{x}$	$3,46 \pm 0,016$	$7,65 \pm 0,064$	$10,4 \pm 0,17$	$13,9 \pm 0,33$
	σ^2	$0,04 \pm 0,005$	$0,53 \pm 0,065$	$2,27 \pm 0,35$	$3,33 \pm 0,859$
	Cv	$6,07 \pm 0,26$	$9,41 \pm 0,62$	$14,4 \pm 1,46$	$12,95 \pm 1,17$
	A	$-0,21 \pm 0,19$	$0,43 \pm 0,21$	$0,32 \pm 0,26$	$0,56 \pm 0,42$
	E	$0,17 \pm 0,34$	$-0,48 \pm 0,42$	$-0,95 \pm 0,52$	$-0,15 \pm 0,83$
II. Подогрев $t = 30^\circ \text{C}$	$\lim$	$3,0-3,9$	$6,1-9,5$	$7,5-13,7$	$10,9-18,5$
	N	150	125	67	28
	$\bar{x}$	$3,43 \pm 0,018$	$6,63 \pm 0,05$	$12,1 \pm 0,19$	$13,9 \pm 0,31$
	σ^2	$0,05 \pm 0,006$	$0,33 \pm 0,042$	$2,5 \pm 0,43$	$2,66 \pm 0,71$
	Cv	$6,41 \pm 0,29$	$8,59 \pm 0,52$	$13,22 \pm 1,23$	$11,5 \pm 0,94$
	A	$-0,05 \pm 0,2$	$0,22 \pm 0,22$	$-0,12 \pm 0,29$	$-0,32 \pm 0,44$
III. Контроль	E	$-0,16 \pm 0,39$	$-0,47 \pm 0,43$	$-0,66 \pm 0,57$	$-1,07 \pm 0,85$
	$\lim$	$2,9-4,0$	$5,5-8,2$	$8,3-15,4$	$10,9-17,4$
	N	150	146	133	
	$\bar{x}$	$3,67 \pm 0,02$	$6,5 \pm 0,04$	$7,2 \pm 0,06$	
	σ^2	$0,06 \pm 0,007$	$0,2 \pm 0,023$	$0,44 \pm 0,054$	
	Cv	$6,81 \pm 0,32$	$6,92 \pm 0,34$	$9,16 \pm 0,59$	
	A	$-0,19 \pm 0,2$	$-0,11 \pm 0,2$	$0,24 \pm 0,21$	
	E	$-0,18 \pm 0,39$	$-0,47 \pm 0,40$	$-0,53 \pm 0,41$	
	$\lim$	$3,1-4,2$	$5,4-7,4$	$5,8-9,3$	

роста), а по способности головастика перестраивать свой метаболизм таким образом, чтобы адаптироваться к новому фактору среды и избежать элиминации. Иными словами, шел отбор особей, обладающих более широкой нормой реакции по темпам роста.

Для проверки этого вывода был поставлен близкий по методике опыт на головастиках *Rana esculenta* (рис. 4). Представление об отборе особей с более широкой нормой реакции подразумевает на основе вышеизложенных данных перераспределение выживших головастика по размерным классам и тем самым подстройку их к новым условиям среды. Не способные перестроить и метаболизм, и темпы роста гибнут. Поскольку в вышеописанном опыте не было получено существенного увеличения изменчивости, этот эффект можно было только подозревать. Головастики *Rana esculenta* были выбраны потому, что их онтогенез протекает медленнее, чем у *R. temporaria*, а температурный оптимум выше. Головастики *R. esculenta* крупных скоплений не образуют. В контрольном аквариуме температура была $+21 \pm 1^\circ$. Все это позволяло надеяться на более надежное выявление различий между опытом и контролем. Головастики, так же как и в предыдущем случае, происходили из одной кладки. Однако, поскольку величина кладок у *R. esculenta* меньше, выравнивания по стадиям не было проведено и контроль был один (рис. 4, табл. 7). Икра была помещена в 3 аквариума по 150 особей в каждый при плотности 8 особей на 2 л воды. Подогревали оба подопытных аквариума ($t = 30 \pm 1^\circ$). В одном из них, кроме того, было создано круговое течение 5 мм/с.

Результаты представлены в табл. 7. Как и в предыдущем опыте, гибель в аквариумах с усиленными физиологическими нагрузками была выше, чем в контрольном. Форма кривых несущественно отличалась от нормальной. Изменчивость же по длине тела нарастала быстрее, чем в опыте с *R. temporaria*. Различие между каждой из подопытных группировок *R. esculenta* и контрольной достоверно ($P < 0,01$). Таким образом, благодаря более медленному развитию *R. esculenta* проявился эффект, который в опыте с *R. temporaria* можно было только предполагать: увеличение смертности приводило к возрастанию изменчивости выживших особей и перераспределению их внутри группировки благодаря изменению траектории роста. Это перераспределение в целом не было направленным. Сохранение формы кривой свидетельствует о том, что, избегая неблагоприятных перегрузок, т. е. уравнивая энергетические затраты на сопротивление им и на рост, головастики и ускоряли и замедляли скорость роста.

Едва ли следует думать, что при столкновении организма с воздействием внешней среды, столь сильным, что оно может вызвать гибель данного организма, не будут включаться все возможные для данного организма реакции, способные хоть в какой-то степени снизить вероятность гибели. Трудно предполагать, что изменение темпов роста — единственный или даже последний из

механизмов, обеспечивающих выживание головастика при ухудшении их физиологического состояния. Но механизм этот действует и действует эффективно. В этом отношении можно утверждать, что выжившие головастики прошли отбор по широте нормы реакции при данной силе физиологических нагрузок. В череде поколений такой отбор приведет к расширению нормы реакции в целом. Предлагаемый механизм отбора на расширение нормы реакции получен в лабораторных опытах. Поэтому необходимо было показать, что он действует и в естественных популяциях. Для этого был выбран подход, аналогичный вышеизложенному: попытка смоделировать стабилизирующий отбор, но уже на головастиках, взятых из естественных водоемов.

Одним из наиболее известных и общепризнанных примеров действия стабилизирующего отбора в природе является работа Г. Бумпуса (Bumpus, 1899), изучавшего гибель воробьев, окочевевших во время метели в Нью-Йорке. Результат этого исследования, неоднократно перепроверенный (Jonston et al., 1972; O'Donald, 1973 и др.), сводится к тому, что наиболее устойчивыми к резкому понижению температуры оказались особи с морфологическими параметрами, близкими к модальному (среднему) значению, тогда как погибли особи, уклоняющиеся и в плюс-, и в минус-направлениях. Аналогичные результаты, подтверждающие эффективность действия стабилизирующего отбора, идущего по стабильным признакам фенотипа, получены на ряде видов животных (Curtzinger, 1976; Fretwell, 1977; Mason, 1969; Scheiring, 1977).

Мы попытались промоделировать стабилизирующий отбор на головастиках *Rana temporaria*, используя резкие кратковременные воздействия, интенсивность которых подбирали таким образом, чтобы получить смертность, близкую к $Ld=50$. Как и в работе Бумпуса, учитываемым признаком служили линейные размеры — длина тела от конца морды до анального отверстия, хотя в описываемых опытах, как и в случае с воробьями, элиминирующие воздействия влияют не на морфологию, а на физиологию. Отличие состояло только в том, что размеры тела и его частей у взрослых воробьев — признаки стабильные для данного животного, тогда как размер тела головастика — признак, меняющийся во времени, т. е. характеризующий не только физиологическое состояние, но и изменения самого этого признака. Физиологическое состояние головастика в водоемах (как и в аквариумных группировках) определяется тремя противоречивыми тенденциями: затратами на поддержание жизни; генетической программой, заставляющей головастика расти и развиваться с максимальной для данных условий среды скоростью, и ингибирующим рост влиянием группы. Насколько противоречивы две последние тенденции, видно из сравнения данных по росту головастика, воспитываемых поодиночке (в 0,7 л воды каждый) и в группе, в которой на каждую особь приходилось такое же количество воды (Сурова, 1982). За первые 30 дней после вылупления среднесуточ-

ный рост «одиночек» составлял 0,433 мм, а у головастика в группе «оптимальной» плотности — лишь 0,327 мм.

Для моделирования стабилизирующего отбора в качестве элиминирующих факторов были взяты: эфирный наркоз, воздействие нейтральным красным и температурный шок (Северцов, 1984). Устойчивость к эфирному наркозу может характеризовать лишь общее физиологическое состояние организма и только через это состояние может быть связана с темпами роста. Нейтральный красный подавляет деление клеток (Ромейс, 1953), в малых кон-

Таблица 8

Сравнение головастика *Rana temporaria*, выживших и погибших под действием факторов с интенсивностью, близкой к LD_{50}

Серия	Показатели	Эфирный наркоз †	Нейтральный красный	Тепловой шок
Выжившие	N	107	130	125
	$\bar{x}$	$10,5 \pm 0,03$	$9,0 \pm 0,03$	$10,6 \pm 0,02$
	lim	6,1—14,9	5,5—12,6	6,3—14,9
	σ^2	3,11	2,87	3,07
	стадии	39—47	39—47	39—47
Погибшие	N	96	97	102
	$\bar{x}$	$10,5 \pm 0,03$	$8,5 \pm 0,01$	$11,0 \pm 0,04$
	lim	5,7—15,4	5,2—11,9	6,3—15,8
	σ^2	3,05	1,75	4,13
	стадии	39—47	39—45	39—47
	$\chi^2_{\text{вычисл}}$	6,7	5,9	10,57
	K	6	5	6
	$\chi^2_{\text{статист}}$	12,59	11,07	12,50

центрациях — тормозит рост головастика (Travis, 1981). Температурный шок для пойкилотермных головастика наиболее точно имитировал резкое воздействие холодом на гомойотермных воров. Во всех трех случаях (табл. 8) выборки выживших и погибших не отличаются, значения χ^2 при $P=0,05$ меньше статистических. Это значит, что гибнут особи любых размерных классов.

Можно было бы предполагать, что рост головастика не связан с выбранными воздействиями, тем более что они очень кратковременны: эфирный наркоз в концентрации 30 мл на 1 л воды в течение 10 мин, 0,002%-ный нейтральный красный в течение 5 мин и подъем температуры от 17 до 35° за 5 мин при тепловом шоке. При таких условиях возможна только физиологическая реакция. Но темпы роста, как показано выше, тесно связаны с физиологическим состоянием, и, следовательно, резистентность выживших головастика определялась оптимальным для каждой

данной особи соотношением затрат на темпы роста и остального энергетического обмена. Иными словами, погибли те головастики, чьи темпы роста в течение предшествующей жизни были таковы, что привели к ухудшению их физиологического состояния. Поскольку распределения выживших и погибших головастиков не отличаются друг от друга, данный опыт, подтверждая опыты с дополнительными физиологическими нагрузками, свидетельствует о том, что в природе отбор на расширение нормы реакции связан с гибелью особей всех классов распределения по отбираемому признаку, не способных в силу узости своей нормы реакции адаптироваться к элиминирующему воздействию. Используемые воздействия, выявляя головастиков, резистентных к ним, тем самым выявляют головастиков, толерантных к предшествующей экологической обстановке.

Полученные результаты кардинально отличаются от результатов работы Г. Бумпуса и аналогичной работы С. Фретвелла (Fretwell, 1977). Это можно объяснить тем, что темпы роста в отличие от дефинитивных мерных признаков могут меняться во времени. Если у воробьев адаптация к холодовому шоку достигалась только за счет физиологических реакций, на которые темпы роста влияли в прошлом, что и обусловило пониженную устойчивость уклоняющихся особей, то у головастиков устойчивость к элиминирующим воздействиям определялась различной степенью оптимизации взаимодействия обоих параметров. Поэтому в отличие от воробьев судьба головастиков зависит не от близости их размеров к среднему значению, а от сбалансированности темпов роста и физиологического состояния независимо от размеров данной особи, т. е. от широты нормы реакции каждого из двух параметров.

Из вышеизложенного следует, что механизм отбора на расширение нормы реакции существенно отличается от предлагавшегося И. И. Шмальгаузенем стабилизирующего отбора, влияющего на крайние классы распределения (см. выше). На самом деле при ухудшении внешних условий (которые всегда сопровождают их флуктуации) в любой части распределения, а не только на его краях, выживают особи, способные уклоняться от данного воздействия. Увеличение индивидуальной изменчивости при ухудшении условий обитания отмечено многими авторами (Агаев, 1978; Ежиков, 1933; Поляков 1975; Филипченко, 1978). Это подтверждает описанный механизм отбора на расширение нормы реакции. Более прямым подтверждением вышесказанного могут служить результаты опытов по дизруптивному отбору количественного признака — массы тела у *Drosophila melanogaster* (Higuet, 1986). Подобный отбор приводит лишь к резкому увеличению изменчивости мух по этому признаку. Так как в данном случае дизруптивный отбор велся путем сохранения крайних вариантов, т. е. против существующей адаптивной нормы, можно утверждать, что его структура — селективное преимущество уклонений — была близка к структуре отбора на расширение нормы реакции.

Поскольку гибель, причиной которой служит недостаточная приспособленность по пластичным признакам фенотипа, вызывается в значительной степени случайными констелляциями неблагоприятных обстоятельств внешней среды, ее часто обозначают как неизбирательную элиминацию. Подобное представление возникает из-за множественности действия внешних факторов (Шварц, 1969; Шилов, 1977). Однако гибель от таких констелляций факторов идет в природе постоянно, а так как в популяции гибнут не все особи (подобную смерть нельзя считать неизбирательной), отбор на расширение нормы реакции идет постоянно.

Фактор (или комплекс факторов), вызывающий наиболее интенсивную элиминацию, будет приводить к наиболее интенсивному расширению нормы реакции, т. е., если речь идет об онтогенетических реакциях, к выработке адаптивных модификаций. Именно поэтому адаптивные модификации представляют собой реакции на комплекс внешних воздействий, или, что то же самое, в эксперименте (и в природе) данная модификация может быть вызвана разными воздействиями. Поэтому одно и то же воздействие среды может вызвать комплексную реакцию организма, и разложить комплексность воздействий и комплексность реакций организма на элементарные парные взаимодействия с однозначным соответствием, как правило, трудно или невозможно.

Например, на темпы роста головастиков влияют температурный режим, состав пищи и обеспеченность ею, зрительные и тактильные взаимодействия особей данной популяции, химизм воды и ряд других факторов. В природе все они действуют в совокупности, хотя в каждый данный момент времени наиболее сильное действие оказывает один или немногие факторы. Необходимостью адаптации к комплексу внешних факторов объясняется и то, что одну и ту же адаптивную модификацию можно в эксперименте вызвать разными воздействиями. Так, известная модификация — окраска крыльев у бабочек *Arachinia (Vanessa) levana-prorsa* L., отражающая способность к перенесению куколками зимнего сезона, — может быть вызвана охлаждением куколок, любым другим воздействием, вызывающим диапаузу, а также световыми воздействиями на куколку (Яхонтов, 1969). Уменьшение длины крыльев у дрозофилы при повышении температуры до $+28^{\circ}$ происходит и за счет уменьшения средних размеров клеток, и за счет уменьшения их числа (Алпатов, 1935). Согласно Бонье (цит. по Филиппенко, 1978), горная модификация одуванчиков *Toraxacum dens-leonis* отличается от равнинной не только размерами (горная форма меньше), но и изменениями формы листьев, относительным удлинением корня, относительным укорочением цветоносов и рядом других признаков. Аналогично у позвоночных физиологические реакции, например суточная активность, регулируются эндогенно (циркадный ритм), фотопериодом, температурными изменениями и в ряде случаев звуковой сигнализацией.

Существование геномных или морфогенетических корреляций между признаками (Шмальгаузен, 1982) не подразумевает того,

что и селективная ценность таких признаков коррелирована, напротив, одни из плейотропных проявлений мутаций могут иметь положительную селективную ценность, другие — отрицательную. Множественность элиминирующих факторов приводит к усилению гибели по любому, недостаточно пластичному из коррелированных между собой признаков и к расширению нормы реакции всего их ансамбля. Это означает приобретение каждым из признаков селективной ценности, сходной с селективной ценностью остальных, коррелированных с ним признаков. По мере расширения нормы реакции всех признаков увеличивается селективная ценность каждого из них, тогда как реакции организма становятся более целостными.

Другим свойством адаптивных модификаций да и вообще пластичных признаков фенотипа, получающим объяснение с вышеизложенных позиций, является наличие скрытого резерва адаптивного реагирования, проявляющегося только в ответ на действие экстремальных для данного вида факторов среды. Например, акклиматизация в высокогорье (3000—4000 м) равнинных пород овец, крупного рогатого скота, лошадей сопровождается сначала повышением интенсивности дыхания, затем, после возвращения частоты дыхания к норме, увеличением количества гемоглобина, в частности числа эритроцитов, и далее, при снижении гемоглобина, — интенсификацией гликолиза (Слоним, 1962). Параллельно снижается гормональная активность щитовидной железы, что свидетельствует об общем понижении уровня метаболизма (Курбанова, 1979). Едва ли акклиматизируемые в горах равнинные животные когда-либо сталкивались со столь существенным снижением парциального давления кислорода, но адаптироваться к подобным, эволюционно новым факторам среды они способны. Ряд аналогичных примеров был использован Л. С. Бергом (1977, с. 246—254) для обоснования непосредственного формообразующего действия ландшафта, т. е. для доказательства недарвиновского механизма эволюции.

Наличие скрытого резерва адаптивного реагирования труднообъяснимо с позиций концепции И. И. Шмальгаузена (см. выше). С позиций предлагаемой концепции оно находит объяснение. Отбор на расширение нормы реакции приводит в череде поколений к формированию непрерывного спектра онтогенетических, физиологических или поведенческих реакций, позволяющих особям уклоняться от элиминации. При наличии воздействия включается тот или иной онтогенетический (или физиологический) механизм, что и приводит к формированию соответствующей реакции, в том числе адаптивной модификации. Иными словами, внешнее воздействие, вызывающее соответствующую реакцию, с самого начала имеет до некоторой степени сигнальное значение: направление изменения среды определяет направление реакции. Однако, поскольку для выживания важна именно пластичность реагирования, пределы выражения реакции генетически не запрограммированы. Напротив, отбор на расширение нормы реакции все время

повышает пластичность признака. Поэтому более сильное или более продолжительное, чем обычно, действие средового фактора автоматически приводит к более сильному проявлению реакции, в конечном итоге к выявлению скрытого резерва адаптивного реагирования. Так, равнинные породы скота вынуждены приспосабливаться к недостатку кислорода не потому, что его концентрация в атмосфере заметно колеблется, а потому, что в зависимости от энергозатрат колеблется потребность в нем организма. Оказавшись в высокогорье в условиях недостатка кислорода, они используют уже существующие компенсаторные механизмы, которые в новых условиях работают непрерывно и с большей нагрузкой, вызывая дальнейшие изменения метаболизма, а затем отбор на фиксацию данного механизма как основного.

Скрытый резерв адаптивного реагирования обусловлен кроме непосредственного расширения нормы реакции под действием отбора сложной системой обеспечения надежности поддержания гомеостаза организма. В первую очередь, это множественное обеспечение биологически важных функций (Маслов, 1980), позволяющее организму адекватно реагировать даже на очень глубокие изменения и внешней среды, и состояния других систем организма (патологию). Во многом это достигается благодаря наличию систем обеспечения структурной надежности (Федоров, 1988). Так, для обеспечения нормальной работы главного глазодвигательного нерва достаточно $4 \cdot 10^3$ нейтронов, на самом деле их имеется $2,5 \cdot 10^4$. Для обеспечения работы синоатриального узла сердца надо примерно 10 клеток, тогда как в этом узле их приблизительно 10 тыс. Число аналогичных примеров может быть увеличено. Отчасти подобная «избыточность» связана с условиями функционирования самих компонентов системы — необходимостью их физиологической репарации — и временного прекращения выполнения главной функции (Федоров, 1988), например периодический переход в фазу покоя пролиферирующих кроветворных клеток и пристеночное стояние моноцитов и гранулоцитов.

Однако в значительной степени существование большого количества компонентов функциональных систем, не объяснимое исходя из условий функционирования подобных систем, связано с необходимостью обеспечения гомеостаза при повышении функциональной нагрузки. Данные, собранные В. И. Федоровым, показывают, что патологические состояния организма, вызванные как инфекционными заболеваниями, так и мутационными нарушениями, создают гораздо более сильные функциональные нагрузки на соответствующие системы организма, чем изменения абиотических или биотических условий внешней среды. Это означает, что отбор на расширение нормы реакции, вызванный патологическими состояниями, должен быть наиболее интенсивным. Очень интересной в этом отношении представляется вероятность существования отбора на расширение нормы реакции, вызванного необходимостью компенсации мутационно обусловленных патологических состояний. Такой отбор может служить механизмом превращения

неблагоприятных мутаций в селективно-нейтральные. Тогда накопление какой-то их части оказывается процессом, подчиняющимся не стохастическим закономерностям, постулируемым теорией нейтральности, а селективным.

Реакции пластичных признаков фенотипа на изменения среды будут адаптивными до тех пор, пока возможно нормальное функционирование механизма, обеспечивающего ее проявление, а само проявление будет повышать вероятность выживания и (или) размножения. Поскольку нормальное функционирование поддерживается всем гомеостазом организма, а реакция с самого начала адаптивна, морфозы и патологические состояния при неэкстремальных воздействиях среды — явление, по-видимому, достаточно редкое. К подобным не адаптивным морфофизиологическим реакциям можно отнести радиационные и хемоморфозы рыб и амфибий, возникающие при соответствующем загрязнении окружающей среды, талидомидовый морфоз развития рук у человека и т.п. Нарушение целесообразности адаптивности реакций без существенных нарушений гомеореза и (или) гомеостаза организма также может встречаться в природе. Например, у бабочки крапивницы (*Vanessa urticae* L.) при действии на нее сверхвысокими (42—46°) или сверхнизкими (—20—0°) температурами возникает одна и та же абберация — морфа *cohnusoides*. Эта морфа иногда встречается в природе на южной границе ареала вида (Fischer, 1930, цит. по Светлову, 1978).

Отсутствие четких пределов адаптивных реакций организма и постоянство действия отбора на расширение нормы реакции ставит вопрос о пределах, до которых она может расширяться, и о факторах, обуславливающих эти пределы. Очевидно, что по мере расширения нормы реакции отбор в этом направлении будет становиться все менее эффективным из-за снижения наследуемости отбираемого признака. Кроме того, как уже сказано, чем дальше заходит реакция организма на внешнее воздействие, тем вероятнее возникновение неадаптивных проявлений ее или патологических состояний, нарушающих гомеостаз (или гомеорез) организма, включая морфозы, стресс и т.п. Подобные слишком сильно уклоняющиеся организмы подвергаются более интенсивной элиминации, что ведет к стабилизирующему отбору по широте нормы реакции, т. е. к фиксации лимитов изменений при модификации. Тот же механизм действует и при вторичном сужении нормы реакции, происходящем в тех случаях, когда вид сталкивается с более узким диапазоном колебаний внешних условий, и часть возможных проявлений его нормы реакции становится неадаптивной.

Это показано К. Бервеном и Д. Джилл (Berven, Gill, 1983) при изучении наследуемости темпов роста у головастиков *Rana silvatica* в популяциях с равнин Мэриленда, горных популяций Виргинии и тундровых — Северной Канады. В горных и северных популяциях наследуемость темпов роста выше, чем в равнинных: равнина — $0,08 \pm 0,004$, горы — $0,58 \pm 0,17$, тундра — $0,27 \pm 0,05$, что объясняется краткостью теплого сезона. Повышение коэффициен-

та наследуемости означает возможность повышения эффективности отбора и, следовательно, темпов эволюции пластичных признаков фенотипа. В данном случае следует четко различать темпы эволюции и темпы адаптации. Темпы эволюции пластичных признаков фенотипа могут быть очень низкими из-за низкого (если не нулевого) коэффициента наследуемости подобных признаков и необходимости генокопирования для продолжения отбора по подобным признакам. В то же время темпы адаптации особей и популяций при помощи подобных признаков, как показал И. И. Шмальгаузен (1968а), могут быть очень высокими, вплоть до приспособления к новым условиям за одно поколение. Таким образом, границы адаптивного реагирования обычно шире, чем это наблюдается в пределах колебаний внешних условий, но все же ограничены стабилизирующим отбором неадаптивных и нарушающих целостность организма реакций.

Как уже говорилось, отбор на расширение нормы реакции приводит к выработке реакций, в том числе и модификаций, с непрерывным спектром проявления. Дальнейшая эволюция подобных адаптаций сводится к трем основным вариантам: 1) смещению нормы реакции при изменении внешних условий; 2) выработке дискретных модификаций в пределах нормы реакции; 3) дальнейшему совершенствованию реакции на воздействия среды.

Механизм смещения нормы реакции при изменении внешних условий, по-видимому, соответствует представлениям И. И. Шмальгаузена (1968а). Проявления нормы реакции, не совпадающие с изменениями среды, элиминируются, что должно приводить к ее одностороннему сужению, но одновременно по адаптивным проявлениям действует отбор на ее расширение. Форма кривой распределения по отбираемому признаку зависит от широты нормы реакции и степени изменения среды за единицу времени. Если норма реакции большей части особей в популяции перекрывает диапазон изменений внешнего фактора, распределение смещается без существенного изменения своей формы, если не перекрывает, то, как это показал Г. Д. Поляков (1975), кривая принимает асимметричную форму: большая часть особей меняет свой фенотип в соответствии с изменением среды, не способные же полностью адаптироваться к новым условиям особи составляют шлейф изменчивости, направленный в сторону, противоположную направлению отбора. По мере селекционной адаптации к новым условиям этот шлейф должен исчезать, что будет соответствовать «стабилизации нормы» по Шмальгаузену (см. выше).

Примерами смещения нормы реакции может служить известная работа Н. И. Калабухова и А. М. Родионова (1936) об адаптации *Apodemus silvaticus* к существованию в горах. При завозе в Кавказский заповедник мышей, пойманных в равнинной части Ставропольского края, у них повышалось количество гемоглобина, не достигая, однако, уровня, свойственного горным популяциям этого вида. В случае перемещения «горных» мышей на равнину

количество гемоглобина у них снижалось, но оставалось выше равнинной нормы. Таков же смысл вышеупомянутого примера с фиксацией модификации листьев у *Anaemonae pulsatilla*.

Возникновение дискретных адаптивных модификаций И. И. Шмальгаузен связывал с действием стабилизирующего отбора в разнородно меняющейся среде. Действительно, такие модификации, как три формы листьев стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*), адаптивны к трем дискретным средам: лентовидные — подводные, округлые — плавающие и стреловидные — воздушные. Этому предположению противоречит, однако, большое число дискретных адаптивных модификаций, приспособленных к непрерывному градиенту факторов среды. У того же стрелолиста форма листьев определяется освещенностью почек в предыдущем сезоне, освещенность же — фактор не дискретный. Переключение креодов двух дискретных модификаций *Osmerus eperlanus* L. обусловлено не дискретностью их сред обитания, а окупаемостью (или не окупаемостью) энергетических затрат на рост. Если энергетические затраты растущей рыбы на добывание крупной добычи оправдываются, рост продолжается и получается корюшка, имеющая длину примерно 17 см. Если же затраты не оправдываются, рост прекращается, происходит половое созревание и возникает снеток — планктоноядная рыбка длиной 6—10 см (Криксунов, Шатуновский, 1979). Количество пищи так же фактор не дискретный.

Приведенные примеры свидетельствуют, что возникновение дискретных модификаций из непрерывной паратипической изменчивости обусловлено не дискретностью сред, в которых проявляются модификации, а совершенствованием механизмов реагирования на внешние воздействия. Формирование дискретных путей развития обеспечивает более надежное соответствие проявлений нормы реакции данным условиям среды. К предлагаемой схеме креодизации модификационной изменчивости близок, по представлению Г. М. Длусского (1981), путь возникновения полиморфизма рабочей касты у муравьев. Возникновение, точнее, выделение дискретных модификаций из непрерывного их спектра представляет собой не что иное, как креодизацию развития (в смысле Уоддингтона), не связанную в данном случае с его эквифинальностью. Переход от одного креода к другому — переключение креодов, как видно из приведенных примеров (число которых можно увеличить), обусловлено сигнальным действием средовых факторов, а сами креоды разграничены порогами реагирования развивающихся систем (см. ниже). Возможно, аналогичные принципы, основанные на внешнем по отношению к данному формообразовательному аппарату воздействии, ответственны за переключение креодов при эквифинальном развитии, характерном для нормального морфогенеза многоклеточных.

Не менее (если не более) важным направлением эволюции пластичных признаков фенотипа является эволюция темпоральных (временных) характеристик реакций организма. Любое изменение поведения, физиологических реакций, а тем более онтогенеза, тре-

бует времени на его реализацию. Оно представляет собой именно реакцию — ответ организма на внешнее воздействие и реализуется с запозданием по отношению к началу воздействия. Особи, реакции которых не успевают за изменениями среды, должны подвергаться более интенсивной элиминации. Поэтому для адаптации на основе пластичных признаков фенотипа крайне важны синхронизация или упреждение реакциями организма изменений внешних условий. Роль синхронизации реакций организма и изменений реакций среды подчеркнул И. А. Шилов (1985). То, что подобное запаздывание адаптации действительно существует, можно видеть на примере тех реакций, для которых сроки реализации не имеют выраженного селективного значения: либо благодаря мультиобеспеченности соответствующих функций (Маслов, 1980), либо благодаря нейтральности самого признака. Например, согласно Ю. Б. Бызовой (1977), у ряда беспозвоночных полная адаптация газообмена к повышению температуры происходит за 7—14 дней, хотя наиболее сильные его изменения наблюдаются в первые дни. Так как интенсификация обмена обеспечена многими факторами, такими как гликолиз, использование кислородного резерва тканей и т. д., запаздывание реакции, видимо, не влечет элиминации. Увеличение размеров тела у парameций при их культивировании в условиях пониженной температуры обусловлено замедлением клеточного деления (Алпатов, 1935). К повышению элиминации это не ведет, так как более низкие темпы прироста численности компенсируются снижением энергетических затрат при возрастании объема.

В ряде случаев само запаздывание реакции относительно вызывающего его воздействия адаптивно. Так, любое изменение темпов роста и развития головастиков при изменении их плотности (см. выше) адаптивно до тех пор, пока сохраняется данная плотность населения. Аналогично изменение окраски у одиночной и стадной фаз саранчи, обусловленное также эффектом группы, обеспечивает существование в соответствующих условиях плотности и количества корма. Однако во многих случаях запаздывание реакции по отношению к внешнему воздействию, даже если оно не влечет за собой гибели, может сказываться на относительной приспособленности или участии в размножении. Например, в плохо прогреваемых водоемах замедление темпов онтогенеза головастиков *Rana temporaria* на фоне эффекта группы приводит к тому, что отстающие в развитии особи не успевают метаморфизировать до наступления холодов (Северцов, Сурова, 1979а). Но при большей пластичности темпов развития тот же элиминирующий фактор может приводить, напротив, к замедлению онтогенеза и зимовке головастиков, как это наблюдается у *Pelabates fuscus*. Иными словами, при эволюции признаков с широкой нормой реакции в определении направленности эволюции на первый план выступает не изменчивость, подвергающаяся отбору в данных условиях, а, как при филогенезе (см. раздел II), организация признака. В данном случае — организация онтогенеза.

Представление о неблагоприятных последствиях запаздывания реакций организма, по-видимому, не требует специальных доказательств. С этих позиций можно рассматривать даже успех (или неуспех) хищника при нападении на жертву. Если жертва поймана, то ее поведенческие реакции были недостаточно быстрыми, если же жертва избежала нападения, то недостаточно быстрыми были реакции хищника.

Смягчению неблагоприятных последствий запаздывания реакций служат многие механизмы, включая множественное обеспечение биологически важных функций — мультиобеспеченность (Маслов, 1980), многоуровневость разных по скорости адаптивных реакций (Северцов, 1922) и сама скорость этих реакций. Однако большая часть этих механизмов не способна синхронизировать изменения организма и среды, а тем более обеспечить упреждение внешних воздействий. Поэтому важным способом адаптации, снижающим или устраняющим неблагоприятные воздействия запаздывания реакций, является выработка порогов реагирования. Возможно, превращение плавно развивающейся реакции в пороговую представляет собой неизбежный путь дальнейшего совершенствования любых адаптивных реакций. На это указывает огромное число примеров пороговых реакций, начиная с реакций тканей и клеток на гормональные воздействия и кончая различными, например температурными, адаптациями целостного организма. Так, у сумеречных и ночных животных активность начинается при достижении некоего, видоспецифичного порога освещенности. Например, у сипухи *Tuto alba* и ушастой совы *Asio otus* максимальная активность наблюдается при освещенности 0,4 лк, а у домового сыча *Athene noctua* — 150 лк. Малые подковоносы вылетают на охоту при освещенности 20—150 лк (Шилов, 1985). Поскольку освещенность зависит от многих факторов (времени года, облачности, экспозиции, закрытости биотопа и т.д.), такой механизм обеспечивает тонкую подстройку периода активности к благоприятному времени суток.

Адаптивность пороговых реакций по сравнению с плавно развивающимися обусловлена тем, что подпороговые значения внешних факторов не вызывают изменений — организм к ним резистентен. По достижении порогового значения воздействия реакция соответствующей системы реализуется полностью, перекрывая и по скорости, и по степени изменения весь диапазон действия внешнего фактора или приводя фенотип в соответствие этому фактору в пределах генотипических возможностей организма. Достаточно ярким примером, иллюстрирующим адаптивное значение порогов реагирования, служит пространственная и временная суммация нервных импульсов в синапсах нервных ганглиев насекомых. Относительно поведения примером пороговых реакций может служить частота контактов между животными. Достижение определенной частоты подобных контактов служит сигналом к миграции, снижающей плотность населения (Шилов, 1977).

Видимо, основным путем становления и развития пороговых реакций является изменение чувствительности к средовому воздействию в результате отбора. Чем более «эволюционно освоено» — термин Шмальгаузена — подобное воздействие, т. е. чем дальше зашла по отношению к нему адаптация, тем резче выражена адаптивная реакция. Так, согласно Н. Г. Лопатиной (1971), выработка пищевых условных рефлексов у пчел по отношению к запаху обычно посещаемых ими растений требует минимального числа (одно-двух) подкреплений, после чего кормушку посещают 95—100% пчел. Выработка аналогичной реакции на редко посещаемые растения происходит дольше и требует серии из 6—7 подкреплений. Еще труднее (примерно за 10 подкреплений) вырабатывается условный рефлекс на запах искусственного пищевого объекта (бутиловый спирт). Предпосылкой для выработки пороговых реакций служит то, что факторы среды, вызывающие ту или иную модификацию, с самого начала имеют сигнальное значение, на что указывают многочисленные данные по акклимации. Акклимация, не меняя состояния организма, облегчает его дальнейшую адаптацию к изменениям среды (Freda, Dunson, 1986). Подчас эти адаптации имеют очень сложный, опосредованный характер. Так, по данным В. В. Васильевой (1986), температурный отбор спермиев у лягушек приводил к повышению теплоустойчивости эпителия жабр головастиков, вылупившихся из икры, оплодотворенной теплоустойчивыми спермиями.

Иногда пороговые реакции оказываются недостаточно эффективными. В этих случаях вырабатываются сигнальные реакции, часто сочетающиеся с пороговыми. Сигнальные реакции получают решающее значение, если по условиям механизма своего осуществления или гомеостаза организма ответ на внешнее воздействие развивается относительно медленно, или, что то же самое, изменение внешних условий происходит относительно быстро, а реакция на него длительна. Тогда норма реагирования признака, запускающего адаптивную реакцию, сужается еще сильнее, и внешний фактор получает сигнальное значение. В основе этого направления эволюции пластичных признаков фенотипа лежат главным образом два вышеупомянутых свойства пластичных признаков фенотипа: реакция организма на внешние воздействия комплексна, а потому, в сущности, делима на серию более или менее чувствительных к внешнему фактору частных реакций; внешний фактор с самого начала адаптации к нему имеет сигнальное значение.

При отборе на сигнальное значение внешних воздействий норма реакции признака, наиболее чувствительного к этому воздействию и запускающего весь комплекс частных реакций, сужается, и внешний фактор становится сигналом (для поведенческих реакций — релизером). Происходит это, видимо, при отборе на снижение пороговой чувствительности или, может быть, непосредственно при отборе на повышенную чувствительность, минуя этап пороговых реакций. Многие физиологические и поведенческие реакции, такие как суточные и годовые физиологические циклы, а

также более специфические реакции, например линька и сезонные миграции, чрезвычайно сложные и включают биохимические, эндокринные, гистологические, поведенческие и другие процессы, обычно регулируемые гипоталамо-гипофизарной системой и высшими центрами мозга (Шилов, 1985). Одна из наиболее детально исследованных подобных реакций — миграционное состояние птиц (Дольник, 1975). Рассмотрение процессов эволюционного формирования таких реакций затруднено их сложностью и недостатком сравнительных данных. В общей форме оно требует введения представления о косвенном отборе (соотборе), т. е. об отборе на коадаптацию компонентов подобных систем. При таком подходе представление о направленности эволюции каждого компонента системы может быть сведено к вышензложенному представлению об отборе по единичному признаку, обладающему (или не обладающему) той или иной степенью пластичности.

Однако, по-видимому, решающее значение в формировании и дальнейших преобразованиях подобных систем имеют онтогенетические, в частности эргонические корреляции (Шмальгаузен, 1938). Раз возникнув, связь между компонентами системы обуславливает затем взаимосвязанные их изменения. Так как все эти компоненты обладают некой широтой нормы реакции, эволюционный механизм преобразований сложных систем оказывается достаточно простым и сводится к ситуации отбора на расширение или сужение нормы реакции компонентов системы, тогда как в целом она сохраняется, лишь перестраиваясь в соответствии с требованиями экологии данного вида. Так, при сохранении сложнейших взаимодействий циркадного ритма и фотопериодических реакций в качестве общей основы сезонной регуляции физиологического состояния организма у суслика *Spermophilus lateralis*, преимущественно зерноядного, годовой цикл контролируется в основном эндогенно, а у *S. beldingi*, питающегося сукукулентами, — средовыми стимулами (Шилов, 1985).

Сигнальность внешних воздействий позволяет синхронизировать начало изменения окружающей среды и реакции организма. Например, известно, что теневые и световые модификации листьев древесных растений обусловлены степенью освещенности почек в предшествующем сезоне вегетации. Поэтому величина листовых пластинок не зависит от изменений их освещенности по мере роста листьев в данном сезоне, а превосходит окончательные значения освещенности. Иными словами, сигнальность позволяет упреждать начало изменений внешней среды. Однако сами факторы среды, к которым организм приспосабливается посредством пластичных признаков фенотипа, как правило, не стабильны ни по времени действия, ни по силе. Иначе не нужны были бы адаптации к ним через расширение нормы реакции. Вот почему в ходе дальнейшей эволюции сигнальное значение приобретают не те воздействия внешней среды, к которым адаптивна данная реакция, а сопутствующие ей более стабильные внешние факторы, например, фотопериод — фактор астрономический, а потому наиболее

стабильный, или более или менее стабильные проявления других параметров. Так, В. Р. Дольник (1975) показал, что эволюция физиологических механизмов миграции у птиц шла по пути замены тех экологических факторов, к которым она адаптивна (неблагоприятный сезон, бескормица и т. п.), фотопериодическими реакциями, подготавливающими миграционное физиологическое состояние и стимулирующими саму миграцию. Изменения фотопериода стимулируют и диапаузу у насекомых, и многие другие реакции (Рощупкин, Потапенко, 1977). Развитие сигнальных реакций является, по-видимому, наиболее эффективным способом упреждения организмом неблагоприятных воздействий среды. Особенно эффективен такой способ реагирования для наиболее быстрых поведенческих реакций. Недаром именно поведенческие реакции позволяют предвосхищать изменения среды на основе опережающего отражения (Анохин, 1968) или экстраполяционного рефлекс (Крушинский, 1977).

Таким образом, эволюция пластичных признаков фенотипа, и в частности адаптивных модификаций, происходит под действием трех основных компонентов естественного отбора: отбора на расширение нормы реакции, который по своей структуре напоминает не стабилизирующий, а балансирующий, для одного поколения — центробежный отбор (Симпсон, 1948) и приводит к формированию пластичных признаков фенотипа; стабилизирующего отбора, ограничивающего или сужающего норму реакции, и стабилизирующего отбора на пороговые и (или) сигнальные значения внешних факторов, в результате которого происходит стабилизация одного из компонентов комплексной реакции, позволяющая синхронизировать изменения организма и внешней среды и в ряде случаев упреждать их.

В целом рассмотрение эволюции пластичных признаков фенотипа вносит лишь одно изменение в представление о направленности эволюции подобных признаков под действием отбора. При изменении внешней среды направленность преобразования организации проявляется гораздо сильнее, чем при движущем отборе, идущем по генотипическим вариациям фенотипов. В случае адаптации посредством пластичных признаков сначала происходит изменение, а затем уже генотипическая фиксация этого изменения. При других формах отбора — стабилизирующем и балансирующем (во всех их проявлениях, включая отбор на расширение нормы реакции) — можно говорить о направленности эволюции не столько в смысле направленности преобразований организации, сколько в смысле адаптации, которая может выражаться в сохранении уже существующих приспособлений, а также в изменении или поддержании уже имеющегося в популяции разнообразия фенотипов и их реакций на внешние воздействия. В этом отношении эволюция признаков всегда направлена. Преобразование организации — не более чем частный случай направленности эволюции как процесса адаптации.

1.3.

ПОПУЛЯЦИЯ ПОД ДЕЙСТВИЕМ СИСТЕМЫ ВЕКТОРОВ ОТБОРА

В естественных условиях любая популяция находится под действием множества факторов среды (каждый из которых может вызвать гибель или устранение от размножения части составляющих ее особей), т. е. под действием серии одновременно влияющих на нее векторов отбора. Поэтому особи каждой популяции в природе вынуждены адаптироваться одновременно в нескольких направлениях. В приложении к экологии методом математического моделирования эту ситуацию наиболее обстоятельно рассмотрел Ф. Н. Семевский (Семевский, 1979; Семевский, Семенов, 1982). Ф. Н. Семевский указал, что В. Метью (Matthew, 1926), а затем К. Кермак (Kermack, 1954) рассмотрели множественную адаптацию на конкретном материале. Дж. Холдэн (Haldane, 1956) сформулировал принцип, согласно которому в множестве состояний фенотипов адаптация в каком-либо одном направлении идет за счет ослабления адаптации в других направлениях. Под множеством состояний фенотипов (множеством Метью — Кермака, по терминологии Семевского) понимается не популяция как таковая, а множество возможных изменений (реакций) фенотипов, составляющих популяцию. Критерием оптимальности служит число половозрелых потомков, оставляемых данной особью, т. е. ее репродуктивный успех. Дж. Холдэн рассмотрел эту ситуацию для стационарной среды. Ф. Н. Семевский обобщил критерий Холдэна относительно нестационарных сред, усреднив по времени репродуктивный потенциал особи. Поэтому, видимо, справедливо принцип адаптации популяций к множеству факторов среды называть принципом Холдэна-Семевского.

Как уже сказано, суть принципа сводится к тому, что при фиксированном ресурсе и в отсутствие прогрессивной эволюции адаптация в одном каком-либо направлении идет в ущерб адаптации в других направлениях. Ресурс при этом, естественно, перераспределяется, т. е. доля его, идущая на адаптацию к рассматриваемому фактору, увеличивается, а к остальным — уменьшается. Полная адаптация к данному фактору невозможна именно из-за ограниченности ресурса. Поскольку рассматривается экологическая ситуация, в качестве механизмов адаптации обсуждаются главным образом фенотипические реакции: изменения поведения, изменения хода онтогенеза и т. п. Организмы сначала используют наиболее эффективные из доступных им способов адаптации, если этих механизмов недостаточно, включаются все другие (см. 1.2). Чем сильнее действие фактора среды, тем недостаточнее адаптивный ответ на него. В результате меняются факторы смертности: при адаптации к данному фактору на первый план выступают другие факторы среды, влияющие на другие признаки

организма. Происходит смена факторов, лимитирующих численность популяции.

Принцип Холдэна — Семевского, по сути дела, представляет собой экологическое объяснение правила минимума. Экологическая его интерпретация должна дополнять и углублять Либиховскую — физиологическую интерпретацию, так как последняя оказывается трудно применимой к реальным ситуациям, наблюдаемым в природе. Действительно, почти любой фактор среды, ограничивающий расселение видов, говоря шире, возможность существования их на данной территории, сам по себе преодолим. Таковы климатические факторы, сила действия которых обычно нарастает по градиенту от зоны оптимума к зоне минимума. Таковы же и обеспеченность пищей, убежищами и т.п. На возможность эффективной адаптации к подобным факторам в их критических для вида концентрациях указывает, в частности, наличие скрытого резерва адаптивного реагирования. Поэтому способность или неспособность особей данного вида существовать при соответствующей силе действия лимитирующего фактора будет определяться не столько физиологическими возможностями адаптации именно к этому фактору, сколько взаимодействием его через перераспределение ограниченного ресурса со всеми другими действующими на популяцию факторами и продолжительностью их действия.

Проверяемыми следствиями действия принципа Холдэна — Семевского, по мнению Ф. Н. Семевского и С. М. Семенова (1982), может служить уменьшение (возможно, замедленное увеличение. — А.С.) смертности по мере усиления давления фактора среды и относительное увеличение смертности, вызываемой этим фактором, при его ослаблении. Авторы подчеркивают, что, не располагая прямыми доказательствами, считают вышеизложенное гипотезой. В обоснование ее кроме математических выкладок они приводят косвенные данные: множественность и взаимное замещение факторов смертности, таблицы выживания ряда видов, показывающие ограниченность смертности от каждого средового фактора.

Прямые подтверждения принципа Холдэна — Семевского будут приведены ниже. Но независимо от них надо подчеркнуть, что логически он безупречен. Для того чтобы он выполнялся, достаточно трех условий: 1) многокомпонентности факторов среды, действующих на организм; 2) наличия коррелированности частей организма; 3) ограниченности хотя бы одного ресурса среды. Два первых условия самоочевидны и не нуждаются в доказательстве. Третье — практически общепризнано, причем в гораздо более жесткой форме. Представление об ограниченности ресурсов среды и возникающей на этой основе конкуренции лежит в основе практически всех экологических и эволюционных обобщений. Из признания ограниченности хотя бы одного ресурса следует признание конкуренции за этот ресурс, а в силу целостности организма и лимитированность реагирования по всем остальным параметрам

среды. Из лимитированности реакций следует в свою очередь недостаточность адаптации к каждому из компонентов среды. Принцип Холдэна — Семеvского признается мною как реально отражающий механизм экологической адаптации популяций к комплексу совокупно действующих условий среды.

Однако для целей данной работы необходимо рассмотреть эволюционные следствия принципа Холдэна — Семеvского. В эволюционном аспекте этот принцип превращается в представление о несовершенстве адаптации, или, что то же самое, в представление об относительности органической целесообразности. Как известно, это представление лежит в основе дарвинизма (Шмальгаузен, 1969; Северцов, 1981a). Поэтому вслед за экологической оптимизацией будет следовать эволюционная, происходящая посредством естественного отбора особей, наиболее адекватно реагирующих на весь комплекс средовых факторов и в первую очередь на давление наиболее сильного из них. Возникновение новых или совершенствование старых адаптаций будет оптимизировать общее соотношение организма со средой, так как снижение смертности от наиболее сильно действующего фактора (а в этом и состоит экологический смысл любого приспособления) приведет к перераспределению лимитированного ресурса на другие направления приспособления.

Из принципа Холдэна — Семеvского следует, что многокомпонентность адаптации приводит к отбору по каждому из направлений взаимодействия организма со средой, если это взаимодействие достаточно сильно, чтобы вызвать элиминацию. Эффективность отбора в каждом данном направлении будет зависеть от полноты адаптации ко всем остальным факторам среды или от силы давления каждого из них (см. ниже).

С точки зрения направленности эволюции принцип Холдэна — Семеvского подразумевает, что для каждого конкретного направления отбора справедлива вышеизложенная схема движущего отбора по признаку, будь этот признак стабильным или пластичным. Для организма в целом необходимо рассматривать взаимодействие всех векторов отбора. В силу их неизбежной разнонаправленности, обусловленной многокомпонентностью среды и взаимозаменяемостью факторов смертности, суммарное направление эволюции можно представить как равнодействующую всех векторов отбора. Эта равнодействующая ни по величине, ни по направлению не будет совпадать ни с одним из частных векторов. Учет коррелированности частей организма осложняет, но не меняет принципиально эту схему. Другими словами, направление эволюции популяции задается наличной изменчивостью (в данном случае всей ее совокупностью) и экологической ситуацией, к которой популяция должна адаптироваться.

Вышеизложенный подход, полностью вытекающий из принципа Холдэна — Семеvского, не позволяет судить о реальном взаимодействии системы векторов отбора в естественных популяциях. В рамках этого подхода взаимодействие в рассматриваемой сис-

теме лишь постулируется на основе косвенных данных. Кроме вопроса о направленности эволюции на основе представления о множественности действующих в популяции векторов отбора можно обсуждать и вопрос о темпах микроэволюции. Действительно, со времен Ч. Дарвина обсуждается вопрос, почему новый вид, возникнув, сохраняется затем в стационарном (или квазистационарном) состоянии неопределенно долгое время?

Общеизвестны подсчеты Дж. Симпсона (Simpson, 1952, 1953), согласно которым средняя продолжительность существования видов у позвоночных составляет примерно 2,75 (0,5—5) млн лет (Gill, Cobban 1973; Stanley, 1985 и др.). Столь же общеизвестны многочисленные случаи быстрого формообразования и видообразования. Например, возникновение в течение 26 лет в Калифорнии расы яблонной плодовой гнили (*Laspeyresia pomonella*), поражающей грецкий орех (Essing, 1931); возникновение за 10 тыс. лет 18 видов рыб рода *Barbus* от одного исходного вида в оз. Лаоно (Майр, 1968); возникновение всего за 1000 лет 5 эндемичных видов бабочек на Гавайях (Zimmerman, 1960) и др. Несоответствие реальной неравномерности темпов эволюции и восходящей к Дарвину идеи ее медленности и постепенности породило концепцию прерывистого равновесия (Gould, Eldredge, 1977).

Не вдаваясь в детали дискуссии между градуалистами и пунктуалистами, все же приходится признать, что обе эти концепции отражают крайние точки зрения и поэтому страдают односторонностью. Нельзя отрицать лежащего в основе градуалистических представлений медленного и плавного видообразования (микроаккумулятивное видообразование по Завадскому, 1968), доказанного многими исследователями. Наиболее яркими примерами, подтверждающими его, являются общеизвестные ряды *Paludina* (*Viviparus*) *neumayri* и *Planorbis multififormis* или океанического палеопланктона. Также нельзя отрицать и вышеупомянутые случаи быстрого видообразования, подтверждающие представления пунктуалистов (Kaplan, 1985; Stanley, 1985). Таким образом, приходится признать очень широкий диапазон скоростей эволюции. На одном его краю находится неоформогенное видообразование по К. М. Завадскому (1968), при котором изоляция возникает за одно поколение, а затем на основе обособившейся (изолированной) «новой видовой формы» образуется новый вид. Примером подобного видообразования может служить возникновение алло- и аутополиплоидов у растений, способных к вегетативному размножению. На другом краю находятся формы с очень медленным и постепенным видообразованием вплоть до персистентных форм, у которых, несмотря на индивидуальную изменчивость, фенотипический облик не меняется в течение геологических эпох. По-видимому, по ходу филогенеза темпы эволюции данной популяции также могут меняться в очень широких пределах, что и соответствует представлению о прерывистом равновесии. Следовательно, в объяснении нуждается не только высокая скорость эволюции, но и сохранение видом стационарного состояния.

Наиболее общепринятым объяснением стабильности видов является теория стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1968а). Действительно, если признак сохраняет свое приспособительное значение, то до тех пор, пока условия среды для него неизменны, он будет подвергаться стабилизирующему отбору. В результате популяция по этому признаку остается неизменной. Если предположить, что, пока вид существует в свойственной ему экологической нише, большинство его признаков сохраняет приспособительное значение, можно считать, что стабилизирующий отбор ответствен за стационарное состояние видов в природе.

Подобное объяснение наталкивается, однако, на существенное затруднение. Адаптация к тому или иному внешнему воздействию подразумевает снижение смертности, причиняемой этим воздействием. Например, адаптация насекомых к инсектицидам снижает эффективность применения последних. Поэтому если большая часть признаков вида, сохраняя свое адаптивное значение, подвергается только стабилизирующему отбору, то элиминироваться, как и считал И. И. Шмальгаузен (1969), должны лишь особи, уклоняющиеся за пределы популяционной нормы.

Согласно «классической гипотезе» организации генотипа, дикий тип гомозиготен по большинству нормальных доминантных аллелей, а выщепление рецессивных гомозигот, которые и элиминируются, — событие редкое. Согласно «балансовой гипотезе» дикий тип адаптивен в силу своей высокой гетерозиготности, и неадаптивные сочетания генов также редки. Иными словами, и с точки зрения приспособленности, и с точки зрения генотипической изменчивости элиминация при стабилизирующем отборе не должна быть интенсивной, а численность популяций, находящихся в стационарном состоянии, должна быть стабильной и высокой.

В природе подобные ситуации не наблюдаются. Напротив, смертность за одно поколение у любого вида чрезвычайно высока (ср. Семевский, Семенов, 1982). Именно смертностью за поколение со времен Ч. Дарвина принято характеризовать напряженность борьбы за существование. Так же интерпретировал ее и И. И. Шмальгаузен (1969). Например, у травяной лягушки до половой зрелости доживает не более 0,1% особей от начальной численности генерации. Если, следуя теории стабилизирующего отбора, представить себе, что популяции этого вида существуют в благоприятных для них условиях среды, придется признать, что лишь 0,1% особей нормальные по своему генотипу, а остальные 99,9% попадают в зону безусловной элиминации. Из этого в свою очередь следует, что любое изменение условий среды приведет данный вид к вымиранию, чего на самом деле не наблюдается. Вид существует по меньшей мере с плейстоцена, откуда известен скелет лягушки, не отличающийся от современных (Терентьев, 1950). Род *Rana* известен в Европе с верхнего эоцена (Rage, 1984). Таким образом, возникает вопрос, как сочетаются жесткий естественный отбор, на который указывает высокая смертность, и

эволюционная стабильность природных популяций. Существование подобного отбора ставит вопрос о направленности эволюции популяций, точнее, о причинах отсутствия этой направленности в период стасиса. Материалом для решения этих вопросов послужили данные по экологии развития *Rana temporaria* L. Все наблюдения проводились в окрестностях г. Москвы, на Звенигородской биологической станции МГУ.

Среди бурых лягушек травяная является наиболее плодовитым и рано размножающимся видом. Из табл. 9 видно, что *R. temporaria* нерестится примерно на 10 дней раньше, чем ближайший к ней и симпатричный с ней в средней полосе России вид — *Rana arvalis*. Нерест *R. temporaria* начинается, как только лед отходит от берегов постоянных водоемов и образуются временные водоемы в заполняемых талыми водами ямах, колеях и т. п. Часто можно видеть пришедших на нерест травяных лягушек и их икру подо льдом, намерзшим за время ночных заморозков. Таким образом, нереститься раньше, чем это делает *R. temporaria*, невозможно. Все раннее развитие этого вида приходится на период, когда почва еще только оттаивает и вода в нерестовых во-

Таблица 9

Фенология развития бурых лягушек в двух водоемах с оптимальным температурным режимом

Год	<i>Rana temporaria</i>						<i>Rana arvalis</i>					
	t начала икрометания, °C	икрометание		метаморфоз		время развития в воде, сут	t начала икрометания, °C	икрометание		метаморфоз		время развития в воде, сут
		даты	сутки	даты	сутки			даты	сутки			
1981	4,9	28— 30/IV	2	13/VI— 13/VII	30	76	14,3	2— 10/V	8	14/VI— 18/VII	34	77
1982	5,5	18— 29/IV	11	26/VI— 29/VII	33	102	14	28/IV— 8/V	10	23/VI— 14/VIII	52	108
1983	5,7	9— 14/IV	5	16/VI— 20/VII	34	102	7	II— 26/V	15	15/VI— 10/VIII	56	91

доемах холодная. Вместе с тем, как видно из табл. 9, продолжительность развития от икрометания до метаморфоза у травяной и остромордой лягушек примерно одинаковая, несмотря на то что развитие остромордой происходит в более мягких температурных условиях.

Плодовитость *R. temporaria* по сравнению с *R. arvalis* выше. Согласно П. В. Терентьеву (1950), травяная лягушка мечет 1115—4005 икринок, остромордая — 1000—2000. По нашим данным, в окрестностях Звенигородской биостанции модальная величина кладки травяной лягушки — 1700 икринок (lim 700—6700 шт.), а остромордой — 1100 (lim 280—2100 шт.). Более высокая плодовитость травяной лягушки объясняется тем, что она мечет икру во

временные водоемы и на мелководьях постоянных водоемов, уровень в которых падает по окончании таяния снега. В результате икра, и головастики часто гибнут от высыхания. Как видно из табл. 10, во временных водоемах гибнет почти вся икра. Гибель 15% кладок, отложенных в постоянные водоемы, также объясняется главным образом их обсыханием.

Таким образом, существует довольно мощный вектор отбора на увеличение плодовитости травяной лягушки. И. И. Шмаль-

Таблица 10

Гибель кладок Rana temporaria во временных и постоянных водоемах (1983)

Показатели	Временные водоемы	Постоянные водоемы
Количество водоемов	23	8
Количество и процент кладок, отложенных в данный тип водоема	510 (15,7%)	2741 (84,3%)
Количество и процент кладок, погибших в данном типе водоема	448 (87,8%)	431 (15%)

Таблица 11

Аккумуляция тепла икрой Rana temporaria (1983)

Температура, °С	9/IV	11/IV	12/IV	13/IV
Воздуха	9,2	8,5	7,2	2,6
Воды				
поверхность	7,9	5,9	6,4	3,7
дно	—	—	6,2	3,8
Скопления кладок				
поверхность	9,1	8,3	7,4	4,0
дно	—	—	6,8	4,2
$\bar{x}$ отдельных кладок	8,4	6,3	6,2	3,9
$N = 10$				

гаузен первым показал, что неизбирательная гибель ведет к отбору на плодовитость. Объяснение высокой плодовитости *R. temporaria* неустойчивостью гидрологического режима тех водоемов, в которых нерестится этот вид, дали С. С. Шварц с соавторами (1976). С высокой плодовитостью связаны и размеры тела. Средняя длина тела половозрелых *R. temporaria* в окрестностях Звенигородской биостанции — $79,67 \pm 0,57$ мм, а *R. arvalis* — $54,67 \pm$

$\pm 0,79$ мм, т. е. на 2,5 см меньше. Корреляция размеров тела и плодовитости показана для ряда видов Апуга, в том числе и для *Rana temporaria* (Barker 1981; Kadel, 1977; Koskela, Pasanen, 1975). Корреляция размеров икринок и плодовитости отсутствует (Сурова, устн. сообщ.).

Возникает вопрос, почему отбор на плодовитость и увеличение размеров, несмотря на продолжающуюся гибель от обсыхания икры и личинок, не приводит к дальнейшему увеличению среднего

Таблица 12

Эмбриональная гибель в скоплении икры травяной лягушки (1983)

Даты учета и стадии развития	Верхний слой		Нижний слой	
	живые	погибшие	живые	погибшие
29/IV Гастрюла—хвостовая почка	N=1910 97,9 % 2,1 %		N=2220 73,9 % 26,1 %	
1/V Нейрула—хвостовая почка	N=1300 92,3 % 7,7 %		N=2260 55,8 % 44,2 %	
3/V Хвостовая почка—вылупление	N=1250 90,4 % 9,6 %		N=699 40 % 60 %	
Всего к началу вылупления	94,2 % 5,8 %		61,4 % 38,6 %	

Таблица 13

Гибель икры и ранних стадий личинок (до ст. 39—расплывание) у травяной лягушки (1983)

Дата учета	Возраст в сутках и стадии развития	Численность икры и личинок	Процент гибели от исходной численности	Процент гибели за время между учетами
21/IV	0	630 000	0	0
26/IV	5 начало вылупления	447 000	29	29
2/V	11 вылупление окончено	288 000	54,2	36
7/V	16 начало распыливания	202 200	68	30
10/V	19 массовое распыливание	180 000	71,4	11

количества икринок в кладке и коррелятивно размеров самих лягушек. Иными словами, почему вид *R. temporaria* остается стабильным. Дело в том, что существует ряд векторов отбора, противодействующих отбору на плодовитость. Как уже сказано, травяные лягушки нерестятся на оттаивающих раньше других и наи-

более прогреваемых участках водоемов. Это приводит к тому, что масса кладок оказывается сгруппированной на небольшой акватории. Кладки сливаются друг с другом, образуя сплошные, часто многослойные «подушки». Это имеет адаптивное значение, так как скопления икры накапливают тепло (табл. 11). Аккумуляция тепла ускоряет эмбриональное развитие, компенсируя дефицит температуры. Следует добавить, что более высокая температура в скоплениях икры привлекает лягушек, которые мечут свою икру в те же скопления (Сурова, Северцов, 1984). У *R. arvalis* столь плотных скоплений икры не наблюдается.

Однако чем больше и плотнее скопления икры, тем выше эмбриональная смертность. Даже в отдельно лежащих кладках *R. temporaria* всегда гибнет 10—20 центральных икринок. В скоплениях икры этого вида эмбриональная смертность составляет 20—30% (табл. 12, 13), а иногда она достигает 70% и более. Объясняется это, по-видимому, гипоксией (Сурова, Северцов,

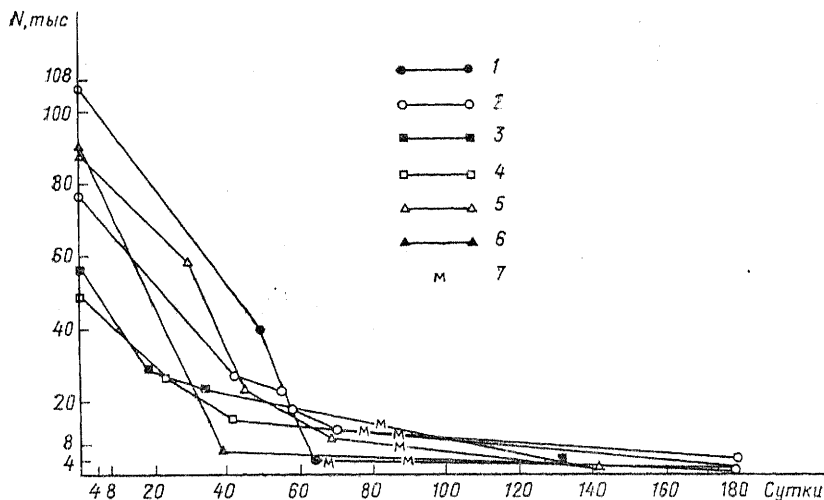


Рис. 5. Динамика численности 6 поколений головастиков *Rana temporaria* в одном водоеме:
1—6 — годы (соответственно с 1975 по 1980), 7 — начало метаморфоза

1984). Из табл. 12 видно, что смертность нарастает по мере развития и в нижних слоях скопления икры она выше, чем в верхних. Отбор на снижение чувствительности к гипоксии, видимо, шел. На это указывает само наличие «подушек» икры, отсутствующих у *R. arvalis*. Но продолжение адаптации в этом направлении невозможно из-за неэффективности отбора на устойчивость к недостатку кислорода. Дело в том, что при увеличении выживания эмбрионов будет возрастать смертность на личиночных стадиях развития.

После вылупления головастики некоторое время остаются на поверхности скопления икры, питаясь ее оболочками. В это время они образуют чрезвычайно плотные агрегации, смертность в которых составляет 30 и более процентов от числа вылупившихся особей (табл. 13). Объясняется это тем, что с началом личиночного развития начинает действовать эффект группы (см. выше):

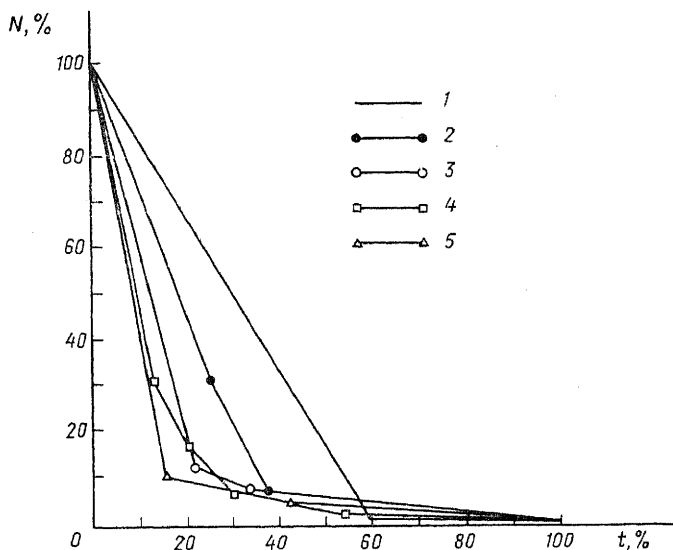


Рис. 6. Динамика численности 5 поколений головастиков *Rana temporaria* в водоеме с высокой начальной плотностью этих животных, в процентах от начальной численности генерации (N_i) за процент времени до начала метаморфозы (t):

1—5 — годы (соответственно с 1975 по 1979)

чем ниже эмбриональная смертность, тем выше плотность головастиков на поверхности «подушки» икры и тем выше постэмбриональная смертность.

По достижении стадии почки задней конечности (ст. 39, по Дабагян, Слепцовой, 1975) головастики покидают места нереста и расплываются по водоему. Однако смертность их на этих (средних и поздних) стадиях личиночного развития (ст. 40—50) сохраняет зависимость от плотности. На рис. 5 показана динамика численности головастиков в одном из водоемов Звенигородской биостанции с низкой начальной численностью генерации. Даже в этих условиях зависимость смертности от плотности достаточно наглядна. Еще более наглядна она в водоемах с высокой начальной численностью генерации (рис. 6).

Предполагаемая И. Петранкой (Petranka, 1985) равномерность убыли головастиков во времени не согласуется с нашими данными. Некоторый намек на равномерность убыли можно получить

при условии исчисления гибели в процентах от численности при предыдущем ее учете. При подобных расчетах смертность составляет 30—50% за каждый период онтогенеза, но падает к метаморфозу и во время этого периода. Реальная убыль численности зависит от плотности.

Хищники не оказывают влияния на изменение численности головастиков. Как видно из рис. 7, подъем численности хищных беспозвоночных (главным образом это личинки плавунцов) не сказывается на кривой численности головастиков (Северцов, Сурова, 1979б). Пищевая конкуренция, насколько это удалось выяснить, у головастиков отсутствует. Хотя они, по-видимому, и испыты-

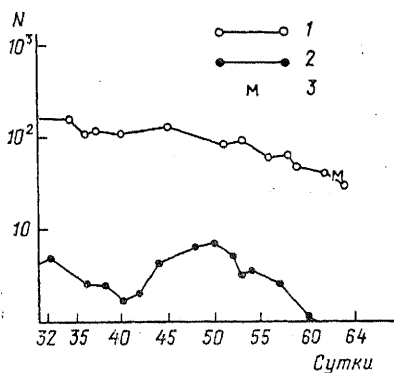


Рис. 7. Динамика плотности (N) головастиков *Rana temporaria* и уничтожающих их хищников в одном водоеме. По оси абсцисс — сутки с момента вылупления головастиков:
1 — головастики, 2 — хищники, 3 — начало метаморфоза

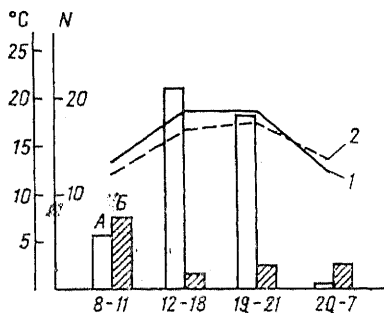


Рис. 8. Зависимость плотности головастиков от температуры среды в течение суток на площадке южной (А) и северной (Б) экспозиции:
1 — температура воздуха, 2 — температура воды

тывают некоторый дефицит белковой пищи, но восполняют его поеданием трупов своих собратьев. Таким образом, на всем протяжении личиночного развития смертность определяется преимущественно внутрипопуляционными взаимодействиями. Из табл. 14 видно, что в эксперименте даже слабое повышение плотности (согласно С. С. Шварцу и др., 1976, плотность 1 особь на 0,6 л воды оптимальна) повышает и смертность, и изменчивость головастиков.

Вместе с тем после расплывания с мест нереста плотность головастиков при расчете на водоем в целом не превышает, а обычно ниже оптимальной, однако и дифференциация популяций по темпам онтогенеза, и смертность продолжают. Это связано с тем, что головастики *R. temporaria* на стадиях 40—50 постоянно собираются в скопления на наиболее прогреваемых, освещенных солнцем мелководьях, у берегов водоемов. На рис. 8 показаны

ход суточных температур и концентрация головастиков на учетных площадках южной и северной экспозиции. Скопления головастиков аккумулируют тепло, что необходимо им для поддержания темпов развития. В подобные скопления собираются до 70% особей, обитающих в водоеме, и иногда подобные скопления сохраняются за счет накопленного тепла даже после захода солнца. Головастики «упакованы» в этих скоплениях максимально плотно, они касаются друг друга, благодаря чему продолжает действовать эффект группы, обуславливающий как дифференциацию ге-

Таблица 14

Зависимость темпов роста, изменчивости и выживаемости головастиков травяной и остромордой лягушек от плотности группы

Вид и число особей	Возраст, сут	1 особь на 0,6 л				1 особь на 0,4 л			
		N	$\bar{x}$	σ^2	Cv	N	$\bar{x}$	σ^2	Cv
<i>Rana temporaria</i> N=100	13	85	6,60	0,15	5,83	87	6,16	0,18	6,96
	29	85	11,07	0,60	6,47	84	10,19	0,88	9,21
	39	78	13,23	0,75	6,53	78	17,35	1,66	11,40
	сеголетки	71	10,97	0,55	6,76	23	10,80	1,30	10,56
<i>Rana arvalis</i> N=100	14	73	6,63	0,16	6,09	78	6,21	0,20	7,18
	28	73	12,27	0,81	7,34	78	10,50	3,56	7,96
	40	67	14,28	0,94	6,78	70	12,44	3,25	14,50
	сеголетки	49	10,77	0,87	8,68	7	10,84	1,70	12,01

нерации по темпам онтогенеза, так и смертность. Поэтому чем выше численность головастиков в водоеме, тем крупнее скопления и сильнее сказывается эффект группы независимо от плотности населения, рассчитанной на водоем в целом.

Таким образом, чем ниже эмбриональная смертность, тем выше численность головастиков в водоеме, крупнее их скопления и выше смертность на стадиях личиночного развития. Следовательно, отбор на устойчивость к гипоксии эмбриональных стадий не эффективен: повышая выживаемость эмбрионов, он автоматически приведет к повышению смертности головастиков, т. е. к уничтожению результатов увеличения приспособленности эмбриональных стадий развития. Вместе с тем эмбриональная и личиночная смертность совместно делают неэффективным и отбор на плодовитость. Чем больше отложено икры, тем выше совокупная гибель на эмбриональных и постэмбриональных стадиях и менее эффективно дальнейшее увеличение плодовитости. В принципе, существуют два пути увеличения плодовитости: увеличение числа икринок при неизменности их размеров, что связано с ростом размеров лягушек, и увеличение числа икринок за счет уменьшения

каждой из них. Этот путь не связан с размерами лягушек. Возможно, этот путь был отчасти использован в эволюции *R. temporaria*: распределение икры по ее диаметру у травяной лягушки в отличие от остромордой бимодально (Сурова, устн. сообщ.). Лимиты диаметров икринок у обоих видов практически совпадают: *R. temporaria* — 2,95—4,15 мм, *R. arvalis* — 2,95—4,05 мм. Но у *R. arvalis* модальное значение признака совпадает со средним — 3,5 мм, а у *R. temporaria* две моды — 3,0 мм и 3,5 мм. Однако у обоих видов корреляция между диаметром и числом икринок в кладке отсутствует. Это заставляет искать иные объяснения бимодальности распределения у травяной лягушки, например наличие возрастной изменчивости или связь с условиями зимовки. В любом случае отбор на уменьшение размеров икринок не может быть эффективен, так как связан с уменьшением количества желтка, а следовательно, с ускорением эмбрионального развития, чего на самом деле не наблюдается.

Можно, однако, предположить, что описанная ситуация должна вызвать отбор на снижение чувствительности к эффекту группы. Второй способ избежать плотностно-зависимой гибели — отбор на изменение поведения, т. е. отбор на исчезновение скоплений, — невероятен, так как в этом случае головастики не будут получать достаточного количества необходимого для их развития тепла. Отбор на снижение чувствительности к эффекту группы у головастиков *Rana temporaria*, по-видимому, шел. Из табл. 14 следует, что у *R. arvalis* дифференциация по темпам онтогенеза, их общее замедление и смертность при повышении плотности проявляются сильнее, чем у *R. temporaria*. Однако, как и в случае отбора на устойчивость к гипоксии, отбор на устойчивость к эффекту группы не привел к исчезновению этого эффекта.

Чтобы выяснить, почему не действителен отбор против эффекта группы, необходимо проанализировать другую особенность размножения *R. temporaria*: сроки икрометания и связанные с ними сроки метаморфоза. Из табл. 8 видно, что не только нерест, но и метаморфоз у травяной лягушки начинается раньше, чем у остромордой. В этом, собственно, и состоит адаптивный смысл скоплений и икры, и головастиков, компенсирующих недостаток тепла, обусловленный ранним икрометанием. Для *Rana temporaria* ранний метаморфоз имеет и приспособительное значение: чем раньше сеголетки травяной лягушки покидают водоем, чем крупнее они, тем жизнеспособнее (Ляпков, 1986). Поскольку темпы роста сеголеток имеют тенденцию сохраняться (Ляпков, 1986; Смирин, 1980), более мелкие и вышедшие позднее сеголетки обычно не успевают до зимовки догнать по своим размерам более крупных. Эффект группы приводит к тому, что первыми выходят на сушу наиболее крупные сеголетки, затем по мере метаморфоза генерации средние размеры особей уменьшаются, а изменчивость по этому признаку возрастает. К концу выхода сеголеток их средний размер снова несколько увеличивается (Ляпков, Смирин, 1983).

Таким образом, сеголетки, первыми покидающие водоем, по-видимому, имеют селективное преимущество и, следовательно, должен существовать вектор отбора, действующий против эффекта группы. Такой отбор способствует формированию более раннего и более синхронного метаморфоза генерации. Кроме того, как показано на рис. 6, пик численности хищников, питающихся головастиками, приходится на вторую половину личиночного развития головастика. Не оказывая влияния на динамику численности, эти хищники не могут не оказывать селективного воздействия на темпы онтогенеза головастика: чем продолжительнее личиночное развитие, тем выше вероятность уничтожения головастика хищником. Следовательно, в каждом поколении хищники должны интенсивно выедать более медленно развивающихся головастика, определяя тем самым отбор на ускорение темпов онтогенеза. Поскольку более быстрому онтогенезу препятствует эффект группы, отбор хищниками равнозначен отбору на снижение чувствительности головастика к этому эффекту. Однако этому направлению отбора противодействует ряд факторов, совокупно обуславливающих отбор на поддержание эффекта группы.

Во-первых, это неблагоприятные абиотические условия, т. е. случайно действующие факторы, губительные для выходящих из водоема сеголеток: резкая засуха, сильные дожди, не говоря уже о граде. Э. М. Смирин (1980) отмечала массовую гибель лягушат в результате грозового ливня. Растягивание сроков метаморфоза предохраняет генерацию от массовой гибели под действием подобных случайных факторов. Во-вторых, это животные, питающиеся лягушатами. На пике выхода сеголетки служат кормом паукам-серебрянкам, тритонам, зеленым лягушкам (до 20 сеголеток в желудке), поползням, сойкам, воронам, бурозубкам (до 30 сеголеток в час) — словом, всем, для кого они являются доступной добычей. Естественно, чем выше плотность сеголеток, тем выше пресс хищников. И в этом случае растягивание сроков метаморфоза адаптивно.

Наконец, учеты численности сеголеток при помощи мечения с повторным отловом, проведенные С. М. Ляпковым, показали, вопреки мнению Д. Калли и К. Гравуа (Culley, Gravois, 1972), что существует гибель сеголеток, зависящая от их плотности. На рис. 9 изображены динамика выхода сеголеток из водоема, их численность на учетной площадке (площадь 5300 м²) и смертность. Пик смертности, несколько сдвинутый во времени относительно пика численности, и есть результат ухудшения условий при увеличении плотности популяции. Рост смертности в конце периода выхода сеголеток обусловлен снижением жизнеспособности животных, поздно кончающих метаморфоз. Таким образом, отбору на снижение чувствительности к эффекту группы противодействует отбор на его поддержание, т. е. на растягивание сроков метаморфоза генерации.

Необходимо подчеркнуть, что увеличение смертности сеголеток, особенно от случайных факторов, неизбежное при сокращении сро-

ков метаморфоза генерации, стимулировало бы не только отбор на поддержание или усиление эффекта группы, но и отбор на плодовитость, компенсирующий случайную гибель. Однако отбор на плодовитость, как показано выше, неэффективен. Ему противодействует зависящая от плотности гибель эмбрионов и головастиков. Иными словами, отбор на плодовитость и противодействующие ему векторы связаны через внутривидовые взаимоотношения.

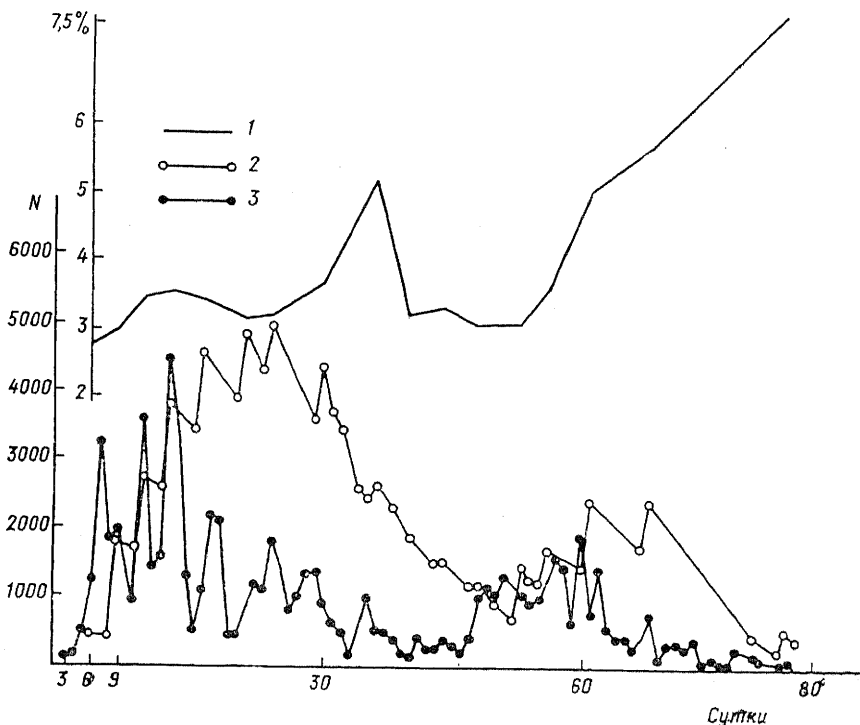


Рис. 9. Динамика выхода из водоема (3), численность на учетной площадке в радиусе 50 м от водоема (2) и смертность сеголеток *Rana temporaria* (1).

действия головастиков с отбором на ускорение онтогенеза и противодействующими ему векторами отбора. В результате эффект группы сохраняется, сохраняется и зависящая от плотности гибель головастиков.

Следовательно, популяция *Rana temporaria* находится под постоянным воздействием системы векторов движущего отбора, взаимодействующих так, что усиление отбора в любом из рассмотренных направлений автоматически приводит к усилению отбора в противоположном направлении и сохранению популяции равновесного состояния, т. е. к ее эволюционной стабилизации (рис. 10).

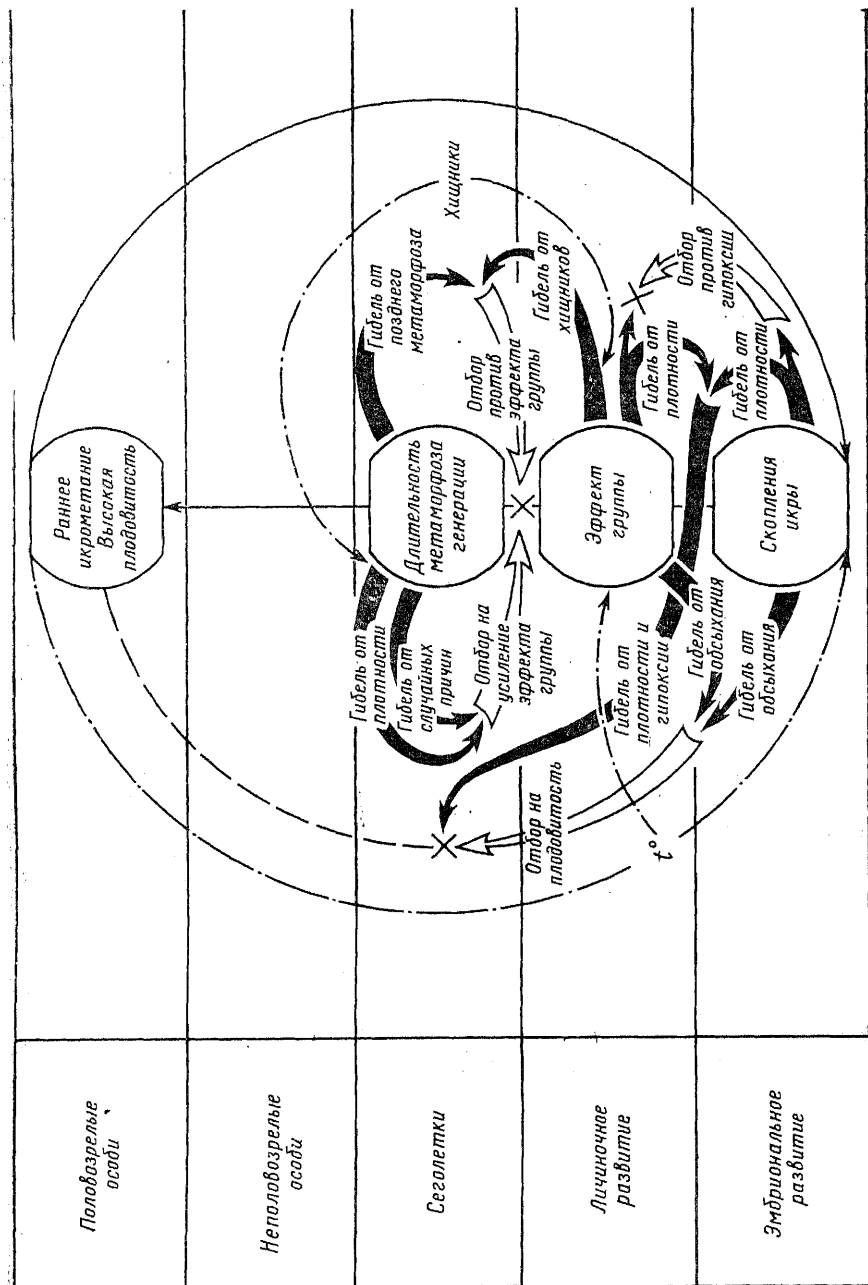


Рис. 10. Схема взаимодействия векторов отбора в популяции *Rana temporaria* в условиях Подмосковья

Все рассмотренные векторы отбора связаны с признаками, обладающими широкой нормой реакции и поэтому низкой, если не нулевой, наследуемостью. Так как отбор по подобным признакам неэффективен, может возникнуть сомнение в том, что взаимодействие векторов отбора, идущего по этим признакам, стабилизирует популяцию. Однако эффект генокопирования доказан и теоретически (Шмальгаузен, 1968а), и экспериментально (Waddington, 1957). Следовательно, не низкая наследуемость, а именно взаимное уравнивание противоположно направленных векторов отбора обуславливает эволюционную стабильность популяции.

Здесь не рассмотрен трехлетний период жизни лягушек — от сеголетки до половой зрелости. Однако экология неполовозрелых особей очень сходна с экологией взрослых, за исключением короткого, занимающего около 10 дней периода икрометания. Во всяком случае, пирамида возрастов лягушек (Ищенко, Леденцов, 1985; Мина, 1974) указывает на равномерность убыли численности генерации. Иными словами, этот период не вносит изменений в предлагаемую модель эволюционной стабильности популяции *Rana temporaria*. Подтверждение стабилизирующего действия разнонаправленных векторов отбора получено Р. А. Гринько (1987) при изучении механизмов стабилизации плодовитости в лабораторных популяциях *Drosophila melanogaster*. При сведении к минимуму и стабилизации средних воздействий плодовитость исследованных популяций в течение 20 поколений слабо флуктуирует вблизи средней. Эта стабильность популяционной плодовитости обусловлена взаимодействием двух спонтанно существующих направлений отбора: отбором в пользу малоплодовитых самок на ранних стадиях онтогенеза и отбором в пользу преимущественного размножения высокоплодовитых мух. Средние по плодовитости особи занимают промежуточное положение. Малоплодовитые самки составляют большую часть популяции и характеризуются повышенным энергетическим обменом, что, видимо, и обуславливает их успех на ранних стадиях онтогенеза и в то же время проигрыш по участию в размножении.

Равновесие векторов отбора, стабилизирующее популяцию, можно было бы считать редким, даже уникальным случаем, если бы ряд примеров сбалансированного полиморфизма и устойчивости отдельных признаков не поддавался интерпретации с вышеизложенных позиций — как результат действия уравнивающих друг друга направлений отбора. Например, у арктического поморника, по данным О'Дональда (O'Donald, 1972), существуют две основные формы: темно- и светлоокрашенная. Темноокрашенные самцы имеют преимущество при спаривании с любимицами. Однако светлоокрашенные самки созревают раньше темноокрашенных. В результате в популяции сохраняется постоянная концентрация обеих форм. Сходная ситуация наблюдается у *Donaus chrisippus* в Восточной Африке. Две морфы этого вида, *dorippus* и *chrisippus*, находятся в равновесии, так как самцы *chrisippus* имеют в течение 3—4 месяцев преимущество в спаривании, а сам-

жи *dorippus* более привлекательны для самцов обеих морф (Smith, 1975). К явлениям того же порядка следует, видимо, отнести полиморфизм по типам поведения у петухов на птицефермах (Кайданов, 1966). Петухи сильного типа поведения имеют преимущество в размножении, пока их мало. Когда их становится больше, они теряют силы и время на драки и установление иерархии, а преимущество в размножении получают петухи слабого типа.

Столь же четко противодействие векторов отбора прослеживается при циклическом отборе у *Adalia bipunctata* (Тимофеев-Ресовский, Свирижев, 1966). У этих коровок зимой выживает преимущественно темноокрашенная форма, а летом, из-за более высокой плодовитости, преимущество получают красные жуки. Для одного из видов дарвиновых выюрков — *Geospiza fortis* — на о-ве Большая Дафна показано (Price, 1984; Price et al., 1984) равновесие двух противоположных направлений отбора: на увеличение высоты клюва и размеров тела, связанное с питанием крупными семенами во время засух, и на уменьшение обоих этих признаков в периоды нормальной влажности. Подобные данные получены и на *Geospiza conirostris* (Grant, 1985). Аналогично, согласно Д. Лэку (Lack, 1954), размеры кладки у воробьиных представляют собой результат взаимодействия отбора на плодовитость и противодействующего ему отбора на уменьшение количества птенцов, обусловленного трудностью выкармливания большого выводка.

Таким образом, не только популяция в целом, как это показано выше на *Rana temporaria*, но и отдельные признаки, причем у разных групп животных, стабилизируются противодействующими друг другу векторами отбора. Можно думать, что многие случаи, интерпретируемые ныне как частотно- и плотностно-зависимый отбор, удастся лучше понять, если интерпретировать их как взаимодействие разнонаправленных векторов движущего отбора. Иными словами, можно ожидать, что этот механизм эволюционной стабилизации достаточно распространен в природе.

В заключение необходимо подчеркнуть, что представление о равновесии векторов движущего отбора как механизме эволюционной стабилизации популяций диких видов не противоречит теории стабилизирующего отбора, а, напротив, дополняет ее. Именно стабилизация состояния популяции в непрерывно колеблющихся условиях среды и создает базу для действия стабилизирующего отбора как механизма сохранения адаптивных признаков и эволюции процессов онтогенеза.

Как сказано выше, стабилизирующий отбор действует в стабильных условиях среды через элиминацию генотипических отклонений, выходящих за пределы эволюционной нормы (Шмальгаузен, 1968а). Второй случай, при котором может действовать стабилизирующий отбор, — ухудшение условий среды при отборе по стабильным признакам фенотипа. Этот случай иллюстрирует гибель крайних вариантов изменчивости количественных признаков у воробьев (Bumpus, 1899), который сам И. И. Шмальгаузен

(1968) приводил в качестве примера стабилизирующего отбора. При ухудшении условий среды, действующих на пластичные признаки фенотипа, смоделировать стабилизирующий отбор не удается (см. выше). Стабилизирующий отбор эффективен при условии либо стабильности среды, либо стабильности признаков, по которым он идет. Именно эту ситуацию, т. е. стабилизацию соотношения популяции и среды ее обитания, и создает равновесие векторов движущего отбора, обеспечивая тем самым эффективность отбора стабилизирующего, в первую очередь канализирующей его субформы.

Предлагаемое в данной работе объяснение эволюционной стабилизации популяций диких видов в методическом отношении берет начало от введенной Р. Перлем (Pearl, 1927; Pearl, Parker, 1921) и получившей широкое распространение методики составления таблиц выживания, от которой оно отличается тем, что были проанализированы не только факторы, вызывающие смертность, но и реакции популяции на эти факторы, что и позволило выявить направления отбора. В теоретическом отношении высказанная концепция близка к принципу Холдэна — Семевского. Вышеизложенные данные являются помимо всего остального прямым подтверждением этого принципа, т. е. прямо показывают, что повышение приспособленности в одном каком-либо направлении ведет к снижению приспособленности в других направлениях. Так, «выигрыш» в терморегуляции эмбрионального развития, обусловленный свойственным *Rana temporaria* способом икрометания (крупные кладки, слипающиеся в сплошные «подушки»), обусловил «проигрыш» в обеспеченности эмбрионального развития кислородом. Аналогично терморегуляция в скоплениях головастиков повлекла за собой усиление неблагоприятных последствий эффекта группы — замедление темпов личиночного развития. Адаптация к икрометанию в более ранние сроки повлекла массовую гибель икры от обсыхания и т. д.

Однако необходимо еще раз подчеркнуть, что в отличие от ситуации, ожидаемой исходя из принципа Холдэна — Семевского, отбор не приводит к эволюционной компенсации снижения приспособленности. В этом отношении он неэффективен или эффективен в очень слабой степени. Тем самым оптимизация соотношения популяции со средой оказывается недостижимой не только экологически, но и эволюционно.

Если сказанное справедливо, то стабилизирующий отбор оказывается причиной и механизмом сохранения не тех признаков, приспособленность которых оптимальна (подобных признаков, по всей вероятности, вообще не существует), а признаков, приспособленность которых не может быть изменена в данных условиях среды. Другими словами, стабилизирующий отбор фиксирует несовершенные с точки зрения их приспособительного значения дефицитивные признаки, а затем совершенствует процессы онтогенеза подобных неоптимальных адаптаций. А. М. Уголев (1961, 1985) специально подчеркивал несовершенство физиологических

процессов у высших организмов. Из этого следует, что формирующийся главным образом посредством стабилизирующего отбора тип онтогенеза, а тем самым и структурный тип (тип организации) надвидовых таксонов представляет собой результат оптимизации морфогенеза неоптимальных дефинитивных структур. Следовательно, уже сформировавшаяся структура, являющаяся важнейшим параметром, определяющим направление филогенеза (см. раздел II), перестраивается в ходе этого процесса не только благодаря изменениям, вызванным изменениями среды, но и в силу необходимости дальнейшей адаптации ранее возникших приспособлений.

Представление о том, что эволюционная стабильность популяций определяется равновесием действующих на нее векторов отбора, ставит вопрос о границах устойчивости подобного равновесия. Вероятно, покуда вид существует, несмотря на различия в условиях его существования в разных частях ареала, для каждой из популяций это равновесие выдерживается в целом, невзирая на различия в интенсивности тех или иных векторов отбора.

Косвенным подтверждением этому могут служить многолетние (1968—1974 гг.) исследования И. А. Шилова с сотрудниками (Шилов и др., 1973а, б; 1975) по экологии полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) в Дарвинском государственном заповеднике на берегу и островах Рыбинского водохранилища. Это водохранилище начало наполняться в 1941 г., и формирование его завершилось в 1947 г. Заполнение водохранилища внесло глубокие изменения в экологию популяций полевки-экономки, обитавшей по берегам рек Шексны и Мологи, междуречье которых было занято водохранилищем. Зарегулирование стока рек в сочетании с пологими берегами привело к изменению паводкового режима. Подъем воды в водохранилище начинается со снеготаянием, но спадает вода очень медленно, из-за чего к октябрю уровень воды все еще выше, чем весной, перед началом ее подъема. Поэтому прибрежная популяция «пульсирует». При подъеме воды, пик которого приходится на май—июнь, она оттесняется к верхней границе зоны временного затопления, а по мере ее спада и разрастания околководной растительности распространяется по этой зоне вслед за отступающей водой. Ширина зоны в зависимости от крутизны берегов составляет от нескольких метров до 5—6 км. Кроме того, существуют группировки полевок, занимающие подходящие для них станции в верховьях ручьев, не подверженных влиянию колебаний уровня водохранилища, т. е. обитающие в условиях, более сходных с типичными для вида.

После заполнения чаши водохранилища часть отложений торфа затопленных сфагновых болот оторвалась от дна и всплыла, образовав плавучие, но не дрейфующие острова. «Большой торфяник», на котором проводились работы, представляет собой остров длиной 12 км и шириной от 4 км до нескольких сот метров. Во время подъема уровня водохранилища он не затопливается. К началу работ остров был вновь заселен высшими расте-

ниями, включая кусты ивы и молодые осинки. Полевка-экономка заселила его, по-видимому, примерно за 25 лет до начала работ, попав сюда скорее всего с плавающих островков. Изоляция островной популяции полная и поддерживается таковой около 50 поколений. До ближайшей береговой популяции расстояние 10 км.

Авторы исследовали динамику численности, половую, возрастную и пространственную структуры популяций, степень стрессированности особей, входящих в популяционные группировки, и ряд морфологических признаков, характеризующих физиологическое состояние отловленных зверьков. Кроме массы и длины тела определяли: относительные массы почки (%), межлопаточного бурого жира (%), надпочечников (%), тимуса (%), число эритроцитов (млн в 1 мм³) и гемоглобин (мг/%). Окраску меха оценивали в процентах отраженного света.

Различия в экологии береговой и островной популяций довольно значительны. Как уже говорилось, береговая «пульсирует», а островная стабильна по территории. Различна динамика численности, главным образом в соотношении численностей осенью и весной. На торфяном острове полевки лишь иногда делают норы в высоких кочках, а обычно живут в гнездах на поверхности торфа, так как вода стоит непосредственно под поверхностью. Весенняя численность (перезимовавшие зверьки) в береговой популяции относительно выше, чем в популяции, живущей на острове, и колебания численности береговой популяции выражены резче. Однако в морфофизиологических показателях различия практически отсутствуют. У полевок, отловленных на острове, относительная масса почки несколько выше, а относительная масса бурого жира несколько меньше, что объясняется более суровым микроклиматом торфов: постоянными ветрами и высокой влажностью приземного слоя воздуха. Остальные признаки не различаются. Таким образом, различия в экологии существенно более выражены, чем в физиологии.

Прежде всего, вслед за И. А. Шиловым необходимо подчеркнуть, что 50 поколений существования изолированной островной популяции не привели к сколь-нибудь заметной ее дивергенции от береговой. Объяснить отсутствие дивергенции выбором полевок каких-то микростадий, обеспечивающих возможность их существования в одинаковых условиях, не удается. Различия в структуре поселений, динамике численности, гнездостроении свидетельствуют об обратном. Можно было бы предположить, что различия в условиях существования находятся в пределах нормы реакции исследованных, заведомо пластичных признаков фенотипа. Тогда различия между популяциями должны были бы быть более заметными, во всяком случае затрагивать большее число признаков, характеризующих энергетику, чем это наблюдается в действительности. Иными словами, за исключением двух вышеуказанных признаков, нет фенотипической адаптации к новым условиям. Объяснить это можно, по-видимому, только тем, что, несмотря на изменение динамики численности, которое указывает на измене-

ние интенсивности отбора по сезонам года, общее равновесие векторов отбора не нарушено, значит, изменения в экологии оказались недостаточными для смещения равновесия и, следовательно, для дивергенции популяций.

Таким образом, литературные данные позволяют предположить, что механизм эволюционной стабилизации популяций на основе взаимного уравновешивания действующих в них векторов отбора достаточно распространен. Если это так, то получает объяснение обычная для биологии ситуация, когда эволюция (в смысле новообразования) даже на популяционно-видовом уровне не является непосредственно наблюдаемым процессом и лишь подразумевается в прошлом на основе изучения ныне существующих адаптаций. Лишь в случае действительно резких изменений среды, главным образом антропогенных (пестициды, задымление и т. п.), т. е. действия эволюционно новых факторов, обуславливающих возникновение новых, не уравновешенных векторов отбора, эволюция проявляется непосредственно.

Вероятно, ближайшим эволюционным следствием, обусловленным равновесием действующих на популяцию векторов отбора, является формирование пластичных признаков фенотипа и (или) сбалансированного полиморфизма. Оба эти механизма, а особенно первый из них, защищают популяцию от случайных флуктуаций внешних условий, т. е. сохраняют ее положение в окружающей среде. Выработку и тех и других типов признаков определяет само противодействие векторов отбора, заставляющее организмы одновременно приспосабливаться к альтернативным, в лучшем случае, чередующимся во времени экологическим воздействиям.

С позиций равновесного состояния популяций под действием системы векторов отбора находит объяснение и широкий диапазон изменений темпов эволюции популяций. Изменение тех факторов среды, к которым вид в какой-то мере уже приспособлен, т. е. «эволюционно освоенных факторов», приведет к изменению популяции в новую точку равновесия. Для пластичных признаков фенотипа это равносильно смещению в пределах нормы реакции (с учетом скрытого резерва адаптивного реагирования). Для признаков со сбалансированным полиморфизмом подобное изменение приведет к новому балансу частот. В обоих случаях подобные изменения будут соответствовать существующим представлениям о микроэволюции, включая и представление об «элементарном эволюционном акте» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Однако популяция не изменит своего видоспецифического облика.

Если подобная эволюция будет происходить достаточно долго и медленно, генокопирование сохранит соответствие нормы реакции или полиморфизма диапазону колебаний среды. В этом случае взаимодействие векторов отбора не нарушится и сохранится тренд эволюции, который независимо от ортоселекции определяет направленность филогенеза (см. гл. 2).

Достаточно резкое, выходящее за пределы реагирования изменение среды приведет к перестройке взаимодействия векторов от-

бора, что равносильно изменению направления эволюции. Дисбаланс векторов равноценен возникновению нового, несбалансированного другими направления отбора. Иными словами, изменение направления эволюции популяции может быть вызвано не только перестройкой экологической обстановки, но и скоростью этой перестройки. К тем же результатам приведет и возникновение нового вектора отбора при столкновении популяции с «эволюционно не освоенными» факторами среды, например с антропогенными воздействиями. Оба последних случая сводятся к возникновению новой равнодействующей всех векторов отбора, т. е. к одному из следствий принципа Холдэна — Семевского (см. выше). Таким образом, представление об эволюционной стабилизации естественных популяций под действием системы взаимно уравновешивающих друг друга векторов отбора позволяет дополнить существующие представления о причинах изменения направления микроэволюции. Подобные изменения определяются: 1) изменением условий среды, что приводит к изменению направлений отбора; 2) изменением качественного состава наследственной изменчивости, подвергающейся отбору в данных условиях среды; 3) изменением темпов эволюции, не позволяющим популяции сохранить то же направление эволюции из-за перестройки системы влияющих на нее векторов отбора.

1.4.

НЕОБРАТИМОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

Закон необратимости эволюции был сформулирован на палеонтологическом материале. Однако в основе его лежат микроэволюционные закономерности. Поэтому здесь он помещен в конце главы, посвященной микроэволюции. Для анализа направленности эволюционного процесса этот закон очень важен: любое изменение организации, кроме возвратного, можно интерпретировать как поступательное. Необратимость эволюции, как подчеркнул И. И. Шмальгаузен (1969), была понятна еще Ч. Дарвину, писавшему в «Происхождении видов...», что даже в том случае, если бы полностью восстановились условия, в которых когда-то в прошлом существовал тот или иной вымерший вид, потомки этого вида не могли бы вернуться к прежнему состоянию, так как организация, сформировавшаяся за время эволюции потомков, определяла бы и иной путь их дальнейшего преобразования. В том же духе формулировал закон необратимости эволюции и Л. Долло (цит. по Шмальгаузен, 1969): «Организм никогда 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» (см. также Габуния, 1974). Необратимость эволюции неоднократно ставилась под сомнение (Любичев,

1982; Соболев, 1924), или полностью отрицалось обращение любых признаков (Abel, 1911).

В связи с этим необходимо подчеркнуть, что под обратимостью эволюции, согласно И. И. Шмальгаузену (1969), можно понимать лишь обратное движение — поэтапный возврат анцестральных состояний признаков или целостного организма. Действительно, в любом другом случае перестройка признаков (или организмов) будет восприниматься при построении ряда как дальнейшая их эволюция, но не обращение. С этих позиций обращение отдельных признаков, впервые показанное как поправка к закону необратимости эволюции П. П. Сушкиным (1915), может наблюдаться достаточно часто. Особенно это характерно для количественных признаков: увеличение и последующее уменьшение (или наоборот) отдельных органов или размеров всего организма, во многих случаях связанное с перестройками соотношений, вызванных аллометрией, — явление достаточно частое. Изменение соотношений, обусловленных аллометрическим ростом (но, видимо, не только они), может давать картины обращения и качественных признаков. Наконец, поскольку известны возвратные мутации, возникает вопрос, почему обращение даже отдельных признаков — явление, в эволюции достаточно редкое.

Отвечая на этот вопрос, М. А. Шишкин (1970) обратил внимание на системность организации, сформулировав представление о том, что даже в случае возврата к исходному состоянию какого-либо гена системы онтогенетических корреляций (в смысле Шмальгаузена, 1982) не смогут вернуться в исходное состояние. Они будут способны лишь перестраиваться дальше. Видимо, «неустранимость прошлого» и следует понимать как статистическую невероятность и адаптивную невозможность обратного развития сформировавшейся системы формообразования. Отсюда становится понятной и возможность обращения отдельных признаков, особенно количественных, не связанных со сложными перестройками морфогенеза, или, напротив, идущих в рамках допускаемых пластичностью эпигеномных процессов морфогенеза (аллометрический рост).

К этому следует добавить, что по мере развития молекулярной генетики становится все более очевидным наличие сложных взаимосвязей между генами, делающее невозможным представление о системе обратных мутаций, способных привести к обращению эволюции признака, определяемого мутантными генами. Достаточно напомнить о сплайсинге, инсерционных последовательностях, эффекте положения, аллельных и не аллельных (эпистатических) отношениях генов, чтобы представление о невероятности серии обратных мутаций стало очевидным.

К сказанному следует добавить лишь, что сформулированное Ч. Дарвином и затем Л. Долло допущение о возможности возврата организма в условия среды, тождественные тем, в которых существовали его предки, представляет собой не более чем аллегория. На самом деле, такое обращение условий окружающей среды

так же невозможно, как обращение системы эпигенотипа или генотипа. Поскольку любой биоценоз представляет собой комплекс коадаптированных и коадаптирующихся в ходе эволюции популяций, эволюционная перестройка любого вида означает для остальных компонентов экосистемы изменение среды, столь же необратимое, как и перестройка морфогенеза. Иными словами, системность всех уровней организации падыиндивидуальных биологических систем делает невероятным возникновение анцестральных внешних условий, так же как системность организации особи делает невероятным обратное развитие фенотипа. Сказанному не противоречит возможность восстановления фенотипического облика диких видов, осуществляемая методами селекции, т. е. вне системы экологических связей восстанавливаемого вида, например восстановление кавказского зубра (Гептнер и др., 1961, цит. по Татаринovu, 19876). Реконструкция филогенеза всегда возможна, т. е. история жизни на земле не представляет собой того хаоса форм, каким она являлась бы, если бы эволюция обращалась. В этом контексте, т. е. с точки зрения значения направленности, вопрос о том моменте, с которого эволюция становится необратимой (Скарлато, Старобогатов, 1974; Старобогатов, 1968), не представляется актуальным.

В вышеизложенной интерпретации закон необратимости эволюции означает, что сформировавшиеся адаптации (даже будучи несовершенными) могут перестраиваться далее, но не могут исчезать путем обратного развития, в точности повторяющего этапы их становления. В такой интерпретации закон необратимости эволюции озвучен принципам синергетики: сформировавшаяся система любого уровня организации — система онтогенеза, система популяции, система биогеоценоза — направляет и ограничивает дальнейшую перестройку входящих в нее подсистем, выступающих как элементарные единицы при данном уровне рассмотрения процесса развития. Любое направление развития, кроме обратного, может быть представлено как филогенетический ряд. Поскольку обратное развитие невероятно, теоретически филогенез всегда может быть реконструирован.

* *

*

Подводя итоги обсуждению направленности микроэволюции, необходимо подчеркнуть, что возможно любое изменение направления эволюции популяций, за исключением обратного развития по уже пройденному пути. Любые другие направления будут рассматриваться как прогрессивное преобразование организации особей, составляющих эволюционную группировку и группировки в целом. Степень изменения направления эволюции, так сказать угол отклонения от первоначального направления, не может быть велика. Он ограничен паличным спектром той части генотипической изменчивости, которая может быть подхвачена отбором при изменении эко-

логической обстановки, и пределами адаптивного реагирования фенотипов на это изменение. Мало того, сохранение популяции неизменной, по-видимому, более вероятно, чем ее адаптивное изменение. Равновесие противодействующих друг другу векторов отбора препятствует адаптации популяций к изменению условий борьбы за существование. Направленное преобразование популяций может происходить, по-видимому, в двух случаях: при возникновении нового, не сбалансированного вектора отбора (например, появления в среде нового пестицида) или при дисбалансе уже существующих векторов отбора (например, при расселении вида за пределы исходного ареала). В обоих случаях преобразование популяции будет восприниматься как изменение направления ее эволюции.

С точки зрения направленности эволюции и возникновения нового вектора движущего отбора, и дисбаланс уже существующих векторов сводятся к более простой ситуации — действию на популяцию одного вектора движущего отбора. Естественно, такой подход представляет собой существенное упрощение. Единственным можно считать лишь то направление отбора, которое выделяется как таковое в рассматриваемой системе эколого-генетических взаимодействий популяции со средой, а таких систем заведомо несколько или много. На это указывает хотя бы разная направленность эволюции признаков у дивергирующих видов: по одним из них может идти ортоселекция, и они меняются одинаково, по другим происходит дивергенция. Классическими примерами могут служить эволюция лошадей и эволюция цератопсов.

Раз возникнув, данное направление эволюции имеет тенденцию сохраняться до тех пор, пока не произойдет следующее изменение среды либо качественное изменение спектра наследственной изменчивости, ставящее популяцию в новое соотношение со средой. Вместе с тем множественность реакций организма на любое изменение условий борьбы за существование и множественность самих экологических воздействий на организмы, составляющие эволюционирующую популяцию, приводит к тому, что каждое конкретное изменение направления эволюции детерминировано неоднозначно. Иными словами, даже при известном изменении среды направление эволюции популяции в ответ на это изменение можно прогнозировать лишь с той или иной степенью вероятности. Нельзя ожидать, что реакция организмов будет не множественной, напротив, будут меняться многие (как коррелированные, так и не коррелированные) их признаки, и реакции особей, составляющих популяцию, также будут неодинаковы. Единый тренд преобразования популяции будет формироваться по мере самого преобразования, и по мере его формирования прогнозируемость эволюции будет возрастать.

При отборе по пластичным признакам фенотипа соответствие направления изменения среды и направления эволюции более строго, чем при отборе по признакам, более жестко детерминированным генотипически. Генокопирование происходит с запаздыванием по отношению к адаптации посредством фенотипических ре-

акций. Поэтому оно лишь фиксирует произошедшие изменения. Тренд эволюции в этих условиях формируется быстрее, а направление эволюции оказывается более надежно прогнозируемым. При отборе по признакам, жестко детерминированным генотипически, может подхватываться несколько разных наследственных отклонений, в той или иной степени повышающих шансы на выживание и успешное размножение. Примером этой ситуации может служить множественность адаптаций мух к ДДТ. Комбинирование подобных благоприятных в новых условиях среды наследственных отклонений замедлит формирование единого тренда преобразования популяции и может создать условия для дальнейшего изменения направления ее эволюции даже при сохранении неизменной экологической обстановки, вызвавшей движущий отбор по признаку.

Таким образом, направленность эволюции популяций задается направлением отбора, которое в свою очередь определяется как наличной изменчивостью, так и условиями борьбы за существование. Иными словами, движущий отбор — это направленный процесс только потому, что он сам направлен.

НАПРАВЛЕННОСТЬ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

2.1. СООТНОШЕНИЕ МИКРОЭВОЛЮЦИИ И МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Проблема соотношения микроэволюции и макроэволюции неизменно привлекает внимание исследователей, главным образом по двум причинам. Во-первых, эта проблема действительно имеет существенное методологическое значение, так как подразумевает вопрос о единстве механизмов и закономерностей эволюции, т. е. вопрос о структуре эволюционной теории в целом. Во-вторых, обсуждение этой проблемы не требует специальных исследований, т. е. может быть основано лишь на общих соображениях.

Термины «микро-» и «макроэволюция» впервые применил, по-видимому, Ю. А. Филипченко (Philipschenko, 1927), затем их использовали Г. Добжанский (Dobzhansky, 1937), Р. Гольдшмит (Goldsmidt, 1940), затем Дж. Симпсон (Симпсон, 1948; Simpson, 1944). Перечисленным авторам принадлежит и общеупотребительное в современной литературе разграничение микроэволюции как эволюции популяций, идущей под действием естественного отбора и оканчивающейся видообразованием, и макроэволюции как эволюции надвидовых таксонов. Дж. Симпсон (1948) ввел еще один термин — «мегаэволюция», подразумевая под ним эволюцию таксонов высокого ранга — классов и выше. Термином «макроэволюция» он обозначил эволюцию родов, семейств, отрядов. Это более дробное разграничение уровней эволюции не получило распространения. В то же время следует признать, что именно благодаря Симпсону термины «микро-» и «макроэволюция» вошли в биологическую терминологию (Галл, 1983; Грант, 1980). Дж. Симпсон (1948; Simpson, 1953) придерживался мнения, что и микро-, и макро-, и мегаэволюция происходят под действием дарвиновских факторов эволюции — наследственной изменчивости и отбора.

Противоположная точка зрения, согласно которой таксоны надвидового ранга возникают скачкообразно, восходит к Л. Кено (Cuenot, 1914) и Л. С. Бергу (1922). Ю. А. Филипченко (1927) также считал, что макроэволюция происходит посредством макромутаций. Р. Гольдшмит (Goldsmidt, 1940) придерживался этой же точки зрения, предполагая, так же как и Л. Кено, что макромутации создают формы, преадаптированные к тем средам, в которых обитают систематические группы — потомки подобных «многообе-

щающих уродов». Представления о макрогенезе получили поддержку и среди палеонтологов (Красилов, 1980; Личков, 1965; Schindewolf, 1952, 1963). Т. Девилер (Devillers, 1965) предположил, что возникновение надвидовых таксонов связано с мутационными изменениями морфогенеза. В его экспериментах экстирпация или подсадка скелетогенной мезенхимы в область зачатка конечности позвоночных приводила соответственно к недоразвитию или удвоению костей голени. Например, у птиц развивалась малая берцовая кость — признак класса. В новейших обоснованиях макрогенеза используется представление о латеральном переносе генов (Кордюм, 1982). Таким образом, представления о собственном, сальтационном механизме макроэволюции до сих пор имеют сторонников.

При интерпретации отдельных мутаций или нарушений формообразования как механизма сальтационного возникновения надвидовых таксонов обычно не обращают внимания на то, что измененные признаки не являются эволюционно новыми. В качестве таксономически значимых они интерпретируются только по аналогии с признаками уже существующих систематических групп. Например, мутация дрозофилы *tetraptera* может быть интерпретирована как изменение диагностического признака отряда *Diptera* только потому, что существуют четверокрылые насекомые, от которых возникли двукрылые. Удвоение костей голени птиц можно интерпретировать как меняющийся признак этого класса только на том основании, что предки птиц — рептилии — имели две берцовые кости. Напротив, мутация дрозофилы *aristopedia*, несмотря на все ее своеобразие — ножка вместо аристы, не может иметь таксономической интерпретации, так как среди насекомых нет форм с ногами на голове. Иными словами, представления о сальтационном механизме макроэволюции основаны на порочном логическом круге. В качестве экспериментального обоснования этих представлений используются искусственно вызванные атавизмы, а не новые адаптации. В случае новых адаптаций им нельзя было бы приписать тот или иной конкретный таксономический ранг.

Наиболее глубокий и в настоящее время общепризнанный анализ причин того, что вся эволюция идет на основе комплексов малых мутаций, принадлежит И. И. Шмальгаузену (1968а). На уровне молекулярной генетики, в том числе применительно и к латеральному переносу генов, аналогичный анализ дан Р. В. Хейсиным (1984). Обсуждение этих концепций выходит за рамки работы. Единство механизмов микро- и макроэволюции подчеркивали очень многие авторы (Галл, 1980, 1983; Майр, 1968; Мина, 1986; Шварц, 1969; Bock, 1965; Hecht, 1965; Rensch, 1960; Simpson, 1953; Van Valen, 1963 и др.). В настоящее время эта точка зрения, несомненно, господствует, что показали специально посвященная соотношению микро- и макроэволюции конференция в Тарту (1980) и дискуссия на эту тему, проведенная во время международной конференции «Эволюция и среда» (ЧССР, Брно, 1981) (Смирнов, 1980; Тимофеев-Ресовский, 1980; Яблоков, 1980).

В то же время большинство авторов, обсуждающих соотношение этих двух уровней рассмотрения эволюционного процесса, подчеркивают несводимость макроэволюции к микроэволюции (Паавер, 1980; Тимофеев-Ресовский, 1980; Яблоков, 1980; Wock, 1965; Dobzhansky, 1951; Necht, 1965). А. П. Расницын (1969) и В. В. Жерихин (Жерихин, Расницын, 1980) подчеркнули несоответствие темпов макроэволюции тем, которые можно было бы ожидать на основе теории микроэволюции. С. С. Шварц (1969) писал об организационной и экологической предопределенности макроэволюции, Н. В. Тимофеев-Ресовский (1980)) и И. Элдредж (Eldredge, 1986) сослались на «межвидовой отбор».

Получается, что вопрос о своеобразии механизмов микро- и макроэволюции в настоящее время утратил актуальность, тогда как вопрос о сводимости или несводимости макроэволюции к микроэволюции продолжает обсуждаться. Своеобразие микро- и макроэволюции очевидно, поэтому целесообразно обсуждать не само своеобразие, а его причины и этим путем попытаться выяснить вопрос о сводимости или несводимости закономерностей макроэволюции к микроэволюционным закономерностям.

Обсуждая этот вопрос, необходимо напомнить, что с 60-х гг. прошлого века процесс эволюции надвидовых таксонов обозначался термином «филогенез». Автор этого термина Э. Геккель (Haeckel, 1866, 1894) и определил филогенез как историческое развитие систематических групп. В такой интерпретации филогенез и макроэволюция — синонимы. Однако затем под филогенезом стали понимать не только историческое развитие таксонов, но и историческое развитие отдельных признаков организма и организма как целого. Строгое определение филогенеза как исторического ряда известных (т. е. прошедших естественный отбор) онтогенезов дал И. И. Шмальгаузен (1969). При использовании этого определения соотношение микроэволюции и филогенеза описывается концепцией сетчатого родства особей в популяции (Шмальгаузен, 1969), объясняющей соотношение преемственности онтогенезов внутри эволюционирующей популяции и преемственность таксонов в ходе их исторического развития.

Отношения особей, составляющих популяцию, можно представить трехмерной решеткой, в которой каждый узел — скрещивание прошедших отбор особей, а каждая линия — онтогенез выживших, т. е. прошедших отбор, потомков этих особей. Популяция же в целом, первоначально принадлежавшая исходному «родительскому» таксону, в том случае, если она эволюционирует в смысле преобразования организации составляющих ее особей, в конце концов становится одной из популяций дочернего таксона. В этой модели ретроспективный анализ преобразований организации от конечного состояния популяции к исходному строго соответствует данному И. И. Шмальгаузен (1969) определению филогенеза. Теоретически, прослеживая по ячейкам решетки преобразования организации от потомков к предкам, можно было бы проследить исторический ряд онтогенезов от любого представителя дочернего

таксона до того представителя исходного таксона, у которого тенденция к эволюции в сторону дочернего таксона впервые проявляется как индивидуальное уклонение.

На практике подобная реконструкция филогенеза невозможна. Во-первых, технически невозможно настолько полно исследовать организацию, а тем более онтогенез особей, чтобы судить о филогенезе как об историческом ряде онтогенезов. Во-вторых, неполнота палеонтологической летописи не позволяет, за очень редкими исключениями, подобрать исторический ряд форм, связанных между собой непрерывной преемственностью поколений. Мало того, в тех редких случаях, когда в руках палеонтологов находится материал, позволяющий анализировать индивидуальную изменчивость в череде поколений, такой как *Paludina neimajri* или *Planorbis multiformis*, в точном соответствии с концепцией сетчатого родства невозможно выделить единственный филогенетический ряд, отражающий исторические преобразования популяции. Напротив, внутри популяции легко выделить множество равноценных друг другу подобных рядов, каждый из которых характеризует исторические преобразования популяции и филогенеза таксонов.

Поскольку достаточно полное описание исторических изменений организации особи, а тем более всего онтогенеза невозможно, реальные реконструкции филогенеза основаны на изучении исторического развития отдельных признаков. Основы методологии реконструкции филогенеза признаков созданы Э. Геккелем (Haeckel, 1866) в форме метода тройного параллелизма, который видоизменялся и совершенствовался по мере накопления опыта филогенетических исследований. Относительно методологии реконструкции филогенеза существует обширная литература, возникшая благодаря работам В. Хеннига (Hennig, 1966). Обзоры этой литературы даны А. П. Расницыным, Г. М. Длусским (1988) и Л. П. Татариновым (1987а, б). Обсуждение трудностей и эффективности выявления апоморфных и плезиоморфных признаков выходит за пределы задачи данной книги. Реконструкции филогенеза отдельных признаков затем экстраполируются на филогенез соответствующего таксона. В настоящее время, когда систематика и историческое развитие большей части вымерших и современных систематических групп в ранге отрядов — классов более или менее известны, данные по филогенезу признаков служат для уточнения или перестройки существующих реконструкций филогенеза таксонов. Для плохо изученных групп ряды по признаку (признакам) непосредственно служат реконструкциями филогенеза таксонов: последовательность преобразований признака условно отождествляется с последовательностью исторического развития систематической группы. Ранг таксона, филогенез которого реконструируется посредством подобной экстраполяции, зависит от признаков, используемых для построения ряда. Изучение филогенеза таксономических признаков класса, например класса млекопитающих или класса амфибий, позволяет судить об историческом развитии имен-

но этих таксонов. Таким образом, при реконструкции филогенеза надвидовых таксонов, тождественной реконструкции макроэволюций этих таксонов, производится экстраполяция реконструкций филогенеза отдельных признаков на макроэволюции систематической группы соответствующего ранга.

На самом деле экстраполяция выводов о филогенезе признаков на таксон подразумевает два этапа: с признаков на филогенез в строгом смысле термина — исторический ряд онтогенезов — и затем уже на таксон соответствующего ранга. Подобная двойная экстраполяция более точно соответствовала бы концепции сетчатого родства особей в популяции, однако в силу вышеизложенных причин она невозможна, и промежуточный этап лишь подразумевается. Любая экстраполяция с частного на общее и экстраполяция, осуществляемая при филогенетических исследованиях в том числе, содержит в себе возможность ошибок. Часть подобных ошибок обусловлена несовершенством филогенетических (на самом деле — сравнительных) рядов по признакам, часть — неправомерностью экстраполяции с признака на таксон. Оба типа ошибок могут быть вызваны несколькими причинами: техническими затруднениями — недостатком материала (не только палеонтологического); сложностями, обусловленными неравномерностью темпов эволюции подсистем организма (гетеробатмией), и перекрестом специализации, что приводит к включению в один ряд признаков параллельных филумов; неадекватным задаче подбором признаков и другими причинами. Попытки интерпретировать исторические преобразования даже морфологических признаков как адаптивные, что при успехе, несомненно, повышает надежность филогенетических реконструкций (Юдин, 1970, 1974), часто затруднены, поскольку мультифункциональность признаков зачастую не поддается достаточно полному анализу. Кроме того, многие признаки, используемые в филогенетических исследованиях, представляют собой координационные преобразования компонентов функциональных систем, т. е. имеют лишь косвенное адаптивное значение. Перечисленные причины ошибок, а приведенный их список далеко не полон, обуславливают необходимость дальнейших ревизий существующих филогенетических реконструкций. Поиски же объективных подходов в филогенетических исследованиях породили проблему таксономически и филогенетически значимых признаков (Лебежкина, 1980).

Описанная процедура реконструкции филогенеза систематических групп представляет собой, таким образом, процесс постепенного приближения эмпирических реконструкций к теоретической модели, описываемой концепцией сетчатого родства. Поскольку полное совпадение, видимо, никогда не может быть достигнуто, филогенетические схемы никогда не могут быть абсолютно точными. Сказанное, однако, не означает, что филогенетические реконструкции всегда ненадежны, напротив, как отмечал К. А. Юдин (1974), происхождение групп в ранге подкласса — надкласса установлено во многих случаях вполне надежно. Однако филогенез

таксонов более низкого ранга, или, что то же самое, детализация существующих реконструкций (некоторое исключение может составлять видовой уровень), а также реконструкции происхождения типов постоянно служат предметом дискуссий и обычно далеки от однозначной интерпретации.

Из сказанного о методах реконструкции филогенеза таксонов, т. е. макроэволюции, следует, что своеобразие закономерностей этого процесса обусловлено изменением объекта изучения и масштаба времени, в течение которого прослеживается эволюция. Исследователь, занимающийся микроэволюцией, имеет дело в первую очередь с индивидуальной изменчивостью и ее преобразованиями под действием факторов эволюции. Согласно замечанию Р. Гольдшмита (Goldsmidt, 1940), эти изменения по своей продолжительности сравнимы с продолжительностью человеческой жизни. Напротив, исследователь, занимающийся макроэволюцией, имеет дело с «геологическими» промежутками времени, от десятков тысяч до десятков и сотен миллионов лет. Объект его непосредственного изучения — исторические преобразования отдельных признаков или их комплексов на всех уровнях организации особи, от макроморфологического до молекулярного. Эти преобразования прямо или косвенно адаптивны, т. е. представляют собой следствия действия отбора в популяциях. Различия в объекте и связанные с ними различия в подходах и методах исследования неизбежно определяют своеобразие закономерностей микро- и макроэволюции.

То, что микро- и макроэволюция лишь разные аспекты единого процесса, очевидно для большинства авторов (см. выше). Однако это еще не решение вопроса о сводимости или несводимости макроэволюционного процесса к микроэволюционному. С позиций вышележащей концепции сетчатого родства особей в популяции этот вопрос принимает несколько иную окраску. Речь идет не о редукции (в методологическом значении этого термина) закономерностей высшего порядка (макроэволюционных) к таковым низшего порядка (микроэволюционным), а о том, что преобразования популяции под действием отбора являются причиной исторических преобразований организации и тем самым макроэволюции. Следствие — в данном случае макроэволюцию можно объяснить причиной — микроэволюцией, но сводить следствие к причине не представляется возможным. Между ними можно только установить соответствие: это соответствие причины и следствия, т. е. направление отбора в популяциях и преобразований организации в филогенезе часто неоднозначно. Этим, еще больше чем изменением объекта, объясняется своеобразие закономерностей макроэволюции. Неоднозначность причинно-следственных связей между микро- и макроэволюцией обусловлена, по-видимому, двумя основными причинами: сложностью, точнее, системностью организации особи и нелинейностью по времени изменений ее организации, что наблюдается даже при длительном сохранении направления действия соответствующего вектора отбора.

Так, например, и хвостатые, и бесхвостые амфибии ловят добычу путем выбрасывания языка (рис. 11). Направление отбора — совершенствование ловли добычи и механизма выбрасывания языка — едино. Но у хвостатых амфибий язык сохранил первичную для Tetrapoda связь с подъязычно-жаберным скелетом, и совершенствование механизма его движений в ряду Urodela основано на высвобождении базального элемента (копулы) от связи с гиоидной дугой (рис. 12—15). У взрослых бесхвостых амфибий в результате перестройки морфологии подъязычно-жаберного скелета на стадии головастика связь языка с подъязычно-жаберным скелетом была утрачена (рис. 16). Это привело к формированию гидравлического механизма выбрасывания языка. Причем среди Anura дальнейшее совершенствование этого механизма также осуществляется разными способами.

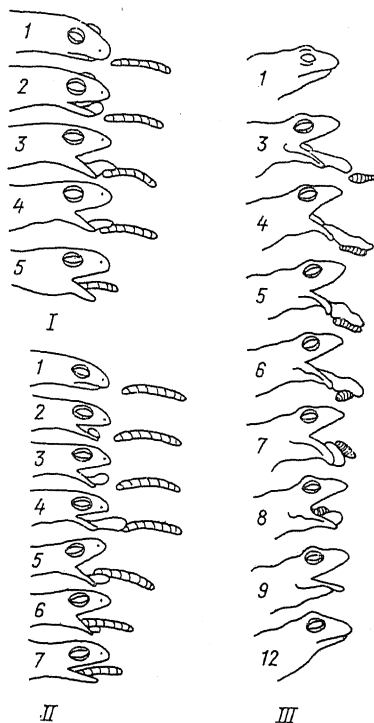


Рис. 11. Выбрасывание языка *Ranodon sibiricus* (I), *Triturus cristatus* (II) и *Rana temporaria* (III). Прорисовка по кинокадрам. Арабскими цифрами обозначены номера кинокадров

Таким образом, у двух отрядов амфибий в силу разной конструктивной основы возникли два разных ответа на одно и то же направление отбора — два разных следствия одной и той же причины. Это очень грубый пример, в котором далеко не полностью рассмотрены лишь функциональные, но не онтогенетические и филогенетические связи. Реальные связи, даже функциональные, гораздо сложнее. Однако и этот пример показывает, что следствие, т. е. макроэволюция, несводимо к ее причине — микроэволюции.

По-видимому, первым понял специфику филогенеза как следствия макроэволюции и в полной мере использовал в своих работах это важное в методологическом отношении соподчинение А. Н. Северцов (1939). Во введении к «Морфологическим закономерностям эволюции» он сформулировал две основные задачи разработки проблем филогенеза: «1. Изучение хода эволюции и ее закономерностей и 2. Изучение причин филогенетических изменений организмов» (с. 80). При этом А. Н. Северцов подчеркнул, что на начало 30-х гг. XX в., когда он заканчивал работу над цитируемой кни-

ском отношении соподчинение А. Н. Северцов (1939). Во введении к «Морфологическим закономерностям эволюции» он сформулировал две основные задачи разработки проблем филогенеза: «1. Изучение хода эволюции и ее закономерностей и 2. Изучение причин филогенетических изменений организмов» (с. 80). При этом А. Н. Северцов подчеркнул, что на начало 30-х гг. XX в., когда он заканчивал работу над цитируемой кни-

гой, «...хуже обстоит дело со второй задачей дарвинизма, а именно с причинным объяснением эволюции. Выше мы отметили, что, несмотря на блестящие успехи теории наследственности, результаты генетических исследований мало применялись для решения эволюционных вопросов» (с. 80). Под выяснением причин филогенетических изменений организмов А. Н. Северцов понимал прежде всего онтогенетические и функциональные причины, которые он и рассматривал как следствие действия факторов эволюции. По поводу причин функциональных изменений органов он писал: «Для данного вида безразлично, выполняется ли данная функция у потомков тем же органом, что и у

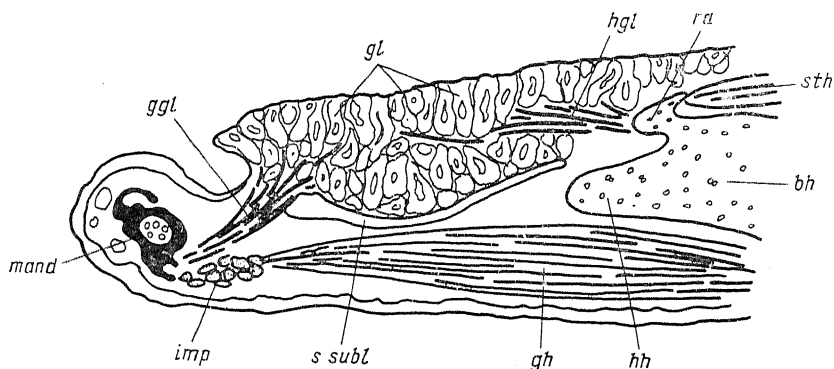


Рис. 12. Язык *Hynosius keysringii*, схема по сагиттальному срезу дна ротовой полости

Основную массу языка образуют многоклеточные слизистые железы (gl), открывающиеся на его спинке. Протракция языка достигается смещением вперед копулы (bh), тесно связанной с языком radii ant. (ra) (см. рис. 13). Собственные мышцы языка, m. genioglossus (ggl) и m. hyoglossus (hgl) обеспечивают изменения конфигурации поверхности языка, что способствует более надежному приклеиванию добычи. Сама возможность протракции языка за пределы рта, ограниченного нижней челюстью (mand), обусловлена наличием лимфатической полости sinus sublingualis (s. subl), которая обособливает язык от подстилающих его структур

предков, или же она выполняется каким-либо другим органом, лишь бы биологически, т. е. с точки зрения выживания в борьбе за существование она выполнялась лучше, чем у предков» (с. 345).

По поводу филэмбриогенезов, конкретно применительно к архаллаксам и ценогенезам, А. Н. Северцов писал: «Нерегулирующиеся эмбриональные вариации, имеющие место в начальных стадиях развития, дают материал для эволюции признаков взрослых животных, происходящей путем архаллаксии...», и далее: «Не входя в подробное обсуждение вопроса о происхождении ценогенезов, отметим все же, что все эти образования происходят, по нашему мнению, путем суммирования естественным отбором регулирующих эмбриональных вариаций» (с. 520). Из вышеиз-

ложенных цитат достаточно ясно, что А. Н. Северцов последовательно придерживался представления о том, что первопричиной филогенетических изменений являются дарвиновские факторы эволюции.

Таким образом, для А. Н. Северцова проблемы соотношения микро- и макроэволюции не существовало, для него соотношение дарвиновских движущих сил эволюции, действующих на популяционном (внутривидовом) уровне, и филогенетического развития

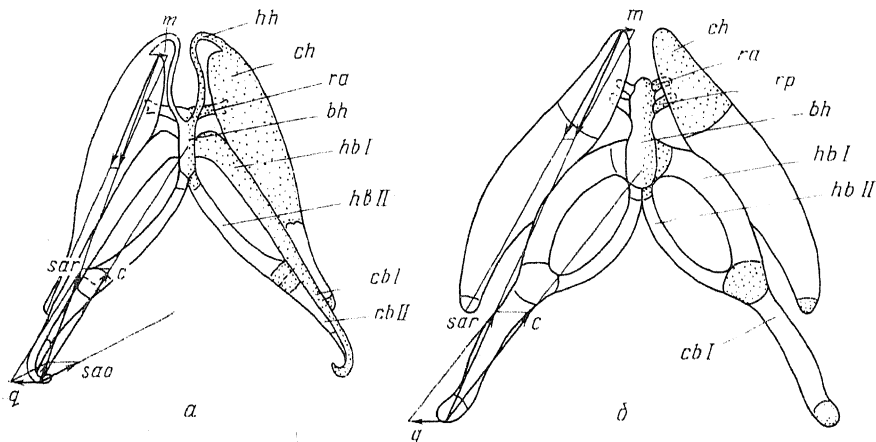


Рис. 13. Подъязычный скелет *Ranodon sibiricus* (Hynobiidae — а) и *Triturus cristatus* (Salamandridae — б). Вид с вентральной стороны. Слева на каждом рисунке изображены векторы сил, возникающих при сокращении мышц протрагирующих задние рога и копулу, что приводит к выбрасыванию языка. У *R. sibiricus* в этом движении участвуют две мышцы: *m. subarcualis rect. (sar)* и *m. subarcualis obl. (sao)*, у *Tr. cristatus* лишь *m. subarcualis rect. (sar)*. Сила этих мышц (с) приложена к каудальным концам задних рогов, образованным *ceratobranchialia I (cb I)*, и передается через все элементы, образующие эти рога: *ceratobranchiale II (cb II)* и *hypobranchialia I, II (hb I, hb II)* на копулу (*bh*). Передние рога (*ch*) от каудального смещения удерживают связки, соединяющие задний конец каждого из них, так, что их передние концы испытывают лишь слабое медиальное смещение (*m*). Латеральному смещению каудальных концов задних рогов (*q*) препятствуют жесткость их конструкции и сокращение *m. subarcualis obl.* у *R. sibiricus*. Тонкие *hypohyalia (hh)*, соединяющие копулу с передними рогами у Hynobiidae не препятствуют протракции языка, связанного с *radia ant. (ra)*, но затрудняют ее, у Salamandridae они редуцируются, превращаясь в *radia post. (rp)*, дополнительно укрепляющие связь языка с копулой.

надвидовых таксонов было очевидно. Очевидно было оно и для И. И. Шмальгаузена, который не пользовался терминами «микро-» и «макроэволюция», хотя в то время, когда он работал над «Факторами эволюции» (1-е изд. в 1946 г.), эти термины уже широко применялись. Подход И. И. Шмальгаузена к соотношению эволюции на популяционном и надвидовом уровне был тот же, что и у

А. Н. Северцова. Я. М. Галл (1980, 1983) подчеркнул, что И. И. Шмальгаузен и Дж. Хаксли внесли кардинальный вклад в разработку проблем соотношения микро- и макроэволюции, объяснив ряд макроэволюционных закономерностей с позиций микроэволюции. Подобное объяснение возможно только при ясном осознании причинно-следственного характера связей между обоими уровнями рассмотрения эволюционного процесса. Иными словами, и для этих авторов проблемы соотношения микро- и макроэволюции тоже не существовало.

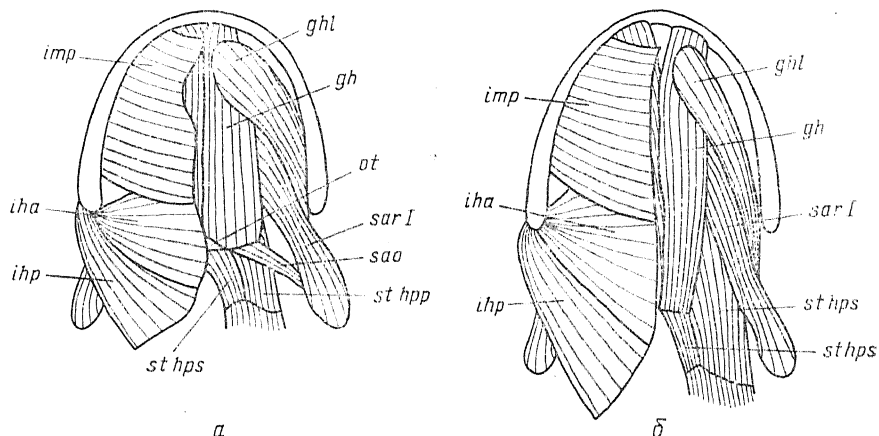


Рис. 14. Мускулатура подъязычного аппарата *Ranodon sibiricus* (Hypobiidae — а) и *Triturus cristatus* (Salamandridae — б). Вид с вентральной стороны

Справа удалены поверхностные мышцы: *gh* — m. geniohyoideus medialis, *ghl* — m. geniohyoideus lat., *iha* — m. interhyoideus ant., *ihp* — m. interhyoideus post., *imp* — m. intermandibularis post. Сокращение перечисленных мышц поднимает и напрягает дно ротоглоточной полости. Это движение проталкивает воздух в легкие, удаляет его избыток через ноздри и создает опору для горизонтальных движений подъязычного аппарата, обуславливающих протракцию и ретракцию языка. *ot* — os triquetrum, *sao* — m. subarcualis obl., *sar I* — m. subarcualis rect. — эти мышцы протрагируют подъязычный аппарат и язык (см. рис. 13). *sthpp* — pars profundus m. sternohyoideus — эта мышца ретрагирует подъязычный аппарат и язык. *sthps* — pars superficialis m. sternohyoideus — эта мышца участвует в напряжении дна ротоглоточной полости, создавая опору на os triquetrum для m. geniohyoideus med.

Поэтому возникает вопрос, как и почему проблема соотношения микро- и макроэволюции стала проблемой. Как показано выше, термины «микроэволюция» и «макроэволюция» возникли в генетике и обсуждались в первую очередь генетиками, т. е. биологами, не занимавшимися специально филогенетическими исследованиями. За 50 с лишним лет, прошедших с того времени, когда А. Н. Северцов работал над завершением «Морфологических закономерностей эволюции», ситуация кардинально изменилась: микроэволюционные исследования, основанные главным образом

на данных генетики, продвинулись далеко вперед в причинном объяснении эволюции, тогда как макроэволюционные, филогенетические исследования отступили на второй план. В результате соотношение микро- и макроэволюции продолжали обсуждать исходя из микроэволюционных исследований, что недостаточно для понимания их взаимосвязи. Недостаточным оказался и палеонтологический подход, так как он не объяснял своеобразия закономерностей макроэволюции, а позволял лишь констатировать это своеобразие. Видимо, только комплексный эволюционно-морфологический подход дает возможность увидеть причинно-следственный

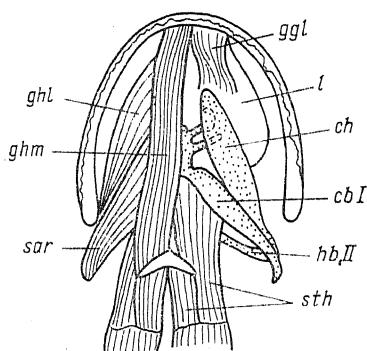


Рис. 15. Подъязычный аппарат безлегочной кавказской саламандры *Mertensiella caucasica*. Вид с вентральной стороны. Обозначения, как на рис. 12—14. Поверхностные мышцы удалены полностью. Справа на рисунке удалены все остальные мышцы, кроме *m. sternohyoideus*, для того чтобы показать подъязычный скелет и язык (*l*). По сравнению с *Ranodon sibiricus* и *Triturus cristatus* видно ослабление рогов и прогрессивное развитие копулы, передних лучей, задних лучей и языка, т. е. структур, обеспечивающих захватывание пищи в ущерб структурам, обеспечивающим дыхание

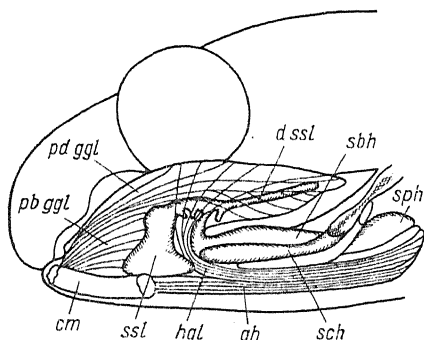
характер связей между закономерностями микро- и макроэволюции. Макроэволюция действительно несводима к микроэволюции просто в силу того, что следствие не сводится к причине, а макроэволюция представляет собой не только следствие микроэволюции, но и специфический уровень рассмотрения эволюционного процесса. Таким образом, проблема соотношения микроэволюции и макроэволюции возникла по недоразумению и не может считаться реально существующей проблемой теории эволюции.

Вопрос о соотношении микро- и макроэволюции важен с точки зрения проблемы направленности эволюционного процесса прежде всего потому, что именно изучение макроэволюции всегда служило источником антидарвинистских представлений не только о движущих силах, но и о причинах направленности филогенеза. Собственно, сама проблема направленности эволюции была впервые поставлена Ламарком в его теории градации, движущей силой которой, согласно создателю первой теории эволюции, служит стремление организмов к совершенствованию (см. 2.6). В дальнейшем труды, в первую очередь палеонтологов, породили и поддерживали идею ортогенеза, эволюции без дивергенции, в которой представление о направленности филогенеза доведено до абсурда. Этому аспекту критики дарвинизма сторонники его смогли противопоставить лишь две идеи, объясняющие ортогенез признаков и

одновременно связывающие теории микро- и макроэволюции. Идею ортоселекции (Plate, 1912) и идею положительной обратной связи, жестко направляющей преобразования признаков под действием отбора (Гиляров, 1970а, б; Татаринov, 1987а, б; Wilson, 1975). Естественно, проблема направленности макроэволюции не исчерпывается этими двумя очень важными положениями. Обсуждая ее, необходимо учитывать и причины направленности фило-

Рис. 16. Схема строения языка *Rana temporaria*. Графическая реконструкция с лимфатическими полостями, инъецированными латексом

Выбрасывание языка осуществляется совместным сокращением м. *genioglossus* и м. *geniohyoideus*. Pars basalis м. *genioglossus* (*pb ggl*), опираясь на нижнюю челюсть (*cm*), растягивает *sinus sublingualis* (*ssl*), в который поступает дополнительная порция лимфатической жидкости из *sinus basihyoideus* (*sbh*), который, в свою очередь, через *sinus parathyoideus* (*sph*) и *sinus ceratohyoideus* (*sch*) связан с остальной лимфатической системой организма. Одновременно pars dorsalis м. *genioglossus* (*pd ggl*) напрягает спинку языка и сжимает дистальную часть лимфатической полости, тогда как на ее дно давит сокращающийся м. *geniohyoideus* (*gh*). В результате давление в *sinus sublingualis* увеличивается, и она, распрямляясь, выпрямляет и выбрасывает язык. Сокращение вентрального поперечного слоя м. *genioglossus* проталкивает находящуюся в дивертикулах *s. sublingualis* лимфатическую жидкость в конец языка, что приводит к его удлинению. Остальные обозначения см. на рис. 23—28.



генеза в целом, и различные аспекты самого явления направленности.

Поскольку проблема направленности макроэволюции имеет длительную историю, богатую не только полемикой, но и обобщениями, определяющими взгляды современных эволюционистов, представляется целесообразным не ограничиваться при ее обсуждении краткими ссылками на литературные источники, а более или менее подробно изложить существующие представления, для того чтобы их критический анализ был возможно более объективен и обоснован.

2.2.

НАПРАВЛЕННОСТЬ ФИЛОГЕНЕЗА. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Направленность филогенеза выражается прежде всего в том, что из многих действительно возникших или теоретически мыслимых путей преобразования строения организмов в ходе их дальнейшего филогенеза реализуются лишь немногие, часто два или одно. Мало того, несмотря на то что в любом поколении эволюционирующей популяции существует возмож-

ность изменения направления эволюции, а видообразование, как правило, сопряжено с дифференциацией исходного вида на два или большее число дочерних видов, возникшее однажды направление филогенеза таксона имеет тенденцию сохраняться в течение неограниченного числа поколений. Дивергенция таксонов, начинающаяся на внутривидовом уровне и приводящая к формированию типов и царств, так же характеризует направленность филогенеза, как и сохранение направления эволюции параллельных филовов или их конвергенция.

Причины, определяющие направленность филогенеза вообще и направление филогенеза каждого таксона в частности, многообразны (Peters, 1985; Reif et al., 1985; Roth, Wake, 1985). Среди них можно выделить по меньшей мере три группы факторов, определяющих направленность филогенетических преобразований на индивидуальном (онтогенетическом) уровне и на уровне таксонов надвидового ранга:

1. Физические и химические законы (включая сюда и ограничения кинетического характера), определяющие те «рамки», в которых может варьировать организация биологических систем.

2. Ограничения, накладываемые организацией особи на возможности дальнейших преобразований ее в ходе филогенеза. Сюда относятся особенности функционирования частей организма вплоть до организации генома (Хейсин, 1984; Bernardi, Bernardi, 1986) и координационные связи, определяющие взаимосвязанные преобразования частей организма в ходе филогенеза.

Взаимодействие физических и химических ограничений с функциональными приводит к тому, что преобразование организации оказывается ограниченным немногими, часто одним оптимальным направлением, развивающимся благодаря наличию положительной обратной связи между системой и теми параметрами среды, к которым она адаптивна, на что обратил внимание М. С. Гиляров (1970б, 1975). Е. Уилсон (Wilson, 1975) пришел к сходным представлениям, обозначенным им термином «автокатализ».

3. К вышеперечисленным ограничениям добавляются ограничения, накладываемые на организм типом его онтогенеза. Тип индивидуального развития, сформировавшаяся система морфогенетических корреляций, определяет план строения и главные особенности функционирования организма, а тем самым и направление его дальнейшей эволюции.

4. Существенную роль играют экологические ограничения (см. 2.5 и гл. 3). Роль физических и химических закономерностей в филогенезе мало обсуждается в эволюционной литературе, хотя многие авторы указывали на их значение. Закономерности функциональных преобразований организации, которые А. Н. Северцов (1939) рассматривал как «Принципы и типы филогенетических преобразований органов в связи с их функцией», рассматривают обычно как раздел, не связанный с вопросами направленности филогенеза (Анохин, 1968; Кокшайский, 1980; Матвеев, 1957), несмотря на то что еще А. Н. Северцов (1939) анализиро-

вал значение мультифункциональности для эволюционной пластичности органов.

К закономерностям, описывающим направленность филогенеза, относится и анализ дивергенции, конвергенции и параллелизма, т. е. типичных направлений филогенеза отдельных таксонов. Сюда же относится вопрос о влиянии абиотических и биотических факторов среды на направление филогенеза — сформулированная Дж. Симпсоном (1948; Simpson, 1971) концепция адаптивной зоны эволюции таксона. Именно этот раздел обычно и рассматривается как описывающий направленность филогенеза. В рамках этой проблемы направленность макроэволюции обсуждается на таксономическом уровне. Его же рассматривает и раздел, названный А. Н. Северцовым (1967) «Главными направлениями эволюционного процесса», в котором обсуждается вопрос об основных путях адаптации, определяющих положение организма в биосфере.

2.3.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ОРГАНИЗМА

2.3.1.

СТРУКТУРА И ФУНКЦИЯ

В биологической литературе термин «функция» встречается постоянно, однако его объяснения или определения часто отсутствуют. Вероятно, что смысл этого термина интуитивно понятен большинству биологов. Не касаясь обширной философской литературы, посвященной анализу парных категорий формы и функции, содержания и формы, структуры и функции и т. п., точнее, используя лишь общее положение о взаимобусловленности формы и функции, следует подчеркнуть, что в биологии представления о функции весьма разнородны. При выяснении вопроса о том, что биологи понимают под этим термином, можно услышать или прочесть весьма разнообразные суждения: от утверждения, что функция — это свойство органа, до утверждения, что функция — это целесообразная реакция живого организма.

Последнее определение, принадлежащее Б. С. Матвееву (1957), полностью звучит следующим образом: «... целесообразная реакция живого организма, имеющая приспособительное значение при взаимодействии организма со средой» (с. 20). Нетрудно заметить, что оно тавтологично: целесообразность — это то же самое, что приспособительное значение. Кроме того, это определение ограничивает функции связями организма только с внешней средой, но не учитывает связей частей организма между собой. Этим определением пользовался П. В. Кокшайский (1980). Видимо, прежде чем сделать попытку дать определение «функции», следует рассмотреть некоторые свойства ее, пользуясь именно интуитивным представлением.

Функция всегда выполняется какой-либо структурой. Однако определить функцию как свойство структуры не удастся. Форма наружного уха человека или зайца — одно из свойств (признаков) уха, имеющая функциональное значение (организует звуковой поток), но не его функция. Функция — одно из свойств структуры, отождествление понятий «функция» и «свойство» не выявляет специфику функции как свойства структуры. Однако если функция — одно из свойств структуры, то едва ли можно сказать, что структура — одно из свойств функции. Видимо, не следует говорить о единстве формы и функции, как это сделал Л. Я. Бляхер (1962, 1976). Правильнее общепринятое представление о связи функции и формы (Thom, 1987). Функция невозможна без формы. Но форма без функции существовать может. В живом организме можно выделить довольно много признаков, не имеющих функций. Как правило, это признаки, отражающие коррелятивные зависимости в организме (Креславский, 1977). Примерами подобных признаков могут служить: состояние внутренней сонной артерии и парасфеноида у *Stereospondyli* и *Anura* (Шишкин, 1973). У *Dvinosaurus primus*, *Tupilacosaurus wetlugensis* и всех *Anura* внутренняя сонная артерия проходит вентральнее парасфеноида, у *Dvinosaurus egregius* эта артерия замурована в толще парасфеноида. Как отметил М. А. Шишкин (1973), это более прогрессивное состояние, но дать ему функциональную интерпретацию едва ли возможно. Можно лишь сослаться на то, что оно отражает какие-то прогрессивные изменения черепа указанного вида. Аналогично, годичные слои нарастания отолитов тресковых рыб (Мина, Клевезаль, 1976) или трубчатых костей амфибий отражают сезонные изменения интенсивности метаболизма, но не имеют собственного адаптивного значения.

Итак, функция всегда осуществляется какой-либо структурой. Среди морфологов принято относить функцию к структурной единице, непосредственно ее осуществляющей, — органелле, клетке, ткани, органу, системе органов и т. д. Выражение «слух — функция слухового анализатора» едва ли вызовет неудовольствие у многих читателей. П. К. Анохин (1968) показал, что любая функциональная система не только данным органом, а сложной функциональной системой, включающей кроме органа еще два класса морфологических структур: регуляторные и обеспечивающие жизнедеятельность той структуры, которая непосредственно выполняет функцию.

Поскольку функция осуществляется именно той системой, к которой она относится, вполне оправданно сформулированное П. В. Кокшайским (1980) представление об иерархии функций, соответствующей иерархии уровней организации, и соподчинении органов и их частей. Разные иерархии морфофункциональных систем и выполняемых ими функций сложнейшим образом переплетаются в организме (Кокшайский, 1980), обеспечивая и его целостность, и его соотношения с окружающей средой.

Время от времени в морфологической и физиологической литературе повторяются попытки заменить парные категории формы и функции триадой: форма, функция, эффект (Анохин, 1968; Уголев, 1961, 1985) или форма, функция, адаптивное значение (Иорданский, 1985; Bock, Van-Wahlert, 1965). Действительно, сокращение челюстных мышц, приводящее нижнюю челюсть, — функция этих мышц не характеризует жевания — адаптивного эффекта, возникающего в результате приведения челюсти. Аналогично выделения потовых желез — их функция не характеризует терморегуляции — эффекта, возникающего в результате испарения пота с поверхности тела (Уголев, 1985). Однако подобное разграничение весьма условно. На примере челюстной мускулатуры нетрудно показать, что адаптивный эффект — результат взаимодействия многих функциональных компонентов, например зубов, формы челюсти, расположения мышц и т.д. С другой стороны, эффектом терморегуляции функция потоотделения отнюдь не исчерпывается. Пот служит и жировой смазкой покровов, и имеет сигнальное значение (феромоны), и функцию выделения. Словом, для точного описания достаточно представления об иерархии функций и функциональных взаимодействиях. В то же время следует признать, что различение функций как непосредственного действия структуры и эффекта как значения этой функции для выживания организма иногда удобно и этим оправдано.

А. Н. Северцов (1939) предложил различать активные функции и пассивные приспособления. Может быть, удобнее было бы использовать термины «активная» и «пассивная» функции. Различия между ними сводятся к тому, что активные функции для своего осуществления требуют действия (например, функция локомоции, функция пищеварения, функция мышления и т.д.), тогда как пассивные функции осуществляются вне зависимости от активности выполняющих их структур (функция теплоизоляции шерсти млекопитающих, защитная функция шипов или покровительственной окраски и т.п.). Поскольку пассивная функция тоже функция, едва ли правильно рассматривать вслед за Б. С. Матвеевым (1957) и П. В. Кокшайским (1980) функцию как реакцию организма или какой-либо его системы. Утверждение, что защитная функция панциря черепахи осуществляется как реакция на удар твердым предметом, можно рассматривать только как аллегорию.

Однако сам термин А. Н. Северцова (1939) «пассивное приспособление», так же как и представление Б. С. Матвеева о целесообразности функциональных реакций организма, подчеркивает адаптивность функций. Действительно, какую бы функцию живого организма мы ни исследовали, мы всегда обнаруживаем, что прямо или косвенно она способствует выживанию организма. Случаи нецелесообразного проявления функций, таких, например, как рост волос и ногтей после смерти, лет насекомых на источник света (Горностаев, 1980), местный адаптационный синдром и т.п., иллюстрируют не более чем относительность адаптации, т.е.

утрату целесообразности функциональных реакций при изменении эволюционно сформировавшегося соотношения организма и среды. Иными словами, они не опровергают, а подтверждают адаптивность функций.

Представление об адаптивности функций организма непосредственно вытекает из концепции адаптивности эволюции, в ходе которой формируется приспособительная организация особей, а тем самым и их функций. Однако отождествлять функцию и адаптацию, по-видимому, некорректно. Правильнее рассматривать каждую данную функцию как средство, обеспечивающее приспособление организма. Так, функция полета обуславливает приспособленность птиц к пребыванию в воздухе. Кроме того, приспособленность (адаптированность) организма к окружающей среде не есть сумма приспособительных функций организма. Приспособленность определяется также и целостностью организма (в том числе и пространственной), и планом строения, определяемым в свою очередь типом онтогенеза.

Таким образом, адаптация достигается через функции. Поэтому можно сказать, что функциональный анализ на любом уровне организации — от молекулярного до организменного — направлен на выяснение приспособлений (см. выше). Подобный подход позволяет на биологическом материале конкретизировать вопрос о соотношении формы и функции в эволюции. Представления о том, что отбору подвергаются неопределенные изменения признаков организации, т. е. формы, а функции обеспечивают адаптацию, означают, что отбор индивидуальных вариаций формы осуществляется через связи этой формы с окружающей средой, т. е. через функции. Тот же вывод следует и из положения А. Н. Северцова (1939) о роли мультифункциональности в обеспечении эволюционной пластичности организации (см. ниже). Из сказанного вытекает, что функция не может меняться без изменения формы, но адаптивные изменения формы возможны лишь через изменения функции. Иными словами, у каждого данного организма данная структура (включая индивидуальную изменчивость) определяет выполнение соответствующих функций, но в то же время отбор по функциям определяет формирование и преобразования структуры в ходе филогенеза. Таким образом, постулирование примата функции (эктогенез) или примата формы (автогенез) оказываются неправомерными не потому, что форма и функция едины, а потому, что форма определяет функцию на организменном (онтогенетическом) уровне, а функция форму — на филогенетическом.

Отсюда возможность трактовки функции как связи, обеспечивающей приспособления организма к окружающей среде или взаимодействие частей организма. Однако такое определение, видимо, недостаточно. Хорошо известно, что в каждый данный момент времени активная функция может либо осуществляться, либо не осуществляться. Например, функция локомоции не осуществляется во время сна, функция пищеварения — при отсутст-

вин пищи, функция защиты — при отсутствии нападения и т. п. Мало того, как показал А. Н. Северцов (1939), активные функции вообще не могут осуществляться одним и тем же органом одновременно. Это положение, впрочем, нашло отражение в известной народной мудрости, согласно которой нельзя делать два дела сразу, значит, функция может не осуществляться при отсутствии необходимых условий в окружающей среде или в самом организме. Правило последовательного осуществления активных функций требует учета того, что в данный момент времени морфофункциональная система может не функционировать, но начать функционировать в любой последующий момент времени. Отсюда функцию можно определить как назначение, роль функциональной системы в организме. Это определение, однако, не учитывает ни адаптивности функции (она лишь подразумевается на основе общего представления об адаптивности организации), ни значения функции как связи (она также лишь подразумевается). Поэтому, объединяя оба определения, получим:

Функция — это назначение данной морфологической структуры (функциональной системы), обеспечивающее связь структур внутри организма или их взаимодействие с окружающей средой и тем самым приспособленность целого организма.

Это определение подразумевает, что функции частей обеспечивают адаптивную организацию включающего эти части целого. Действительно, функции органелл клетки, например митохондрий, направлены на поддержание жизнедеятельности не самих себя, а клетки; функции отдельных клеток, например эритроцитов, направлены на поддержание жизнедеятельности тканей, которым они доставляют кислород, и т. д. Из этого следует, что функция может быть определена лишь в рамках интегрированной системы, адаптивную жизнедеятельность которой она обеспечивает, т. е. в рамках системы более общей, чем та структура, которая выполняет функцию.

2.3.2.

МУЛЬТИФУНКЦИОНАЛЬНОСТЬ И МНОЖЕСТВЕННОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИ ВАЖНЫХ ФУНКЦИЙ

Изложенное на предыдущих страницах обсуждение связи структуры и функции велось таким образом, как будто данная функциональная система выполняет всего одну функцию. Такой подход едва ли оправдан при выяснении вопроса о функциональном значении любой структуры внутри организма и тем более принципов функциональной эволюции. Как показал еще в 1875 г. А. Дорн (Дорн, 1937), в живой природе нет монофункциональных систем. Это эмпирическое обобщение легло в основу сформулированного им принципа мультифункционально-

сти¹. Все части организма связаны между собой и (или) с окружающей средой, поэтому в организме не может быть монофункциональных систем, а минимальное число функций, выполняемых структурой, должно быть не менее двух (вход и выход), например восприятие глазом света и передача нервного импульса зрительным центрам мозга. Однако дифункциональность свойственна, видимо, очень немногим системам организма: специализированным железам, ряду специфических ферментов и т. д. Обычно число «входов» и «выходов» существенно больше, в чем, собственно, и заключается принцип Дорна. Даже такой специализированный орган, как глаз позвоночных животных, имеет, собственно, несколько «выходов»: он воспринимает яркость света, длину волны, расстояние, изменение освещенности и т. д. В связи с этим необходимо подчеркнуть, что Дорнова мультифункциональность подразумевает не наличие «входа» и «выхода», а наличие нескольких «входов» и (или) нескольких «выходов». Картина осложняется иерархичностью функциональной организации. Функция, представляющая собой единую на более высоком (интегральном) иерархическом уровне, складывается из множества функций более низких иерархических уровней. Так, функция глаза — зрение — складывается системой более частных функций (см. выше).

Мультифункциональность имеет существенное адаптивное значение: чем больше функций выполняет данный орган, тем большее разнообразие условий среды, в которых он прямо или косвенно обеспечивает адаптацию организма. Очень велико значение мультифункциональности и в филогенезе. Поскольку отбор идет по функциям, то число функций данного органа обуславливает число возможных направлений его эволюции (Северцов, 1939), иными словами, эволюционная пластичность органа прямо пропорциональна его мультифункциональности.

Функции, выполняемые данным органом на данном иерархическом уровне, не равноценны, среди них выделяется одна — главная, определяющая структуру органа. Остальные функции, второстепенные, не определяют строения данной системы (Дорн, 1937). Например, главная функция грудного лапа тюленя — плавание — определяет его структуру (отсутствие свободных фаланг, «ластообразную форму», длину метаподия, зейгоподия и базиподия и т. д.) и вместе с тем допускает выполнение ряда второстепенных функций (опоры на грунт, почесывания и т. п.), хотя для опоры на грунт, точнее локомоции на суше, лапы приспособлены хуже, чем конечности любых сухопутных млекопитающих.

Сосуществование двухглавых функций — случай, видимо, более редкий. Однако такие ситуации встречаются не только как этап преобразования систем (см. ниже), но и как стабильные состоя-

¹ В новейшей биологической литературе иногда пользуются искаженным термином «полифункциональность», что свидетельствует о незнакомстве авторов, пользующихся этим термином, с работами А. Дорна, А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена.

ния структуры. Так, на всем протяжении филогенеза амфибий, от Ichthiostegidae до современных Апуга и Urodela, подъязычный аппарат выполнял и выполняет две функции: вентиляции легких и транспортировки пищи в ротовой полости. У Urodela обе функции в равной степени определили морфологию подъязычного аппарата (Северцов, 1972а). Исчезновение одной из этих функций

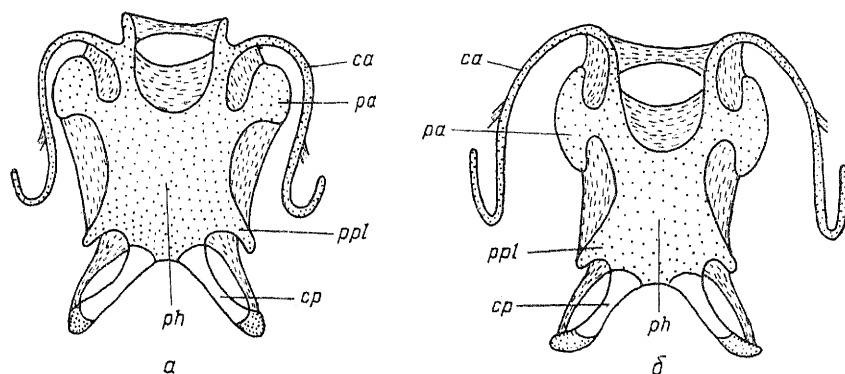


Рис. 17. Подъязычный скелет *Rana temporaria* (а) и *Bufo bufo* (б) Уплотнение и расширение подъязычного скелета Апуга по сравнению с Urodela достигается превращением копулы и проксимальных частей передних (ca) и задних (cp) рогов в гипобранхиальную пластинку (ph), развитием крыловидных (ra) и заднебоковых (ppl) отростков соединительнотканными листками, соединяющими все отростки подъязычного скелета. Увеличение подвижности достигается путем превращения передних рогов (ca) в тонкие эластичные хрящевые нити, не препятствующие вертикальным поворотам подъязычного аппарата при дыхании и его горизонтальным движениям при транспортировке пищи в глубь ротовой полости

(транспортировки пищи у Pipidae или ослабление функции вентиляции легких у Urodela) приводит к прогрессивному развитию признаков, связанных с осуществлением остающейся главной функции (см. рис. 11—19).

Принцип мультифункциональности заставляет несколько иначе, чем это было сделано при рассмотрении соотношения формы с одной функцией, оценить характер связи между структурой и функцией. Поскольку главная функция (главные функции) определяет структуру, все вышесказанное о соотношении формы и функции относится именно к ней. Однако второстепенные функции, как сказано выше, выполняются без изменения структуры. Естественно, далеко не любая структура может выполнять каждую функцию: лапа котика пригоден, как и конечности большинства млекопитающих, для опоры на субстрат, но для лазания он непригоден. Однако мультифункциональность подразумевает, что соответствие между формой и функцией далеко не столь жестко, как это принято считать.

Напротив, чем больше мультифункциональность органа, тем, очевидно, слабее связь между формой этого органа и его второстепенными функциями. По сути, именно слабость связи структуры и функции и допускает существование мультифункциональности, а тем самым и возможность различных перестроек организации под действием отбора. Следовательно, автономность, а отнюдь не единство формы и функции, обуславливающее мультифункциональность, должна поддерживаться отбором.

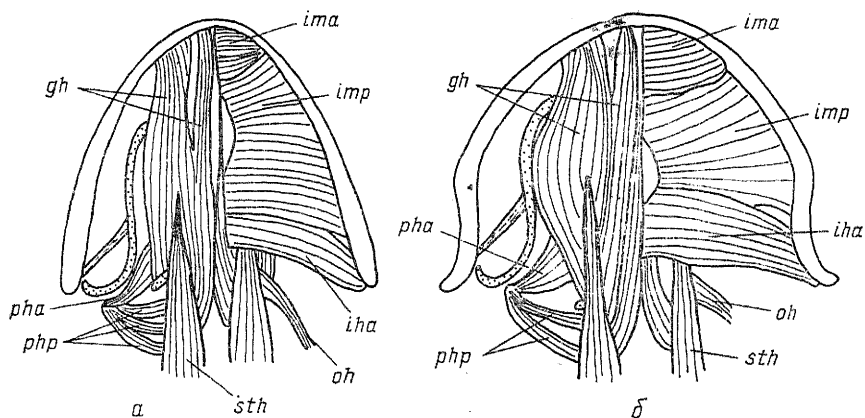


Рис. 18. Подъязычный аппарат *Rana temporaria* (а) и *Bufo bufo* (б). Дыхательные движения осуществляются при повороте подъязычного скелета передним краем вниз, что опускает дно ротоглоточной полости и приводит к всасыванию в нее воздуха. Возвращение подъязычного аппарата в исходное положение при закрывании ноздрей обеспечивает нагнетание воздуха в легкие или при открытых ноздрях — удаление его из ротоглоточной полости. Опускание дна ротоглоточной полости достигается сокращением *m. sternohyoideus* (*sth*), и *m. m. petrohyoidei ant. (pha) et post. (php)*. *m. sternohyoideus* тянет подъязычную пластинку назад и вниз, а *m. m. petrohyoidei* удерживают задние рога от горизонтального смещения. Поднимание дна ротоглоточной полости достигается сокращением *m. intermandibularis post. (imp)*, *m. interhyoideus ant. (iha)* и, отчасти *m. omohyoideus (om)*, напрягающих ее дно; *m. geniohyoideus (gh)*, поднимающего передний край подъязычного скелета и *m. intermandibularis ant. (ima)*, фиксирующего симфиз нижней челюсти и создающего точку опоры для *m. geniohyoideus*.

Надо отметить, что мультифункциональность является основным затруднением при попытках однозначно оценить с функциональных позиций адаптивное значение признаков. Коль скоро структура мультифункциональна, ее адаптивное значение определяется всей суммой присущих ей функций. Однако второстепенные функции, как правило, бывают неизвестны (не изучены), и адаптивность признака приравнивают к его главной функции. Например, хвост головастика служит органом локомоции. То, что хвост головастика служит и дыхательной поверхностью (второстепенная функция), обычно не учитывается. Другие функции этого органа не изучены. В случае, если главная функция органа не

очевидна и не изучена, адаптивное значение признака приравнивают к известной второстепенной функции или выдумывают правдоподобное функциональное объяснение, что вызывает справедливую критику адапционистского подхода, в тех случаях когда подобный подход основан на вольных интерпретациях, а не на детальных исследованиях (Мина, 1986).

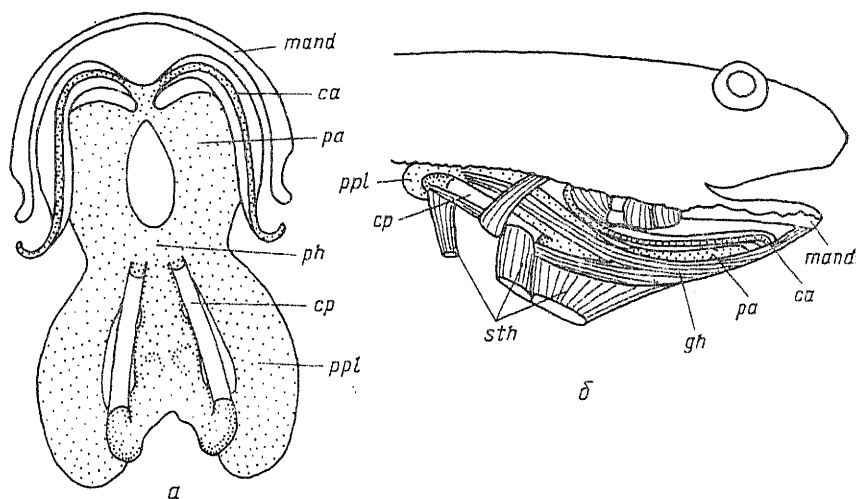


Рис. 19. Подъязычный скелет *Xenomes laevis* (Pipidae) (а) и подъязычный аппарат этого животного сбоку (б)

Утрата языка и горизонтальной подвижности привели к разрастанию подъязычного скелета в глубину полости тела (это видно на рис. б) и увеличению его площади, что привело к увеличению объема воздуха, накачиваемого в легкие. Обозначения, как на рис. 17 и 18

Принцип multifunctionality характеризует статику организма, для понимания динамики функциональных преобразований органов в ходе филогенеза важно учитывать, что под действием отбора меняются именно multifunctionальные системы, причем, согласно А. Н. Северцову (1939), «для данного вида безразлично, выполняется ли данная функция тем же органом, что и у предков, или она выполняется каким-либо другим органом, лишь бы биологически, т. е. с точки зрения выживания в борьбе за существование, она выполнялась лучше, чем у предков» (с. 345).

Второй принцип, характеризующий статику функциональной организации особей, — принцип множественного обеспечения биологически важных функций (Маслов, 1980). Суть принципа сводится к тому, что ряд функций организма выполняется не одним органом, а несколькими одновременно функционирующими системами. Так, газообмен амфибий осуществляется через три дыхательные поверхности: легкие, слизистую ротоглоточной полости и ко-

жу, причем слизистая рта и легкие служат основными поверхностями, через которые поступает кислород, а через кожу главным образом выводится углекислый газ (Северцов, Соколов, 1972, 1975, 1976). Функция терморегуляции обеспечивается весьма сложным комплексом: метаболическими реакциями, сосудистым тоном, теплообменом со средой, включая терморегуляцию и теплоотдачу через дыхательные поверхности, потоотделение и специальные лишенные шерсти участки покровов — уши, хвост и т. п.

Таким образом, множественное обеспечение функций выражается не в связях органов внутри организма, а в том, что каждый орган, участвующий в обеспечении данной функции, выполняет часть функциональной нагрузки, необходимой организму, или (и) компенсируя неспособность других органов, выполняющих ту же функцию, обеспечить приспособленность организма в данной экологической ситуации и в данный момент времени. Следовательно, приспособительное значение множественного обеспечения биологически важных функций заключается в том, что оно позволяет организму реагировать на более широкий спектр внешних воздействий (или колебаний гомеостаза внутренней среды), чем это было бы возможно при условии выполнения данной функции лишь одним органом. Другая, но не менее важная роль множественного обеспечения функций заключается в поддержании гомеостаза организма. Поскольку любые системы мультифункциональны, а активные функции могут осуществляться данной системой только последовательно, множественность обеспечения биологически важных функций необходима как средство, позволяющее выполнить данную функцию даже в том случае, если часть органов, входящих в систему ее обеспечения, выполняет в данный момент времени другие функции (Маслов, 1980). Эволюционное значение принципа множественного обеспечения биологически важных функций заключается в том, что он, так же как и мультифункциональность, повышает эволюционную пластичность, но не органа, а организма в целом. Действительно, при возникновении отбора по функции, имеющей множественное обеспечение, меняться может любой орган, участвующий в осуществлении этой функции, или они все вместе.

Явления мультифункциональности и множественного обеспечения функций (при учете того, что отбор идет по функциям) приводят к тому, что изменения организации под действием отбора, по-видимому, не могут быть сведены к изменениям каких-либо дискретных признаков организма: одного или немногих. Изменения под действием отбора одной из функций мультифункционального органа неизбежно приведут к изменениям других функций этого органа и косвенно к перестройке всех систем, функционально связанных с органом, подвергающимся отбору.

Множественное обеспечение биологически важных функций при отборе по подобным функциям приведет к перестройке всей системы обеспечения и к еще более множественным преобразо-

ваниям организации особи¹. Поэтому при исследовании действия отбора на организм важно учитывать, что обнаружение признака, меняющегося под действием отбора, не характеризует влияния отбора на организм в целом, а скорость изменения признака лишь косвенно и не однозначно характеризует эффективность отбора по данной функции.

2.3.3.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОРГАНОВ В ХОДЕ ФИЛОГЕНЕЗА

Принципы эволюционных преобразований органов в связи с их функцией разрабатываются с 1875 г., когда А. Дорн (Дорн, 1937) опубликовал основополагающую работу о смене функций. С тех пор число разнообразных принципов постепенно увеличивалось, и А. Н. Северцов (1939), собравший, по-видимому, исчерпывающую литературу по этому поводу, опубликовал 13 принципов, сгруппировав их в две группы: 1) анцестральная функция меняется у потомков количественно; 2) анцестральная функция меняется качественно. А. Н. Северцов, вероятно, понимал, что 13 принципов характеризуют весьма разнообразные ситуации, но подчеркивал, что детализация принципов позволяет подробнее проследить пути преобразования органов в ходе филогенеза.

Однако разработка проблемы продолжалась, и в данной работе кроме вышеизложенных принципов мультифункциональности и множественного обеспечения функций собрано 19 принципов.

I. Принцип интенсификации функций (Северцов, 1939; Plate, 1924) относится и к активным и к пассивным функциям. Выражается в усилении, совершенствовании механизма осуществления функции. Примерами интенсификации функций могут служить переход от гладкой к поперечно-полосатой мускулатуре, увеличение дыхательной поверхности легких в ряду наземных позвоночных, усиление защитных функций, таких как развитие покровительственной окраски, развитие вторичного панциря морских черепах и т. д. Подразумевается, что при интенсификации функций усиливается главная функция органа, которая качественно остается без изменений. Поэтому можно утверждать, что совершенствуется именно механизм (морфологические структуры), обеспечивающий выполнение этой функции. Так, у *Pipidae* в связи с вторичноводным образом жизни в бедных кислородом водоемах интенсифицируется функция легочного дыхания. В связи с этим легкие приобретают сложную ячеистую структуру, напоминающую альвеолярную, — случай уникальный среди Апига (de Jongh, 1972), и подъязычный аппарат увеличивается (см. рис. 19), обеспечивая вентиляцию сложных легких. Ин-

¹ Изменения хода онтогенеза и связанные с отбором перестройки онтогенетических корреляций в данном случае не учитываются, хотя их учет и привел бы к усложнению картины.

тенсификация функций, как подчеркивал А. Н. Северцов (1939), один из наиболее распространенных в природе и наиболее важных принципов изменения морфофункциональных систем, отражающих их прогрессивную эволюцию. Интенсификация функций часто, но не всегда связана со снижением мультифункциональности: подъязычный аппарат *Pipidae* обеспечивает усиление вентиляции легких, но утрачивает функцию транспортировки пищи. Он не способен к движениям в горизонтальной плоскости.

При переходе от макроморфологического уровня рассмотрения функциональной эволюции к более глубоким уровням (тканевому, клеточному, молекулярному) принцип интенсификации функций и связанная с ним специализация, выражающиеся в снижении мультифункциональности, выступают все более отчетливо. Вероятно, это обусловлено тем, что в гомеостатичной внутренней среде организма, когда все функции любой структурной единицы достаточно жестко фиксированы, дальнейшая адаптация этой системы определяется в первую очередь совершенствованием осуществления уже существующих функций, т. е. их интенсификацией.

Впервые на интенсификацию функций на тканевом уровне обратил внимание А. А. Заварзин (1986), выразивший это правило в законе параллельных рядов тканевой эволюции именно тем, что в обеих ветвях животного царства — у первичноротых и у вторичноротых — совершенствование тканей внутренней среды и первичной ткани идет параллельно, но не дивергентно. Дивергентная эволюция особенно хорошо прослеживается на эпителиях (Хлопик, 1946), что связано с более разнообразным характером их связей с окружающей средой. Данные об эволюции органелл клеток еще слишком не полны, чтобы проследить на этом уровне соответствие или не соответствие их эволюции закону Заварзина.

На молекулярном уровне эта закономерность выступает еще более отчетливо. Наиболее важное обобщение по функциональной эволюции на молекулярном и биохимическом уровнях организации, которые в данном случае трудно разделимы, получено А. М. Уголевым (1982а, б; 1983а, б; 1985) в его теории функциональных блоков. В качестве таковых, согласно этой теории, выступают специализированные ферменты, например щелочная фосфатаза, треглаза, $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ -АТФ-аза. Ферменты клеток про- и эукариот функционируют, естественно, во взаимодействии с вполне определенными рецепторами, почему и представляют собой «блоки». К подобным блокам, по-видимому, следует отнести и специализированные ферменты, управляющие транскрипцией, такие как ДНК-полимераза, РНК-праймаза, ДНК-геликаза, ДНК-топоизомеразы I и II и т. д. К функциональным блокам А. М. Уголев отнес и цикл трикарбоновых кислот Кребса, и гликоксилатный цикл. Блоки обеспечивают нормальное функционирование клеток и непосредственно или через функции клеток — более высоких уровней организации, включая целостный организм. Этим объясняется их универсальность, т. е. то, что они обнаруживаются в разных тканях и органах одного и того же организма и у разных организ-

мов, подчас очень далеких друг от друга по своему таксономическому положению.

Так, гликоксилатный цикл, в ходе которого две молекулы ацетата превращаются в одну молекулу сукцината, обнаружен у бактерий, дрожжей, грибов, зеленых водорослей, высших растений, нематод и позвоночных. $\text{Na}^+ \text{---} \text{K}^+$ -атефаза характерна, по-видимому, для всех поляризованных клеток организмов. То же относится к кислым протеазам, α -амилазе и другим пищеварительным ферментам. А. М. Уголевым (1985) собрано и обобщено огромное количество данных по распространенности и функционированию различных ферментных систем, относимых им к функциональным блокам. Широкое распространение блоков по различным таксонам указывает на то, что они формировались на самых ранних этапах эволюции жизни. Можно предполагать, что переход к многоклеточности был одним из путей поддержания эволюционной пластичности организма, давшим возможность более широкой комбинации функциональных блоков.

По-видимому, справедливы обе указанные цитируемым автором причины чрезвычайной эволюционной стабильности функциональных блоков: их монофункциональность, совершенно не свойственная структурам органного уровня, их коадаптированность, жесткая стабилизированность функциональных связей внутри блоков. Последнее — следствие эволюции динамических координаций — будет рассмотрено ниже. Моно-, редко олигофункциональность — несомненное следствие интенсификации функций в гомеостатической внутриклеточной среде многоклеточного организма.

Высокая специализированность таких ферментов, как $\text{Na}^+ \text{---} \text{K}^+$ -атефаза или эндонуклеаза I и т. п., обеспечивает надежность функционирования клетки как целого. Вместе с тем она, естественно, снижает эволюционную пластичность на молекулярном уровне организации. Сохранение этой пластичности может достигаться двумя основными путями — перекомбинацией блоков и изменением условий их функционирования, что может приводить к смене функций и (или) к дестабилизации блоков, обеспечивающей их дальнейшую эволюцию под действием движущего отбора по любому из принципов и типов филогенетических изменений.

Необходимо, однако, отметить, что моно- или олигофункциональность специализированных ферментов на внутриклеточном уровне может оборачиваться мультифункциональностью на тканевом и органном уровнях. Так, опиоидные пептиды, связываясь с опиатными рецепторами ЦНС, не только подавляют боль, но и меняют психическое состояние, вызывая эйфорию. Вазопрессин, имея единственную функцию — стимуляцию аденилатциклазы, через посредство μ -АМФ на уровне целостного организма повышает кровяное давление, регулирует водный баланс и стимулирует долговременную память. Типичный блок в понимании А. М. Уголева (1985) — соматостатин, синтезирующийся в секреторных клетках кишечника, поджелудочной железе, спинном мозге, — не только ингибирует гормон роста, но также и продуцирование ряда дру-

гих гормонов: тиреотропина, инсулина, глюкагона, гастрина, секретина. Вероятно, множественность действия гормонов обусловлена не только локализацией в организме их рецепторов, но и разнообразием этих рецепторов. Так, брадикинин имеет не только гипотензивное действие, осуществляющееся посредством усиления проницаемости стенок капилляров, но и вызывает сокращение гладкой мускулатуры, причем на мышцах кишечника это его действие сказывается сильнее, чем на мышцах матки. Не ясно, является ли физиологическое действие брадикинина на ЦНС как медиатора боли каким-либо образом связанным с его вазопрессорным эффектом или обусловлено иными механизмами действия этого регулятора.

Число подобных примеров может быть увеличено. Однако и приведенных достаточно, чтобы высказать предположение: отбор по опосредованным эффектам, точнее по интегральным функциям гормонов на более высоких уровнях организации, может служить эволюционным механизмом комбинирования и перестройки молекулярных блоков.

Имеются данные, позволяющие, с одной стороны, экстраполировать концентрацию функциональных блоков на более высокие уровни организации, прежде всего на органной, а с другой — дающие возможность понять механизм формирования подобных блоков. Т. Б. Голубева (1987) при исследовании эволюции онтогенеза слуха птиц показала, что развитие улитки и слухового эпителия, в частности его интенсивное разрастание и дифференциация волосковых клеток, стимулируется не только звуковыми сигналами наседки и других эмбрионов той же кладки, но и собственной вокализацией данного эмбриона, возникающей у выводковых птиц на пренатальных стадиях развития, а у птенцовых после вылупления. Иными словами, регуляция темпов развития внешними по отношению к организму факторами — сигналами других особей, замещается авторегуляцией — собственными сигналами. Возникает обратная связь, консолидирующая данную функциональную систему и превращающая ее в блок, в понимании А. М. Уголева. Возникновение именно единого стабильного блока доказывается тем, что в эволюции птиц темпы индивидуального развития обеих систем — вокализации и интенсивного формирования слухового анализатора — меняются совместно, как единое целое. Так, у птенцовых развитие слуха приурочено к созреванию птенцов, а у выводковых — к прорыву оболочки воздушной камеры яйца.

Наибольший интерес молекулярных биологов в последние десятилетия привлекает эволюция ДНК. Однако эта проблема очень сложна. В принципе, адаптивный смысл преобразований структуры ДНК, и в первую очередь последовательности нуклеотидов, должен быть установлен через исследования функций генов на фенотипическом уровне, начиная с транскрипции и кончая макроморфологией, физиологией и онтогенезом. Выяснить эти связи очень трудно, а там, где такая связь прослеживается, ее трудно увязать со всей структурой ДНК. Последовательность нуклеоти-

дов должна отражать все особенности организации особей, в том числе рецессивные гены; гены, функционирующие на тех или иных этапах онтогенеза, т. е. и гены, работающие постоянно, и гены, активные лишь в определенные периоды развития; гены «домашнего хозяйства», «гены роскоши» и регуляторные гены; какие-то особенности генома, связанные с флуктуирующей изменчивостью; гены и их комплексы, связанные с видовой принадлежностью, включая гены, ответственные за сбалансированный полиморфизм как на белковом, так и на более высоких уровнях его проявления; изменения последовательности нуклеотидов, определяющие индивидуальную изменчивость, т. е. мутации и их комбинации; особенности структуры ДНК как фенотипического признака и тем самым объекта отбора и стохастических процессов; особенности структуры ДНК, сформировавшиеся в ходе предшествующей эволюции. Этот далеко не полный перечень приведен здесь лишь с целью напомнить о трудностях, стоящих на пути изучения эволюции ДНК. В подтверждение реальности этих трудностей достаточно напомнить о дискуссиях по поводу «эгоистической» ДНК и «молчащей» ДНК.

Пожалуй, не менее бурную дискуссию вызвали и представления нейтралистов, согласно которым эволюция ДНК (и белков) идет посредством накопления селективно нейтральных мутаций (Кимура, 1985; Ратнер, 1985; Ратнер и др., 1985; Ward, Skibinski, 1985 и др.). В настоящее время большинство исследователей признают существование нейтральных замен аминокислот в белковых молекулах, а следовательно, и нейтральность вызывающих эти замены мутаций.

Наиболее интересным представляется то, что филогенетические схемы, построенные на такой весьма ограниченной базе, как отдельные представители крупных таксонов (отрядов, классов, редко семейств), часто дают вполне удовлетворительное совпадение с филогенетическими схемами, построенными на базе макроморфологии традиционными методами (Рэфф, Кофмэн, 1986; Ayala, 1986).

Если схемы, построенные на основе анализа замен аминокислот, действительно объективны, т. е. не корректированы по традиционным схемам, то одного этого совпадения достаточно для признания селективной нейтральности замен. В том случае, если бы они хоть в какой-то степени отражали перечисленные выше селективно-значимые структурные особенности ДНК, подобное соответствие было бы невозможно. Выявилось бы именно своеобразие молекулярной эволюции (аналогично ее своеобразию на тканевом уровне). Только если замены действительно селективно нейтральны и не затрагивают адаптивных свойств и белков и ДНК, они могут служить интегральным отражением адаптивной эволюции всех уровней организации: от органного до молекулярного. Адаптивная эволюция всех этих уровней ставит пределы накоплению нейтральных мутаций и кодируемых ими замен аминокислот и тем самым формирует таксономические дистанции, адек-

ватно отражающие своеобразие организации сравниваемых таксонов.

К сказанному необходимо добавить, что существование нейтральных мутаций не противоречит представлению об отборе как о движущем факторе эволюции. Действительно, накопление нейтральных замен аминокислот в конце концов приведет к селективно-значимым изменениям структуры белка. С этого момента данный белок подвергается отбору, причем отбор, как и в любом случае отбора по фенотипической изменчивости, будет либо отсекаать, либо подхватывать подобные изменения в зависимости от их адаптивной ценности. Аналогичное представление о селекционном механизме эволюции биологических макромолекул высказано А. М. Уголевым (1985). Можно даже предположить, что более мягкое и более плавное изменение структуры белков через накопление первично нейтральных замен благоприятнее с точки зрения отбора, чем мутационные перестройки, скачкообразно меняющие биологические свойства молекулы в результате изменений ее активного центра. Представление о «молекулярных часах», т. е. о равномерности во времени накопления нейтральных мутаций данного белка, не противоречит представлению о неравномерности темпов молекулярной эволюции (Kelly, Halladay, 1987; Li et al., 1987 и др.). Действительно, даже уже имеющиеся немногочисленные данные свидетельствуют о том, что каждый тип белков характеризуется собственным темпом накопления замен. Можно ожидать, что по мере увеличения количества исследованных белков картина будет усложняться.

С другой стороны, как сказано в разделе 1.2, сама нейтральность подобных мутаций может быть не первичной, а вторичной, т. е. представлять собой результат отбора по другим генам, компенсирующего первичную вредность подобных мутаций. А. Л. Мазин (1980) высказал предположение, что накопление селективно нейтральных (по отношению к последовательности аминокислот в белках) мутаций может быть селективно значимым по отношению к механизмам репликации и транскрипции ДНК. Наконец, А. Г. Креславский (устн. сообщ.) высказал предположение, что селективно-нейтральные мутации на самом деле могут иметь важное значение как ограничители возможности селективной перестройки тех белков, в которых они проявляются, или других белков, функционально связанных с мутантными. Таким образом, вопрос о реальном значении нейтральной эволюции остается открытым. С одной стороны, представления нейтралистов не могут быть приняты до тех пор, пока не будет доказана селективная нейтральность мутаций в момент их возникновения. С другой — нейтральность хотя бы части вновь возникающих мутаций не может быть опровергнута до тех пор, пока не доказаны все вышеизложенные гипотезы.

II. Принцип фиксации фаз (Северцов, 1939) описывает частный случай интенсификации функций, когда усиливается лишь одна из ряда фаз сложного движения органа. Например, при ин-

тенсификации бега — переход от стопохождения к пальцехожде-нию. Действительно, толчок пальцами о грунт — последняя фаза опоры конечности при локомоции стопоходящих животных. При беге этих животных она становится единственной. Интенсификация функции пальцев в этой фазе движения и приводит к пальцехожде-нию. Фиксация фаз, как и интенсификация функций, ведет к снижению мультифункциональности: специализированные конечности пальцеходящих млекопитающих, особенно копытных, не пригодны для схватывания, лазания и т. п.

III. Принцип выпадения промежуточных функций, как отмечал А. Н. Северцов (1939), малораспространенный. Как и предыдущий, он связан с интенсификацией функций. Этот принцип выражается в упрощении системы, обеспечивающей функцию, в совершенствовании аппарата, осуществляющего ее. Так, в ряду позвоночных квадратная кость утрачивает функцию элемента, связывающего нижнюю челюсть с черепом, в результате чего сочленение стало более прочным и функция челюстей интенсифицировалась.

IV. Принцип субституции органов (Kleinenberg, 1886, цит. по Северцову, 1939). Согласно этому принципу в процессе филогенеза (и онтогенеза, по Клейненбергу) орган, выполнявший в организме определенную функцию, исчезает, но ту же функцию начинает выполнять другой по происхождению, т. е. аналогичный орган, который может находиться в ином месте. Общеизвестны примеры субституции хорды позвоночником, зубов — роговым клювом (черепахи, птицы), листовых пластинок — филлодиями у *Acacia purnantha* и т. д.

Нетрудно заметить, что субституция органов основана на принципе множественного обеспечения биологически важных функций. Действительно, у рептилий в захватывании пищи участвуют и зубы и роговые чешуи губного ряда, в фотосинтезе участвуют и листовые пластинки и черешки листьев. Редукция одного из компонентов системы, обеспечивающей функцию, сопряжена с интенсификацией функций другого компонента, причем, как почти всегда происходит при интенсификации функций, мультифункциональность субституирующего органа оказывается ниже, чем субституруемого.

V. Принцип физиологической субституции (Федотов, 1925, цит. по Северцову, 1939) отличается от предыдущего тем, что субституирующий орган функционально замещает субституруемый, уподобляясь ему морфологически, но субституируемый орган при этом не исчезает. Примером физиологической субституции, согласно Д. М. Федотову, может служить превращение у офиур целома в выводковую камеру. Так, у *Segophiura nodosa* выводковыми полостями служат бursy — 5 пар полостей, открывающихся во внешнюю среду. Кроме функции выводковой камеры бursy выполняют функции дыхания и половую. У *Ophionotus hexactis* личинки вынашиваются не в бурсах, а в целомической полости, тогда как остальные функции бурс, как и строение этих органов,

остаются неизменными. Нетрудно заметить, что в данном случае описан частный случай субституции функций (см. ниже). Показательно, что при этом мультифункциональность бурс снижается, а мультифункциональность целомической полости возрастает, хотя общее число функций обеих полостей остается неизменным.

VI. Принцип уменьшения числа функций (Северцов, 1939). Как подчеркивалось выше, при интенсификации главной функции органа мультифункциональность его снижается. А. Н. Северцов (1939) возвел это положение в ранг специального принципа, согласно которому «...при филогенетическом усилении главной функции какого-либо органа общее число функций этого органа у потомков уменьшается» (с. 380). Цитируемый автор подчеркнул, что уменьшение числа функций приводит к снижению эволюционной пластичности органов, т. е. к их специализации.

Вышеизложенными шестью принципами А. Н. Северцов (1939) ограничил число принципов, в которых, согласно его классификации, функция меняется количественно.

VII. Принцип расширения функций (Plate, 1912). Л. Плате (1912) обратил внимание на то, что в процессе прогрессивного развития органа он может достигать такой степени дифференциации, при которой берет на себя дополнительные (второстепенные) функции, ранее ему не свойственные. Как пример расширения функций Л. Плате приводил приобретение жаберной полостью пластинчатожаберных моллюсков функции выводковой камеры. По-видимому, использование офиурами целома в качестве выводковой камеры также можно рассматривать как расширение функций. А. Н. Северцов показал, что эволюция парных плавников у кистеперых рыб шла по принципу расширения функций: их дополнительная функция — опора на субстрат. Так же и грудные плавники летучих рыб приобрели дополнительную функцию полета. Принцип расширения функций, представляющий собой антитезу принципу уменьшения функций, обуславливает возрастание мультифункциональности органов. Качественный характер изменения функций выражается именно в приобретении дополнительных новых функций.

VIII. Принцип смены функций (Дорн, 1875, на русск. яз., 1937). Согласно А. Дорну, ослабление главной или усиление второстепенной функции приводит к такой перестройке морфологии органа, при которой одна из его второстепенных функций становится главной, а главная функция у предков либо становится второстепенной, либо исчезает. Примеры смены функций — одного из наиболее распространенных принципов функциональной эволюции органов очень многочисленны: превращения ходильных конечностей в лапы у вторичноводных млекопитающих, третьей жаберной дуги в челюсти, яйцеклада в жало у рабочих пчел и т. п. Утрата или ослабление основной функции предков, несомненно, приводит к качественной перестройке набора функций органов. В то же время нетрудно заметить связь смены с интенсификацией функ-

ций. Превращение одной из второстепенных функций в главную неизбежно происходит через интенсификацию этой функции.

IX. Принцип субституции функций (Северцов, 1939). «Функция органа предков, эволюционирующего согласно этому типу филогенетического развития, замещается (субституируется) у потомков другой функцией, биологически ей равноценной, но выполняемой другим органом, расположенным в другой части тела животного и развившимся из другого зародышевого зачатка». Так, при переходе от локомоции при помощи парных конечностей (у ящериц) к ползанию (у змей) позвоночник и ребра с их мускулатурой функционально замещают редуцирующиеся конечности. У ластоногих и китообразных функция термоизоляции тела, выполнявшаяся шерстным покровом, замещается функцией термоизоляции, выполняемой жировым слоем подкожной клетчатки. Последний пример, приведенный А. Н. Северцовым (1939, с. 403), еще в большей степени, чем предыдущий показывает, что субституция органов, физиологическая субституция и субституция функций связаны между собой практически нечувствительными переходами. Не удастся показать, почему замещение теплоизолирующей функции шерсти той же функцией жирового слоя представляет собой именно субституцию функций, а не органов. К тому же у тюленей, у которых шерстный покров сохраняется, но его терморегуляторное значение очень мало, а жировой слой именно в связи с термоизоляцией развит очень сильно, видимо, можно говорить о физиологической субституции.

Относительно всех трех принципов можно говорить как о принципах, основанных на множественном обеспечении функций и естественно связанных между собой.

X. Принцип активации функций (Северцов, 1939) описывает, по-видимому, довольно редкие в природе случаи превращения пассивной функции в активную. Таков переход от неподвижного прикрепления челюстей у ящериц к их независимой от нейрокрана подвижности, активному кинетизму черепа у змей, обусловленному первичным для *Tetrapoda* кинетизмом черепа (Иорданский, 1985). Таково же, вероятно, преобразование *quadratum* в *columella auris*. В данном случае, как и во многих других принципах, прослеживается тесная связь с принципом интенсификации функций.

XI. Принцип иммобилизации функций (Северцов, 1939) представляет собой альтернативу принципу активации. Он констатирует, что активная функция в ряде случаев может становиться пассивной. Так, у акуловых рыб *palatoquadratum* верхняя челюсть подвижна относительно осевого черепа — гиостилия, у химеровых рыб верхняя челюсть срастается с осевым черепом и теряет подвижность — аутоостилия. Следует, однако, отметить, что иммобилизация функций отнюдь не связана с редукцией органа или ослаблением функции. Напротив, этот принцип также связан с интенсификацией: прирастание верхней челюсти к осевому черепу у химер привело к укреплению челюстей и к их усилению. Химеры могут раздавливать раковины моллюсков, панцири ракообразных

и т. п. Обращает внимание, что описанный здесь по А. Н. Северцову (1939) пример иммобилизации функций очень близок к фиксации фаз. Действительно, среди довольно сложных движений челюстей акуловых, служащих для разрезания добычи, при которых верхняя и нижняя челюсти смещаются друг относительно друга, а пилообразные зубы разрезают ткани жертвы подобно ножам косилки, есть фаза схватывания добычи, когда зубы внедряются в тело жертвы. Эта фаза и усиливалась, оставшись единственной у химер.

XII. Принцип симиляции функций (Северцов, 1939). Как считал А. Н. Северцов (1939), «симиляция — уподобление функций — (может быть, правильнее сказать органов и функций) — весьма распространенный тип филогенетических преобразований органов. В качестве примеров симиляции он приводил уподобление формы, а также функции шейных и поясничных позвонков и ребер туловищным при возникновении змей от ящерицеобразных предков. Действительно, удлинение тела и субституция функции бега ползанием привели к удлинению тела, увеличению морфологического сходства между позвонками и удлинению шейных и поясничных ребер до размеров грудных. Нетрудно заметить связь и этого принципа с интенсификацией функций, однако не тех позвонков и ребер, функции и строение которых становятся все более подобными друг другу, а посткраниального осевого скелета в целом, все элементы которого совокупно обуславливают локомоцию змей.

XIII. Принцип разделения органов и функций (Северцов, 1939). Примерами этого типа преобразований органов могут служить разделение боковых складок тела предков челюстноротых на грудные и брюшные плавники; разделения непарной плавниковой складки на спинные, хвостовой и анальный плавники; многоэтапная дифференциация пищеварительного тракта на отделы и т. п. Следует отметить, что в применении к целостному организму этот принцип был открыт Мильн Эдвардсом, согласно которому в процессе прогрессивной эволюции организмы дифференцируются. Впрочем, и его нельзя считать первооткрывателем. К. Бэр (1828, цит. по Дарвину, 1939) предлагал оценивать уровень организации по степени физиологического разделения труда между частями организма. С другой стороны, принцип разделения органов и функций очень близок к принципу выпадения промежуточных функций. Оба эти принципа описывают дифференциацию систем.

Вышеказанным исчерпаны принципы и типы филогенетических изменений органов, собранные А. Н. Северцовым. В изданной в 1954 г. монографии В. А. Догель подытожил свои многолетние исследования проблемы филогенетической дифференциации организма, в нее вошли три разработанных им принципа филогенетических изменений органов.

XIV. Принцип полимеризации. Согласно этому принципу в филогенезе часто наблюдается увеличение числа гомодипамных и гомомонных образований, связанное с интенсификацией функции системы, подвергавшейся полимеризации. Примерами полимериза-

ции могут служить, например, вторичное разделение жаберных щелей у ланцетника, доводящее их число иногда до 90 пар и более, удлинение позвоночника змей, вторичная сегментация тела у пиявок и т. п. Во всех подобных случаях четко прослеживается интенсификация функций — суммарная дыхательная поверхность 90 пар щелей, больше, чем 7 пар у предполагаемых предков ланцетника; подвижность позвоночника змей больше, чем у ящериц, и т. п. Вместе с тем полимеризация, по-видимому, не приводит сама по себе к снижению мультифункциональности, так как не ведет к перестройке каждого элемента полимерной системы. С другой стороны, полимеризацию можно рассматривать как один из путей возникновения систем множественного обеспечения функций. Действительно, компоненты полимерной системы морфологически автономны и функционально между собой не связаны, напротив, каждый из них вносит свой вклад в обеспечение общей для них функции.

Видимо, следует различать два случая возникновения полимерных систем: вышеприведенные примеры относятся к полимеризации систем, уже существовавших у предков. Однако можно привести ряд примеров возникновения полимерных признаков, которые являются следствием возникновения эволюционно нового, отсутствовавшего у предков признака. К таким первичным полимерным системам, вероятно, можно отнести глазки Гессе ланцетника, мантийные глазки у *Pecten*, щупики на «губах» у личинок бесхвостых амфибий. Ярким примером возникновения первичной полимерной системы может служить описанный ниже пример возникновения точечного рисунка на надкрыльях у жуков-листоедов (Креславский, 1977). В подобных случаях едва ли можно говорить об интенсификации функций. Ведь функция световосприятия ранее, т. е. у предков *Pecten*, не существовала, не существовали и структуры, ее обеспечивающие.

Таким образом, по-видимому, лишь вторичная полимеризация может рассматриваться в ряду других принципов и типов филогенетических изменений органов. Однако и в такой интерпретации этот принцип не укладывается в предложенную А. Н. Северцовым классификацию. Действительно, поскольку при полимеризации происходит интенсификация функций, этот тип следует отнести к принципам, описывающим количественные изменения функции.

XV. Принцип олигомеризации (Догель, 1954) характеризует тенденцию, альтернативную полимеризации, — уменьшение числа компонентов полимерных систем. Примерами олигомеризации могут служить: уменьшение числа жаберных дуг в ряду примитивных челюстноротых — от исходных 11 пар через 9 пар, свойственных *Palaeonisci*, до 7 пар у примитивных акул и 5 пар — высших акул; уменьшение числа лучей парных конечностей у кистеперых рыб по сравнению с лучеперыми и у *Tetrapoda* по сравнению с кистеперыми; уменьшение числа покровных костей черепа у высших рыб по сравнению с осетровыми или у рецентных амфибий по сравнению со стегоцефалами.

Все приведенные примеры отражают вторичную перестройку полимерных систем, но пути этой перестройки различны. Олигомеризация может происходить за счет редукции частей полимерной системы, как это наблюдается в процессе эволюции парных конечностей и отчасти висцерального скелета; путем слияния элементов, как это часто наблюдается в покровных окостенениях черепа (Лебединка, 1979); путем перестройки части элементов по принципу, например, смены функций, как это произошло с челюстной и гиоидной дугами, возникшими из жаберных. Таким образом, принцип олигомеризации описывает лишь общую картину преобразования полимерных систем, но не конкретные пути их эволюции. Видимо, для объяснения этих путей В. А. Догелем (1954) введен принцип компенсации функций.

XVI. Принцип компенсации функций (Догель, 1954). При олигомеризации пути преобразования элементов, выходящих из состава полимерной системы, разнообразны, но остающиеся в системе элементы продолжают выполнять ту же функцию, что и у предков. Поскольку эволюция не может идти по пути снижения приспособленности, сохранившая свою функцию часть полимерной системы должна выполнить эту функцию не хуже, чем выполняла ее вся система у предков. Поэтому при олигомеризации сохраняющиеся части полимерной системы компенсируют утрату функции редуцированных или сменивших функцию частей. В этом, собственно, и заключается компенсация функций по Догелю, связанная, как это нетрудно заметить, с интенсификацией функций сохранившихся компонентов и тем самым со снижением мультифункциональности.

Истоки принципа компенсации функций можно, видимо, проследить вплоть до закона компенсации Э. Жоффруа Сент-Илера. Однако для понимания значения этого принципа важнее более широкая трактовка, приданная ему Н. Н. Воронцовым (1961, 1967). Компенсация может происходить не только при олигомеризации полимерной системы, но и между компонентами биологически координированных систем, совокупно обеспечивающих ту или иную функцию. Например, мускулистый желудок птиц компенсирует редукцию у них зубов; большая кожная вепа амфибий, обеспечивая кожное дыхание, компенсирует слабость легочного газообмена. Развитие хлорофилла в стеблях кактусов компенсирует редукцию их листьев и т. д. В таком виде принцип компенсации в большей степени, чем у В. А. Догеля (1954), напоминает представления Э. Жоффруа Сент-Илера. Но в то же время он показывает одно из важных свойств организма как целого: снижение мультифункциональности — олигофункциональность, если так можно выразиться, ведет к снижению эволюционной пластичности признаков — специализации. Однако компенсация функций, благодаря которой утрата функций (и органов) может компенсироваться возникновением аналогичных функций других частей организма, как показал Н. Н. Воронцов (1961, 1967), ведет к переспециализации. Иными словами, организм в целом функцию не

утрачивает, сохраняя тем самым эволюционную пластичность.

XVII. Принцип смены адаптивных норм реагирования (Шмальгаузен, 1969) представляет собой расширение принципа смены функций до рамок целостного организма. При достаточно глубоких изменениях условий среды меняются, собственно, не отдельные признаки, а все соотношения организма со средой — норма его реагирования на внешние условия. Тем самым создается новая основа для дальнейшей эволюции. Однако, возводя в ранг принципа представление о том, что в ходе филогенеза возникают новые адаптивные нормы реагирования, обсуждаемый принцип отличается от всех вышеизложенных тем, что не позволяет анализировать процесс становления этих новых норм даже на том описательном уровне, который свойствен всем другим изложенным здесь принципам и типам филогенетических изменений органов в связи с их функцией.

XVIII. Принцип эволюционной стабилизации функций (Kokshaysky, 1973). Согласно этому принципу при изменении условий функционирования, например при изменении формы крыла, одна из частей организма дополнительно меняется таким образом, чтобы сохранить функцию органа неизменной.

XIX. Принцип концентрации функций (Кокшайский, 1980) характеризует процесс топографической локализации функции в какой-либо части органа. Например, у скумбриеобразных рыб основное значение в локомоции имеют движения именно хвоста, а не задней части тела. В связи с этим, видимо, следует отметить, что из кратких описаний принципа (Кокшайский, 1980) не удастся выявить разницу между этим принципом и принципом фиксации фаз, который также характеризует преимущественное развитие и интенсификацию функций той части органа, которая выполняет важнейшую фазу движения.

Подводя итоги вышеизложенным принципам перестройки морфофункциональных систем в ходе филогенеза, необходимо прежде всего обратить внимание на то, что среди этих 19 принципов нет ни одного, описывающего процессы редукции. Редукция органов вообще довольно слабо изучена, но отсутствие функциональных подходов к редукции свидетельствует скорее об односторонности подхода, чем о несущественности принципов редукции для понимания филогенеза. Лишь А. Н. Северцов (1939) отметил, что редукция органов может происходить при утрате органом его биологического значения в силу изменения условий среды, при субституции органов, иногда при смене функций и уменьшении их числа.

Принципы, описывающие прогрессивное развитие органов в связи с их функцией, крайне разнородны как по частоте встречаемости, так и по значению. Например, практически во всех типах прогрессивного изменения органов в том или ином виде присутствует интенсификация функций, тогда как эволюционная стабилизация функций или выпадение промежуточных функций, видимо, достаточно редки. При изложении принципов полимериза-

ции и олигомеризации было подчеркнуто, что эти принципы сами по себе не элементарны: под одним и тем же названием подразумеваются разные по происхождению и эволюционному значению процессы.

Классификация принципов согласно предложенному А. Н. Северцовым критерию различения количественных и качественных изменений функций (Северцов, 1939; Тимофеев-Ресовский и др., 1969) трудно приложима к таким принципам, как полимеризация и олигомеризация. Кроме того, ряд принципов, очень сходных между собой (например, субституция органов и субституция функций), оказываются в разных разделах. Наконец, можно ожидать, что будут формулироваться новые принципы (Шкробатов, 1986) и их система будет становиться все более запутанной. Иными словами, они представляют собой не принципы, а более или менее часто встречающиеся ситуации и различные аспекты рассмотрения одних и тех же ситуаций. Поэтому представляется целесообразным подойти к уже описанным принципам не с позиций их классификации, а с позиций анализа их взаимосвязей и путей становления.

По-видимому, можно различать три типа морфологических систем, преобразования которых описывают вышесказанные принципы: 1) единая морфологическая структура (органелла, клетка, орган, организм). В основе возможности преобразования таких систем лежит принцип мультифункциональности (I тип морфофункциональных систем); 2) набор функциональных систем, совокупно обеспечивающих выполнение той или иной общей для них функции, но не связанных между собой непосредственными функциональными связями. В основе преобразования таких систем лежит принцип множественного обеспечения функции (II тип морфофункциональных систем); 3) промежуточное положение занимают более или менее сложные морфофункциональные системы, части которых совокупно обеспечивают выполнение той или иной функции, но в то же время непосредственно связанные между собой функционально и часто морфогенетически (III тип морфофункциональных систем). Примером может служить пищеварительная система (Уголев, 1985).

Для преобразования мультифункциональной системы мыслимы три варианта: отбор идет по главной функции, отбор идет по второстепенной функции и отбор идет и по главной, и по второстепенной функциям. При отборе по главной функции происходит ее интенсификация, сопровождаемая уменьшением числа функций и специализацией органа. При отборе по второстепенной функции происходит ее интенсификация и через фазу существования двух главных функций — смена функций. Чем слабее отбор по анцестральной главной функции или чем интенсивнее отбор по второстепенной, тем быстрее происходит смена функций. При одновременной интенсификации и главной и второстепенной функций в системах промежуточного типа происходят выпадения промежуточных функций, или разделения органов и функций, или при от-

существовании возможности осуществления какого-либо из этих принципов (высокой морфофункциональной интеграции системы) возникает ситуация существования двух главных функций.

Более интересен случай, когда отбор, продолжаясь по главной функции, меняет свое направление. В подобных случаях возникает фиксация фаз, концентрация, стабилизация и иммобилизация функций или их активация. По-видимому, перечисленные принципы не исчерпывают всех ситуаций, которые возникают при изменении направления отбора по главной функции. Особое место занимает вторичная полимеризация. Она возникает в тех случаях, когда отбор по главной функции действует на уже более или менее полимерную систему гомодинамных или гомономных органов. Полимеризация сопровождается симилиацией, функций и приводит, по сути дела, к возникновению системы множественного обеспечения функций.

Если структура полимерной системы не поддерживается специфическим вектором отбора, стабилизирующим ее, то дальнейшее преобразование подобной системы (ее олигомеризация), видимо, неизбежно. Действительно, в силу протяженности полимерной системы в пространстве ее компоненты оказываются в разных условиях функционирования. Например, поток воды через передние и задние жаберные щели проходит с разной скоростью (Северцов, 1980а, б); сколь бы ни были похожи друг на друга позвонки змей, туловищные позвонки и позвонки задней трети тела играют разную роль в локомоции животного. На элементы системы, оказавшиеся в разных условиях функционирования, отбор действует в разных направлениях, в результате чего система дифференцируется. Типы (пути) филогенетических изменений тех элементов полимерной системы, которые выходят из ее состава, видимо, могут быть любыми, за исключением восстановления их анцестральной главной функции, но для элементов, сохраняющих эту функцию, ее интенсификация неизбежна. Она и обеспечивает компенсацию функций преобразующихся частей системы.

Компенсация функций, по Н. Н. Воронцову (1961, 1967), может происходить, видимо, только в морфофункциональных системах промежуточного типа, в которых множественное выполнение той или иной функции обеспечивается или дополняется функциональными связями между частями системы. Следует отметить, что принципы функциональной эволюции подобных систем, динамических координаций по терминологии А. Н. Северцова (1939) (см. ниже), наименее изучены, но, вероятно, наиболее интересны.

Филогенетическая редукция морфологических структур происходит, по-видимому, в тех случаях, когда их главная функция утрачивает свое значение и отбор по ней ослабевает или прекращается. Примерами подобной редукции может служить рудиментация конечностей у безногих ящериц (Северцов, 1939) или редукция *hyobranchiale III* у личинок хвостатых амфибий (Северцов, 1974). Срастание концов, поддерживающих жаберные дуги *ceratobranchialia*, и редукция окостенений жаберных дуг обусловили то, что

при движении опускания дна ротовой полости большое значение приобрела эластичность связи *hypobranchiale* с *copula* (рис. 20), *hypobranchiale* III снижало подвижность жаберных дуг (*ceratobranchialia*) относительно копулы. В результате связь между *hypobranchiale* III и копулой редуцировалась. Но после утери связи *hypobranchiale* III утратило функциональное значение, оно не участвовало в укреплении жаберных дуг и не препятствовало их движениям. В результате редукция этого элемента шла крайне медленно. У *Lysorophidae*, *Lepospondyli* этот элемент еще сохранялся (Romer, 1933a, б), причем был сочленен с копулой (Северцов, 1974). Следовательно, он начал редуцироваться у предков *Urodela* не позднее юры. У современных примитивных *Urodela* рудимент этого хряща присутствует постоянно, например у *Ronodon*

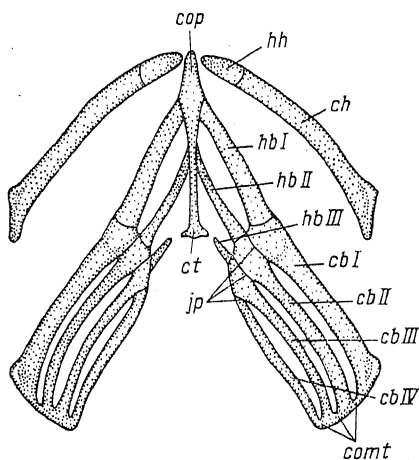


Рис. 20. Подъязычно-жаберный скелет личинки *Ranodon sibiricus*: *cb* I, II, III, IV — *ceratobranchialia* I, II, III, IV, *ch* — *ceratohyale*, *ct* — *cartilago triangularis*, *comt* — *comissurae terminales*, *cop* — *copula*, *hb* — I, II, III — *hypobranchialia* I, II, III (*hb* III рудиментарно), *hb* — *hypohyale*, *jp* — *juncturae proximales*

sibiricus, часто встречается у *Hynobius keyserlingii*, а у *Salamandridae* он встречается в качестве очень редкой вариации.

Следует, однако, отметить, что рудиментация, связанная, как показано выше, с прекращением отбора по главной функции, по-видимому, не препятствует осуществлению редуцирующимися структурами их второстепенных функций. Напротив, можно предполагать, что длительное существование рудиментов не только в онтогенезе, но и у взрослого организма, обусловлено именно их ролью как носителей второстепенных функций, в той или иной мере поддерживаемых отбором. При отборе против признака, возникающем, когда главная его функция не только утрачивает адаптивное значение, но и становится вредной, происходит афазия (Северцов, 1939) — полное исчезновение органа.

Таким образом, с функциональной точки зрения могут существовать три типа редукции: 1) орган, утратив главную функцию, сохраняет второстепенные и поэтому сохраняется в виде рудимента, например аппендикс человека или гальтеры мух; 2) утра-

тив главную функцию, орган теряет и второстепенные. В подобных случаях орган подвергается более быстрой и полной редукции, сохраняясь в онтогенезе, видимо, лишь в качестве элемента формообразовательного аппарата, а у взрослого организма — в качестве индивидуальной вариации, тем более редкой, чем дальше зашла его редукция. Примерами могут служить: редукция *hurobranchiale III* хвостатых амфибий, редукция конечностей у змей и безногих ящериц и т. п.; 3) наконец, при афании, когда признак вреден для функционирования включающей его системы, орган может сохраняться лишь как элемент формообразовательных зависимостей, т. е. только как возникающая и исчезающая в ходе онтогенеза закладка, по наличию которой мы и судим о том, что этот орган существовал у предков данной систематической группы. Наиболее известный пример — закладка жаберных щелей у *Amniota*.

Преобразование систем множественного обеспечения биологически важных функций определяется той же ситуацией, что и преобразование полимерных систем — неодинаковой ролью компонентов в обеспечении общей для них функции. Так, у бесхвостых амфибий легкие могут обеспечивать от 35 (*Rana temporaria*) до 100% (*Bombina bombina*) потребления кислорода и от 12 (*Rana temporaria*) до 53% (*Pelobates fuscus*) выделения углекислого газа. У хвостатых амфибий легкие могут обеспечивать от 47 (*Hynobius keyserlingii*) до 0% (*Onychodactylus fischeri* — безлегочная форма) потребления кислорода, но практически не участвуют в выделении углекислого газа. У *Onychodactylus fischeri* через кожу может поступать 100% необходимого организму кислорода. В выделении углекислоты кожа бесхвостых амфибий имеет ведущее значение, обеспечивая от 50 (*Bombina bombina*) до 100% (*Bufo bufo*) этой функции. У всех исследованных видов *Urodela* вся углекислота (100%) может выводиться через кожу (Северцов, Соколов, 1972, 1975, 1976).

У хвостатых амфибий кожа из-за несовершенства механизма вентиляции легких играет большую, чем у бесхвостых, роль в процессе газообмена. Поэтому в благоприятных условиях среды, при высокой влажности воздуха, происходит интенсификация дыхательной функции кожи, а легкие, утрачивая свое функциональное значение, редуцируются, как это произошло у *Mertensiella caucasica*, *Onychodactylus fischeri*, у всех *Plethodontidae* и ряда других видов. Пользуясь терминологией принципов и типов филогенетических изменений органов, можно сказать, что у всех этих форм произошла субституция функций — кожа берет на себя функции легких.

У гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*) через слизистую ротоглоточной полости может поступать весь необходимый животному кислород, у обыкновенной саламандры (*Salamandra salamandra*), относящейся к другому роду того же семейства, через слизистую ротоглоточной полости поступает не более 15% кислорода, примерно 15% поступает через легкие и почти 70% — через

кожу. Можно говорить, что в данном случае происходит физиологическая субституция — морфология всех этих органов не меняется. На самом же деле мы сталкиваемся либо с интенсификацией дыхательной функции ротоглоточной полости (для тритона), либо с одним из этапов субституции легких кож (для саламандры)¹. По-видимому, такова же основа и субституции органов. При интенсификации функций одного из них другой редуцируется. Следует отметить, что подобные процессы могут происходить и в системах промежуточного типа. Таким образом, все принципы и типы, связанные с редукцией одних органов и развитием других, основаны на множественном обеспечении функций.

Как следует из вышеизложенного, принципы и типы филогенетических изменений органов плавно переходят друг в друга или описывают различные стороны одного и того же процесса изменения данного органа. Поэтому правильнее говорить о более или менее распространенных типах функциональных преобразований структур, но не о принципах. Обращает на себя внимание, что все вышеописанные типы не способствуют повышению мультифункциональности морфологических систем. При интенсификации функций мультифункциональность обычно снижается, во всех остальных случаях, за исключением расширения функций (см. ниже), она не повышается, и лишь при полимеризации за счет формирования новых структур возникает база для дальнейших преобразований, т. е. пластичность организации повышается без увеличения мультифункциональности. Поэтому весьма важно рассмотреть механизмы повышения эволюционной пластичности организации. Они могут быть двоякими: либо возникает новая система, повышающая пластичность организации, так как она, обладая некоей мультифункциональностью и вступая во взаимодействия с другими системами, в состоянии меняться в разных направлениях, либо уже существующая система приобретает ранее не свойственные ей функции (расширение функций).

Первый случай описан А. Г. Креславским (1977) на примере возникновения рисунка на надкрыльях у жуков-листоедов. Неравномерность распределения пигмента (рисунок) возникает как побочный эффект эволюции структуры надкрыльев: пигмент скапливается в углублениях, возникающих при формировании внешнего слоя надкрыльев, образованного (в филогенезе) разросшимися и сросшимися жилками крыла. Первично такой рисунок, состоящий из мелких, не упорядоченных по расположению или не собранных в более или менее правильные ряды точек, не имеет собственного функционального (адаптивного) значения. Он является побочным результатом морфогенетических процессов и интенсивности метаболизма в функционирующих надкрыльях. Однако, раз возникнув, рисунок теряет свою безотносительность к внешней среде. Он может либо маскировать, либо демаскиро-

¹ Возможность двоякой интерпретации обусловлена неоднозначностью прочтения сравнительного ряда.

вать животное на окружающем фоне. Как только рисунок начинает оказывать влияние на приспособленность, он приобретает самостоятельное функциональное значение — собственную функцию, по которой уже может идти (и идет) отбор, приводящий к интенсификации данной функции: сигнальной (привлечение особей другого пола или предостерегающей окраски и т. п.) или покровительственной, т. е. маскирующей жука на окружающем фоне. При возникновении отбора по функции начинается эволюция рисунка: он становится упорядоченным и не связанным со структурой поверхности надкрыльев или исчезает, если становится вреден, или утрачивает функциональное значение.

Возникновение новых, не функциональных структур вследствие коррелятивных преобразований функциональных признаков ведет к появлению новых функций в том случае, если при данной экологической ситуации признак вступает в связь с внешней средой или, возможно, с другими признаками организма. Следует отметить, что, по сути, возникновение точечного рисунка на надкрыльях соответствует возникновению первично полимерной системы, которая затем подвергается олигомеризации, как и показал А. Г. Креславский (1977). Трудно сказать, во всех ли случаях первично полимерные системы имеют в своей эволюции дофункциональную фазу, т. е. возникают в результате коррелированных преобразований других систем, или часть из них — результат непосредственного действия отбора. Последний случай мыслим, если при отсутствии макроструктур, способных адаптивно реагировать на изменения внешней среды, отбору подвергаются структуры более глубоких уровней организации — тканевого, клеточного и т. п. Так, на основе данных В. Е. Соколова (1964) можно предположить, что возникновение ороговений эпидермальных клеток кожи амфибий — следствие отбора на тканевом уровне: отмершие ороговевшие клетки перестали слущиваться и сформировали роговые бляшки — полимерная система.

Обнаруженное А. Г. Креславским (1977) явление решает один из важных вопросов теории эволюции: проблему возникновения новых признаков. По своей сути отбор может иметь дело лишь с существующими признаками, обладающими функциями. Иными словами, отбор на основе наследственной изменчивости может менять лишь уже существующие признаки. Поле его деятельности в этом отношении почти безгранично, но тем не менее существовала проблема, часто выдвигавшаяся противниками селекционизма: как могут возникать совершенно новые признаки, т. е. признаки, не являющиеся результатом преобразования признака предков под действием отбора? Представление о формировании новых признаков вследствие коррелятивных преобразований других структур решает этот вопрос в пользу дарвинизма и решает его окончательно.

Второй способ возникновения новых функций наблюдается, когда орган приобретает не свойственную ему ранее функцию путем разделения уже существующей на две или более самостоя-

тельные функции без изменения структуры выполняющего их органа. Этот случай удобно рассмотреть на примере расширения функций, приведенном А. Плате (Plate, 1924). Жаберная полость двустворчатых моллюсков выполняет две основные функции: дыхания и транспорта пищи. Обе они зависят от движения ресничек ресничного эпителия жаберных мешков. Ресничный эпителий создает ток воды, который одновременно и омывает жабры, и несет органическую взвесь — пищу моллюска к ротовому отверстию. Но у ряда *Lamellibranchiata* жаберная полость стала также выводковой камерой: молодь проходит в ней весь период онтогенеза, от яйца до молодого животного.

Несколько более сложный пример аналогичного расширения функций как следствия возрастания функциональной нагрузки на признак, создающего некую избыточность функциональных возможностей органа, дает развитие механизма действия челюстей

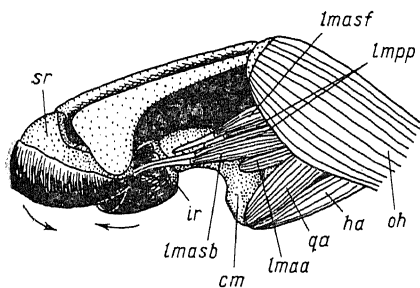


Рис. 21. Челюстной аппарат головастика *Pelobates fuscus*

Стрелками указаны движения верхнего (suprarostrale — *sr*) и нижнего (infra-rostrale — *ir*) губных хрящей, одетых роговыми чехлами. Движение верхнего губного хряща, связанного упругой соединительной тканью с трабекулами, осуществляется сокращением *m. levator mandisulae anterior subexternus* (*lmasb*) и одной из порций *m. levator mandibulae posterior profundus* (*lmp*). Движения нижнего губного хряща обусловле-

ны поворотами нижней челюсти — меккелевых хрящей (*cartilago mecceli* — *cm*), которыми управляют *m. hyoangularis* (*ha*) и *m. quadratoangularis* (*qa*), отводящие нижнюю челюсть и разводящие передние концы меккелевых хрящей, а так же *m. levator mandibulae anterior superficialis* (*lmasf*), *m. levator mandibulae anterior articularis* (*lmaa*) и другая порция *lmp*, совместно приводящие нижнюю челюсть и поворачивающие передние концы меккелевых хрящей

личинки Апига. Переход головастиков к фитофагии — питанию обрастаниями, стимулированный обитанием в горных потоках (Шмальгаузен, 1964), привел к вычленению из первично единой нижней челюстной дуги *infragrostralia* и формированию *supragrostralia*, а также механизма движений этих отделов челюстей. Первичным, по данным В. Б. Никитина (1980), был механизм именно скобления. Но это движение обусловило столь развитую подвижность губных хрящей, что возникло и движение кусания — вторая функция челюстного аппарата (рис. 21). В данном случае интересно то, что функция скобления сформировалась как следствие смены функций нерасчлененной челюсти того же типа, какой был свойствен личинкам *Urodela* (см. рис. 14, 16), т. е. вследствие отбора по второстепенной функции, а кусание — как результат дальнейшей интенсификации этой же, ставшей уже главной функции.

Возможно, таким же образом произошло расширение функций жаберных дуг позвоночных при возникновении челюстноротых. Связанное с интенсификацией дыхания, т. е. с усилением тока воды, выталкиваемой из ротоглоточной полости через жаберные щели и омывающей жабры, увеличение подвижности жаберных дуг в ряду позвоночных достигается двумя способами. У бесчелюстных — истончением и увеличением эластичности не расчлененных дуг (круглоротые), у челюстноротых — расчленением жаберных дуг на подвижные друг относительно друга элементы. Расчлененная жаберная дуга при сжатии глотки, выталкивающим воду через жаберные щели, складывается, что обеспечивает большую амплитуду движения. Однако при этом дуга оказывается способной зажимать в глотке комки пищи, не давая им выноситься с током воды через жаберные щели или засорять их. Видимо, на этой основе третья жаберная дуга превратилась в челюсти, тогда как две передние редуцировались, освобождая место для ее увеличения.

Итак, в основе самой возможности функциональных преобразований организма в ходе филогенеза лежат два принципа: мультифункциональность и множественное обеспечение функций. Чем больше функций выполняет данная система, тем в большем числе направлений она может меняться в ходе последующего филогенеза, т. е. тем выше ее эволюционная пластичность. Аналогично, чем больше систем участвует в обеспечении той или иной биологически важной функции, тем шире возможности преобразования любой из этих систем, причем сама функция при этом сохраняется. Типы функциональных преобразований организации многочисленны, и количество их, по-видимому, будет увеличиваться, так как введение нового эволюционного принципа почетно для его автора. Тип, по которому на данном отрезке филогенеза осуществляется преобразование той или иной структуры, определяется несколькими параметрами: направлением отбора по данной функции, структурой, которая данную функцию выполняет (включая сюда функциональные и пространственные связи этой структуры с другими), а также функциональной ее нагруженностью (Креславский, 1977), т. е. важностью для организма выполняемых ею функций. Все эти параметры, взаимодействуя между собой, в конкретных эволюционных ситуациях приводят к тому, что каждый конкретный тип филогенетических преобразований органов описывает лишь отдельные стороны процесса. Реальный процесс филогенеза органов может быть более или менее адекватно охарактеризован лишь комплексом типов, а реакция организма на действие того или иного направления отбора не может быть сведена к изменениям отдельных структур и их функций. Даже при отборе по одной конкретной функции перестраивается вся система функций данной структуры. Поэтому трудно ожидать, что описание новых принципов и типов изменений органов в связи с их функцией будет способствовать реальному прогрессу в разработке проблем функциональной эволюции.

Структура допускает осуществление ряда функций, но каждая функция осуществляется той или иной структурой. Поэтому можно утверждать, что на каждом этапе филогенеза структура определяет направление и саму возможность дальнейшего преобразования самой себя в ходе филогенеза. Сложившаяся организация наряду с условиями окружающей среды и во взаимодействии с ними направляет дальнейший ход филогенеза, причем чем пластичнее организация, тем шире спектр возможных ее изменений при изменении экологической обстановки.

Пластичность эколого-физиологических реакций организма, а отсюда и эволюционная пластичность во многом определяются характером связи между структурой и функцией. Чем выше функциональная нагрузка на признак, тем жестче связь между структурой и выполняемой ею функцией. Во всяком случае, чем выше функциональная нагрузка на признак, тем слабее его индивидуальная изменчивость (Креславский, 1977). Функциональная нагрузка, определяемая значением данной функции для организма, возрастает при интенсификации функций и поддерживается стабилизирующим отбором. Чем выше функциональная нагрузка, тем меньше эволюционная пластичность органа и тем ортогенетичнее (Гиляров, 1976) его дальнейшая эволюция, если она все еще возможна на данном этапе филогенеза.

Снижение мультифункциональности биологически важных систем, особенно если их функции связывают организм со средой, ведет к ограничению эволюционной пластичности таксона и чревато вымиранием его при резких изменениях среды. Видимо, одно из значений множественного обеспечения биологически важных функций заключается в снижении функциональной нагрузки на каждую из участвующих в обеспечении функций структур и сохранении (повышении) их пластичности. Другим путем обхода этого ограничения является комбинирование блоков (Уголев, 1985), которое усилилось с возникновением многоклеточности и явилось, по всей вероятности, важным фактором поддержания целостности и в то же время повышения дифференцированности организма по мере филогенеза.

Чем слабее связь между структурой и функцией, ею осуществляемой, тем выше эволюционная пластичность структуры. Это определяется двумя параметрами: 1) при ослаблении связи структуры и функции изменения структуры меньше сказываются на осуществлении функции; 2) при менее жесткой связи структуры и функций, ею выполняемых, структура может быть более мультифункциональной. Однако, как отмечено выше, повышение мультифункциональности приводит к ухудшению осуществления главной функции и к снижению адаптивности системы, а интенсификация функций, связанная с возрастанием функциональной нагрузки на признак, связана с уменьшением числа функций и со снижением эволюционной пластичности структуры.

Та или иная из двух противоречивых тенденций (ослабление или усиление связи между структурой и функцией) в ходе фило-

генеза каждой конкретной системы побеждает в зависимости от конкретной ситуации. Но поскольку они обе важны, наиболее общим способом разрешения их противоречия в ходе прогрессивной эволюции оказалось возникновение иерархии функций. Чем выше иерархический уровень данной функции, тем большее число систем участвует в ее обеспечении и тем больше автономность данной функции по отношению к любой из систем, ее обеспечивающих.

Наиболее автономны, а потому лабильны такие сложные функции, как поведение. Не случайно именно поведенческие реакции в первую очередь определяют адаптацию высших форм жизни и возможность их дальнейшей эволюции. Таким образом, организация особи сама по себе ограничивает число возможных направлений ее преобразования в ходе дальнейшей эволюции. Чем выше функциональная нагрузка на признак, тем ниже его мультифункциональность и тем меньшее число направлений дальнейшей эволюции этого признака. Вторым механизмом снижения мультифункциональности является усиление функциональных связей внутри системы (см. 2.4), приводящее к формированию блоков. Сохранение и повышение эволюционной пластичности достигается несколькими путями: комбинированием блоков, множественным обеспечением функций и иерархичностью организации морфофункциональных систем, чему во многом способствует комбинирование блоков.

Таким образом, целесообразно рассматривать три аспекта функциональной эволюции систем I типа: прогрессивное развитие данной морфологической структуры, ее редукцию и ее перестройку. Системы II типа (системы множественного обеспечения биологически важных функций) могут рассматриваться как состоящие из некоего множества систем первого типа. Системы III типа более сложны, так как включают непосредственные функциональные взаимодействия между компонентами. Эволюция систем II и III типов рассмотрена ниже (см. 2.4). Здесь уместно еще раз подчеркнуть, что число функций, выполняемых данной системой в данный момент времени, жестко детерминирует число потенциально возможных направлений ее эволюции. Реализация того или иного из этих направлений детерминируется на микроэволюционном уровне, т. е. зависит от направления естественного отбора. Взаимодействие подсистем (а все морфофункциональные системы организма, по сути, представляют собой системы III типа, и выделение систем I и II типов является более или менее сильным упрощением реальной ситуации) сужает число потенциально возможных направлений эволюции и еще более жестко канализирует ее.

2.4.

ЦЕЛОСТНОСТЬ ОРГАНИЗМА В ХОДЕ ФИЛОГЕНЕЗА

2.4.1.

КООРДИНАЦИИ

(ФИЛЕТИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯЦИИ)

В предыдущем разделе преобразования организации особи рассматривались таким образом, как будто преобразования функциональных систем (в том числе и систем промежуточного типа) происходят независимо друг от друга. Поскольку на самом деле и в онтогенезе, и в филогенезе организм представляет собой целостную систему и все его части прямо или косвенно связаны между собой, такой подход оправдан лишь в той мере, в какой части организма автономны в своих филогенетических преобразованиях. Поэтому вопрос о координациях — коррелятивных преобразованиях организации особи в ходе филогенеза, поддерживающих ее целостность, является необходимой частью анализа функциональных преобразований организации.

А. Н. Северцов (1939) назвал координацией «сосуществование систем внутри организма», хотя и рассматривал не сосуществование как таковое, а взаимосвязанные преобразования частей организма в ходе филогенеза. Тратовка координации как сосуществования органов обусловлена, видимо, желанием подчеркнуть взаимосвязанность всех частей организма, но она не позволяет анализировать характер связей, почему и не было использовано А. Н. Северцовым в дальнейшем описании координаций. Определение координаций как взаимосвязанных преобразований органов в ходе филогенеза (Шмальгаузен, 1969) более удачно. В настоящее время возможна только приблизительная вербальная оценка большей или меньшей степени связанности (координированности) преобразований органов. Чем сильнее связи, тем более интегрирован организм, тем целостнее, а потому и пластичнее его реакция на изменение внешних условий. Чем слабее интегрированность организма, тем более автономны преобразования его частей в ходе филогенеза, тем более мозаична его эволюция. Представление о мозаичности эволюции в современной интерпретации этого термина (de Beer, 1952) совпадает с представлением об эволюционной гетерохронии признаков (Тахтаджан, 1946) или гетеробатнизма (Тахтаджан, 1966). На материале по морфологии примитивных семейств покрытосеменных (Тахтаджан, 1946, 1966) и *Archaeopteryx* (de Beer, 1952) показано, что примитивные и переходные формы характеризуются сложным сочетанием анцестральных (примитивных) признаков и продвинутых, присущих дочерней группе. Так, строение (и само наличие) зубов, подвижных хвостовых позвонков и подвижных пальцев передней конечности сближает археоптерикса с рептилиями, а наличие перьевого покрова, ряд особенностей строения черепа и грудины — с птицами.

Аналогичное сочетание прогрессивных и примитивных черт свойственно *Ichthiostega*. У этой переходной между кистеперыми рыбами и амфибиями формы имелся хвостовой плавник, рудимент жаберной крышки, по строению позвоночника *Ichthiostega* отличается от *Eusthenopteron* лишь наличием зигапофизов. Напротив, пояс передних конечностей был развит очень сильно и обеспечивал опору конечности на грунт. Пояс задних конечностей был развит не лучше, чем у кистеперых. Это дало возможность Д. Ярвику (Jarvik, 1955) весьма обоснованно предположить, что задние конечности этого животного в ходьбе не участвовали и были вытянуты вдоль тела, как брюшные плавники рыб. Однако конечности были пятипалыми. Конструкция черепа сходна с рахитомными стегоцефалами, но сохранились следы свойственного кистеперым подразделения нейрокрана на энтомосфеноидный и отикоокципитальный отделы (Шмальгаузен, 1964; Jarvik, 1954, 1955; Säve-Söderbergh, 1934). Хорошим примером мозаичности организации может служить описание Л. П. Татариновым (1976) примитивных териодонтов, в строении черепа которых выделены три группы признаков: примитивные, продвинутые и признаки специализации. Поскольку у немногочисленных известных фтинозухий эти признаки сочетаются по-разному, можно говорить о том, что организация группы была мозаичной, а интегрированность свойственной этим животным организации — низкой. Эти свойства многих примитивных групп крайне затрудняют реконструкцию филогенеза.

Вторым аспектом мозаичности организации является сопоставимость признаков примитивной группы с признаками не одной, а нескольких различных, и менее и более прогрессивных групп, не обязательно родственных. Так, фтинозухий по строению неба сопоставимы с горгонопсами, по строению базинтеригонидного сочленения — с дейноцефалами, по некоторым особенностям нижней челюсти — со скалопозаврами и офиакодонтами (Татаринов, 1968, 1976). Поскольку известные к настоящему времени фтинозухий были формами достаточно специализированными, чтобы претендовать на роль предков эвтериодонтов (Татаринов, 1976; Boonstra, 1963а, б), можно, по-видимому, считать, что признаки, позволяющие сближать этих животных с перечисленными группами тероморф, представляют собой либо случайное сходство, либо, что вероятнее, эти признаки отражают несформированность координаций и разнонаправленность преобразований даже компонентов координационной цепи. Согласно А. Л. Тахтаджану, гетеробатмия утрачивается в ходе филогенеза. При столкновении мозаичного организма с новыми условиями среды он начинает к ним адаптироваться, и в процессе этой адаптации усиливаются уже существующие и (или) формируются новые координации, причем в дивергирующих филумах формируются разные адаптации и координации, что дополнительно затрудняет реконструкцию филогенеза подобных групп.

А. Н. Северцов (1939) различал два типа координаций: топографические и морфофизиологические; И. М. Шмальгаузен (1969, 1982) — три типа: биологические, топографические и динамические (морфофизиологические). Согласно Шмальгаузену, координации могут различаться по принципу степени связанности элементов (более или менее прочные) и по направлению изменения: прогресс одного звена ведет к прогрессу другого — положительная координация, прогресс одного звена ведет к регрессу другого — отрицательная координация.

Биологические координации. Это коррелированные изменения органов, не связанных между собою внутри организма, но определяемые положением организма в среде. Так, лишь травоядным млекопитающим свойственны и органы пассивной защиты — рога, бивни и т. п., и перетирающие зубы. Как отметил И. И. Шмальгаузен (1969), на этот тип координаций обратил внимание еще Ж. Кювье, впервые введший это понятие в биологию. К такому пониманию координаций близко представление об адаптивном комплексе, разрабатываемое И. Н. Иорданским (1985). В вышеизложенном виде понятие «координация» отражает именно сосуществование признаков. Однако биологические координации развиваются в ходе филогенеза, т. е. эволюционируют, определяя связанные преобразования органов. Общеизвестны координированные изменения длины шеи и передних конечностей в эволюции жирафа. У окапи и те и другие относительно короче, чем у жирафа. Другим примером биологической координации может служить степень развития языка и задних конечностей у *Anura Phaneroglossa*. У жаб (*Bufo*idae) — животных, передвигающихся относительно медленно и прыгающих плохо, механизм выбрасывания языка развит очень хорошо (интенсификация функций): при выбрасывании язык удлиняется почти в два раза, что обусловлено сильным развитием лимфатической полости языка — *s. sublingualis* и мышцы протрактора языка — *m. genioglossus*, хорошо развитый поперечный слой которой, сжимая лимфатическую полость и проталкивая находящуюся в ней жидкость в кончик языка, удлиняет его (Северцов, 1974). У принадлежащих к тому же подотряду *Hylidae*, древесных, т. е. хорошо прыгающих, форм язык развит гораздо слабее, чем у *Bufo*idae: он короткий и при выбрасывании почти не удлиняется. С этим связано слабое развитие лимфатической полости и поперечного слоя *m. genioglossus* (Северцов, 1974).

Биологические координации наиболее лабильны (Шмальгаузен, 1969), они возникают при формировании тех или иных адаптаций организма к окружающей среде, сохраняются до тех пор, пока организм продолжает эволюционировать в этих условиях, и разрываются, исчезают при изменении внешних условий. Так, переход ко вторично водному образу жизни предков *Pipidae* привел

к тому, что язык у этих животных редуцировался, тогда как конечности перестроились, утратив функцию наземной локомоции в результате интенсификации функции плавания. Однако до тех пор, пока филогенез протекает в той среде, которая определила возникновение биологической координации, само наличие связи между органами определяет направление эволюции каждого из них. Удлинение шеи жирафа может сопровождаться только удлинением, но не укорочением конечностей.

Согласно И. И. Шмальгаузену (1969) в ряде случаев биологические координации могут, по-видимому, не только направлять развитие признаков в определенном русле, но и приводить организм по координированным признакам в неблагоприятное соотношение со средой. Примерами подобных координаций могут служить многочисленные случаи переразвития вторичных половых признаков (отнесенных И. И. Шмальгаузенем к гиперморфозам), таких как переразвитие рогов у самцов ирландского торфяного оленя (*Megaloceros*), бивней у самцов мамонта, клыков самцов бабirusсы и т. п. Как показал И. И. Шмальгаузен (1969) и как это демонстрируют многочисленные исследования по современным Cervidae, степень развития подобных признаков определяется наличием половых гормонов (в конечном итоге интенсивностью полового отбора). При полигамии возникает отбор на повышение половой активности, обуславливающей преимущество в размножении. В результате внутривидовые отношения определяют и половую активность, и развитие вторичных половых признаков, которые в конечном итоге становятся инадаптивными, т. е. снижают приспособленность организма к среде. Сохраняются такие признаки только потому, что они координированы с признаками, повышающими приспособленность. Таким образом, благодаря координации при изменении одного из входящих в данную систему органов другой может меняться одним или немногими способами, сколь бы мультифункционален он при этом ни был.

Топографические координации представляют собой пространственные взаимосвязи органов в ходе филогенеза. Одним из наиболее наглядных примеров топографических координаций служит соотношение развития глаз и положение относительно них мозга. При сильном развитии глаз черепно-мозговая полость и мозг находятся позади орбит (тропибазальный череп), при относительно меньшем развитии глаз орбиты расположены по бокам черепно-мозговой полости (платибазальный череп). Другим примером топографической координации может служить соотношение формы мозга и формы черепно-мозговой полости у высших позвоночных. Это соотношение возникает с того момента (как у рептилий), когда мозг заполняет всю черепно-мозговую полость. У птиц и млекопитающих форма полости повторяет форму мозга, а у *Ното* это соответствие столь точно, что по отпечаткам на внутренней поверхности костей черепа ископаемых людей удалось оценить степень развития отдельных нейронных полей мозга (Кочеткова, 1964). Вышеизложенное показывает, что по мере филогенеза ко-

ординации не только возникают или исчезают, но степень связанности, координированности, преобразований органов меняется, координация эволюционирует (Тахтаджан, 1966).

Топографические координации во многом определяются типом онтогенеза, точнее планом строения. Они менее зависят от положения организма в среде и более прочны, чем биологические координации. Видимо, они могут исчезать лишь с редукцией одного из органов, входящих в координационную систему.

Динамические, по терминологии И. И. Шмальгаузена (1969), или *морфофизиологические*, по терминологии А. Н. Северцова (1939), *координации*, по-видимому, наиболее важны и наиболее распространены. Под этим термином подразумеваются функциональные взаимосвязи двух или более частей организма, обуславливающие их совместные преобразования в ходе филогенеза. Простейшим примером динамической координации может служить вышеописанный процесс прогрессивного развития механизма выбрасывания языка *Anura* (Северцов, 1974) — увеличение размеров лимфатической полости, *s. sublingualis* всегда связано с развитием вентрального поперечного слоя *m. genioglossus*, сжимающего ее. Показательно, что эта координация возникает и среди подотряда *Prosoela* — вышеописанный ряд *Hylidae* — *Bufo*nidae и среди *Ranidae*, принадлежащих к параллельно эволюционирующему подотряду *Diplasiocoela*. Причем у *Ranidae* она формируется несколько иначе: развитие *s. sublingualis* происходит не за счет увеличения самой полости, а за счет развития ее дивертикулов — выростов, проникающих в рога языка (см. рис. 16, 27, 28).

Поскольку все части любого организма прямо или косвенно связаны друг с другом своими функциями, примеры динамических координаций бесчисленны. Как отметил И. И. Шмальгаузен (1969), наиболее общей динамической координацией любого организма является его обмен веществ. Однако среди функциональных взаимодействий частей организма можно выделить системы более тесно связанных признаков — координационные цепи, как их назвал А. Н. Северцов (1939), которые более или менее автономны от других подобных цепей.

Для того чтобы разобраться в принципах преобразования звеньев координационных цепей динамических координаций, А. Н. Северцов (1939) сформулировал представление об эктосоматических и эндосоматических органах. Подразумевается, что эктосоматические органы вступают во взаимодействие с окружающей средой, меняются в соответствии с ее изменениями, тогда как эндосоматические органы меняются опосредованно, приспособляясь не к условиям внешней среды, как к таковым, а к изменениям эктосоматических органов. А. Н. Северцов (1939) подчеркивал, что первичность изменений эктосоматических органов и вторичность — эндосоматических означает не временную последовательность преобразований в координационной цепи, а причинно-следственные отношения: среда → эктосоматический орган → эндосоматический орган. При таком подходе координационная цепь

становится очень похожей по основным включаемым в нее компонентам на функциональную систему П. К. Анохина (1968), куда входят функционирующий орган и все системы, обеспечивающие его действие, или на любую половину (афферентную или эфферентную) рефлекторной дуги. Понятно, что функциональные системы в филогенезе должны развиваться координировано, а рецептор, или эффлекторный орган, соприкасается с воздействиями внешней среды более непосредственно, чем те нервные центры, с которыми он связан.

Деление на эктосоматические и энтосоматические органы, как и любое аналогичное по подходу деление, весьма трудно приложимо к конкретным ситуациям. В любой морфофункциональной системе промежуточного типа (см. выше), например пищеварительной, которая, несомненно, может рассматриваться и как координационная цепь, отношения органов со средой опосредованы в разной степени, причем для разных классов позвоночных животных степень опосредования тоже различна. Так, ротовая полость, первой сталкивающаяся с внешней средой в процессе захватывания пищи, — орган, несомненно, эктосоматический — у амфибий и рептилий в обработке пищи не участвует. Добыча, часто еще живая, поступает в желудок, который на этом основании тоже, видимо, следует считать органом эктосоматическим. У млекопитающих пища подвергается в ротовой полости и механической, и химической обработке, поэтому можно думать, что у этих животных желудок более «энтосоматичен», чем у амфибий и рептилий. Однако строение желудка млекопитающих очень тонко приспособлено к составу кормов. Например, виды *Cervidae* обладают различной структурой внутренней поверхности желудка, отражающей приспособление к перевариванию разной пищи (Саблина, 1955). Не менее хорошо известно, что строение кишечника столь же тонко, как и строение желудка, приспособлено к составу пищи, хотя в кишечник поступает пища в значительной степени переваренная (Уголев, 1985).

Таким образом, для пищеварительной системы либо следует выделять непрерывный ряд органов, более или менее эктосоматических, либо всю координационную цепь следует считать эктосоматической, что, по-видимому, вернее, так как любая ее часть приспособлена к свойственному данному виду составу кормов и к условиям внешней среды. Вместе с тем наличие у пищеварительной системы функции транспорта нутриентов через стенку кишечника в кровь и эндокринных функций указывает на то, что связи эктосоматических и энтосоматических органов — это не отношения отделов пищеварительного тракта, а связи этих отделов с другими функциональными системами организма.

Отсюда следует, что представление о координационных цепях, т. е. рассмотрение лишь линейных связей между координировано эволюционирующими подсистемами, не более чем первое приближение к описанию реальной сложности взаимодействий. По-видимому, более адекватно описание, аналогизирующее координа-

цию с сетью, т. е. учитывающее множественность и разветвленность прямых и обратных связей внутри координационных систем, взаимно создающих структуру, основанных на обратных связях петель взаимодействия между подсистемами. В подобных сетях координатными осями при рассмотрении взаимодействий могут служить: сама цепь, т. е. взаимодействия подсистем, осуществляющие главную функцию, и связи с другими системами, т. е. в широком смысле обеспечение выполнения главной функции.

С этих позиций к энтосоматическим органам следует отнести только интегрирующие системы организма: регуляторные (нервную и гуморальную) и транспортные (кровеносную и лимфатическую). Лишь эти системы взаимодействуют со средой опосредованно, на уровне интегрированных функций высших иерархических уровней функционирования, а потому могут считаться энтосоматическими в точном смысле этого термина. Поэтому представление А. Н. Северцова (1939) о первичности изменений эктосоматических органов по отношению к энтосоматическим применимо, по-видимому, лишь к системам типа частей рефлекторной дуги, говоря шире, к функциональным системам в смысле П. К. Анохина (1968).

Поскольку подобными системами многообразие динамических координаций отнюдь не исчерпывается, необходимо попытаться проанализировать разнообразие типов динамических координаций, пользуясь в качестве критерия не отношениями органов к окружающей среде, а взаимоотношениями их внутри координационной цепи. С этих позиций следует различать три типа динамических координаций: 1. Органы, параллельно выполняющие ту или иную функцию и связанные между собой лишь участием в выполнении этой функции. Простейшим примером подобных систем могут служить парные симметричные органы: легкие, почки, глаза и т. п., а также более сложные системы множественного обеспечения функций, включая полимерные (см. выше); 2. Органы связанные в координационную цепь последовательным осуществлением функций. К подобным системам относятся такие координационные цепи, как пищеварительная или выделительная системы, и более разветвленные по своей морфологии и функциональным связям, например локомоторная. Одним словом, подобные динамические координации соответствуют функциональным системам промежуточного типа; 3. Системы, в которых координированно меняющиеся органы связаны иерархическим соподчинением функций. Примером подобных иерархических систем могут, видимо, служить анализаторы, например слуховой или зрительный. На каждом этапе сложность анализа сигнала возрастает. Функциональные системы П. К. Анохина (1968) относятся, по-видимому, к этой категории координаций. Все три выделенных типа не дискретны. Они связаны между собой непрерывными рядами промежуточных состояний.

Для первого типа динамических координаций характер взаимодействий в ходе филогенеза описан выше, при анализе функциональных преобразований систем множественного обеспечения

функций. К вышеизложенному следует, видимо, добавить, что лишь при изменении соотношения организма со средой, требующего общей интенсификации функции, совокупно выполняемой более или менее равноценными органами, все они развиваются прогрессивно. Так, интенсификация функции дыхания приводит, как правило, к дальнейшему усложнению структуры обоих легких. Однако в том случае, когда органы оказываются в неравных функциональных условиях, динамическая координация между ними приводит к явлениям типа субституции органов или субституции функций, что в свою очередь ведет к утрате координаций. Так, у двоякодышащих рыб происходило перемещение легких из положения вентрального по отношению к пищеводу в дорсальное (Шмальгаузен, 1964), ближе к центру тяжести рыбы. При этом имел место поворот легких через правую сторону тела, и левое легкое, двигавшееся по этому пути первым, оказывалось в худших условиях функционирования, будучи зажатым между стенкой полости тела, пищеварительным каналом и вторым легким. В результате у некоторых *Dipnoi* это легкое редуцировалось, тогда как другое развивалось прогрессивно. Нетрудно заметить, что в данном случае к редукции легкого привела перестройка топографической координации, вызвавшая неравноценность условий функционирования легких. Таким образом, даже во взаимодействии координаций проявляется одно из важнейших общих свойств координаций — ограничение ими числа возможных направлений преобразования организации.

Для второго типа координаций характерны причинно-следственные связи изменений органов, т. е. к таким координациям вполне приложимы представления А. Н. Северцова о том, что изменения органов, более близко соприкасающихся с внешней средой, служат причиной изменений органов, соприкасающихся с ней более опосредованно. Так, по данным Н. С. Лебединой (1968, 1980), у кистеперых рыб покровные кости верхней челюсти опирались на массивный эндокран, однако уже у *Osteolepiformes* (*Rhipidistia*, *Crossopterygia*) возникла координация между несущими зубы костями челюсти — *praemaxillare* и *maxillare* и носовыми — покровными костями крыши черепа. В результате давление, оказываемое на зубы схваченной добычей, стало передаваться не только на эндокран, но и на покровные кости крыши черепа. Возникновение новой динамической координации, произошедшее у *Ichthiostegidae*, т. е. у древнейших *Tetrapoda*, повлекло за собой «резкую стабилизацию» числа костей крыши черепа. Во всех дальнейших перестройках черепа *Tetrapoda*, за исключением *Anura*, схватывающих добычу при помощи языка, сохраняется система передачи давления с челюстей в затылочный отдел, где напряжения гасятся, а эволюция костей идет по пути их слияния и укрепления передачи. Лишь у *Anura* в связи с эволюцией челюстного аппарата головастика *praemaxillare* вышла из этой системы, сохраняет подвижность и участвует в закрывании наружных ноздрей. Таким образом, изменение начального звена координационной

цели челюстных костей, воспринимающих нагрузку, определяет перестройки всех костей, на которые эта нагрузка передается.

Однако координированные преобразования морфофункциональной системы накладываются на органы мультифункциональные, т. е. обладающие кроме функциональных связей, определяющих данную координацию, и другими функциональными и топографическими (пространственными) связями, которые в свою очередь можно рассматривать как звенья других координационных цепей. Например, передача давления с челюстных костей на затылочную область черепа — далеко не единственная функция покровных костей черепа. Защита головного мозга и глаз, опора для мышц и т. д. также функции костей крыши черепа. Поэтому можно считать что координационная цепь достаточно прочна и линейна, если ее звенья связаны между собой главными функциями. Таковы, например, по-видимому, пищеварительная система и другие системы внутренних органов. Второстепенные функции звеньев координационной цепи определяют дополнительные разветвления системы. При смене функций происходят перестройка координационных цепей и их разрывы, т. е. исчезновение и формирование связей. Примерами подобных перестроек могут служить разделение органов и функций, выпадение промежуточных функций, субституция органов и функций (см. 2.3.3), преобразование координационной цепи, элементы которой связаны между собой главными функциями, должно приводить через уменьшение функций составляющих ее элементов к обособлению данной координационной цепи от связей с другими такими же цепями и к повышению жесткости связей внутри цепи, т. е. к усилению связности ее звеньев.

Связь разных координаций через общие для них звенья приводит к тому, что изменения в одной из связанных друг с другом координационных систем через общее звено приводит к изменению условий функционирования звеньев другой координационной цепи, причем эти изменения направлены уже не от внешней среды к более глубоким компонентам системы, а наоборот — от этих более глубоких компонентов к периферии. Иными словами, для данной координации они обусловлены не адаптацией к внешней среде, а адаптацией к особенностям строения организма. Например, сосуществование двух главных функций подязычного аппарата *Urodela* обусловлено тем, что этот орган является общим звеном координационных систем питания и дыхания. В результате при интенсификации захватывания пищи (развитие выбрасывания языка) ухудшилась вентиляция легких (Северцов, 1972а, 1980б) и компенсаторно интенсифицировался кожный газообмен, что в свою очередь привело к биологическому регрессу *Urodela*. Иными словами, изменение всей системы множественного обеспечения функции дыхания *Urodela* было обусловлено не адаптацией их к определенным условиям газообмена, а адаптацией системы дыхания к изменению механизма ловли добычи.

Наиболее сложны координации с иерархическим соподчинением функций. Эволюция подобных систем не изучена. Поэтому

можно лишь предполагать, что причинно-следственные связи преобразования звеньев подобных цепей неоднозначны. Видимо, возможны изменения как от периферических (экзосоматических) звеньев цепи, обладающих более простыми функциями и непосредственно связанных с внешней средой, к звеньям, выполняющим более сложные (более общие) функции. Подобный ход преобразований, по сути дела, таков же, как и в цепях, связанных иерархическими соотношениями главных функций. Разница должна заключаться в том, что в силу большей сложности следующих звеньев и большей общности выполняемых ими функций изменения этих (энтосоматических) звеньев, по-видимому, не столь жестко определены характером адаптивных преобразований экзосоматических звеньев.

Кроме того, более глубокие звенья цепи, выполняющие более общие функции (например, ассоциативные центры мозга), связаны со многими другими координационными цепями, и изменения в этих цепях определяют их преобразования в ходе филогенеза. К этим изменениям должна подстраиваться и периферия расматриваемой координационной цепи. Иными словами, в подобных цепях эволюция центральных звеньев во многом должна определять преобразования периферических — преобразования в цепях должны быть существенно двунаправленны.

Таким образом, координации имеют в эволюции организма как целого двоякое значение. С одной стороны, определяя взаимосвязи частей организма, они ограничивают число возможных направлений его эволюции, т. е. снижают его эволюционную пластичность. В этом смысле эволюционно продвинутые формы с установившейся системой координаций, т. е. утратившие мозаичность своей организации, оказываются более консервативными, чем формы более примитивные, с хорошо выраженной мозаичностью. С другой — чем более развиты координации, тем глубже и взаимосвязаннее любые преобразования организации звеньев координационных цепей и организма в целом. Иными словами, координации ускоряют и углубляют преобразования организации. В этом смысле они являются не консервативным фактором, как это считал И. И. Шмальгаузен (1969), а фактором, ускоряющим эволюцию. Консервативны координации прежде всего как ограничитель числа потенциальных направлений эволюции (Иорданский, 1985). Видимо, развитием систем координаций в значительной степени объясняется отмеченное многими авторами ускорение темпов эволюции по мере повышения уровня организации.

2.4.3.

ПЕРЕСТРОЙКА КООРДИНАЦИЙ

Поскольку координации ограничивают число возможных направлений эволюции организма и чем прочнее координационные связи, тем жестче эти ограничения, следует рассмотреть вопрос о прочности координаций, причинах их пере-

стройки или исчезновения. Согласно И. И. Шмальгаузену, наименее прочны биологические координации, тогда как топографические и динамические более устойчивы. Действительно, при смене адаптивных зон (см. 2.5) биологические координации легко разрываются и заменяются новыми. Так, у наземных млекопитающих, в том числе и у насекомых, развитие задних (толчковых) конечностей координировано с развитием передних конечностей таким образом, что задние конечности всегда сильнее. Напротив, у грызунов, ведущих подземный образ жизни (цокоров, слепышей, слепушонок), и особенно у кротов, соотношение направлений эволюций конечностей меняется: преимущественное развитие получают передние конечности, что связано либо с выталкиванием земли из ходов при опоре на передние конечности (Гамбарян, 1960), либо непосредственно с рытьем (кроты). Биологические координации, видимо, могут ограничивать число возможных направлений эволюции, входящих в данную координацию органов лишь до тех пор, пока таксон эволюционирует в данной адаптивной зоне.

Топографические и динамические координации разрываются или перестраиваются, по-видимому, действительно реже, чем биологические. Однако трудно судить о том, является ли их большая стабильность следствием прочности связей внутри координационной системы или следствием более универсального значения этих связей. Топографические координации обусловлены планом строения (или его частными проявлениями), т. е. онтогенетическими механизмами и стабильны именно благодаря важности этих механизмов. Однако можно показать, что такие координации, как соотношение расположения поясов конечностей, висцерального скелета относительно осевого черепа и т. п., перестраиваются при смене адаптивных зон не менее пластично, чем биологические координации.

Действительно, у морского черта, своеобразной придонной рыбы, брюшные плавники оказываются впереди грудных (Северцов, 1939); у головастиков бесхвостых амфибий задний край подъязычного жаберного аппарата смещается вперед относительно ушной капсулы по сравнению с хвостатыми амфибиями (Северцов, 1974; Edgeworth, 1935). Как известно, у скатов жаберные щели сместились на брюшную сторону тела, а брызгальце, передняя жаберная щель — на дорсальную. Иными словами, топографические координации оказываются не более стабильными, чем биологические, и также перестраиваются при изменении среды обитания. Представления о большей устойчивости топографических координаций, видимо, могут быть обусловлены тем, что такие соотношения, как план строения первичноротых или вторичноротых, билатеральность симметрии, расположение мозга в черепно-мозговой полости и т. п. пространственные соотношения, как правило, сохраняются в течение длительных периодов филогенеза независимо от смены среды обитания в ходе филогенеза. Нетрудно, однако, показать, что неизменность пространственных соотношений типа плана строения или симметрии обусловлена не проч-

ностью этих соотношений самих по себе, а прочностью морфогенетических механизмов, их формирующих, которая в свою очередь обусловлена необходимостью поддержания целостности организма в онтогенезе. Общеизвестно, сколь глубоко перестройки топографии внутренних органов и, в частности, нарушения симметрии, вызванные переходом к ползанию у змей.

Динамические координации, насколько об этом можно судить, действительно, более прочны, чем биологические и топографические. Во всяком случае, функциональные связи внутри организма, как правило, сохраняются при смене адаптивных зон, как бы глубоко при этом ни менялись компоненты данной координации (функциональной системы). Такие координации, как связь глаз и зрительных центров мозга, скелетных элементов и управляющих ими мышц, отделов пищеварительного тракта и т. д. и т. п., обычно сохраняются независимо от смены среды обитания до тех пор, покуда существуют составляющие данную координацию компоненты, и при редукции исчезают совместно.

Мало того, в ряде случаев именно динамические координации столь жестко ограничивают число возможных направлений преобразования организации входящих в них органов, что приобретают характер «организационных запретов эволюции» (Иорданский, 1985; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969). Примером подобного «запрета» может служить координация дыхательных поверхностей у амфибий, ранее рассмотренная вкратце в качестве примера множественного обеспечения биологически важных функций. Все три дыхательные поверхности современных амфибий (легкие, кожа и слизистая ротоглоточной полости) функционировали у предков наземных позвоночных — кистеперых рыб. В условиях бедных кислородом прогреваемых водоемов, в которых обитали *Rhipidistia* (Шмальгаузен, 1964), ротоглоточно-легочный комплекс имел значение дополнительного (к жабрам) источника получения кислорода из атмосферы, а кожа служила дополнительной поверхностью выведения из организма углекислоты. Такое разделение функций было обусловлено тем, что воздух захватывался в ротоглоточную полость и легкие при всплывании рыбы, а выведение углекислоты через легкие привело бы к повышению частоты всплывания рыбы за свежим воздухом, т. е. излишне демаскировало бы этих подстерегающих хищников (Шмальгаузен, 1964).

Редукция жабр, происходившая в процессе освоения суши, привела к компенсаторному усилению газообмена через все три дыхательные поверхности, причем кожа приобрела значение органа, эффективно участвующего в потреблении кислорода. Однако амфибии, как и их предки — кистеперые, продолжают использовать для вентиляции легких нагнетательный насос — вертикальные колебания дна ротоглоточной полости, основанные на поворотах подъязычного аппарата. Сохранение нагнетательного насоса вентиляции легких совокупно с интенсификацией кожного газообмена обусловили, с одной стороны, редукцию ребер, а с другой — со-

хранение в течение всего филогенеза амфибий именно трех дыхательных поверхностей: ни одна из них не способна полностью обеспечить газообмен животного во всем диапазоне колебаний внешних условий (см. выше). Исключения составляют лишь безлегочные виды *Urodela*, у которых редукция легких была связана с интенсификацией кожного дыхания и совершенствованием механизма выбрасывания языка. Нетрудно заметить, что множественное обеспечение газообмена амфибий, которое следует рассматривать как динамическую координацию (баланс) трех дыхательных поверхностей, резко ограничивает эврибионтность амфибий. Необходимость кожного газообмена делает неизбежной проницаемость кожи для воды и существование амфибий лишь во влажных биотопах.

Таким образом, устойчивость динамической координации ограничивает степень дивергенции. В отличие от биологических и топографических координаций, достаточно легко разрывающихся при смене сред обитания, динамические могут запрещать саму смену сред. Это явление заставляет проанализировать два вопроса: 1. При каких условиях динамическая координация не может быть разорвана? 2. Каковы условия разрыва динамических координаций?

Очевидно, у амфибий при интенсификации легочного дыхания, как это произошло у рептилий на основе развития разрежающего насоса, кожное дыхание могло бы редуцироваться и ограничение на освоение суши для амфибий было бы снято. Иными словами, баланс трех дыхательных поверхностей амфибий обусловлен несовершенством нагнетательного насоса вентиляции легких, позволяющим использовать лишь смешанный воздух (Северцов, Соколов, 1972, 1975; Krögh, 1904) и сдерживающим эволюцию структуры легких. Лишь у вторичноводных *Pipidae* легкие приобретают сложную ячеистую структуру (de Jongh, 1972), что сопряжено с очень мощным развитием подъязычного аппарата. У *Pipidae* прогрессивное развитие подъязычного аппарата (см. рис. 19) коррелировано с редукцией языка. У остальных Анига язык связан с подъязычным аппаратом мышцей-ретрактором — *M. hyoglossus*. Прикрепляется язык к ментальным косточкам нижней челюсти, а выбрасывается на основе сложного взаимодействия мышц и лимфатической полости — *sinus sublingualis* (см. рис. 11, 16) (Северцов, 1974).

У *Urodela*, которым также свойственно выбрасывание языка (см. рис. 11), этот орган сохранил первичную для *Tetrapoda* и более тесную, чем у Анига, связь с подъязычным аппаратом (см. рис. 12, 13). Поскольку эта связь и возникла в филогенезе для обеспечения подвижности языка (Северцов, 1974), ее надо рассматривать в качестве динамической, а не топографической координации. У всех современных *Urodela* язык выбрасывается благодаря горизонтальным движениям подъязычного аппарата, которые тем самым обеспечивают питание этих животных. Таким образом, у Анига разобщение механизмов выбрасывания языка и

вентиляции легких стимулировало развитие легких и уменьшение роли кожного дыхания. У *Urodela* этого не произошло. Разобщение механизмов захватывания пищи и вентиляции легких для этих животных равноценно либо редукции языка, т. е. коренной перестройке способа питания, либо развитию механизма движений дна ротоглоточной полости без участия подъязычного аппарата, что тоже невозможно. Иными словами, разрыв динамической координации механизмов дыхания и захватывания пищи повлек бы за собой дальнейшее снижение приспособленности хвостатых амфибий. Именно поэтому подобный разрыв невозможен, и именно поэтому эволюция дыхания *Urodela* пошла по пути интенсификации функции кожного дыхания и ослабления функции легочного. *Urodela* — единственная группа наземных позвоночных, в пределах которой имеются безлегочные формы. Ослабление функции легочного дыхания, в крайней форме выражающееся в редукции легких, привело к биологическому регрессу хвостатых амфибий. Современная фауна Анига представлена приблизительно 3300 видами. *Urodela* насчитывается около 300 видов, объединяемых в 62 рода. Представители примерно 20 родов ведут вторично водный образ жизни (в том числе и неотеничные формы), а 26 родов (42%) — монотипические. Данные по числу видов несколько занижены, но соотношение может быть изменено лишь в пользу Анига (Ананьева и др., 1988).

Из вышеизложенного следует, что невозможность разрыва динамической координации механизмов дыхания и захватывания пищи привела через сохранение координации трех дыхательных поверхностей к снижению эволюционной пластичности *Urodela*, еще более глубокому, чем это наблюдается у Анига. Само же сохранение динамической координации механизмов вентиляции легких и ловли добычи обусловлено тем, что перестройка любого из них означает снижение приспособленности либо по питанию, либо по газообмену. Таким образом, «организационный запрет» направления эволюции представляет собой ситуацию, когда разрыв или перестройка координационной системы невозможна из-за того, что подобная перестройка привела бы к снижению приспособленности. Следовательно, разрыв динамической координации возможен только в том случае, если он не приводит к снижению приспособленности.

По-видимому, наиболее прочны динамические координации на глубоких (прежде всего молекулярном) уровнях организации, рассматриваемые А. М. Уголевым (1985) как функциональные блоки. Эти динамические координации могут перестраиваться, вероятно, только при условии ослабления функциональных связей внутри или между ними. Подобное ослабление связей может происходить прежде всего при изменении условий функционирования блока, что достигается перекомбинацией или транспозицией блоков. С этих позиций А. М. Уголевым (1985) рассмотрено происхождение ядов животных. Яды скорпионов, насекомых, рыб, амфибий и рептилий представляют собой не что иное, как ферменты, в норме служащие

регуляторами различных физиологических функций животных. Так, яды, выделяемые кожными железами амфибий (например, бомбезин), представляют собой релизинг-факторы позвоночных. Бомбезин обнаружен в стенке кишки и в ЦНС млекопитающих (Уголев, 1985). Пресинаптические нейротоксины змей, таких как кобра, австралийская тигровая змея (*Notechis scuataatus*), тайпан (*Oxiuranus scutellatus*) и др., по своей аминокислотной последовательности высоко гомологичны с основной фосфолипазой из поджелудочной железы и слюнных желез млекопитающих (Eaker et al., 1976). Ингибиторы протеаз из ядов Viperidae и Elapidae высоко гомологичны панкреатическому основному ингибитору трипсина (Iwanaga et al., 1976). Выделение энзимов, перенесенное вовне организма, привело к смене функций, превратив их из регуляторов метаболизма в яды. Это еще один неизвестный до работ А. М. Уголева способ смены функций, связанный не с отбором по второстепенным функциям, а с сохранением главной функции в новых условиях функционирования.

Транспозиция подобных блоков, высвобождая функциональные связи, т. е. ослабляя координацию, приводит к дальнейшей эволюции блоков. Токсины ядов животных лишь высокогомологичны, но не тождественны энзимам-регуляторам, действующим внутри организма. Молекулярная структура их эволюционировала. Так, известны два типа нейротоксинов змеиных ядов, связывающихся с ацетилхолиновыми рецепторами. Один тип представлен токсинами, состоящими из 60—62 аминокислотных остатков с 4 дисульфидными мостиками; другой — из 71—74 аминокислотных остатков с 5 дисульфидными мостиками. В ядах животных присутствует смесь сходных по структуре и физиологическому действию токсинов. В то же время яд каждого вида представлен более чем одним типом токсинов, более чем одним блоком, по терминологии Уголева. Например, яд кобры включает пресинаптические нейротоксины, постсинаптические нейротоксины, кардиотоксины и протеазы. Это свойство ядов — их многокомпонентность, по-видимому, универсально для животных (Bucherl, Buckley, 1971; Hashimoto, 1979; Lin Sian et al., 1976; Maeda et al., 1976; Somejima et al., 1976; Watanabe et al., 1976). Видимо, отбор контролирует не столько токсичность каждого из индивидуальных токсинов, сколько эффективность всей смеси — яда в целом. Возможно, разнообразие блоков, входящих в яд данного вида, обеспечивает более широкий спектр жертв, тогда как некоторое снижение токсичности тех или иных компонентов может быть компенсировано увеличением продукции яда.

Не рассматривая генетические механизмы формирования полиморфизма токсинов, необходимо отметить, что сохранение высокой степени гомологии каждого из них нормальным энзимам жертвы — неперенное условие эффективности яда. Иными словами, яды становятся ядами не только потому, что имеются готовые блоки, обеспечивающие их продукцию, но и потому, что имеются готовые блоки, обеспечивающие их рецепцию. Таким образом,

ослабление функциональных связей данного блока ведет к его дестабилизации и дальнейшей эволюции. Это, по-видимому, обязательное условие перестройки высококоординированных функциональных систем.

Можно указать два не связанных с транспозицией механизма, обеспечивающих разрыв динамических координаций без снижения приспособленности. Либо данная система должна быть «запараллелена» (множественное обеспечение функций), тогда усиление одной из «параллелей» может создать возможность для разрыва другой, либо разрыв координации, приводящий к снижению приспособленности на данной стадии онтогенеза, компенсируется повышением приспособленности другой стадии онтогенеза, возникающим в результате разрыва данной координации. Первый случай иллюстрируется данными Н. С. Лебедкиной (1980). Как отмечено выше, у кистеперых рыб ргаемахилларе укреплялась главным образом на массивном эндокране, но одновременно соединя-

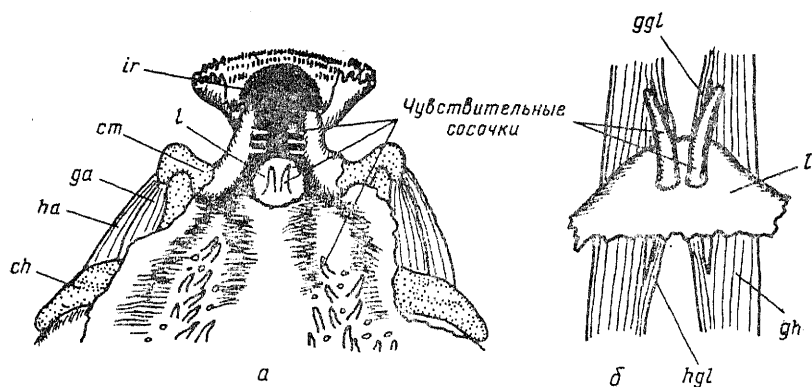


Рис. 22. Передняя часть дна ротоглоточной полости (а) и язык (б) головастика *Pelobates fuscus*:

ch — ceratohyale, ct — cartilago meceli, gh — m. geniohyoideus, ggl — m. genioglossus, ha — m. hyoangularis, ir — infrarostrale, l — язык, qa — m. quadratcangularis

лась и с покровными костями крыши черепа. В частности, у Osteolepiformes она сливалась с передней nasale. С выходом позвоночных на сушу это второе соединение приобрело решающее значение. В результате связь ргаемахилларе с эндокраном потеряла функциональное значение, координация была разорвана, и эндокран редуцировался.

Второй способ можно проиллюстрировать разобщением механизмов дыхания и ловли добычи у бесхвостых амфибий. У Апуга в отличие от Urodela дефинитивный язык формируется не в процессе метаморфоза, а на ранних этапах личиночного развития. Это обусловлено необходимостью контроля за током воды, поступающим в ротовую полость и несущим частички пищи, откусенные роговым «клювом». На языке личинок Апуга расположены

два длинных сосочка с вкусовыми почками, к основаниям которых прикрепляются мышцы языка (рис. 22). Поскольку язык развивается именно у личинок, он утрачивает связь с подъязычным скелетом и в процессе метаморфоза приобретает более тесную связь с симфизом нижней челюсти. Разобшение механизмов выбрасывания языка и вентиляции легких у Апига в свою очередь обусловило возможность прогрессивного развития обоих этих механизмов (см. выше). Редукции легких у бесхвостых амфибий не наблюдается. Описанная выше динамическая координация разрывается.

Таким образом, координации играют в филогенезе двоякую роль: они ограничивают число возможных направлений эволюции организма и одновременно повышают скорость его адаптации в процессе отбора. Адаптивная роль координаций очевидна: они обуславливают целостность организма в ходе филогенетических преобразований.

Подводя итоги анализу функциональных преобразований организации особи в ходе филогенеза, т. е. проблеме функциональной дифференциации организма и его целостности в ходе этой дифференциации, необходимо подчеркнуть, что в основе их лежат два основных требования: необходимость перестраиваться в соответствии с изменениями внешней среды и необходимость поддерживать гомеостаз организма в ходе этих, подчас весьма глубоких и разнонаправленных перестроек. Сложности усугубляются тем, что организм вынужден адаптироваться в условиях ограниченности ресурсов среды, приводящих к тому, что любая вновь возникающая адаптация приводит к хотя бы частичной утрате приспособленности по другим признакам, которая может быть компенсирована лишь дальнейшим увеличением мультифункциональности и координированности частей организма. И то и другое повышает экономичность организации, так как снижает число структур, специально определяющих те или иные функции и пластичность организации. Видимо, сама мультифункциональность обусловлена двумя причинами: невозможностью создать специализированные системы для каждой функции, как бы они ни были адаптивны, и поддержанием целостности организации — взаимосвязи частей организма осуществляются через их функции.

Вторым существенным ограничением свободы преобразований частей организма является невозможность одновременного выполнения данной мультифункциональной системой более чем одной активной функции. Невозможность «делать два дела сразу» была показана еще А. Н. Северцовым (1939) и подчеркнута С. П. Масловым (1980). Действительно, если данная структура выполняет в данный момент времени какую-либо функцию, в то время как другая функция, необходимая в тот же момент времени для поддержания гомеостаза организма, ею не выполняется из-за указанного ограничения, то при множественном обеспечении функций это ограничение снимается.

Следствием этого положения является необоснованность попыток выявления в организме «лишних деталей». Например, ука-

зания на избыточность нейронов ЦНС или наличие избыточной ДНК. Если те или иные компоненты организма при выявлении их главной функции оказываются (в эксперименте) как бы лишними, не выполняющими данную функцию, означает что они выполняют в данный момент времени другие функции, а не их избыточность (ср. Федоров, 1988). Как отмечено выше, избыточность функционирования, но не структуры, существует, однако она определяется адаптацией к высоким функциональным нагрузкам.

Непонимание этого, как справедливо отметил С. П. Маслов (1980), «приводит в недоумение» последователей теории номогенеза (ср. Мейен, 1979). Однако сложность взаимодействий внутри организма, обуславливая и его гомеостаз, и его эволюционную пластичность, одновременно служит важнейшим фактором, направляющим эволюцию. Сколь бы широко ни была индивидуальная изменчивость, в ходе эволюции могут быть отобраны лишь такие изменения, которые не снижают ни эффективности функционирования, ни целостности организации, причем адаптивный эффект наблюдаемых преобразований должен перекрывать вызываемое данным преобразованием снижение приспособленности по другим признакам.

Таким образом, мозаичность организации отражает прежде всего пластичность ее. Пока системы координаций не сформировались, каждая часть организма обладает большей автономностью и большим числом степеней свободы для ее эволюционных преобразований. По мере формирования координационных систем число связей любой данной системы с другими частями организма растет, сами эти связи становятся более прочными и число возможных направлений эволюции данной системы сокращается — формируется структурный тип данного таксона. В результате пластичности организации целостного организма уменьшается в том смысле, что сокращается число возможных направлений его эволюции. Вместе с тем благодаря возрастанию интегрированности организма все его преобразования проходят быстрее и более координированно.

2.5.

НАПРАВЛЕННОСТЬ ФИЛОГЕНЕЗА ТАКСОНА

Направленность, канализированность процессов филогенеза, часто служила основой построения автогенетических теорий эволюции (Берг, 1922; Корочкин, 1985; Любищев, 1982; Соре, 1887; Eimer, 1897, 1904; и др.). В свою очередь создание этих теорий и дискуссии между их сторонниками и дарвинистами (критику автогенеза см. Быстров, 1957; Майр, 1968; Северцов, 1981а; Симпсон, 1948; Шмальгаузен, 1969 и др.) послужили мощным стимулом для изучения реальных причин направленности филогенеза и закономерностей этого процесса. В каждый

данный момент времени направление филогенеза определяется направлением отбора, т. е. в равной мере зависит от организации особей таксона, и от среды, в которой протекает их эволюция.

2.5.1.

АДАПТИВНАЯ ЗОНА

Понятие адаптивной зоны как более или менее дискретного комплекса условий среды, определяющего направление адаптации таксона, было дано Дж. Симпсоном применительно к таксонам надвидового ранга, но иногда относилось им к жизненным формам. В основе концепции адаптивной зоны лежит, по сути дела, понятие видовой экологической ниши, которой придана, во-первых, протяженность во времени (что естественно при рассмотрении эволюции), а во-вторых, иерархичность: таксон более высокого ранга занимает более широкую адаптивную зону, включающую в себя «субзоны» входящих в него таксонов более низкого ранга. Так же как экологическая ниша вида определяется по занимающему ее виду, адаптивная зона характеризуется эволюционирующим в ней таксоном.

Адаптивные зоны разграничены в пространстве потенциальных эволюционных преобразований организации таксона неадаптивными зонами, т. е. такими условиями среды, адаптация к которым для данного типа организации более или менее затруднена. Кроме того, адаптивные зоны могут быть различно ориентированы в этом пространстве, что в значительной степени определяет дивергенцию. Например, адаптивная зона Pinnipedia (ластоногих) ориентирована иначе, чем адаптивная зона Fissipedia (наземных хищных млекопитающих; Симпсон, 1948). Освоение новой зоны возможно, если она никем не занята либо если занимающий ее таксон может быть вытеснен как менее приспособленный более приспособленным вселенцем.

Из изложенных представлений Дж. Симпсона следует реальность существования адаптивных зон эволюции. Действительно, уже в силу самой оппортунистичности эволюции среда будет направлять преобразования особей данного таксона по пути их дальнейшего приспособления к данным условиям с большей вероятностью, чем по пути адаптации к условиям, требующим перестройки организации. Иными словами, эволюция хищников по пути дальнейшей адаптации к хищному образу жизни более вероятна, чем переход к травоядности или к паразитизму. Вместе с тем реальность адаптивных зон, определяющих путь эволюции, но не план строения (тип онтогенеза), не закрывает возможности ни смены адаптивных зон, ни вытеснения одних форм другими в данной адаптивной зоне. Границы адаптивных зон не абсолютны. В противном случае эволюция была бы ортогенетической в точном смысле этого термина, т. е. дивергенция отсутствовала бы, чего в действительности не наблюдается. Отсутствие доказанных случаев ортогенеза, по терминологии Дж. Симпсона (1948) фи-

летической эволюции, в сочетании с крайней распространенностью явлений параллелизма, число которых по мере накопления сведений по филогенезу любых групп организмов постоянно возрастает и которые, собственно, и порождают ортогенетические представления, требует, возможно, более детального анализа факторов, определяющих границы адаптивной зоны.

Рассмотрение данных по филогенезу амфибий (Северцов, 1980б) позволяет представить следующую картину изменения факторов, ограничивавших адаптивную зону филогенеза этого класса позвоночных. В процессе освоения суши древнейшие Tetrapoda заняли свободную зону сухопутных, точнее, амфибиотических консументов второго порядка, использовавших в пищу главным образом позвоночных (рыб) в воде и беспозвоночных на суше. В конце девона — начале карбона, приспособления амфибий к жизни на суше были еще очень несовершенны: система локомоции не допускала сколь-нибудь быстрого передвижения, осуществляющегося, по всей вероятности, переползанием или медленным шагом (Суханов, 1968). Слабо была развита система дыхания, основанная на взаимодействии трех унаследованных от кистеперых рыб дыхательных поверхностей. Отсутствие подвижного языка затрудняло ловлю мелкой добычи.

Иными словами, несмотря на то что потенциально вся суша земного шара могла бы быть освоена амфибиями, реальные границы их адаптивной зоны были значительно уже: амфибии могли существовать лишь в достаточно влажных местообитаниях, богатых пищей, добывание которой не требовало преследования, и были связаны с водоемами способом своего размножения. Следовательно, на ранних этапах филогенеза границы адаптивной зоны амфибий определялись в первую очередь организацией особой этого таксона, позволявшей им осваивать лишь часть потенциально возможной адаптивной зоны.

Тем не менее освоение новой зоны обусловило биологический прогресс амфибий, чему способствовал теплый и влажный климат карбона и перми. Лишь на грани этих периодов было оледенение, что не сказалось на их прогрессе. Из верхнего девона известны 3 семейства амфибий, из нижнего карбона — 4, из верхнего карбона — 20, из нижней перми — 24.

Однако уже самая ранняя дивергенция низших наземных позвоночных привела к конкуренции между все возрастающим числом жизненных форм. В результате часть эмболомеров вынуждена была приспособливаться к жизни в более аридных условиях. У этих животных начал формироваться разрежающий насос легочного дыхания, чему способствовала довольно примитивная особенность их организации: вся полость тела этих животных была окружена ребрами; ребер не несли лишь хвостовые позвонки. В результате расширение полости тела под действием межреберной мускулатуры понижало давление в легких и способствовало их вентиляции при помощи нагнетательного насоса. Видимо, нагнетательный и разрежающий насосы легочного дыхания сосущество-

вали у этих форм (Северцов, 1978; Сох, 1967). Лишь развитие диафрагмы, герметизировавшей грудную полость, сделало возможным окончательный переход к свойственному Amniota разрежающему насосу легочного дыхания. Это в свою очередь создало возможность редукции кожного и ротоглоточного дыхания и ороговения покровов, т. е. возможность существования в аридных условиях. Прогрессивное развитие легочного дыхания привело к лучшему снабжению организма кислородом и к улучшению локомоции.

Приспособление к аридным условиям, т. е. к существованию вне связи с гумидными стациями или водоемами, привело к откладке яиц на суше, в конечном итоге к возникновению вторичных зародышевых оболочек. Так сформировались рептилии. Появление рептилий, относящееся, вероятно, к концу первой трети карбона, имело решающее значение для эволюции амфибий. Возникла группа, приспособленная к жизни на суше лучше, чем амфибии. Вместе с тем в водной среде рептилии оказались адаптированными хуже амфибий. Во время пребывания под водой рептилии вынуждены регулярно подниматься на поверхность не только для того, чтобы получить кислород, но и для того, чтобы освободить легкие от накопившегося в них углекислого газа. Амфибии же даже после метаморфоза, т. е. при отсутствии жабр, способны выводить почти всю углекислоту через покровы тела, используя легкие как резервуар воздуха. Причем во время пребывания под водой кислород потребляется в легких почти полностью, а углекислота в них не накапливается и не стимулирует выдох (Северцов, 1978, 1980б; Северцов, Соколов, 1972, 1975). Таким образом, возникновение пресмыкающихся означало формирование «сухопутной» границы адаптивной зоны амфибий — биотического барьера, который преградил им путь к дальнейшему освоению суши.

Согласно общепринятым представлениям (Майр, 1968; Шмальгаузен, 1969), две конкурирующие группы исключают друг друга на данной территории, или в данной экологической нише (правило Гаузе). Расхождение же по разным нишам определяет их дивергенцию. Исходя из этого можно сказать, что возникновение рептилий обусловило дальнейшее расхождение обоих классов, т. е. заставило их все больше приспосабливаться к условиям уже занятой каждой группой адаптивной зоны. Видимо, пока рептилии были немногочисленны, а климат влажным, границы адаптивной зоны амфибий еще не были достаточно жесткими. Об этом свидетельствует, в частности, существование в верхнем карбоне *Seymuriatogrypha* — форм, морфологически очень близких к рептилиям, но обладавших (*Discosauricus*) водной личинкой и метаморфозом. Это формы, лежащие в основании филогенеза парарептилий (Ивахненко, 1983). Однако разнообразие рептилий быстро увеличивалось: из среднего карбона известно 1 семейство, из верхнего — 6, из нижней перми — 15, из верхней — 55. В то же время к концу перми разнообразие амфибий резко сокращается:

в верхней перми их остается 13 семейств против 24 известных из нижней. Из первой половины триаса известно 11 семейств. Вымиранию амфибий, несомненно, способствовало начавшееся в триасе иссушение климата. Однако не в меньшей степени оно обусловлено конкуренцией с рептилиями. Таким образом, к середине перми сформировалась «сухопутная» граница адаптивной зоны амфибий. Она определялась лучшей приспособленностью амфибий в амфибиотических условиях и лучшей приспособленностью рептилий к жизни на суше. Иными словами, граница адаптивных зон амфибий и рептилий определялась через конкуренцию этих двух таксонов, находившихся на одном и том же трофическом уровне консументов второго порядка, т. е., по сути дела, соотношением организации особей этих таксонов.

Для того чтобы расширить границы своей адаптивной зоны в сторону дальнейшего освоения суши, амфибиям надо было бы выработать приспособления как минимум не худшие, чем те, которыми обладали рептилии. Равно рептилиям для вторичного освоения водной среды в конце палеозоя — начале мезозоя потребовалась бы выработка приспособлений, позволяющих конкурировать с амфибиями в их адаптивной зоне. Поскольку, как показал еще Ч. Дарвин, межгрупповая конкуренция ведет к дивергенции, выработка подобных приспособлений едва ли возможна. Сухопутная граница адаптивной зоны амфибий стала для них фактически непреодолимой.

«Водная» граница адаптивной зоны амфибий сформировалась, видимо, несколько медленнее «сухопутной». В карбоне и перми стегоцефалы, обладавшие (по сравнению с кистеперыми) в силу возможности питаться на суше более широкой и потому более устойчивой кормовой базой, успешно с ними конкурировали, что привело к параллелизмам в эволюции низших Tetrapoda и Crossopterygia (Воробьева, 1972), но в конечном итоге явилось, видимо, одной из причин вымирания кистеперых. Однако уже с конца девона постепенно начинает увеличиваться разнообразие лучеперых. Из нижнего карбона известно 8 семейств Palaeoniscii, из верхнего — 11. Поскольку Palaeoniscii были некрупными (до 50 см длиной) формами, их разнообразие могло на самом деле быть большим, чем это известно по палеонтологическим данным. В триасе, а возможно, и значительно раньше появились острорылые и костные ганюиды. Лучеперые, несомненно, служили пищей и кистеперым, и стегоцефалам. Однако, по-видимому, и сами могли преследовать молодь этих форм и конкурировать с ней за пищу. Преимущество лучеперых в этой конкуренции перед личинками амфибий определялось наличием скелета непарных плавников, гидростатического аппарата и разрежающего насоса жаберного дыхания. Иными словами, в воде лучеперые были более подвижны, чем амфибии. Пока существовали крупные вторичноводные стегоцефалы, эволюция лучеперых, вероятно, не могла оказать существенного воздействия на амфибий.

Однако в конце палеозоя — начале мезозоя преследование реп-

тилиями привело к измельчанию амфибий, тогда как триасовое иссушение климата привело к вымиранию вторичноводных стегоцефалов. В результате личинки амфибий, так же как и взрослые формы, стали мелкими, и в этих условиях лучеперые приобрели господствующее положение во всех постоянных водоемах, а амфибии вынуждены были переходить к размножению в водоемах, недоступных рыбам: небольших, часто, видимо, временных прудах, лужах и горных потоках (Северцов, 1978, 1980б; Шмальгаузен, 1964). Это и означало возникновение «водной» границы адаптивной зоны амфибий, определяемой их конкуренцией в воде с рыбами — консументами I и II порядков.

Следовательно, в триасе прочность границ адаптивной зоны амфибий определяла конкуренция с группами, находящимися на том же трофическом уровне, как в водных, так и в сухопутных экологических системах. Поэтому амфибии вынуждены были и дальше приспосабливаться к амфибиотическому образу жизни, сохраняя нагнетательный насос легочного дыхания и все три свойственные им дыхательные поверхности. Это привело к редукции ребер, отсутствующих у всех современных амфибий, что окончательно закрыло им возможность эффективного приспособления к жизни на суше, так как в рамках плана строения позвоночных нет иного пути повышения интенсивности легочного дыхания, кроме развития разрежающего насоса (см. выше). Иными словами, на современном этапе филогенеза амфибий основным фактором, ограничивающим их адаптивную зону, являются уже не конкурентные отношения с рептилиями и рыбами, а снова, как и в начале освоения суши, ограничения, накладываемые организацией группы. В воде — это отсутствие механизма активной вентиляции жабр и скелета непарных плавников, на суше — отсутствие разрежающего насоса легочного дыхания и влажность кожи.

В то же время в рамках своей адаптивной зоны амфибии неизменно оказываются приспособленными лучше, чем любые другие формы, переходящие к амфибиотическому образу жизни. Довольно многочисленные мелкие костистые рыбы, способные покидать воду, например Anabatidae, Periophthalmidae, ряд Siluridae и др. (Hagms, 1956; Inger, 1957), не обладают механизмами активной вентиляции дыхательных полостей тела, и их локомоторный аппарат несовершенен с точки зрения передвижения по суше. Рептилии же, переходящие к вторичноводному образу жизни, ограничены в своем пребывании под водой необходимостью выдыхать скапливающийся в легких углекислый газ (см. выше) и, может быть, в еще большей степени способом онтогенеза: яйца, обладающие вторичными зародышевыми оболочками, не могут получать из воды достаточное количество кислорода. Лишь живорождение решает проблему размножения в воде Amniota. Кроме того, крупные вторичноводные рептилии мезозоя и кайнозоя, как и млекопитающие, ведущие амфибиотический образ жизни, и крупные, и мелкие, занимают иную, чем амфибии, адаптивную зону и не конкурируют с ними ни за пищу, ни за местообитание.

Следует, однако, отметить, что само наличие амфибиотических Teleostei и амфибиотических Amniota, равно как и наличие амфибий, размножающихся вне воды (ряд видов Leiopelmidae, Brevicipitidae, Microhylidae и др.), указывает на то, что в настоящее время границы адаптивной зоны амфибий стали менее жесткими, чем они были в перми или триасе. Объяснить это, видимо, можно лишь ослаблением конкуренции между амфибиями и рыбами, с одной стороны, и амфибиями и Amniota — с другой.

Возникает вопрос, какие изменения, произошедшие в ходе филогенеза обсуждаемых таксонов, привели к ослаблению конкуренции между ними? Можно думать, что происходящее в процессе дивергенции возрастание разнообразия жизненных форм в данном таксоне приводит ко все большему дроблению его адаптивной зоны и увеличению (в соответствии с дарвиновским правилом, согласно которому наибольшая сумма жизни достигается при наибольшем ее разнообразии) возможности существования в данной адаптивной зоне большего числа жизненных форм.

По мере филогенеза таксона в свойственной ему зоне происходит формирование системы координаций, ограничивающих его эволюционную пластичность, что приводит, как это видно на примере современных амфибий, к ограничению адаптивной зоны. С другой стороны, формирование свойственной таксону системы координаций приводит к тому, что по мере возникновения дочерних систематических групп признаки, определявшие адаптацию таксона в его адаптивной зоне и тем самым конкуренцию с таксонами — обитателями соседних зон, постепенно приобретают значение черт структурного типа (типа строения), на базе которого в дальнейшем формируются все новые адаптации. Эти новые приспособления и становятся признаками, определяющими границы субзон дочерних систематических групп внутри общей адаптивной зоны таксона и между зонами.

Так, например, в рамках своей адаптивной зоны три современных отряда амфибий, видимо, уже с мезозоя заняли три основных типа влажных местообитаний: червяги приспособились к роющему образу жизни, хвостатые — к обитанию на подстилке и в малодоступных рыбам водоемах, бесхвостые — главным образом к влажным стациям на поверхности земли и к древесному образу жизни. Нетрудно заметить, что эти различия, во-первых, гораздо менее определены, а во-вторых, обусловлены уже не теми признаками, которые определяют границы адаптивной зоны амфибий в целом, а такими, как способ локомоции, механизм захватывания добычи, экология личиночного развития и т. п. Понятно, что именно эти признаки определяют и конкуренцию амфибий с Amniota и рыбами на границах более влажных и более сухих местообитаний или в водоемах, доступных и амфибиям и рыбам. Именно эти отношения и выражают наличие свободных ниш, доступных видам таксонов, занимающих соседние адаптивные зоны, что иллюстрируется существованием древесных Urodela, роющих Anura и вторичноводных представителей всех трех отрядов амфибий.

Таким образом, по ходу филогенеза таксона меняются и факторы, определяющие границы его адаптивной зоны, и жесткость этих границ. В начале они определяются главным образом несовершенством адаптаций, позволяющих таксону занять ту или иную зону, иными словами, особенностями организации таксона. Позднее, по освоении зоны, — конкурентными отношениями с таксонами, эволюционирующими в соседних зонах, иными словами, отношением организации данного таксона и соседних. В этот период границы адаптивной зоны наиболее прочны. Затем, по мере дивергенции, на первый план снова выступают организационные ограничения, накладываемые структурным типом, а границы зоны становятся менее жесткими. Вышеизложенные соображения о факторах, ограничивающих адаптивную зону амфибий, видимо, можно экстраполировать на все случаи, когда возникновение надвидового таксона связано с освоением им новой адаптивной зоны. Поскольку возникновение большей части крупных таксонов связано с освоением новых зон (Расницын, 1980, 1987; Симпсон, 1948; Шмальгаузен, 1969; Simpson, 1953), можно думать, что это правило достаточно общее. Косвенно подобное представление подтверждается поразительным сходством адаптаций, возникающих при освоении суши у амфибий (Северцов, 1972а, б, 1978, 1980б; Шмальгаузен, 1964) и у всех групп освоивших сушу членистоногих (Гиляров, 1970а). Конвергентное сходство путей формирования сухопутных адаптаций у Tetrapoda и Artropoda при наличии глубочайших различий организации этих групп указывает на значение адаптивной зоны как фактора, формирующего направление адаптации, и на общность закономерностей, определяющих границы адаптивных зон. Вышеизложенные соображения приложимы к освоению таксоном новой адаптивной зоны и к дроблению зоны на субзоны. Дивергенция как отмечено выше, постепенно приводит к ослаблению жесткости границ адаптивной зоны таксона в целом, но, усложняя конкурентные отношения, ведет к формированию границ субзон дочерних таксонов.

2.5.2.

ОСВОЕНИЕ НОВЫХ АДАПТИВНЫХ ЗОН

Само наличие адаптивных зон как конкретных комплексов условий среды, канализирующих филогенез, а также представление об относительной прочности их границ заставляет рассмотреть вопрос о том, какие таксоны и при каких условиях могут осваивать новые, не свойственные им ранее адаптивные зоны и каковы свойства новых зон (сред обитания), допускающие в них вселение новых обитателей. Можно предполагать, как это обычно и делается, что чем выше эврибионтность таксона и пластичнее его организация, тем больше вероятность попадания какого-то вида этого таксона в такую экологическую нишу, которая позволит ему в ходе дальнейшего филогенеза за-

нять новую адаптивную зону и стать родоначальником нового таксона надвидового ранга.

Е. Коп (Соре, 1904), по-видимому, первым попытался обсудить организационные особенности форм — родоначальников новых таксонов. Сформулированный им «принцип неспециализированности предков» был основан на наблюдении, что дочерний таксон всегда связан своим происхождением не с высшими, согласно Копу, специализированными представителями исходного таксона, а с низшими, неспециализированными (генерализованными), его представителями. Принцип Копы получил широкое признание (Шмальгаузен, 1969; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969). В то же время оговорка (Соре, 1904), согласно которой неспециализированность определяется не отсутствием специальных приспособлений, а пластичностью организации, была забыта. Кроме того, постепенно накапливались данные, указывающие на происхождение больших таксонов от специализированных форм (Гилларов, 1949; Майр, 1968; Северцов, 1972б; Amadon, 1943; Romer, 1946).

Вторым источником обсуждения вопроса о роли организации в возникновении надвидовых таксонов явилась общеизвестная теория преадаптации Кено. Р. Гольдшмит (Goldsmidt, 1940) применил представление Кено о преадаптированности мутантных форм к происхождению больших таксонов. Согласно этим взглядам «многообещающие уроды», возникающие в результате редких системных макромутаций, становятся родоначальниками таксонов надвидового ранга в том случае, если они попадают в подходящие, соответствующие их особенностям условия среды. Подобные представления не выдерживают критики ни с позиций генетики, ни с позиций экологии. Известно, что чем сильнее изменение фенотипа под действием мутации, тем менее жизнеспособна мутантная особь. И обусловлено это не только нарушениями функционирования систем, обуславливающих связи организма с окружающей средой, но и нарушениями целостности организма. Редкие случаи нахождения в природе живых и достигших половой зрелости уродов не противоречат этому утверждению. Они лишь указывают на то, что в данный момент времени в данной популяции условия существования более благоприятны, чем обычно. Поэтому возникновение жизнеспособных макромутаций как основных больших таксонов невероятно (ср. Тахтаджан, 1983). Не менее невероятно одновременное возникновение двух или большего числа идентичных макромутаций, что было бы необходимо для полового размножения «многообещающих уродов», и не менее невероятно их попадание в подходящую среду: любая мутация возникает в популяции данного вида, занимающего определенную территорию и определенную экологическую нишу. Попадание в новую среду связано по меньшей мере с миграцией.

Не останавливаясь подробно на критике теории преадаптации (Симпсон, 1948; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Шмальгаузен, 1969 и др.), необходимо отметить, что дискуссия

по этому вопросу способствовала продуктивному изучению организационных предпосылок освоения новых адаптивных зон и возникновения надвидовых таксонов.

2.5.2.1.

*Экологические аспекты освоения
новой зоны*

О роли биогеоценотических факторов в эволюции писали многие авторы (Камшилов, 1961; Красилов, 1977; Сукачев, 1954; Яблоков-Хизорян, 1968 и др.). Однако М. С. Гиляров (1951) был, по-видимому, первым, кто обратил внимание на роль биоценотических отношений в освоении новых сред обитания. Им было показано, что некоторые сорняки, такие как черная полынь, осот, лебеда, и насекомые — вредители сельского хозяйства, например проволочники, первоначально представляли собой ассоциацию, сформировавшуюся на выбросах нор степных грызунов (сурков, сусликов и т. п.) как ценофобные (в смысле Разумовского, 1981) формы, приспособленные к жизни на перемешиваемых грунтах и не входящие в нормальную сукцессию степных биогеоценозов. При распашке целинной степи этот ценофобный комплекс получил широкое распространение именно благодаря его преадаптированности и к жизни на обнаженном перемешиваемом грунте.

Иными словами, освоение новой среды обитания видами более низкого трофического уровня — продуцентами — обусловило освоение ее и связанными с ним консументами. Поскольку пашню нельзя рассматривать как среду, идентичную выбросам нор грызунов, можно считать, что в данном случае происходило освоение не только новой территории, но и новой адаптивной зоны, причем формами, с точки зрения условий их существования в экосистемах целинной степи специализированными, т. е. адаптированными к весьма узким и своеобразным условиям жизни.

К сходным представлениям пришел В. В. Жерихин (1978) на основе изучения путей формирования кайнозойской фауны насекомых и смены мезофита кайнофитом в середине мелового периода. Анализ темпов вымирания и темпов возникновения новых семейств насекомых с неокома и до кайнозоя включительно, прокоррелированных с данными палеоботаники, привел его к заключению, что покрытосеменные растения формировались как ассоциации ценофобов, не входящих в сукцессии, определявшиеся коадаптированными друг к другу голосеменными и адаптированными к мезофитным растительным сообществам насекомыми. В апте — альбе произошла смена мезофита кайнофитом, названная В. В. Жерихиным «биоценотическим кризисом». Причиной этого кризиса явилось то, что ассоциации покрытосеменных, занимая какую-либо территорию, прекращали сукцессию первоначально существовавших на данной территории мезофитных ассоциаций. Поскольку кайнофитные ассоциации были ценофобными (интерстационными), они могли занять любую территорию со случайно разрушен-

ными мезофитными ассоциациями, которые на этой территории больше уже никогда не восстанавливались. Вытеснение мезофита кайнофитом повлекло за собой массовое вымирание связанной с мезофитной растительностью энтомофауны. Лишь немногие формы оказались способными адаптироваться к новой растительности, и немногочисленные оказались уже адаптированными к ней. В результате на апт — альбское и сеноман — туронское время приходится резкое сокращение числа семейств насекомых, которое затем, начиная с сеноман — турона, быстро увеличивается по мере развития кайнофита и к концу мела достигает насыщения на уровне семейств.

В вышеизложенной картине важны следующие моменты: во-первых, как и в освоении пашни, пионерными являются ценофобы; во-вторых, распространение продуцентов влечет за собой их бурную эволюцию и не менее бурную эволюцию связанных с ними консументов (в данном случае, насекомых). За исключением масштабов двух рассмотренных биоценотических кризисов (а масштаб биоценотического влияния распахки в настоящее время трудно оценить за отсутствием исторической перспективы), оба описанных случая заметно отличаются по механизму.

Уничтожение целинной степи происходило под воздействием внешних по отношению к ней антропогенных воздействий, вытеснение мезофита кайнофитом — на основе конкуренции за территорию, т. е. отношений, возникающих внутри системы.

Эволюция, связанная со сменой биогеоценозов, была названа В. В. Жерихиным вслед за В. А. Красиловым (1969) некогерентной эволюцией в отличие от когерентной эволюции, характерной для коадаптации видов в рамках уже сформировавшихся сообществ, в рассматриваемой работе для мезофитных биоценозов — начала мела и кайнофитных — конца мела — начала кайнозоя. Для протекающей в рамках сформировавшихся сообществ и под их регулирующим воздействием когерентной эволюции характерны умеренные темпы, более низкие, чем допустимые по генетическим соображениям; примерное соответствие числа появляющихся и числа вымерших за тот же период времени таксонов данного ранга и относительно плавное течение преобразований организации. Когерентная эволюция — это главным образом коадаптация компонентов экосистем. При некогерентной эволюции, протекающей в условиях разрушения прежних экосистем, связанного с вымиранием господствующих форм и формирования новых экосистем, регулирующее действие ценотических факторов сведено к минимуму. В результате темпы эволюции возрастают, эволюция направлена в основном на адаптацию к новым условиям, она влечет за собой быстрое возрастание разнообразия таксонов, т. е. захват новых адаптивных зон и дробление их на подзоны.

Различение когерентной и некогерентной эволюции подчеркивает роль ценотических факторов и формирование темпов и направления эволюции таксонов. Вместе с тем вышеизложенные данные показывают, что освоение новых зон консументами обус-

ловлено распространением продуцентов, с которыми они связаны в цепях питания. Отсюда возникает вопрос о роли отношений между трофическими уровнями в формировании границ адаптивных зон и в преодолении тем или иным таксоном этих границ.

Прежде всего следует отметить, что по отношению к продуцентам вопрос о роли трофических отношений в освоении новых зон, по-видимому, не может быть поставлен. Хотя адаптация к консументам во многом определяет облик растений, само наличие пирамиды биомассы трофических уровней биоценоза подразумевает, что редуценты не могут лимитировать распространение своей пищи. Таким образом, значение отношений в цепях питания как фактора, направляющего филогенез и (или) ограничивающего адаптивную зону таксона, можно обсуждать лишь относительно консументов, для которых, как известно, пища служит фактором, лимитирующим численность и во многих случаях распространение.

Естественно, консументы могут освоить новую среду обитания лишь в том случае, если в ней имеется подходящая для них пища. Однако существует множество фактов, показывающих, что освоение новых сред обитания тем или иным таксоном не было связано с наличием или отсутствием какой-то специфической пищи. Так, например, освоение суши растениями и животными было столь длительным, что говорить о сопряженности в этом процессе между трофическими уровнями трудно, хотя, естественно, животные не могли бы освоить сушу раньше, чем растения. Сосудистые растения впервые появились в ордовике, большинство групп *Artropoda* осваивали сушу в силуре — девоне. Позвоночные начали приспосабливаться к жизни на суше во второй половине девона, причем никаких адаптаций к питанию той или иной конкретной группой членистоногих не установлено.

Экосистемы суши, как показал Ю. И. Чернов (1980), формируются на основе одновременного внедрения в них организмов, объединенных цепями питания. Различия и в происхождении, и во времени вселения указывают на большую автономность освоения новых адаптивных зон видами разных трофических уровней. Вместе с тем различия в распространении по тундре интерзональных видов и гипоарктических видов хорошо согласуется с представлениями о ценофобном происхождении компонентов вновь формирующихся экосистем.

Еще более ярко независимость друг от друга трофических уровней биогеоценозов в освоении новых сред обитания выявляется в исследовании Г. М. Длусского (1981) об адаптации муравьев к существованию в пустыне. Г. М. Длусский показал, что коадаптивные комплексы муравьев в разных пустынях сходны между собой, хотя сами виды, составляющие эти комплексы, рекрутировались преимущественно из двух источников: из преадаптированных к жизни в пустыне интерстациональных (ценофобных) видов, регионов, географически близких к данной пустыне, и из видов, связанных своим происхождением с другими пустынями того же континента, где они возникли также из ценофобных элементов, примыкающих

к пустынным ландшафтам. Таким образом, специально подчеркнутое Г. М. Длусским ценофобное происхождение видов, осваивающих новые среды обитания, по-видимому, является действительно общим правилом, тогда как связь между видами разных трофических уровней в освоении новых зон видами-консументами необязательна.

Исходя из вышеизложенного, можно думать, что трофические связи как фактор, ограничивающий адаптивную зону, важны для форм, специализированных по питанию (но не по местообитанию — см. ниже). По-видимому, чем шире спектр кормов того или иного вида-консумента, тем меньшее значение в определении границ его ниши играют трофические связи и тем большее — конкурентные отношения с видами, находящимися на том же трофическом уровне. Поэтому для насекомых, среди которых специализация по питанию явление, вероятно, более частое, чем среди позвоночных, и освоение новых зон чаще определяется распределением пищи. Наиболее наглядно это следует из работы В. В. Жерихина (1978), отметившего, что вытеснение мезофита кайнофитом, очень резко повлиявшее на фауну насекомых, в гораздо меньшей степени сказалось на фауне позвоночных и, во всяком случае, не было непосредственной причиной вытеснения рептилий млекопитающими.

Таким образом, рассмотрение экологических (биогеоценотических) аспектов освоения новых адаптивных зон указывает на то, что новые адаптивные зоны осваиваются ценофобами, как отмечено выше, — специализированными формами, преадаптированными в ходе своей предшествующей эволюции к освоению этих зон. Этот вывод диктует необходимость анализа принципа неспециализированности предков и явления преадаптации, т. е. морфологических предпосылок освоения новых адаптивных зон.

2.5.2.2.

Морфологические аспекты освоения новой зоны

На особенности организации форм — родоначальников надвидовых таксонов существуют две диаметрально противоположные точки зрения. Ряд авторов вслед за Е. Копом (Соре, 1904) рассматривают эти формы как неспециализированные, тогда как другие считают их специализированными, на что указывают вышеизложенные данные об освоении новых зон ценофобными элементами и флор, и фаун. Поэтому необходимо по возможности четко определить понятия, которыми придется оперировать при обсуждении этого вопроса. Во-первых, надо различать приспособленность и специализацию. Любое приспособление специально, поскольку оно относится к каким-то конкретным условиям среды, т. е. снижает смертность, вызываемую этими условиями. Но понятие специализации подразумевает не просто нали-

ние адаптаций, а адаптацию к узким условиям среды (Шмальгаузен, 1982), иными словами, адаптацию в узкой адаптивной зоне, или, используя экологическую терминологию, — стенобионтность. Приспособленность к узкой адаптивной зоне (например, двоякодышащие среди костных рыб, гимнофионы среди амфибий, колибри среди стрижеобразных, ленивцы среди млекопитающих и т. д.), не свойственной таксону в целом и потому aberrантной, подразумевает развитие весьма специфических и своеобразных по виду адаптаций. Поэтому формы, достаточно резко уклоняющиеся по своему строению от близких к ним систематических групп, охотно (и обычно обоснованно) рассматриваются морфологами и палеонтологами как специализированные, даже если их экология неизвестна. Специализация как направление эволюции будет рассмотрена ниже. Здесь же необходимо отметить, что специализация как процесс адаптации в узкой зоне приводит к снижению мультифункциональности обеспечивающих эту адаптацию органов и тем самым снижению эволюционной пластичности специализированных форм (Шмальгаузен, 1969). Именно поэтому обычно соблюдается правило, согласно которому «группа, вставшая на путь специализации, может эволюционировать только по пути дальнейшей специализации» (Депере, 1915).

Неспециализированность предков, трактуемая как их генерализованность, неадекватна наблюдаемым фактам (Красилов, 1977; Северцов, 1926; Татаринов, 1976). Как отметил В. А. Красилов (1977), подобный подход на современном этапе развития эволюционной морфологии вступает в противоречие с принципом гетеробатмии (Тахтаджан, 1946, 1966), требующим от переходных форм мозаичного сочетания примитивных и прогрессивных черт организации. Только благодаря наличию прогрессивных, продвинутых признаков переходные формы могут жить и становиться родоначальниками больших таксонов. Генерализованность подразумевает отсутствие приспособленности, поэтому генерализованные формы просто не могли существовать.

Второй возможный подход к анализу неспециализированности предков — подход с точки зрения мультифункциональности признаков предковых форм. Действительно, чем выше мультифункциональность, тем выше эволюционная пластичность, причем примитивные структуры, т. е. структуры, которые еще не подверглись уменьшению числа функций в результате интенсификации, более мультифункциональны и, следовательно, эволюционно более пластичны. Однако интерпретация неспециализированности как эволюционной пластичности (Соре, 1904) тоже противоречит явлению гетеробатмии. Ведь структуры, обеспечивающие адаптацию к новым условиям, — это структуры продвинутые, т. е. подвергшиеся интенсификации функций и поэтому олигофункциональные. Таким образом, приходится признать, что принцип неспециализированности предковых форм неадекватно отражает особенности организации форм — родоначальников больших таксонов. Справедливо, по-видимому, лишь лежащее в его основе наблюдение Е. Копа

(Соре, 1904), что дочерний таксон берет свое начало от основания исходного таксона.

Учитывая это наблюдение, в сочетании с принципом гетеробатмии и представлением о специализированности предковых форм, можно представить следующую картину формирования организации таксона, способного освоить новую адаптивную зону. В период некогерентной эволюции, знаменующей собой адаптацию к новым условиям среды, когда лишь несовершенство приспособлений к новым условиям определяет границы адаптивной зоны таксона, происходит адаптивная радиация (Osborn, 1912) осваивающего новую зону таксона, причем каждая из дочерних систематических групп занимает часть общей адаптивной зоны таксона, а границы между этими субзонами, формирующиеся на основе межгрупповой конкуренции между близкими по своей организации в силу общности их происхождения, а потому и экологически более или менее сходными формами, довольно жестки. В результате часть дочерних таксонов уже в процессе адаптивной радиации оказывается в условиях среды, неблагоприятных с точки зрения тех адаптаций, которые позволили освоить новую зону. Эти условия можно, с одной стороны, характеризовать как узкие, ведущие к специализации, а с другой — как пограничные по отношению к соседним адаптивным зонам.

Примером подобной ситуации могут служить: адаптация кистеперых к хищничеству в мелководных, бедных кислородом водоемах, тогда как двоякодышащие, обитавшие в таких же водоемах, но перешедшие к бентофагии, были в более благоприятных условиях; адаптация эмболомеров к жизни в аридных условиях; адаптация лепоспондильных стегоцефалов — предков безногих и хвостатых амфибий к обитанию в подстилке (Шмальгаузен, 1964) и т. п. Среди любой группы животных с достаточно хорошо изученной палеонтологией встречаются случаи ранней специализации, формирующейся в процессе адаптивной радиации и дробления общей адаптивной зоны таксона на субзоны. Это справедливо для надвидовых таксонов разного ранга.

У форм, попадающих в аберрантные адаптивные зоны, мозаичность организации должна быть выражена еще более сильно, чем у форм, оказавшихся в более благоприятной экологической ситуации. В то же время даже те среды, границы между которыми, с нашей точки зрения, выглядят весьма четко выраженными, для таксонов, сталкивающихся с этими границами в ходе эволюции, могут оказаться отнюдь не столь резкими. Так, граница воды и суши теряет свою резкость в болотистых местностях и именно через «влажные псилофитовые ценозы» (Татаринов, 1972) шла адаптация древнейших Tetrapoda. Для мелких форм фауны уреза воды (Северцов, 1980а) эта граница была менее контрастной, чем для крупных форм. Еще более мелкие насекомые преодолели границу воды и суши путем адаптации предков наземных членистоногих к жизни в почве (Гиляров, 1949, 1970а), не менее контрастная граница земля — воздух, которую преодолели среди позвоночных

птерозавры, птицы и рукокрылые, перестает казаться столь резкой, если учесть приспособленность предков птиц к древесному образу жизни и планирующему прыжку. Число подобных примеров можно увеличить, но и из приведенных следует, что при учете недискретности абиотических границ сред обитания адаптация к абберрантным условиям в рамках исходной адаптивной зоны оборачивается преадаптацией к условиям соседней адаптивной зоны.

Можно привести значительное число примеров подобной преадаптации: например, формирование черт наземных позвоночных у кистеперых рыб (Воробьева, 1977; Медведева, 1975; Шмальгаузен, 1965; Szarsky, 1962) и формирование черт маммализации у териодонтов (Татаринов, 1976). Наиболее наглядным примером является освоение тундры северным оленем. К жизни в тундре приспособились лишь два вида парнокопытных: овцебык и северный олень. Овцебык сформировался в условиях перигляциальных степей и в настоящее время приурочен к злаковым ассоциациям зоны тундры. Таким образом, лишь северный олень может считаться истинным обитателем тундры. Возникает вопрос, что позволило этому лесному по происхождению животному освоить новую среду обитания?

Среди растений и насекомых тундры много форм, связанных по происхождению с высокогорьями (Чернов, 1980). Это понятно — климатические условия альпийской зоны близки к условиям тундры. Однако ни один вид альпийских копытных, как и большинство лесных, тундру не освоили. Связано это, видимо, лишь с тем, что горные копытные приспособлены к передвижению по твердой почве, тогда как северный олень был преадаптирован к жизни в тундре тем, что приспособлен к передвижению по мягкому грунту. В момент опоры на субстрат его копыта раздвигаются, увеличивая площадь опоры. Этой адаптации, при относительной эврифагии оказалось достаточно для освоения новой среды обитания. Таким образом, вопрос о причинах освоения новой зоны решается при анализе явления преадаптации.

2.5.2.3.

Организационные предпосылки освоения новых зон

Первая и успешная попытка интерпретации явления преадаптации с дарвиновских позиций принадлежит Дж. Симпсону (1948), показавшему, что преадаптация представляет собой не более, чем наличие у организма признаков, пригодных не только в той среде, где они возникли как результат действия дарвиновских факторов эволюции, но и в новой для данного организма среде, или, что то же самое, наличие таких свойств у новой среды, которые позволяют организму существовать в ней. По сути дела, то же самое сказано в предыдущем разделе. Дальнейшее обсуждение этого вопроса не столько прояснило его, сколько усложнило. Дж. Симпсон, используя триаду терминов: преадап-

тация, адаптация и постадаптация, применял их именно к процессу освоения новых адаптивных зон, рассматривая преадаптацию как предпосылку подобного освоения; адаптацию как преобразования организации, связанные с освоением новой зоны; а постадаптацию как эволюцию таксона в рамках новой зоны. Однако в дальнейшем эти понятия стали применять безотносительно к какой-либо конкретной эволюционной ситуации.

Поскольку литература, посвященная вопросам преадаптации, очень велика, детальное ее обсуждение в данной работе едва ли уместно, тем более что прекрасный исторический обзор проблемы дан А. Б. Георгиевским (1974). В этом обзоре не нашли отражения лишь немногие более новые работы (Иорданский, 1985; Медведова, 1975; Яблоков, Юсуфов, 1974). В ходе дискуссии был высказан полный спектр точек зрения, от отрицания явления преадаптации (Давиташвили, 1970) до признания ее фундаментальным принципом прогрессивной эволюции (Георгиевский, 1972, 1974; Grassé, 1966, 1971) и от рассмотрения преадаптации на уровне отдельных мутаций и микроэволюционных изменений популяций (Яблоков-Хизорян, 1968; Яблоков, Юсуфов, 1974) до анализа предпосылок квантовой эволюции (Майр, 1968; Vose, 1959, 1963; Simpson, 1953). А. Б. Георгиевский (1974) вслед за Г. Коссвигом (Kosswig, 1962) и Г. Оше (Osche, 1962) правильно подчеркнул, что на уровне микроэволюции (включая сюда и возникновение у микроорганизмов мутаций, преадаптирующих их к средам, содержащим антибиотики), явление преадаптации сводится к существованию мобилизационного резерва наследственной изменчивости, т. е. к богатству генофонда данной популяции.

Подобная трактовка преадаптации не вносит нового в понимание процесса эволюции и восходит к положению Ч. Дарвина: чтобы отбор в данном направлении был эффективен, должна существовать изменчивость, которая может быть подвергнута отбору в этом направлении. К сказанному можно добавить, что *habitat selection* (отбор местообитанием) — явление хорошо доказанное, и, следовательно, на микроэволюционном уровне любая популяция существует именно в тех условиях среды, к которым она приспособлена, поэтому на уровне микроэволюции рассмотрение явления преадаптации теряет смысл (ср. Георгиевский, 1974; Яблоков, Юсуфов, 1974).

На уровне макроэволюции вопрос о преадаптации подразумевает анализ особенностей организации, позволяющих выйти в новую зону, иными словами, проблемы функциональной дифференциации организма. Возможны два варианта: главная функция того или иного органа, адаптивная в условиях исходной зоны, сохраняет свое значение и в новой зоне, и одна из второстепенных функций органа оказывается пригодной в новой зоне, тогда как главная утрачивает свое адаптивное значение.

Первый случай либо не приводит к существенным изменениям организации группы, осваивающей новую зону, либо приводит к

дальнейшей интенсификации данной функции и связанным с ней перестройкам организации. Второй случай связан со сменой функций. Такой подход к решению проблемы преадаптации наиболее ярко выражен у У. Бока (Bock, 1959). Он подразумевает, что те особенности организации, которые *post factum* или на основе сравнительного анализа мы рассматриваем как преадаптации предков, возникают в свойственной этим предкам адаптивной зоне. В этом аспекте трактовка термина «преадаптация» как предприспособления утрачивает смысл, поскольку на всех этапах эволюции структуры ее преобразования оказываются адаптивными к тем условиям, в которых обитает данный организм. Имеет смысл анализировать лишь «организационные предпосылки» (Шмальгаузен, 1964) освоения новых зон, т. е. те адаптации к условиям исходной зоны, которые не утрачивают своего значения и в новой зоне. Цитированная работа И. И. Шмальгаузена относится к происхождению наземных позвоночных и противостоит многочисленным попыткам (Rensch, 1954; Romer, 1960; Simpson, 1953 и др.) рассматривать этот этап филогенеза позвоночных как подтверждение преадаптации. Подобный подход не удовлетворил А. Б. Георгиевского (1972, 1974), настаивающего на трактовке преадаптации как «потенциальной мультифункциональности», «включающей в себя момент готовности приспособления в будущем» (Георгиевский, 1974, с. 126). И. М. Медведева пользуется близким термином «мультифункциональная потенция», подразумевая под ним «случайную пригодность какой-либо структуры к осуществлению новой функции, необходимость которой возникла при изменении условий среды» (Медведева, 1975, с. 157).

И. М. Медведева пришла к этому выводу на основе анализа происхождения хоан низших Tetrapoda. По ее представлениям, хоана — гомолог задней ноздри — возникла у кистеперых рыб в связи с интенсификацией функции обоняния, а после выхода позвоночных на сушу стала каналом, по которому воздух поступает в ротовую полость при дыхании. В настоящее время трудно судить о том, насколько использовали кистеперые хоаны при жаберном дыхании, как это делают современные двоякодышащие. Вода в ротоглоточную полость могла поступать и через рот, при движениях гиобранхиального аппарата (Северцов, 1980б) или блоков осевого черепа — механизм «затаенного дыхания», по Шмальгаузену (1964). Однако без активного втягивания воды через ноздри в полость рта едва ли могла достигаться интенсификация обоняния, о чем пишет сама И. М. Медведева. Удаляться эта вода могла лишь через жаберные щели, т. е. она служила для дыхания. Монофункциональные органы биологии неизвестны, и считать обоняние единственной функцией хоан кистеперых нельзя. Видимо, дыхание входило в число функций этого органа. Иными словами, при выходе на сушу произошло лишь одно — по хоанальному каналу в ротовую полость стал поступать воздух вместо воды. Число функций обонятельного органа при этом не изменилось. Поэтому в данном случае трудно говорить о мульти-

функциональной потенции или потенциальной мультифункциональности. Также трудно рассматривать возникновение хоан как приспособление к жизни на суше. Эти парные органы возникли как адаптация к жизни в воде. Поэтому, видимо, понятие «организационные предпосылки» освоения новых сред точнее, чем понятие «преадаптация», выражает суть явления.

В заключение следует сказать, что, отвлекаясь от оттенков терминологии, т. е. желательности или нежелательности пользоваться терминами «преадаптация», «организационные предпосылки», «предиспозиция» или «перспективная адаптация», новая адаптивная зона может быть освоена лишь в том случае, если функции организма, сформировавшиеся в исходной адаптивной зоне, смогут обеспечить его существование и в новой адаптивной зоне. Это, естественно, будет зависеть от степени различий между исходной и вновь осваиваемой адаптивными зонами, степени преобразований организации, необходимых для освоения новой зоны, и от продолжительности времени, в течение которого происходит адаптация к новым условиям.

На основе вышеизложенного процесс преодоления тем или иным таксоном границы соседней адаптивной зоны можно представить следующим образом. При адаптивной радиации исходного таксона (в процессе дробления его зоны на подзоны) часть дочерних систематических групп попадает в аберрантные субзоны, часто оказывающиеся пограничными по отношению к другим адаптивным зонам. По отношению к основной массе таксона адаптация к подобным условиям означает быструю специализацию. Подобная специализация, с одной стороны, усиливает гетеробатмию, т. е. повышает автономность эволюции координационных цепей и тем самым снимает в какой-то степени ограничения, накладываемые координациями на число возможных направлений эволюции таксона. С другой стороны, она формирует адаптации к пограничным условиям, т. е. создает организационные предпосылки (преадаптации) для освоения соседней адаптивной зоны. Такую специализацию можно назвать ранней. Для нее характерна несформированность определяемого главным образом системой координаций «структурного типа». Видимо, структурный тип в отличие от «плана строения», определяемого преимущественно типом морфогенеза, и характеризуется прежде всего существующей системой топографических, биологических и динамических координаций, определяющих его устойчивость и в то же время некоторую лабильность по сравнению с планом строения. Несформированность координаций в сочетании с признаками специализации, обуславливающими адаптацию к пограничным условиям среды и тем самым преадаптацию к новой зоне, и позволяет таксону начать осваивать эту новую зону.

Таким образом, принцип неспециализированности предков неадекватно описывает возникновение надвидовых таксонов. Именно специализация делает возможным преодоление границ соседних адаптивных зон, тогда как возникновение новых таксонов от при-

митивных представителей анцестральной группы объясняется их ранней специализацией в исходной зоне.

Конкуренция в исходной адаптивной зоне существует всегда, и, следовательно, всегда есть стимул для освоения соседних зон. Дальнейшее зависит от экологической ситуации, т. е. от степени дискретности соседних адаптивных зон, от интенсивности действия факторов, стимулирующих пересечение их границы, и от степени гетеробатмии, по сути дела, от степени целостности организма, допускающей или не допускающей преобразования организации, необходимые для освоения новой зоны. В том случае, если граница адаптивной зоны оказалась преодоленной, система координаций формируется в соответствии с новыми условиями. Если же выход в новую зону не произошел, этап некогерентной эволюции сменяется когерентной эволюцией — группа адаптируется к тому ценотическому окружению, в котором она находится, и в дальнейшем эволюционирует в рамках этой экологической системы. В результате ранняя специализация становится поздней, формируется система координаций, определяемая адаптацией к исходной узкой субзоне, что, как правило, закрывает возможность смены или расширения зон. Примером подобной ситуации могут служить двоякодышащие рыбы, преадаптированные к жизни на суше не хуже, чем кистеперые, но не вышедшие на сушу, так как их кормовая база (бентос) была более устойчива и конкуренция не стимулировала освоение новой среды.

Степень перестройки организации, необходимой для освоения новой зоны, может быть весьма различной. Чем сильнее разнятся между собой зоны, тем глубже должна быть перестройка и тем ближе процесс освоения новой зоны к квантовой эволюции (Симпсон, 1948).

Концепция квантовой эволюции сводится к следующему: при освоении новой адаптивной зоны (переходе через неадаптивную зону) темпы эволюции должны повышаться, так как в противном случае группа вымрет в неблагоприятных пограничных условиях, не успев приспособиться к новой зоне. Поэтому при квантовой эволюции темпы преобразования организации повышаются и сама организация претерпевает глубокие изменения. В результате быстро формируются признаки дочернего таксона, т. е. возникает резкий разрыв в признаках между исходными и вновь возникающими формами. Кроме того, в силу малочисленности и быстрых темпов эволюции переходной популяции обнаружение палеонтологических остатков переходных форм становится крайне маловероятным. Дж. Симпсон подчеркивал, что разрывы в палеонтологической летописи между таксонами высокого ранга, как правило, не заполняются. Действительно, для позвоночных переходные формы между классами: *Archeopteryx* — между рептилиями и птицами, *Tulherpeton* и *Ihthiostega* — между кистеперыми и амфибиями. В обоих случаях отнесение форм к дочернему таксону не вызывает сомнений и, следовательно, разрыв формально сохраняется. Не известны формы, переходные между наземными млекопитаю-

щими и китообразными, наземными млекопитающими и рукокрылыми, не известны предки ихтиозавров и т. д.

Иными словами, наличие подобных разрывов при освоении резко отличающихся сред реально существует и подтверждает концепцию квантовой эволюции. Другое дело, что квантовая эволюция не будет наблюдаться во всех случаях освоения не контррастных зон или более медленных темпах этого процесса.

Таким образом, судьба данной филогенетической ветви и возникающих на ее основе дочерних направлений филогенеза может быть представлена основными вариантами (см. рис. 30): если таксон попал в новую адаптивную зону (в данном случае не важно путем смены адаптивных зон или расширения анцестральной адаптивной зоны, см. 2.6), происходит его адаптивная радиация, подразумевающая дробление его зоны на субзоны и конкуренцию между филумами, занимающими соседние субзоны. Этот этап эволюции протекает относительно быстро и характеризуется повышением гетеробатмии. В результате конкуренции часть таксонов, составляющих веер адаптивной радиации, вытесняется в аберрантные среды обитания, что означает их раннюю специализацию. В том случае, если эти аберрантные субзоны граничат в многомерном пространстве окружающей среды с какими-либо другими адаптивными зонами, свободными с точки зрения специализирующегося таксона, и существуют факторы, заставляющие часть видов данного таксона (см. 2.5.4) внедриться в новую адаптивную зону (чему способствует слабость координации, повышающая эволюционную пластичность), возникает новый веер адаптивной радиации. Освоению новой адаптивной зоны способствуют также организационные предпосылки (преадаптации), формирующиеся в процессе приспособления таксона к условиям аберрантной субзоны. Если освоения новой адаптивной зоны не произошло, судьба таксона может быть двоякой: он может вымереть в ходе конкуренции с формами, занимающими соседние субзоны, чему будет способствовать слабая координированность организации составляющих его особей, но может и сохраниться в свойственной ему аберрантной субзоне. Продолжение адаптации к ней обусловит формирование системы координаций — утрату гетеробатмии и дальнейшее совершенствование адаптаций к этой среде обитания. В результате ранняя специализация перейдет в позднюю, конкурентоспособность таксона возрастет, и при условии сохранения свойственной ему среды обитания таксон будет существовать неограниченно долго. Если же произойдет достаточно резкое изменение условий существования, таксон вымерет.

Судьба таксонов, не вытесненных в процессе адаптивной радиации в аберрантные субзоны, несколько иная. Их специализация будет происходить только в случае дальнейшего дробления занимаемых ими субзон в ходе последующей дивергенции. Поскольку таксон, специализирующийся подобным образом, уже сформировал систему координаций, такую специализацию следует считать поздней. Дальнейшая их судьба, по-видимому, включает те же ва-

рианты, что и судьба таксонов, достигших поздней специализации в аберрантных средах: либо вымирание при резком изменении условий жизни, либо неограниченно долгое существование в узкой субзоне. Вымирание таксонов, не испытывающих специализации, может быть связано лишь с вытеснением их конкурентами. Наиболее вероятно оно, как показал еще Ч. Дарвин, для промежуточных форм.

2.5.3.

ДИВЕРГЕНЦИЯ, ПАРАЛЛЕЛИЗМ И КОНВЕРГЕНЦИЯ

2.5.3.1.

Дивергенция

Термин «дивергенция» имеет два смысловых оттенка. В применении к филогенезу морфологических или любых других структур организма он означает расхождение признаков, т. е. возникновение и нарастание по мере филогенеза различий гомологичных (имеющих общее происхождение) признаков. В этой трактовке дивергенция точно соответствует смыслу, придававшемуся этому термину Ч. Дарвином (англ. *divergence* — расхождение). В применении к филогенезу таксонов под дивергенцией часто понимают дихотомическое ветвление: челюстноротые — бесчелюстные; лучеперые — мясистоплавниковые; кистеперые — двоякодышащие и т. п. В этом смысле термин восходит к латинскому *divergere* — разветвляться. Альтернативой дивергенции является ортогенез (Eimer, 1897; Osborn, 1930), т. е. эволюция без расхождения признаков, синоним — филетическая эволюция в понимании Дж. Симпсона (1948). Ни один случай ортогенеза (филетической эволюции) таксонов до сих пор не доказан, что, видимо, указывает на невозможность этого способа эволюции.

Во всех случаях, когда филогенез таксонов высокого ранга достаточно хорошо изучен палеонтологически или таксон достаточно молод (например, птицы), выясняется, что происходит не дихотомия, а адаптивная радиация (Osborn, 1912), т. е. возникновение более или менее широкого веера филогенезов сестринских таксонов. Дихотомия же представляет собой следствие вымирания промежуточных форм — явления, на которое обратил внимание еще Ч. Дарвин. Адаптивная радиация прослеживается на любых таксономических уровнях, от возникновения системы подвидов внутри широко распространенных видов до формирования системы отрядов внутри, например, класса птиц. Понятно, что адаптивная радиация таксонов высокого ранга представляет собой последовательные этапы радиации таксонов подчиненного ранга, вплоть до этапов видообразования. Поэтому линейность процессов филогенеза и в ходе дивергенции, и в ходе параллелизма не что иное, как следствие производимого исследователем обобщения — выявление тренда эволюции организации особей таксона данного ранга

и неполноты данных, служащих основанием для выяснения этого тренда.

Вместе с тем способ возникновения таксонов путем адаптивной радиации исходного вида (см. 2.5.4) свидетельствует о том, что этот процесс связан с освоением новой, достаточно широкой адаптивной зоны. И само наличие адаптивной радиации, и особенно вымирание промежуточных форм, т. е. большей части веера радиации, и сохранение лишь крайних лучей этого веера лишний раз свидетельствуют об отсутствии автогенетической предопределенности путей филогенеза: судьба каждого филума не предопределена, она зависит от конкретной, формирующейся в ходе филогенеза экологической ситуации и через нее от истории таксона. Адекватно судить о степени дивергенции (адаптивной радиации) можно лишь при сравнении сестринских групп одинакового таксономического ранга, причем наиболее просто анализируется этот процесс при попарном сравнении.

Как уже сказано, дивергенция начинается на внутривидовом (микроэволюционном) уровне, где причиной ее служит межпопуляционная (групповая) конкуренция (Гриценко и др., 1983; Северцов, 1987). Она приводит к возникновению подвидов, а затем и к видообразованию. Поскольку близкие виды продолжают конкурировать, продолжается и их дивергенция. Следовательно, дивергенция может прекратиться только с установлением границ адаптивных зон филогенеза дочерних таксонов. Тогда период адаптивной радиации сменится периодом параллельной эволюции дочерних по отношению к нему и сестринских по отношению друг к другу систематических групп.

Однако возможна (и реально наблюдается) и иная ситуация: в процессе адаптивной радиации одна из сестринских групп попадает в адаптивную зону, направленную иначе, чем зоны остальных групп. Тогда дивергенция продолжается, так как границы адаптивной зоны через конкуренцию не формируются. Примером подобного случая может служить формирование *Pinnipedia* (см. выше). Подобные ситуации обычно можно трактовать как процесс освоения новой зоны, влекущий за собой новый веер адаптивной радиации. Таким образом, дивергенция не в меньшей степени, чем конвергенция и параллелизм, характеризует направленность филогенеза. Она представляет собой следствие действия факторов эволюции на внутривидовом уровне и является механизмом увеличения таксономического разнообразия. Параллелизм с этой точки зрения оказывается не подавляющим способом эволюции сестринских таксонов, а следствием дивергенции как процесса, приводящего к дроблению адаптивных зон и формированию их границ.

2.5.3.2.

Параллелизм и конвергенция

По определению параллелизм (параллельная эволюция) — это независимое возникновение сходных признаков гомологичных структур в ходе филогенеза разных, бо-

более или менее родственных таксонов (Шмальгаузен, 1969; Osborn, 1902, цит. по Воробьевой, 1980; Scott, 1896). Иными словами, после этапа дивергенции у двух или большего числа филумов, занимавших соседние, а потому сходные адаптивные зоны, начинают вырабатываться одинаковые адаптации к общим для них параметрам окружающей среды. В результате при параллелизме степень сходства оказывается выше, чем степень родства, что чрезвычайно затрудняет реконструкцию филогенеза параллельно эволюционирующих таксонов и служит одним из оснований полифилетических теорий их происхождения.

Поскольку все организмы более или менее родственны между собой, отличия параллелизма от конвергенции, схождения признаков, не четки. Это породило попытки ввести более или менее формальное разграничение этих понятий. Так, В. Грегори (Gregory, 1936) предложил ограничить понятие параллелизма рамками возникновения независимых сходств внутри отрядов. Ряд авторов (Haas, Simpson, 1946; Mayr, 1971) попытались ввести генетический критерий, считая, что параллелизмы возникают на сходной генетической основе, а конвергенции — на различной. К этим воззрениям близки представления И. И. Шмальгаузена (1982) и А. Ромера (Romer, 1949), отмечавших, что параллелизм возникает на сходной основе, тогда как конвергенция лишь следствие приспособления к одинаковым условиям среды. По-видимому, достаточно трудно различать параллелизм и конвергенцию как отдельные, статические признаки даже более или менее родственных форм.

Указание И. И. Шмальгаузена (1969) на то, что конвергенция всегда поверхностна, затрагивает лишь немногие черты организации и меняет их незначительно, тогда как параллелизмы глубоки, т. е. меняют многие и часто важнейшие признаки организации, далеко не всегда применимо на практике: филогенез зачастую устанавливается именно по немногим признакам. Например, амфицельность позвонков двоякодышащих рыб и примитивных амфибий можно, с позиций Шмальгаузена, рассматривать и как результат параллельной, и как результат конвергентной эволюции по этому признаку. Действительно, сходство затрагивает в первую очередь форму позвонков, а возникает независимо, следовательно, это конвергенция, с другой стороны, и для амфибий и для *Dipnoi* амфицельность позвонков означает повышение гибкости позвоночного столба, развивается сходным образом и затрагивает структуру позвоночного столба — важнейшего органа, характеризующего подтип *Vertebrata*, — следовательно, это параллелизм.

Вопрос о разграничении параллелизмов и конвергенции осложняется еще и тем, что при недостаточно полной реконструкции филогенеза за параллелизм можно принять сходства предков с потомками. Если анцестральная группа, более консервативная по своей организации (Heppig, 1966), как это обычно и бывает, продолжает существовать после возникновения дочерней, то сходство синхронно существующих представителей обеих групп может быть интерпретировано как параллелизм. Лишь установление существ-

вования данного сходства до момента дивергенции позволит показать его анцестральность. К аналогичным затруднениям приводит и фетализация потомков, часто восстанавливающая у них анцестральные признаки, сравнимые с признаками исходного таксона.

Сложности дифференциальной интерпретации черт морфологического сходства породили попытку чрезвычайно вольного понимания параллелизма. Э. И. Воробьева (1980) предложила считать параллелизмами все признаки независимого, т. е. необъяснимого унаследованностью от общих предков сходства. Нетрудно заметить, что такой подход не только объединяет параллелизмы и конвергенции, но позволяет причислить к параллелизмам и черты случайного сходства. Например, по данным Э. И. Воробьевой (1980), у позднедевонской кистеперой рыбы *Platicephalychthis* на нижней челюсти развивался задний инфрадентальный фланг. «Этот фланг, являясь, по-видимому, функциональным вместилищем заднего вентрального дивертикула спиракулярной полости у кистеперых рыб, топографически соответствует ангулярному флангу челюсти териодонтов, который в свою очередь сопоставляется с областью среднего уха у млекопитающих» (с. 23). Иными словами, на основании топографического критерия гомологии к параллелизмам относится структура, отсутствовавшая у амфибий. С подобных позиций можно было бы считать параллелизмом существование эпикантуса — второй складки века у людей, больных синдромом Дауна, и у здоровых представителей монголоидной расы.

Видимо, следует признать, что разграничение параллелизмов и конвергенций возможно только при прослеживании филогенеза сравниваемых структур, т. е. при условии изучения их преобразований во времени. При параллелизме в точном соответствии со смыслом термина сходство организации сравниваемых признаков не должно увеличиваться, при конвергенции оно должно возрастать. Во всех случаях установления сходства признаков отдельных форм лучше, вероятно, воздерживаться от их интерпретации как результата параллельной или конвергентной эволюции, несмотря на всю заманчивость подобного объяснения.

«Геометрический» подход (схождение или несхождение признаков), предложенный Дж. Симпсоном (Simpson, 1945), был назван Л. П. Татариновым (1987а, б) «совершенно ошибочным» на том основании, что степень сходства невозможно оценить точно, а механизмы и конвергенции и параллелизма при таком толковании остаются вне поля зрения исследователя. С этой критикой нельзя согласиться, так как прослеживание изменений признаков в филогенетических рядах как раз подразумевает более точное сравнение степени сходства и направленности изменений, чем это можно сделать, сравнивая сходные признаки в статическом состоянии. Одновременно прослеживание филогенеза заставляет обратить внимание и на причины возникновения сходства. На практике же в большинстве случаев сравнивают именно конечные результаты

конвергентного или параллельного развития, т. е. сходные признаки двух таксонов, подразумевая, что если признаки сходны, то и пути их формирования тоже сходны. Другое дело, что различение конвергенции и параллелизма путем прослеживания филогенеза сходных признаков не допускает формализации. Оно требует анализа каждого конкретного случая сходства.

Поскольку между ярко выраженными конвергенциями (хрестоматийный пример возникновения обтекаемой формы тела у рыб, ихтиозавров и китообразных) и не менее яркими параллелизмами (формирование костного аппарата среднего уха в разных ветвях тероморфных рептилий) (Татаринов, 1976, 1987б) существует непрерывный ряд переходов, разграничение этих двух направлений эволюции действительно трудно. Трудность усугубляется тем, что независимое приобретение двумя параллельными филумами серии сходных признаков, формально говоря, увеличивает сходство между ними, т. е. ведет к конвергенции. Только это и может служить возражением против «геометрического», а по сути — филогенетического — подхода.

Л. П. Татаринов (1987а) обратил внимание на то, что в параллельной эволюции организация меняющихся сходным образом признаков имеет большее значение, чем влияние среды, являющееся сказывающееся при конвергенции. Этот подход к поиску критериев различения параллелизмов и конвергенции возвращает нас к положению И. И. Шмальгаузена (1969), согласно которому конвергенции поверхностны, так как под влиянием среды сходно меняются лишь отдельные признаки организации, а параллельные изменения, происходящие на унаследованной от общих предков структурной основе, глубоки (см. выше). Попыткой конкретизировать это представление, позволяющее надежно различать лишь хорошо выраженные случаи конвергенции и параллелизма, является предложение А. С. Северцова (1984) формально различить конвергенцию и параллелизм по признаку независимости вселения в адаптивную зону (конвергенция) или дробления исходной для анцестрального таксона адаптивной зоны на подзоны (параллелизм). Этот подход также требует изучения филогенеза. Он, однако, был подвергнут сомнению Л. П. Татариновым (1987а). Круг рассуждений замкнулся.

Нетрудно заметить, что различение конвергенции и параллелизма по отношению адаптивных зон сравниваемых филогенезов действительно недостаточно. Оно формально и, кроме того, позволяет судить о параллельном или конвергентном развитии только тех признаков, которые более или менее непосредственно взаимодействуют с окружающей средой (эктосоматические органы, по А. Н. Северцову, 1939). Формальность критерия проявляется, например в том, что, следуя ему, преобразование конечностей в лапы у тюленей, моржей и котиков или образование присосок на пальцах у квакш, микрохилид и ракофарид приходится считать конвергенциями. Последний пример Л. П. Татаринов (1987а) приводит как параллелизм. Для параллелизмов, возникающих на глу-

боких уровнях организации (тканевом, клеточном, молекулярном), пользоваться этим критерием нельзя, так как для подобных признаков адаптивная зона не является средой эволюции. Таковой для них служит гомеостатичная внутренняя среда организма. Поэтому представление о роли среды в различении параллелизмов и конвергенций должно быть уточнено в том смысле, что среду надо рассматривать относительно той конкретной системы, причины сходства которой у разных таксонов подлежат выяснению.

Сказанное, по сути дела, означает возврат к эмпирическому исследованию различий между конвергенцией и параллелизмом в каждом конкретном случае, т. е. к «геометрическому» подходу (Simpson, 1945), и отказ от введения формального критерия их различения. Это все же лучше, чем многочисленные в современной литературе попытки обойти возникающие затруднения путем чрезвычайно широкого толкования того или другого из этих явлений (см. выше). По-видимому, ввести универсальный, не формальный критерий различения конвергенции и параллелизма нельзя. Этому препятствует непрерывность ряда переходов между названными явлениями, обусловленная, в свою очередь, общностью происхождения жизни, нарастанием степени сходства при параллельной эволюции и многоуровневостью организации биологических систем. Можно лишь в каждом конкретном случае стремиться к объективной оценке направления эволюции сравниваемых признаков. Поэтому нельзя не согласиться с Л. П. Татариновым (1987а), рассматривающим проблему параллелизма в контексте более общей проблемы направленности эволюции, проблемы, которой посвящена данная книга.

Обычно подразумевается, что если возникли сходные структуры, то пути их формирования были сходными, а разграничение параллелизмов и конвергенций производится по степени близости сравниваемых форм, в конечном итоге по признакам различия, позволяющим с той или иной точностью судить о степени их родства. Иными словами, надежность разграничения параллелизмов и конвергенций зависит от степени изученности материала, а интерпретация наблюдаемых сходств требует осторожности. Чем более сходны условия среды для тех или иных признаков, чем меньше они дивергировали в период, предшествующий параллелизму и чем дольше продолжается их параллельная эволюция, тем глубже сходство между этими признаками.

Наиболее ярко это выявляется при исследовании глубоких уровней организации — тканевого, клеточного, молекулярного. Работы в этом направлении были начаты А. А. Заварзиным (1923, цит. по Заварзину, 1986), вскрывшим глубочайшие параллелизмы в эволюции нервной ткани и тканей внутренней среды у разошедшихся чрезвычайно давно и далеко дивергировавших первичноротых и вторичноротых животных. На основании этих данных им был сформулирован закон параллельных рядов тканевой эволюции, согласно которому эволюция тканей, выражающаяся в их прогрес-

сивной дифференциации, происходит без дивергенции, двумя параллельными рядами. Так, например, дифференциация нервной ткани центральной нервной системы в рядах от полихет к насекомым и от круглоротых к млекопитающим сводилась к редукции перимедиллярного сплетения, выделению сенсорных и моторных зон, дифференциации интеркалярных нейронов и проводящих путей. Лишь относительно эпителиальных тканей А. Г. Хлопиным (1946) была доказана дивергентная эволюция.

Противоречие в закономерностях филогенеза «тканей внутренней среды» и эпителиев позволяет понять причины параллелизма эволюции на этом уровне организации. Через эпителии непосредственно или опосредованно осуществляется контакт организма со средой. Их эволюция находится в гораздо большей зависимости от разнообразия окружающих условий, чем эволюция других тканей, находящихся в условиях гомеостатической внутренней среды организма и обеспечивающих тем самым адаптацию организма опосредованно, как целого. При этом происходит только интенсификация функций этих тканей, что и обуславливает их ортогенетическое, но отнюдь не автогенетическое развитие. Видимо, можно считать, что замена ГЦ-типов ДНК на АТ-тип в ходе эволюции всех царств (Антонов, 1974; Мазин, 1980) обусловлена теми же причинами. Иными словами, гомеостаз внутренней среды организма обуславливает сходство условий, в которых протекает эволюция на глубоких уровнях организации, и их параллелизм. Параллелизмы в эволюции органов прослеживаются, как правило, на более коротких отрезках филогенеза, или, что то же самое, у более близкородственных форм. Примеры подобных параллелизмов столь многочисленны и хорошо известны (Воробьева, 1977, 1980; Гиляров, 1970а, б; Татаринов, 1976, 1987а, б и др.), что приводить их не имеет смысла.

Важнейшей функциональной причиной параллелизма является обоснованное М. С. Гиляровым (1970а) представление о максимизации функциональной эффективности адаптации к данным условиям. На основе определенной организации в данных условиях среды адаптация может происходить немногими, обычно одним, наиболее функционально выгодным способом. Развитие подобных адаптаций идет по принципу авторегуляторного цикла с положительной обратной связью: изменение одного из компонентов влечет за собой однозначно направленное изменение другого компонента, которое, в свою очередь, стимулирует дальнейшее развитие первого в том же направлении, т. е. по пути интенсификации функций. Так, согласно М. С. Гилярову (1970б), у клещей, многоножек, колембол, пауков и эктогнатных насекомых процесс дифференциации покровов в связи с выходом на сушу происходил по единой схеме: усиление защитной функции → уменьшение возможности кожного дыхания → образование трахей из отдельных участков покровов, в которых газообмен интенсифицируется, → уменьшение роли кожного дыхания → усиление защитной функции и т. д. Если заменить развитие трахей на интенсификацию легочного дыхания, тот же

цикл вполне применим к эволюции покровов в процессе филогенеза рептилий.

Вопрос об экологических причинах параллелизма сводится к анализу причин дробления адаптивной зоны на субзоны. Такое дробление может происходить и при адаптивной радиации группы в новой зоне, и при освоении этой зоны различными по происхождению таксонами. А. П. Расницын (1987) подчеркнул значение ослабления конкуренции для адаптивной радиации. В любом случае должен формироваться коадаптивный комплекс (Длусский, 1981), т. е. комплекс видов, сходно использующих хотя бы часть ресурсов окружающей среды и конкурирующих за эти ресурсы.

Так, в тропических лесах коадаптивные комплексы муравьев расходятся по ярусам леса, причем в каждом ярусе существуют группы видов, питающихся разной добычей. Комплексы муравьев пустынь проще — все они добывают пищу на поверхности земли и расходятся в результате межвидовой конкуренции по питанию (карпофаги, зоонекрофаги, зоофаги) и по времени суток, в течение которого происходит сбор пищи. Иными словами, в соответствии с правилом Либиха в любом случае деление зоны на субзоны происходит в первую очередь по тем параметрам среды, которые наиболее ограничены в данной ландшафтно-климатической зоне для данного таксона, т. е. для унаследованного от предков типа организации. Ограниченность тех или иных условий представляет собой не только свойство среды, но и следствие дивергенции: чем они шире, т. е. чем больше разнообразие форм, населяющих данную территорию, тем полнее она используется (Ч. Дарвин) и, следовательно, тем меньше ресурсов остается на долю каждого вида. Ограниченность ресурсов создает в свою очередь неустойчивость существования компонентов данного коадаптивного комплекса и необходимость их дальнейшей коадаптации или выпадение наименее конкурентоспособных групп.

Пути повышения экологической устойчивости столь же многообразны, сколь многообразны адаптации, обеспечивающие снижение смертности. Любая адаптация с экологической точки зрения — снижение элиминации, вызываемой тем или иным параметром среды (Северцов, 1941). Однако для близких форм, эволюционирующих в субзонах общей адаптивной зоны, число возможных способов повышения устойчивости оказывается ограниченным: это либо выход из конкуренции с параллельно эволюционирующими таксонами за счет специализации, либо, напротив, повышение конкурентоспособности за счет выработки адаптаций, не менее эффективных, чем адаптации конкурентов. В обоих случаях будет происходить формирование границ субзон параллельно эволюционирующих таксонов. При специализации, ведущей к ослаблению конкуренции между компонентами данного коадаптивного комплекса, возникает парадоксальная ситуация. Для системы видов (таксонов), коадаптированных в данном комплексе, среда оказывается насыщенной. Границы зон достаточно жестки, а дивергенция затруднена.

При рассмотрении параллельной эволюции обычно подразумевается, что одинаковые признаки возникают более или менее синхронно. Такой подход вытекает из представления об адаптивной радиации как о процессе, в ходе которого формируется серия дочерних таксонов, синхронно делящих между собой части адаптивной зоны и в дальнейшем синхронно же приобретающих одинаковые признаки, что и позволяет им эволюционировать, сохраняя конкурентоспособность, т. е. не вытесняя друг друга.

Однако синхронность параллелизма наблюдается далеко не всегда. В ходе адаптивной радиации, постепенно приводящей к насыщению данной зоны потомками внедрившегося в нее вида (видов), выигрыш в конкуренции получит та группа, которая будет адаптироваться к новым условиям быстрее, чем ее сородичи. Иными словами, ускорение темпов адаптации и асинхронность эволюции родственных форм обеспечивают более быстро эволюционирующей группе возможность захвата новой зоны и вытеснения конкурентов. Мозаичность организации форм, имеющих черты параллелизмов, подчеркнута Э. И. Воробьевой (1977, 1980). Ускорение эволюции признаков, обеспечивающих адаптацию к новой зоне, ведет к усилению гетеробатмии и к снижению координированности организма быстро эволюционирующей группы. Однако обратной стороной дискоординации оказывается снижение приспособленности за счет снижения интегрированности (Шмальгаузен, 1969). Можно думать, что более быстрая адаптация к новым условиям перекрывает неблагоприятный эффект гетеробатмии, но группы, эволюционирующие в той же зоне более низкими темпами, далеко не всегда оказываются вытесненными их более быстро эволюционирующими сородичами. Отчасти это можно объяснить ненасыщенностью среды, а отчасти и несовершенством приспособленности быстро эволюционирующих форм.

Так или иначе, если более медленно эволюционирующая группа не вымерла в результате безуспешной конкуренции с быстро эволюционирующими сородичами или ее вымирание происходило настолько медленно, что его удастся проследить, как какой-то отрезок филогенеза, возможны два варианта: 1) более медленно эволюционирующая группа будет вытесняться в соседнюю зону, тогда обе группы будут дивергировать; 2) отставшая группа будет эволюционировать (хотя бы некоторое время) в той же зоне, приобретая адаптации, позволяющие ей выдержать конкуренцию. Первый случай — вытеснение в соседнюю зону — на материале будет выглядеть как продолжение адаптивной радиации: неопределенность датировок палеонтологического материала, затрудняющая их синхронизацию, и неполнота палеонтологических данных едва ли позволят четко установить время дивергенции, тем более что освоение двух соседних зон быстро сравняет ранг вытесненной и вытеснившего таксонов.

Второй случай и подразумевает асинхронный параллелизм, т. е. выработку у отставшей группы тех же (или сходных) адаптаций, что и у продвинутой группы. Действительно, выдержать кон-

курению отставшая группа может лишь в случае выработки адаптаций, не менее эффективных, чем у продвинутой. Для достаточно близкородственных групп в одной и той же зоне повышение функциональной эффективности (Гиляров, 1970б) тех или иных признаков означает глубочайший параллелизм.

При асинхронном параллелизме почему-то чаще обращают внимание на группу, раньше начавшую эволюционировать в данном направлении. Тогда охотно говорят о пророческих группах, или филогенетическом предвещании, не менее охотно привлекая для данного явления автогенетическое объяснение (Берг, 1977). На самом же деле картина обратная: конкуренция между обогнавшей и отставшими группами диктует выработку у отставшей группы адаптаций, таких же как у обогнавшей. При невозможности освоения отставшей группой соседней зоны (что часто также определяется конкуренцией) для нее это единственный способ избежать вымирания.

Так, наиболее полно черты тетраподности наблюдаются у рипидистий, обитавших на мелководье, т. е. в той же зоне, что и древнейшие амфибии. При этом «...у позднедевонских и раннекарбоновых остеолепиформов (синхронных древнейшим тетраподам. — А. С.) наблюдаются наиболее полные комплексы тетраподных признаков...» (Воробьева, 1977, с. 110).

При анализе времени возникновения у териодонтов свойственных млекопитающим признаков черепа (Татаринов, 1976) выясняется, что в ряду непосредственных предков млекопитающих раньше, чем у любых других форм, возникли следующие признаки: 1) верхние обонятельные раковины, 2) трехбугорчатые щечные зубы, 3) челюстное сочленение между зубной и чешуйчатой костями, 4) звукопроводящий аппарат среднего уха из трех косточек возник у млекопитающих, но не у синхронных им териодонтов, 5) расширение больших полушарий началось синхронно у предков млекопитающих и высших тероцефалов, 6) лишь мягкие, снабженные зачатками мускулатуры губы у бауриаморф и циногнат сформировались раньше, чем у прямых предков млекопитающих. Возникает представление, что предки млекопитающих все время обгоняли параллельные им группы териодонтов, что в конечном итоге и привело к вымиранию последних.

Альтернативный случай, когда более медленно эволюционирующая группа вытесняет обогнавшую ее, видимо, более редок, хотя известен со времен работ В. О. Ковалевского. Это случай так называемой инадаптивной эволюции, или ошибочного приспособления (Abel, 1929). Медленность темпов эволюции в том случае, если группа не вытеснена более быстро эволюционирующими сородичами, может дать ей в дальнейшем преимущество перед ними. При более медленной эволюции снижается мозаичность организации и возрастает ее координированность. В результате группа, эволюционировавшая более высокими темпами, оказывается инадаптивной, т. е. приспособленной хуже, чем группа, отставшая от нее по темпам адаптации в данной зоне.

Известным примером инадаптивной эволюции служит филогенез хищного зуба Carnivora по сравнению с Creodontia. У последних в качестве хищного зуба развивается последний коренной (m_2) или (m_3), зажатый между углом челюсти и всем остальным зубным рядом. Такое расположение не позволяло зубу увеличиваться в размерах, так как разрастанию его назад препятствовала ветвь нижней челюсти, а вперед он не мог увеличиваться, так как такое разрастание увеличивало бы плечо рычага челюстных мышц и снижало бы эффективность кусания. У настоящих хищных в хищный зуб преобразовались первый коренной нижней челюсти и последний предкоренной верхней. Они могли разрастаться за счет редукции задних зубов, что приводило к уменьшению плеча рычага жевательной мускулатуры. По-видимому, более эффективный челюстной аппарат хищных способствовал вытеснению ими креодонтов.

Инадаптивную эволюцию как причину частичного или полного вытеснения таксонов, вставших на тот или иной путь филогенеза, родственными группами, более медленно эволюционировавшими в том же направлении, можно предполагать во многих случаях. Так, по-видимому, происходила смена костных ганоидов костистыми рыбами, обладавшими более совершенными аппаратами локомоции и захватывания пищи; вытеснение сумчатых плацентарными млекопитающими. Одним словом, при достаточно широкой трактовке представление об инадаптивной эволюции расширяется до дарвиновского вытеснения более примитивных предков прогрессивными потомками. Провести такое расширение понятия инадаптивной эволюции позволяет представление о том, что дочерний таксон (потомки) берет свое начало от основания веера адаптивной радиации исходного таксона (предков).

На основе сказанного выявляется неправомотность выделения эволюции «переходных групп» (Татаринов, 1976; Воробьева, 1980) как специфического типа филогенеза. Любая группа, давшая начало какому-либо дочернему таксону, оказывается переходной, и все исследования филогенеза оказываются исследованиями переходных групп.

Существование асинхронных параллелизмов заставляет обсудить причины их возникновения, т. е. попытаться объяснить, почему у двух (или большего числа) групп, эволюционирующих в соседних зонах и конкурирующих между собой, сходные адаптации могут формироваться неодновременно. Казалось бы, сама конкуренция между такими таксонами должна способствовать более или менее одновременному формированию у них сходных адаптаций, обеспечивающих конкурентоспособность каждого из этих таксонов.

Видимо, возможны две ситуации, приводящие к асинхронности в параллельной эволюции. Во-первых, более молодая группа, занимающая часть адаптивной зоны предков и обладающая новыми адаптациями, будет, как показано выше, определять через конкуренцию выработку сходных адаптаций у более древней группы. Таковы, видимо, отношения между ранними четвероногими и кис-

теперыми. Однако сходная ситуация может возникать и в случае адаптивной радиации таксона в новой для него зоне. При освоении дочерними систематическими группами субзон будет происходить их адаптация к более или менее различным условиям среды. Это приведет к усилению гетеробатмии, которая в группах, осваивающих разные субзоны, будет выражена по-разному. Продвинутые признаки, обеспечивающие адаптацию к своеобразию субзон, будут различными, соответственно различными будут и более медленно эволюционирующие признаки. В результате возникает явление, получившее название «перекреста специализации» (Тахтаджян, 1966; Шмальгаузен, 1969), которое, быть может, правильное было бы назвать перекрестом адаптаций. Это различие в темпах эволюции признаков таксонов, но не самих таксонов, почти автоматически приведет к асинхронному параллелизму при усилении конкуренции этих таксонов в период их параллельной эволюции.

2.5.4.

МОНОФИЛИЯ И ПОЛИФИЛИЯ В ПРОИСХОЖДЕНИИ ТАКСОНОВ НАДВИДОВОГО РАНГА

Проблема монофилии и полифилии в происхождении надвидовых таксонов — одна из наиболее diskutированных проблем теории филогенеза. Вызваны эти дискуссии тем, что точное выяснение происхождения крупных таксонов всегда затруднено, а широкое распространение параллелизмов при ограниченности числа пригодных для анализа признаков часто не допускает однозначного толкования выявляемых филогенетических связей. Это порождает возможность как полифилетической, так и монофилетической интерпретации соотношений анцестральных и дочерних систематических групп.

Монофилия, в строгом значении этого термина, подразумевает, что весь дочерний таксон независимо от его ранга и объема возник от одного исходного вида. И. И. Шмальгаузен (1969) специально подчеркивал, что в качестве исходного следует рассматривать именно вид, а не особь или пару особей. Это требование вытекает из представлений о популяции как элементарной единице эволюционного процесса. Оно породило представление, что вид — родоначальник таксона должен входить в состав этого, дочернего, таксона (Очев, 1966 и др.). Такой подход позволяет рассматривать всю дивергенцию дочернего таксона как результат преобразования организации потомков этого вида, а сам таксон считать естественным (Расницын, 1969; Татаринов, 1976; Wagner, 1968).

Под полифилией обычно понимают возникновение исходного таксона от нескольких или многих исходных систематических групп. Признание полифилии в качестве единственного пути эволюции приводит к представлению об уменьшении разнообразия жизни в ходе эволюции (Татаринов, 1976). Действительно, если каждый

таксон возникает более чем от одного исходного, то со временем число таксонов любого ранга уменьшается. Такой подход подразумевает, что эволюция идет только путем конвергенции. Уменьшение разнообразия жизни будет происходить и в том случае, если считать, что число систематических групп анцестрального таксона равно числу групп дочернего таксона. Эта точка зрения, соответствующая теории ортогенеза, в сочетании с вымиранием таксонов, происходившим на протяжении всей истории биосферы, также предполагает оскудение жизни по мере ее эволюции. По сути дела, обе теории финалистичны. Обе они, подразумевая отрицание дивергенции, представляют в настоящее время лишь исторический интерес, хотя А. Н. Северцов (1939) и считал, что лишь две крайние точки зрения — ортогенез и строгая монофилия — не содержат внутренних противоречий и имеют право на существование. Согласно его рассуждениям, признание монофилии в происхождении одного таксона означает невозможность отрицания такого же происхождения любого другого таксона. Поскольку дивергенция доказана, а ортогенез с позиций дарвинизма неверен, справедлива теория монофилии. Нетрудно заметить, что приведенное рассуждение А. Н. Северцова отражает существовавшую в то время крайнюю недостаточность конкретных данных о филогенезе надвидовых таксонов. С накоплением таких данных этот подход утратил актуальность.

Современные сторонники теории полифилии не отрицают дивергенцию как явление. Вопрос ставится в другой плоскости: могут ли два или большее число независимых видов пересечь демаркационную линию, разграничивающую исходный и дочерний таксоны. Обсуждение этой проблемы наряду с обсуждением теории полифилии собственно и теории строгой монофилии привело к разработке компромиссного подхода: теории широкой монофилии (Simpson, 1959, 1961).

Примером собственно полифилетических представлений могут служить взгляды Е. Стеншио (Stensiö, 1963) на филогенез круглоротых: миноги возникли от *Pteraspides* — подотряда *Ostracodermi*, а миксины от *Cephalaspides* — другого надотряда того же класса. Не менее известна теория полифилетического происхождения наземных позвоночных Э. Ярвика (Jarvik, 1952—1972). Согласно этой теории лепоспондильные стегоцефалы и их потомки — хвостатые амфибии — возникли от одной группы кистеперых рыб — *Rogolepiformes*, тогда как рахитомные стегоцефалы, бесхвостые амфибии, рептилии и млекопитающие появились независимо друг от друга от другой группы кистеперых рыб — *Osteolepiformes* (Jarvik, 1967). Лишь птицы, согласно этой теории, произошли от примитивных рептилий, а не непосредственно от кистеперых рыб. В то же время сами *Osteolepiformes* и *Rogolepiformes* дивергировали от общего предка.

Компромиссная концепция широкой монофилии, развитая Дж. Симпсоном (Simpson, 1959, 1961) и поддержанная в отечественной литературе Н. В. Тимофеевым-Ресовским, Н. Н. Воронцо-

вым и А. В. Яблоковым (1969), сводится к утверждению, что таксон следует считать монофилетическим в том случае, если его ранг выше или равен рангу анцестрального таксона независимо от числа реальных филогенетических связей между обеими группами. Блестящая критика этой концепции дана Л. П. Татариновым (1976). Действительно, в зависимости от ранга исходного и дочернего таксонов один и тот же тип филогенеза можно, пользуясь подходом Дж. Симпсона, представить и как монофилию и как полифилию. Так, с позиций концепции широкой монофилии изложенные взгляды Э. Ярвика на происхождение наземных позвоночных при рассмотрении Tetrapoda в целом (надкласс) представляются монофилией, но по отношению к амфибиям (класс) — первой группе наземных позвоночных — полифилией. Мало того, поскольку в разных системах ранг даже хорошо очерченных групп варьируется, меняя этот ранг, несложно, в рамках концепции Дж. Симпсона, любую филогенетическую схему представить и как монофилетическую и как полифилетическую. Так, при рассмотрении Osteopiformes и Porolepiformes в качестве отрядов подкласса Rhipidistia (Воробьева, Обручев, 1964) возникновение от них класса амфибий, с позиций Дж. Симпсона, выглядит как монофилия, но при рассмотрении этих же групп в ранге классов надкласса кистеперых рыб (Stensiö, 1963) происхождение класса амфибий должно быть признано полифилетическим.

Таким образом, концепция широкой монофилии, или, по терминологии Г. Смита (Smith, 1967), макромонафилии, не позволяет объективно интерпретировать филогенетические связи таксонов. Л. П. Татаринов (1976) настаивал на строгой интерпретации палеонтологических данных. Когда палеонтологический материал достаточно полон для того, чтобы обсуждать происхождение больших таксонов на уровне родов или семейств, обычно выявляются две или больше систематические группы исходного таксона, каждая из которых с успехом может считаться анцестральной для всего дочернего таксона, причем ни для одной из этих групп не удастся доказать, что именно она представляет собой истинную предковую группировку. В признании более или менее одновременного пересечения границы между исходным и дочерним таксонами несколькими морфологически близкими группами и состоит суть концепции Татаринова.

Например, в настоящее время известно около 30 видов высших териодонтов, «почти достигших млекопитающего уровня организации» (Татаринов, 1976, с. 207). В то же время ряд видов примитивных мезозойских млекопитающих еще не имели полного набора диагностических признаков этого класса, в частности, у них сохранились постдентальные кости нижней челюсти. Л. П. Татаринов считает невероятным, чтобы границу между териодонтами и млекопитающими пересек лишь один единственный из нескольких десятков готовых к такому переходу видов. Кроме того, этот же автор совершенно справедливо отметил, что строгая монофилия ни в одном случае не доказана на конкретном материале.

Из сказанного следует, что выбор между широкой полифилией и ограниченной полифилией, с одной стороны, и ограниченной полифилией и строгой монофилией, с другой, возможен только на основе построения теоретических моделей. Фактических данных для решения этого вопроса, как и в 30-х гг., когда А. Н. Северцов обсуждал эту проблему, все еще недостаточно.

Признание полифилии в сочетании с признанием дивергенции приводит к признанию возможности полного слияния прежде самостоятельных таксонов и к расширению концепции сетчатого родства (Шмальгаузен, 1969) на надвидовые таксоны. Возникший на основе полифилии таксон в процессе освоения занятой им адаптивной зоны должен испытывать дивергенцию (адаптивную радиацию). В ходе адаптивной радиации нарастает число дочерних систематических групп, которые в разных сочетаниях станут родоначальниками следующего «поколения» полифилетических таксонов. Иными словами, сочетание дивергенции и полифилии дает картину сетчатой эволюции в том виде, как ее нарисовал Т. Добжанский (Dobzhansky, 1951), для взаимодействия эволюционирующих популяций внутри вида. Такая интерпретация полифилии избавляет от признания ортогенеза и (или) уменьшения числа видов в ходе эволюции, но оставляет открытым вопрос о возможности слияния воедино, вплоть до полной неразличимости, нескольких исходных таксономических групп.

Экстраполяции концепции сетчатой эволюции довидового уровня включительно сделана И. С. Даревским (1974). Она основана на случаях гибридного видообразования, показанного для скальных ящериц (Даревский, 1974), для ряда костистых рыб (Васильев, 1985) и для ряда аллополиплоидов у растений. Однако гибридогенное видообразование едва ли можно интерпретировать как сетчатую эволюцию. Если два близких вида, геномы которых еще не утратили совместимости, при снятии пространственных или биотопических изоляционных барьеров, через партеногенез или без него могут на основе гибридизации дать начало новому, третьему виду, адаптированному к нарушенным биогеоценозам, то гибридогенез этого дочернего вида с каким-либо другим видом, имеющим гибридогенное происхождение, — событие практически невероятное: Отбор на изоляцию будет действовать тем интенсивнее, чем сильнее гибридизация. Репродуктивная изоляция — один из основных критериев вида — и межвидовая конкуренция будут препятствовать сетчатой эволюции на видовом уровне. Именно поэтому гибридогенное видообразование — относительно редкий случай, исключение, которое подтверждает правило: видообразование идет через внутривидовую дифференциацию и обособление подвидов.

Гибридизация, т. е. слияние в единую популяцию представителей систематических групп надвидового ранга, с позиций генетики невероятна. По мере дивергенции генетическая обособленность, а отсюда и несовместимость геномов дивергирующих групп нарастают, и уже на уровне хорошо обособившихся видов одного рода

даже искусственное скрещивание (если оно и удастся) часто приводит к понижению жизнеспособности или к снижению плодовитости потомства. Поэтому невозможно представить себе сетчатую эволюцию, а тем самым и истинную полифилию, т. е. возникновение единого в генетическом смысле таксона на основе нескольких анцестральных групп. Однако поскольку при исследовании филогенеза о родстве судят по сходству, то полифилия может быть интерпретирована как возникновение от нескольких исходных форм такого таксона, который не обладал бы генетическим и филогенетическим единством, но на основе всех доступных методов сравнительного исследования представлялся бы единым. При такой интерпретации вопрос о полифилии и монофилии из плоскости теории филогенеза переходит в плоскость теории систематики.

Действительно, при условии доказательства возможности происхождения надвидового таксона от двух или нескольких исходных групп независимо от степени близости этих групп в отсутствие возможности доказательства обратного возникает вопрос уже не о филогенетических связях дочернего таксона, а о том, какие выводы должен сделать систематик при установлении полифилии. Таким образом, проблема полифилии и монофилии в происхождении надвидовых таксонов сводится к решению следующих вопросов:

1. Могут ли два или большее число таксономических групп независимо друг от друга начать осваивать новую адаптивную зону?

2. Возможна ли ситуация, в которой потомки этих таксономических групп будут настолько сходны между собой, чтобы на основе всех доступных методов сравнительного исследования можно было бы считать их единой таксономической группой?

3. К каким выводам должен прийти систематик при установлении факта полифилетического происхождения таксона?

Прежде чем перейти к обсуждению этих вопросов, а их решение может быть основано лишь на построении теоретической модели, использующей сведения о микроэволюции, следует еще раз обсудить вопрос о том, какую группу считать родоначальницей таксона. Если вслед за В. Г. Очевым (1966) признать в качестве таковой вид, входящий в состав дочерней группы, т. е. уже освоивший новую адаптивную зону, то теряется смысл установления филогенетического родства исходной и дочерней групп. Даже при гибридогенном видообразовании сначала возникает гибридная популяция, а затем подчас очень сложными путями (Васильев, 1985; Даревский, 1974) на ее основе — новый вид. Если мы будем считать эту популяцию анцестральной, то гибридогенное видообразование нельзя считать полифилетическим: вид возникает из единой популяции. Однако при таком подходе утрачивается и представление о происхождении этого вида от видов-предков. На практике при обсуждении полифилии или монофилии и видов и таксонов надвидового ранга, как и в любых случаях установления фило-

генетического родства, в качестве предков рассматривают формы, принадлежащие к исходному таксону: для тетрапод — это кистеперые рыбы, для млекопитающих — териодонты и т. д. Иными словами, предложение В. Г. Очева (1966) неприемлемо.

При обсуждении проблемы монофилии и полифилии необходимо исследовать родственные связи между двумя таксонами, а не внутри одного из них. На практике это выражается в сравнении групп: если сходство между таксономическими группами, составляющими дочерний таксон, выше, чем между каждой из этих групп и сравниваемой с ней группой анцестрального таксона, можно говорить о полифилии. Если же сходство между группами дочернего таксона выражено слабее, а сходство между собой систематических групп исходного таксона выше, можно думать о монофилии. Третий случай, когда по исследуемым признакам сходство дочерних таксонов равно сходству между анцестральными таксонами, т. е. случай параллелизма, по сути дела, и является основой представлений об ограниченной полифилии (ср. Татаринов, 1976), тогда как принцип строгой монофилии приложим к ним с трудом (Татаринов, 1977).

При рассмотрении возможностей освоения новой адаптивной зоны двумя или большим числом систематических групп исходного таксона, занимающего соседнюю адаптивную зону, необходимо учитывать следующие параметры: степень таксономической и экологической близости этих групп, синхронность или асинхронность освоения ими новой зоны и территорию, на которой происходит этот процесс.

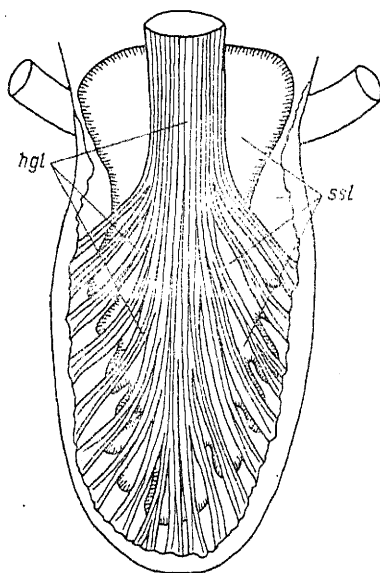
Если осваивающие новую зону группировки достаточно различны, т. е. далеки друг от друга по систематическому положению, то вопрос о полифилии или монофилии дочерних таксонов, по всей вероятности, не возникает. Различная организация предков будет определять и разные пути адаптации в новой зоне. Так, пути приспособления к вторичноводному образу жизни у представителей отряда *Anura* — *Pipidae* и представителей отряда *Urodela* — *Proteidae* части *Ambystomidae*, *Amphiumidae*, *Cryptobranchidae* и др. совершенно различны. У *Urodela* это приспособление всегда происходит посредством более или менее глубокой неотении, тогда как у *Anura* метаморфоз сохраняется и сохраняются свойственные этим отрядам различия организации, отчасти они даже усиливаются.

На уровне семейств и подотрядов организационные различия менее резко выражены, и пути адаптации к сходным условиям среды более близки. Так, приспособления к удлинению языка при выбрасывании, т. е. к дистантному захватыванию пищи у *Bufo*nidae (подотряда *Procoela*) и *Ranidae* (подотряд *Diplasiococla*), происходят по-разному. У *Bufo*nidae прогрессивно развиваются *sinus sublingualis* и тело языка (см. рис. 23, 24, 25), а у *Ranidae* — дивертикулы этой полости и рога языка (см. рис. 15, 26, 28) (Северцов, 1974). Различно формируется и взаимодействие мышцы — протроктора языка (*m. genioglossus*) с *s. sublingualis*. И у *Bufo*-

nidae и у Ranidae эта мышца дифференцируется на мощную pars basalis, обеспечивающую напряжение и приподнимание прикрепленной к симфизу нижней челюсти проксимальной части языка и расходящуюся множеством пучков pars dorsalis, которая, опираясь на напряженную s. sublingualis, распрямляется и выбрасывает язык (см. рис. 16, 18, 23—28). У Bufonidae, кроме того, возникает еще одна порция — pars lateralis, подтягивающая основа-

Рис. 23. Язык *Bufo bufo* с вентральной стороны

Строение m. hyoglossus (hgl) и лимфатической полости sinus sublingualis (ssl), инъецированной по Тейхману. Видно, что рога языка не выражены, а единая лимфатическая полость с короткими и широкими дивертикулами занимает практически всю площадь тела языка



ние языка к симфизу нижней челюсти (см. рис. 24). Однако формирование pars basalis у Ranidae и Bufonidae происходило независимо. Разными оказались морфология m. genioglossus и s. sublingualis и механизм их действия. У лягушек волокна базальной порции прикрепляются на дорсальной (передней) стенке лимфатической полости (см. рис. 16, 27). Ее сокращение растягивает эту лимфатическую полость и приводит к всасыванию в нее дополнительного объема лимфы из s. basihyoideus (см. рис. 16, 28). Повышение давления в s. sublingualis, обуславливающее ригидность языка и приводящее к его распрямлению под действием дорсальной порции m. genioglossus, создается исключительно сокращением мышц дна ротоглоточной полости (см. рис. 18), оказывающих давление на вентральную стенку s. sublingualis. У жаб волокна базальной порции прикрепляются к спинке языка, и ее сокращение сжимает s. sublingualis, дополняя действие мышц дна ротоглоточной полости. Дополнительное количество лимфы в полость не всасывается, а действие на нее pars dorsalis m. genioglossus диаметрально противоположно наблюдаемому у Ranidae.

Таким образом, у жаб и у лягушек сходная дифференциация мышц приводит к одинаковому результату — совершенствованию выбрасывания языка. Однако механизм действия мышц у обоих семейств различен, и один из другого не выводится. Даже если бы не было известно, что у Hylidae, форм не менее сухопутных и не менее продвинутых, чем два обсуждаемых семейства, дифференциация m. genioglossus на порции отсутствует, сами описанные различия позволили бы считать эволюцию языка Ranidae и

Bufo nidae параллелизмом и возникновение этой структуры диффетическим.

Аналогично интенсификация дыхательных движений подъязычного аппарата приводит к разным, хотя и сходным, способам совершенствования его движений. Аспирация — втягивание воздуха в ротоглоточную полость достигается у Anura посредством поворота подъязычного аппарата передним краем вниз. Это движение

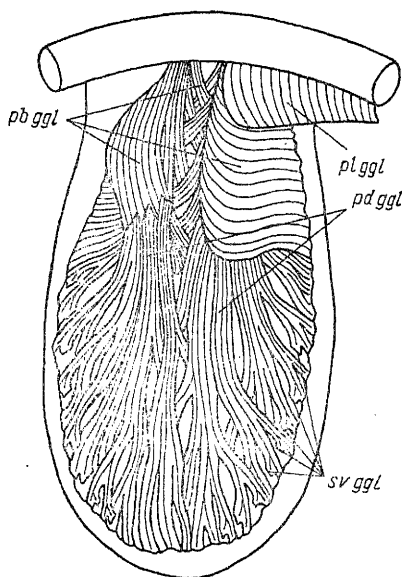


Рис. 24. Строение m. genioglossus у *Bufo bufo*

pb ggl — pars basalis m. genioglossus — напрягает и приподнимает основание языка, одновременно надавливая на основание s. sublingualis и повышая в ней давление лимфатической жидкости. *pd ggl* — pars dorsalis m. genioglossus. Пучки этой порции огибают напряженную лимфатическую полость, как канаты шкив блока и, сокращаясь, выпрямляют язык, поворачивают его концом вперед и выбрасывают. *sv ggl* — вентральный слой m. genioglossus (волокна обрезаны, полностью изображен на рис. 25). Этот слой, сжимая язык в поперечном направлении, проталкивает лимфатическую жидкость в s. sublingualis в свободный конец языка, обуславливая тем самым его удлинение. *pl ggl* — pars lateralis m. genioglossus, напрягая дно ротоглоточной полости смещает основание языка вперед к симфизу нижней челюсти, способствуя его выбрасыванию

происходит под действием m. sternohyoideus, оттягивающего подъязычный аппарат назад, и m.m. petrohyoidei, удерживающих на месте загнутые вверх задние рога подъязычного скелета (рис. 29). Однако поскольку указанные мышцы друг другу не параллельны, при их сокращении возникает сила, смещающая подъязычный аппарат дорсально, т. е. снижающая эффективность аспирации. Поэтому у более продвинутых семейств вырабатываются адаптации, предотвращающие это смещение. Последнее достигается путем приближения к параллельному расположению m. petrohyoideus III и m. sternohyoideus и возникновению механизма, фиксирующего ось вращения подъязычного аппарата. Первый эффект достигается посредством более дорсального расположения дистальных концов задних рогов, а следовательно, и места прикрепления m. petrohyoideus III. Однако у трех наиболее сухолуных из изученных семейств Anura — Hylidae, Ranidae, Bufonidae это происходит по-разному. У Hylidae задние рога удлиняются без изменения угла их наклона относительно гиоидной пластинки. У Ranidae и Bufonidae расположение задних рогов становится почти вертикальным,

но у *Ranidae* это происходит за счет изгиба вверх заднего края пластинки, а у *Bufo* — самих рогов (см. рис. 29).

Фиксация оси вращения подъязычного аппарата достигается благодаря тому, что дорсальная сторона волокон *m. sternohyoideus* отщепляется от переднего края этой мышцы и прикрепляется у основания задних рогов, на уровне прикрепления *m. petrohyoideus* I. У *Rana*, но не у *Hyla* и *Bufo* эти волокна оформляются в самостоя-

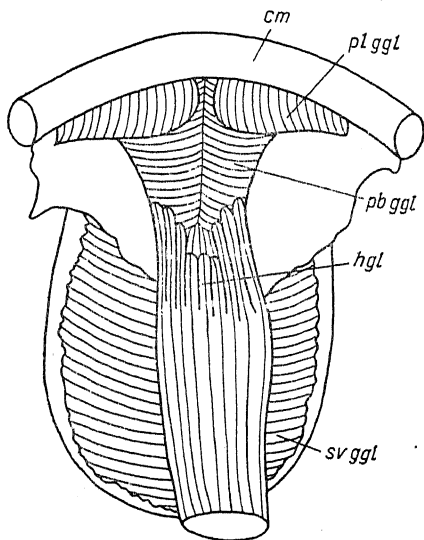


Рис. 25. Язык *Bufo bufo* с вентральной стороны: *cm* — нижняя челюсть. Обозначения, как на рис. 23 и 24. Видно расположение вентрального поперечного слоя *m. genioglossus* (*sv ggl*)

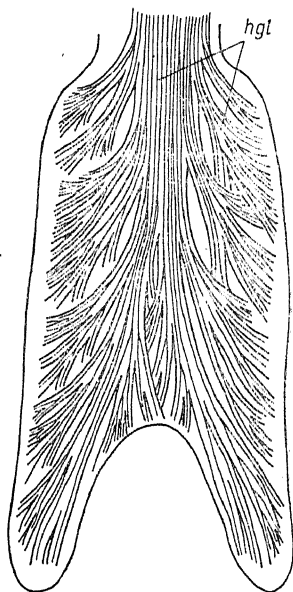


Рис. 26. Язык *Rana temporaria* с вентральной стороны
Строение *m. hyoglossus* (*hgl*). Видно расположение рогов языка. Поперечный слой *m. genioglossus* удален

тельную головку. В то же время *m. petrohyoideus* II у *Rana* и *Hyla* становится слабее, а у *Bufo* исчезает. В результате *m. petrohyoideus* III и вентральная часть *m. sternohyoideus* создают момент вращения подъязычного аппарата, а прикрепляющиеся друг против друга *m. petrohyoideus* I и дорсальные волокна *m. sternohyoideus* фиксируют ось вращения (см. рис. 29).

Нетрудно заметить, что, как и при совершенствовании высасывания языка, один и тот же результат — повышение эффективности аспирации — достигается несколькими путями, что обусловлено не различиями направлений адаптации — это направление едино, а разной конструктивной основой, на которой параллельно

формировался одинаковый результат. Иными словами, на уровне семейств отличить полифилию, доказав дивергенцию, при достаточной изученности материала не составляет особого труда. Естественно, на палеонтологическом материале, тем более фрагментарном и не допускающем функционального анализа, это сделать труднее. Однако, видимо, в любом случае своеобразие путей морфологических преобразований будет однозначно указывать на самостоятельность филогенеза групп. Даже на уровне таксонов

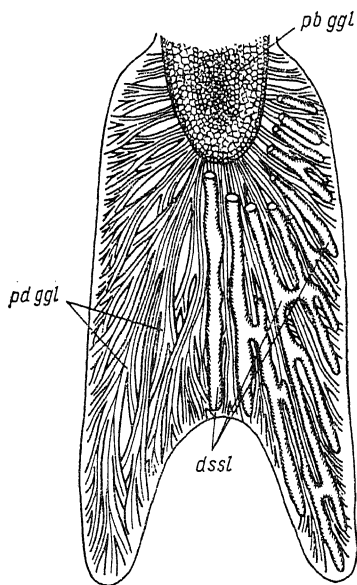


Рис. 27. Язык *Rana temporaria* с вентральной стороны

Поперечный слой *m. genioglossus* и *m. hyoglossus* удалены. Видно расположение инъецированных по Тейхману дивертикулов *s. sublingualis* (*dssl*), пронизывающих толщу языка и его рогов между пучками дорсальной порции *m. genioglossus* (*pdggl*) и пучками *p. hyoglossus*, изображенным на рис. 26. Волокна базальной порции *m. genioglossus* (*pbggl*) оканчиваются на передней стенке *sinus sublingualis* (см. рис. 28). Их сокращение приводит к приподниманию базальной части языка и расширению лимфатической полости, в которую всасывается лимфа из *s. basihyoideus* (рис. 18, 28). Увеличение объема лимфы при давлении на нее основания мышц дна ротоглоточной полости приводит к повышению давления в *s. sublingualis*. Тем самым создается опора для дорсальной порции *m. genioglossus*, распрямляющей язык, как у *Bufo bufo*. Пучки дорсальной порции опираются на лимфатическую полость, как на шкив блока, и поворачивают дистальную часть языка, распрямляя

его. Одновременно вентральный поперечный слой *m. genioglossus* сжимает язык в поперечном направлении, проталкивая лимфу по дивертикулам в его дистальную часть, что приводит к удлинению языка и его рогов

относительно низкого ранга можно судить о том, возникло ли сходство полифилетически или является наследством от общих предков. Вышеприведенные примеры показывают, что к одним и тем же условиям среды могут приспособиться (более или менее одновременно) виды, принадлежащие к разным таксонам надвидового ранга.

Вместе с тем несомненно, что по мере понижения таксономического ранга групп, эволюционирующих в одном направлении, понижается и возможность различения путей их адаптации к новым условиям среды. Иными словами, тенденции к монофилетической интерпретации происхождения надвидовых таксонов, даже если эта интерпретация не верна, подтверждается на рецентном материале. В противовес такому подходу можно выдвинуть дарвиновское представление о том, что чем ближе между собой формы,

осваивающие одну и ту же среду обитания или сходные среды, тем интенсивнее между ними конкуренция. Конкуренция в свою очередь будет приводить к дивергенции этих групп, определяя увеличение различий между ними. Подобный процесс должен происходить, однако, при более или менее высокой насыщенности адаптивной зоны, в которую происходит вселение, и при симпатрическом ее освоении. При асинхронном освоении новой зоны может возникнуть ситуация асинхронного параллелизма, и группа, начавшая адаптироваться в новой зоне, либо «не пустит» другую группу в эту зону, либо, напротив, группа начавшая адаптироваться позже, вытеснит более ранних вселенцев. В обоих случаях вопрос о полифилии или монофилии не возникает, так как из двух групп остается и даст веер радиации в новой зоне лишь одна.

Вероятность полифилии увеличивается, если предположить более или менее одновременное вселение в новую зону относительно близких групп, происходящее на разных территориях. Тот же эффект будет наблюдаться при синхронном и симпатрическом освоении разными таксонами субзон одной адаптивной зоны. Такая ситуация, отраженная в вышеприведенном примере с совершенствованием механизма дыхания *Ranidae*, *Hylidae* и *Bufo*idae, по-видимому, достаточно распространена: разные, но близкие по происхождению, а потому сходные группы будут осваивать сходные условия среды несколькими разными путями, не конкурируя или слабо конкурируя между собой. Конкуренция будет возрастать лишь в процессе дивергенции их потомков уже в новой зоне. Различия исходной организации дают возможность каждой из группировок адаптироваться в новых условиях, не встречая конкуренции со стороны экологически близких вселенцев. Затем, уже по мере адаптивной радиации каждой из групп в новой зоне и их расселения, эти дочерние группы будут взаимодействовать между собой, расходясь по разным подзонам или вытесняя друг друга, но обе группы будут сосуществовать в новой и общей для них зоне. Наиболее ярким примером является сосуществование *Reptilia* и *Parareptilia* (Ивахненко, 1983; Михайлов, 1988). Подобный процесс возможен лишь при ненасыщенности зон, но эта ненасыщенность,

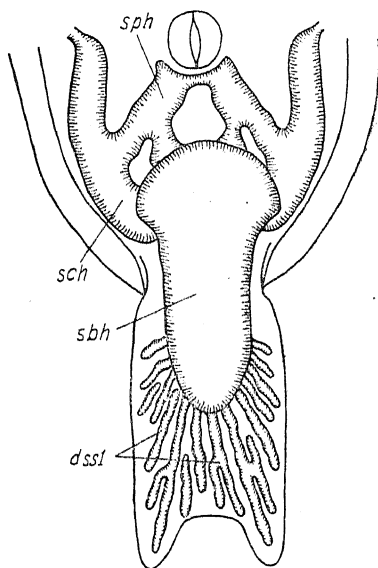


Рис. 28. Поверхностные лимфатические полости дна ротоглоточной полости *Rana temporaria*. Видно расположение инъецированных по Тейхману дивертикулов *s. sublingualis* (*dssl*), сама полость полностью закрыта *s. basihyoideus* (*sbh*). *Sch* — *s. ceratohyoideus*, *sph* — *sinus parathyroideus*

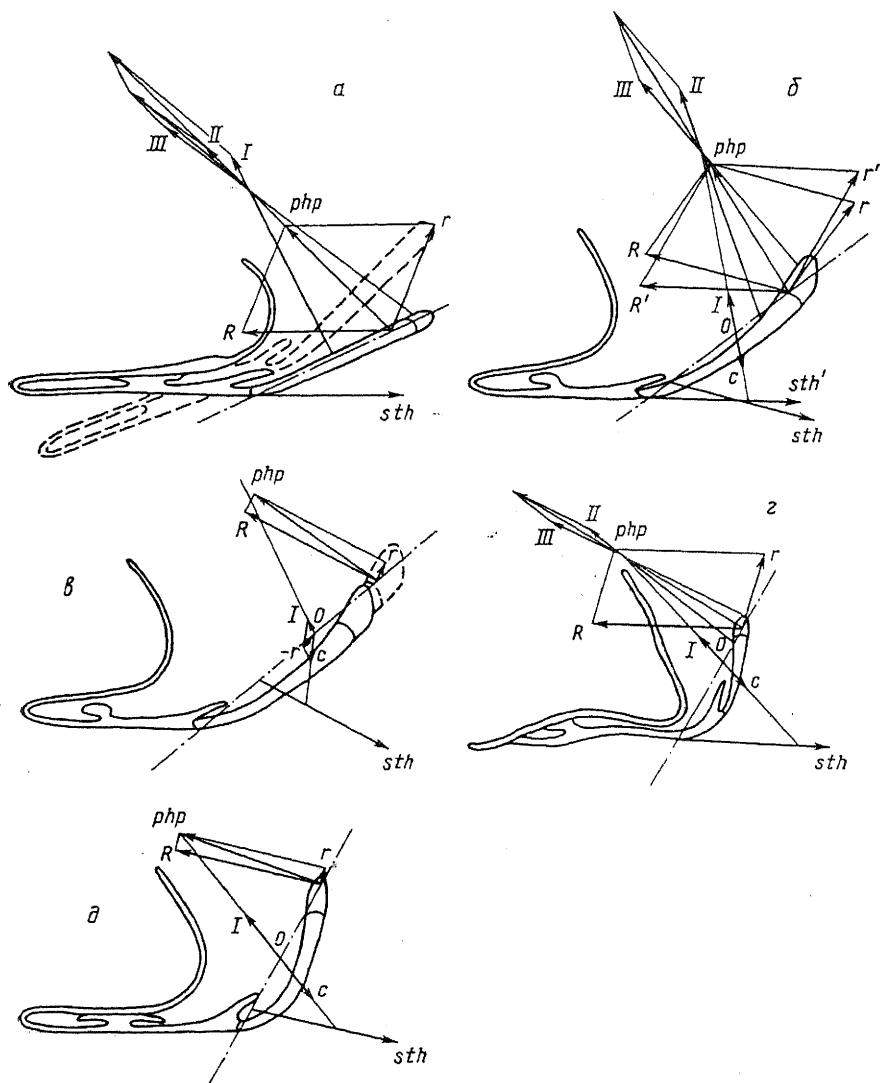


Рис. 29. Биомеханика опускания дна ротоглоточной полости Анура при аспирации

Подъязычный скелет (вид сбоку) и векторы участвующих в движении мышц у *Bombina bombina* (а), *Hyla arborea* (б, в), *Rana temporaria* (г) и *Bufo calamita* (д):

sth — вектор *m. sternohyoideus*, ему противодействует вектор R , возникающий при разложении равнодействующей (php) *m. m. petrohyoidei posteriores* (I, II, III). Антипараллельные векторы sth и R обуславливают поворот подъязычного аппарата передним концом вниз (пунктир). Второй составляющей php является вектор r , снижающий эффективность аспирации: этот вектор приподнимает подъязычный аппарат, уменьшая тем самым амплитуду опускания дна ротоглоточной полости. При разрастании места прикрепления *m. sternohyoideus* назад

видимо, должна быть характерным свойством любых вновь осваиваемых сред обитания. А. П. Расницын (1987) подчеркнул, что увеличение таксономического разнообразия связано с ослаблением конкуренции. Примером сосуществования разных по происхождению, но близких форм на одной территории может служить формирование фаун муравьев пустынь (Длусский, 1981). На каждом континенте пустынные фауны муравьев формировались из местных элементов, причем при освоении разных трофических ниш конвергентно возникал в разных группах (подсемействах и трибах) характерный облик тех или иных экологических форм.

Так, карпофаги представлены на разных континентах следующими формами

Неоарктика:	Myrmicinae: <i>Pogonomyrmex</i> Pheidolini: <i>Veromessor</i> , <i>Novomessor</i> Solenopsidini: <i>Solenopsis</i>
Неотропика:	Myrmicinae: <i>Pogonomyrmex</i> Pheidolini: <i>Pheidole</i> , <i>Elasmopheidole</i> Solenopsidini: <i>Solenopsis</i>
Палеарктика:	Pheidolini: <i>Messor</i> , <i>Pheidole</i> , <i>Oxyopomyrmex</i> Monomoriini: <i>Monomorium</i> Tetramoriini: <i>Tetramorium</i>
Афротропика:	Monomoriini: <i>Monomorium</i> Tetramoriini: <i>Tetramorium</i>
Австралия:	Monomoriini: <i>Chelaner</i> Tetramoriini: <i>Tetramorium</i> Pheidolini: <i>Pheidole</i>

Для этих форм характерны черты конвергентного сходства: мощные тупые жвалы, связанное с развитием жевательных мышц развитие затылочных углов головы; наличие псаммофора; вариабельность рабочей касты, часто доходящая до четкого диморфизма. Аналогичная система видов приведена для жизненных

и вверх по заднему рогу (рис. б) направление вектора этой мышцы меняется ($sth' - sth$), что приводит к уменьшению вектора r ($r' - r$). При более дорсальном расположении точки приложения php (рис. в) вектор r также уменьшается. Изменение точки приложения sth относительно точки приложения может достигаться либо за счет удлинения задних рогов, как у *Hyla*, либо за счет уменьшения угла их наклона относительно гипобранхиальной пластинки, как у *Rana* и *Bufo*. Обращает внимание, что более вертикальное положение задних рогов достигается у *Rana* изгибом гипобранхиальной пластинки, а у *Bufo* — самих рогов. По мере дорсального смещения вызывающий его вектор r быстро уменьшается (сравни б и в). Одновременно возникает и увеличивается противодействующий дорсальному смещению вектор g . Этот вектор, свойственный высшим Анига, обусловлен тем, что дорсальная часть *m. sternohyoideus* прикрепляется на заднем роге подъязычного скелета на одном уровне с *m. retrohyoideus post I*. При сокращении этих мышц (векторы s и l) возникает фиксированная ось вращения (O) подъязычного аппарата. Изменение положения этой оси под действием r и приводит к возникновению — g , предотвращающего дорсальное смещение и повышающего эффективность аспирации

форм дневных зоонекрофагов и ночных зоофагов. Перечисленные роды карпофагов имеют различную распространенность. При анализе распространения видов Г. М. Длусский показал, что во всех пустынях фауна коадаптивных комплексов, включающая все три типа жизненных форм, складывалась автохтонно из местных семиаридных ценофобных видов, но затем в нее включались мигранты из других аридных зон, что приводило к усложнению комплексов. Иными словами, происходило смешение фаун, возникших более или менее синхронно, но аллопатрично. Таким образом, обсуждая первый из сформулированных выше вариантов, не удастся выявить какие-либо запреты эколого-эволюционного характера, которые не позволяли бы считать возможным освоение новой адаптивной зоны двумя или несколькими более или менее близкими формами. Напротив, в литературе, касающейся рецентных форм, не удалось обнаружить указаний, подтверждающих строгую монофилию.

Отвечая на второй вопрос, необходимо подчеркнуть, что во всех приведенных примерах не возникает вопроса о таксономической принадлежности упомянутых форм. Даже в случае пустынных карпофагов подсемейства *Mugilacinae* никому не приходит в голову считать всех представителей этой эколого-морфологической группы единым таксоном. Видимо, подобные мнения могут возникать лишь в тех случаях, когда материал беден, а период освоения новой адаптивной зоны отдален во времени, как это часто бывает в палеонтологии. При неполноте материала возможны два альтернативных варианта: либо потомки групп будут восприниматься исследователем как единый таксон, и он будет настаивать на монофилетическом его происхождении; либо будут получены данные, позволяющие установить филогенетические связи компонентов этой группы с различными, параллельно эволюционирующими предками. В обоих случаях возникает, как отмечено выше, таксономическая, но не филогенетическая проблема, сформулированная в третьем вопросе.

В рамках дарвинистического подхода естественная система — это система «по происхождению», основанная на строгом соблюдении принципа генеалогического родства. Иными словами, требование строгой монофилии, согласно которому весь дочерний таксон берет начало от одного исходного вида, — это требование не теории филогенеза, а теории систематики. Поэтому доказательство полифилетического происхождения того или иного таксона ставит вопрос об его интерпретации. В систематике имеются прецеденты разделения подобных таксонов. Так произошло с *Rodentia* и *Lagomorpha*, *Reptilia* и *Parareptilia* и рядом других групп. Однако подобная процедура, по-видимому, всегда будет встречать сопротивление, так как любая крупная перестройка сложившейся системы крайне затрудняет пользование ею. «Умеренно-консервативная позиция», предлагаемая для подобных ситуаций Л. П. Тарариновым (1976, с. 206), вероятно, наиболее приемлема. Формулирование тех или иных принципов систематики в связи с поли-

филетическими таксонами не входит в задачу данной книги, посвященной направленности эволюции. Поэтому, видимо, целесообразно лишь подчеркнуть еще раз, что, насколько об этом можно судить, не существует запретов для перехода в новую адаптивную зону нескольких достаточно близких (экологически и филогенетически) групп исходного таксона. Но сама по себе проблема полифилии или монофилии — это проблема не теории филогенеза, а теории систематики.

Выше рассмотрен круг вопросов, связанный с традиционными подходами к анализу проблемы монофилии и полифилии. Однако в последние два десятилетия эта проблема получает несколько иное звучание в связи с достижениями молекулярной биологии. Открытие явления латерального переноса генетического материала привело к еще одной ее трактовке. Уже не гибридизация надвидовых таксонов, а перенос между ними отдельных генов обсуждается как проблема полифилетичности генома. Указанный аргумент в пользу полифилии обсуждать, по-видимому, преждевременно. Распространенность трансдукции в естественных условиях даже среди прокариот не выяснена. Тем более неизвестно, насколько привнесение отдельных генов в геном единичной особи какого-либо другого вида будет влиять на дальнейшую эволюцию этого вида. По сути дела, привнесение нового гена в геном равносильно единичной мутации и не вносит ничего нового в существующие представления об эволюционном процессе. Поэтому применение термина «полифилия» к формам, возникшим на основе трансвидового переноса генов, даже если такие формы будут обнаружены в природе, всегда будет чисто формальным. Сказанное, естественно, не умаляет огромного значения искусственного введения генов в чужеродный геном — «генной инженерии», имеющей решающее значение в биотехнологии, очень важной для изучения биосинтеза и ряда других проблем молекулярной биологии. Однако с точки зрения эволюции — это всего лишь один из путей возникновения генетической изменчивости.

2.6.

ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

История вопроса о главных направлениях эволюции восходит к «Философии зоологии» Ж. Б. Ламарка, который, по-видимому, первым обратил внимание на то, что эволюция происходит как по пути усложнения организации, так и по пути возникновения разнообразия на каждом из достигнутых уровней сложности. Не касаясь неверного понимания Ж. Б. Ламарком механизма эволюции, следует отметить, что факт эволюции «по вертикали» и «по горизонтали» был им подмечен правильно.

Иным был подход, сформулированный Ч. Дарвином в «Происхождении видов». Подчеркивая два выявленных Ж. Б. Ламарком

направления, Дарвин показал, что наиболее общим путем эволюции является приспособление к изменяющимся условиям среды. Повышение уровня организации — распространенный, но не обязательный путь адаптации. Он возникает лишь тогда, когда среда, в которой протекает эволюция, становится настолько сложной, что частные приспособления уже не способны обеспечить успех в борьбе за существование и лишь повышение уровня организации дает возможность организмам выжить. Распространенность эволюции «по вертикали» обусловлена тем, что по мере дивергентной эволюции среда, главным образом биотическая, усложняется.

И. И. Шмальгаузен (1982) подчеркнул, что для инфузории и рыбы, обитающих в одном и том же водоеме, окружающая среда будет разной. Число и сложность связей с окружающей средой у рыбы несравненно выше. Однако, поскольку и усложнение организации, и выработка частных приспособлений имеют один и тот же результат — адаптацию к условиям обитания, дарвиновский подход объясняет сосуществование низших и высших форм жизни. Низкоорганизованные формы оказываются в своей среде столь же хорошо приспособленными, как высшие — в своей.

В качестве критерия сложности организации Ч. Дарвин вслед за К. Бером и А. Милн-Эдвардсом принимал степень дифференциации организма, т. е. сложность его строения. Для дарвиновского подхода, таким образом, характерно, что повышение уровня организации — морфологическую сложность — он трактовал как отражение экологической валентности, способности существовать в более сложных условиях окружающей среды. Дальнейшим развитием дарвиновского подхода можно считать теорию главных направлений эволюционного процесса А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена, дальнейшим развитием ламарковского — на селекционистской основе — подход Б. Ренша (Rensch, 1960) и Дж. Хаксли (Huxley, 1957, 1963). Представления Б. Ренша об анагенезе — эволюции «по вертикали» и кладогенезе — эволюции «по горизонтали» были восприняты Дж. Хаксли, добавившим к ним понятие стасигенеза — эволюционной неизменности персистентных форм. Дж. Хаксли даже вернулся к ламарковскому термину «града», которыми он обозначил ступени анагенеза, т. е. употреблял его именно в том смысле, в котором этот термин был применен Ж. Б. Ламарком.

Различение двух указанных направлений эволюции послужило основой созданной Дж. Хаксли теории ограниченного и неограниченного прогресса. В качестве неограниченного эволюционного прогресса рассматривается путь от возникновения жизни до возникновения человека, переходящий на новый, социальный уровень эволюции. Все остальные направления филогенеза живой природы представляют собой ограниченный, групповой прогресс. Переходя от грады к граде, группа достигает определенного уровня совершенства. Дальнейший ее прогресс не наблюдается, и группа в конце концов вымирает или переходит к стасигенезу. Теория ограниченного и неограниченного прогресса, констатируя тот факт, что

лишь человек перешел на новый уровень эволюции, не содержит в себе аппарата, позволяющего анализировать причины и неограниченного и ограниченного прогресса. Подход Северцова — Шмальгаузена представляется более плодотворным. Поскольку в нем сохранилось дарвиновское представление об адаптивности преобразований организации, этот подход позволяет интерпретировать главные направления эволюции не просто как перестройки организации, но как способы повышения приспособленности потомков по сравнению с предками.

А. Н. Северцов (1939) выделил как основное наиболее общее направление эволюции — «биологический прогресс» — возрастание приспособленности по мере филогенеза группы. Биологический прогресс, согласно А. М. Северцову, может достигаться четырьмя способами, которые и представляют собой «главные направления эволюционного процесса»: 1) ароморфоз — повышение уровня организации, соответствующее градации Ламарка и анагенезу Б. Ренша и Дж. Хаксли; 2) идиоадаптация — выработка более или менее частных приспособлений, соответствующая кладогенезу; 3) общая дегенерация — вторичное упрощение организации; 4) ценогенез — выработка приспособлений на провизорных стадиях онтогенеза.

Антитезой биологического прогресса является биологический регресс — понижение приспособленности потомков, ведущее к их частичному или полному вымиранию. Биологический прогресс в подобной трактовке представляется синонимом таких выражений, как «прогрессивная эволюция» или «эволюционный прогресс» (Шмальгаузен, 1982). Иными словами, по объему биологический прогресс А. Н. Северцова равен «ограниченному прогрессу» Дж. Хаксли. Однако определение «биологический» подчеркивает адаптивность наблюдаемых преобразований организации, а выделение нескольких путей достижения биологического прогресса позволяет не только констатировать, но и анализировать это явление.

А. Н. Северцовым (1934, 1939) предложены три критерия биологического прогресса: 1) стойкое увеличение численности прогрессирующей группы по сравнению с ее предками; 2) расширение ареала обитания потомков по сравнению с предками; 3) увеличение числа подчиненных систематических групп данного таксона, т. е. увеличение таксономического разнообразия. Нетрудно заметить, что два первых критерия представляют собой последовательные этапы адаптации на популяционно-видовом уровне. Это экологические критерии. Третий критерий — таксономический — применим к группировкам любого таксономического ранга. Строго говоря, все три критерия, как и любые филогенетические оценки, должны применяться путем сравнения предков и потомков, на практике — форм, отражающих реальный ход филогенеза.

Развитие экологии позволяет подойти к первым двум критериям несколько иначе, чем это сделал А. Н. Северцов. Поскольку второй критерий отражает не более чем следующий после первого

этап экологической экспансии рассматриваемой группировки, желательно объединить оба эти критерия. С другой стороны, желательно, чтобы экологическая оценка биологического прогресса позволяла оперировать не только с популяционно-видовым уровнем, но и с надвидовыми таксонами. Наконец, желательно, чтобы, как и в случае таксономического критерия, можно было сравнивать не только предков и потомков, но и синхронно существующие, более или менее родственные группы, как это сделано, например, для хвостатых и бесхвостых амфибий на основе таксономического критерия.

Поскольку количество энергии, получаемой биосферой от солнца, постоянно и ограничено в основном эффективностью фотосинтеза, приспособленность любого компонента биосферы, принадлежащего к тому или иному трофическому уровню, можно оценить по количеству приходящейся на его долю энергии в единицу времени. При одномоментной оценке этим целям может служить определение биомассы. Предлагаемый критерий позволяет сравнивать не только популяции, но и таксоны надвидового ранга, связанные даже весьма отдаленным родством. Естественно, бессмысленно сравнивать биомассу таксонов, находящихся на разных трофических уровнях, пытаясь на этом основании сравнить их и по приспособленности, но, сравнивая эти показатели относительно консументов первого или второго порядка, можно, видимо, оценить относительную приспособленность грызунов и копытных или амфибий и рептилий, а может быть, проводить и более широкие сравнения.

Для форм, связанных соотношением предки — потомки, подобный подход, видимо, оправдан и в том случае, если они занимают разные трофические уровни. Переход предков копытных к травоядности, по-видимому, не препятствует сравнению биомассы этих форм с биомассой их хищных прародителей. Таким образом, число критериев биологического прогресса можно редуцировать до двух — экологического и таксономического, используя эти критерии для оценки приспособленности как по ходу филогенеза, т. е. для сравнения предков и потомков, так и для сравнения синхронно существующих таксонов.

В связи с обсуждением критериев биологического прогресса необходимо отметить, что встречающаяся иногда точка зрения, согласно которой все населяющие биосферу популяции одинаково приспособлены, свидетельством чему служит сам факт их существования, не выдерживает критики. Реликтовые виды, вымирание видов или, наоборот, быстрая экологическая экспансия, сопровождающаяся часто вытеснением конкурентов, свидетельствуют о различной приспособленности таксонов. Так, подкласс (или класс) двоякодышащих рыб, представленный в современной фауне 6—7 видами, несомненно, приспособлен существенно хуже, чем подкласс (или класс) костистых рыб, составляющих около 95% мировой ихтиофауны. Из этого же примера видно, что применение обсуждаемых критериев биологического прогресса целесообразно

при сравнении таксонов одного и того же или близких рангов. При таком подходе, а особенно при строгом сравнении предков и потомков, те же критерии могут служить и для оценки биологического регресса. Стойкое снижение биомассы, как и уменьшение числа дочерних таксонов, однозначно указывают на биологический регресс группы. Ведь уменьшение числа дочерних таксонов означает их вымирание.

И. И. Шмальгаузен (1969, 1982), сохранив северцовский подход к проблеме главных направлений эволюции, во многом пересмотрел представления о путях достижения биологического прогресса. Он показал, что ценогенез нельзя рассматривать как самостоятельное направление эволюции. Позднее к тому же выводу пришел Б. С. Матвеев (1967). Такие провизорные адаптации, как вторичные зародышевые оболочки амниот или насекомых, имеют значение ароморфозов (см. ниже), а приспособление типа строения наружных жабр личинок амфибий или выростов тела личинок ракообразных, служащих для поддержания тела в воде во взвешенном состоянии, должны рассматриваться как частные адаптации — алломорфозы. Последний термин введен для обозначения процесса выработки частных приспособлений, в связи с тем, что он в качестве самостоятельного направления выделил специализацию, которую А. Н. Северцов рассматривал как частный случай идиоадаптации.

В результате возникло представление о трех главных направлениях эволюции: ароморфозе, алломорфозе и специализации, внутри которой И. И. Шмальгаузену были выделены четыре формы: теломорфоз, гиперморфоз, гипоморфоз и катаморфоз. Процесс антропогенеза, т. е. последний этап неограниченного прогресса Дж. Хаксли (Huxley, 1937, 1958), И. И. Шмальгаузен (1982) обозначил как эпиморфоз — прогресс качественной перестройки отношений со средой. Если все пути достижения биологического прогресса (ароморфоз, алломорфоз и формы специализации) не более чем типы адаптации к окружающей среде, то эпиморфоз — это путь адаптации окружающей среды к потребностям человека, что представляет собой одну из наиболее характерных черт развития общества. Кроме того, в дополнение к представлению о биологическом прогрессе и биологическом регрессе И. И. Шмальгаузен (1969) было сформулировано представление об эволюционной стабилизации. Под этим термином он подразумевал более или менее плавную эволюцию — изменение группировки по мере изменения среды. При эволюционной стабилизации, которая свойственна алломорфной эволюции (см. ниже), согласно И. И. Шмальгаузену, выравниваются интенсивности движущей и стабилизирующей форм отбора.

На первый взгляд эволюционная стабилизация более или менее соответствует концепции когерентной эволюции (Красилов, 1977). Однако приписывать алломорфной эволюции более или менее равномерный характер достаточно трудно. Поскольку эволюция дивергентна, т. е. адаптивная зона таксона постоянно дробит-

ся, а любая группировка непрерывно конкурирует с такими же группировками, занимающими соседние зоны, равномерность темпов эволюции на достаточном длительных отрезках времени едва ли возможна. Когерентная эволюция подразумевает замедление темпов эволюции, но не их равномерность. Видимо, представление об эволюционной стабилизации, не развивавшееся после работ И. И. Шмальгаузена ни у нас в стране, ни за рубежом, может рассматриваться только как теоретическая модель.

И. И. Шмальгаузен (1969) сформулировано представление о «типичной смене фаз адаптациоморфоза» в прогрессивной эволюции. Он показал, что эволюция таксонов высокого ранга часто (хотя и далеко не всегда) начинается ароморфозом, который затем сменяется фазой алломорфоза, после чего наступает фаза специализации. Процесс смены фаз и вопрос об обязательности этого принципа будут рассмотрены после характеристики трех главных направлений эволюции.

Итак, интерпретация главных направлений эволюционного процесса А. Н. Северцовым (1967), несмотря на экологическую трактовку самого этого явления — повышение приспособленности, была чисто морфологической. В ходе биологического прогресса организация может усложняться — ароморфоз, оставаться на том же уровне — идиоадаптация или вторично упрощаться — общая дегенерация. Подход И. И. Шмальгаузена (1982, 1969) был экологоморфологический: ароморфоз — это выработка «широких», «универсальных» приспособлений; алломорфоз обеспечивает использование той же среды, в которой обитали предки, или изменение, но не усложнение этой среды; специализация приводит к адаптации в более узких условиях среды.

2.6.1.

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

2.6.1.1.

Теломорфоз

Этим термином И. И. Шмальгаузен (1969) обозначил специализацию в том смысле, в каком ее обычно понимают экологи: специализацию по питанию (олиго- и монофаги) и по местообитаниям (стенобионтные формы). Теломорфная, как и любая другая специализация, по И. И. Шмальгаузену (1982), представляет собой приспособление в более узких (по сравнению с предками) условиях окружающей среды, т. е. одностороннее приспособление. В качестве примеров теломорфной специализации И. И. Шмальгаузен приводил круглоротых с их своеобразными адаптациями к полужизному, полупаразитическому способу питания; ленинцев и муравьедов из млекопитающих и т. п. Ранее было отмечено (см. гл. 2.5), что специализация как процесс представляет собой сужение адаптивной зоны, т. е. более полное приспособление к узкому диапазону внешних условий.

Этот путь адаптации дает группе, идущей по пути теломорфоза, выигрыш в конкуренции с соседними таксонами, так как, с одной стороны, снижает конкуренцию между ними, а с другой — повышает конкурентоспособность «специалистов» в свойственной им узкой зоне. В этом, собственно, и заключается биологическая прогрессивность, позволяющая специализированным формам наращивать численность (биомассу) по мере снижения конкуренции с соседними таксонами и совершенствования механизмов использования той среды, к которой они адаптируются.

Противодействовать биологическому прогрессу специализированных форм, или, точнее, сдерживать его, будут главным образом две группы факторов: ширина самой адаптивной зоны, т. е. ограниченность ресурсов, доступных стенобионтным формам, и коадаптивная с ними эволюция групп, как занимающих соседние адаптивные зоны, так и являющихся компонентами их собственной зоны. Поэтому биологический прогресс для специализированных форм — понятие часто весьма относительное. Для многих теломорфных (и не только теломорфных — см. ниже) таксонов он означает не более чем возможность выжить, в то время как менее специализированные родственные формы вымирают. Примером подобной специализации среди Апуга могут служить *Pipidae*. Переход этого семейства к вторично-водному образу жизни, несомненно, представляет собой сужение адаптивной зоны предков. В процессе специализации *Pipidae* утратили способность существовать на суше, а потому — значительную часть своих экологических возможностей и эволюционных потенций. Специализация этих животных сопровождалась глубокой перестройкой организации. *Pipidae* утратили язык, что обусловило резкое таксономическое противопоставление этого семейства всем остальным Апуга, подразделение последних на *Aglossa* (*Pipidae*) и *Phaneroglossa* (все остальные бесхвостые амфибии). Компенсаторно у *Pipidae* развился очень своеобразный способ питания. Передними конечностями африканские представители этого семейства разрывают и взбаламучивают ил и выхватывают оттуда пищу — мелких беспозвоночных, зажимая их между двумя соседними пальцами. Схваченная таким образом пища отправляется лапами в рот. Всасывание добычи с током воды, свойственное при питании под водой амфибиям и унаследованное ими от кистеперых рыб (Северцов, 1980б), у родов *Xenopus* и *Hymenochirus* практически не наблюдается. У *Pipa* этот способ питания имеется, но механизм его иной, чем у *Phaneroglossa*. Если учесть, что использование для питания пальцев передних конечностей свойственно среди позвоночных млекопитающим и птицам, то своеобразие специализации *Pipidae* будет еще более наглядным.

В то же время сохранение свойственного амфибиотическим Апуга механизма вентиляции легких в условиях характерного для *Pipidae* длительного пребывания под водой обусловило прогрессивное развитие и легких, и подъязычного аппарата. У *Pipidae* впервые в ряду позвоночных возникает сложно-ячеистая структура.

легких, с мелкими полостями, сходными с альвеолами, и охрящевание стенок канала, соединяющего легкие с гортанью, что делает его похожим на трахею (De Jong, 1972). Оба признака у других амфибий не встречаются. Подъязычный хрящ достигает колоссальных размеров, вдаваясь назад, далеко в глубь полости тела (см. рис. 19), что позволяет одним движением нагнетательного насоса наполнять легкие. В связи с дальнейшим по сравнению с амфибиотическими Анига приспособлением к плаванию изменены строение таза и задних конечностей.

Наконец, у *Pipa americana* сформировался широко описанный в литературе, крайне своеобразный механизм заботы о потомстве. Оплодотворенные икринки имплантируются в кожу спины: кожа набухает, образуя камеры, каждая из которых заключает одну икринку. Онтогенез потомства, вплоть до окончания метаморфоза, протекает в этих камерах, откуда выходят вполне сформировавшиеся сеголетки.

Из приведенного краткого описания теломорфных преобразований организации Pipidae видно, что часть из них представляет резко «продвинутые» признаки, т. е. признаки, имеющие аналогии у высших по отношению к амфибиям форм. При желании эти признаки можно было бы рассматривать как филогенетические предварения, а самих Pipidae (не учитывая их экологии) как «пророческие формы». Беда только в том, что эти филогенетические предварения служат адаптациями к жизни в воде, хотя «предваряют» признаки сухопутной адаптации высших животных.

Другая часть признаков представляет собой своеобразные уклонения от типичной для Анига морфологии, и, наконец, третий комплекс признаков — это признаки примитивности, к каковым, например, относятся амфицельные позвонки, примитивное строение крестца и ряд других. В целом же морфология Pipidae характеризует, с одной стороны, аберрантность этого семейства, а с другой — мозаичность организации входящих в него форм. Аберрантность, своеобразие морфологии, по-видимому, наиболее яркая характеристика специализации, как сужения адаптивной зоны. Приспособление к узким, а потому своеобразным условиям среды диктует и своеобразие организации. В то же время необходимо учитывать, что сужение адаптивной зоны одновременно является, как правило, и упрощением среды обитания. Действительно, в обсуждаемом примере с Pipidae одностороннее приспособление к жизни в воде делает ненужным весь комплекс адаптаций к жизни на суше, с чем, в частности, связана редукция языка. В наибольшей степени упрощение организации свойственно катаморфозу (см. ниже), но и при теломорфозе оно присутствует, хотя обычно менее ярко выражено.

Как отмечено выше, Pipidae свойственна довольно заметная гетеробатмия организации, являющаяся для этих животных выражением их примитивности. Считается, что Pipidae — одна из наиболее рано отделившихся ветвей веера адаптивной радиации Anura (Duellman, 1975; Noble, 1931). В соответствии с представ-

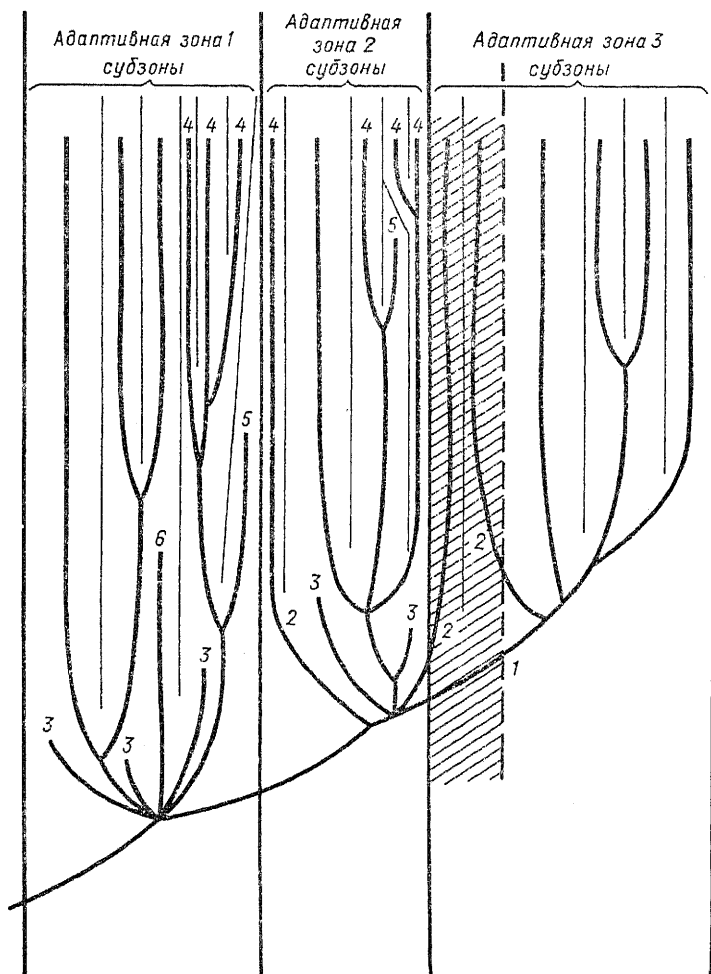


Рис. 30. Схематическое изображение возможных вариантов филогенеза надвидовых таксонов

Три соседние адаптивные зоны последовательно осваиваются в ходе прогрессивной эволюции. Освоение 2-й происходит посредством смены зон (алломорфоз), освоение 3-й — посредством расширения (ароморфоз). Часть зоны анцестрального таксона, ставшая частью зоны дочернего таксона, заштрихована. Расширение зоны не препятствует существованию в унаследованной от предков ее части филумов анцестрального таксона (напр. двоякодышащие и амфибии). 1 — ранняя специализация, 2 — ранняя специализация, переходящая в позднюю специализацию, 3 — филумы, вымершие в результате ранней специализации и (или) в результате вытеснения промежуточных форм, 4 — поздняя специализация, 5 — специализированные филумы, вымершие в результате изменения среды, 6 — филум, вымерший в результате вытеснения его более приспособленным, параллельно эволюционирующим таксоном (инадаптивная эволюция)

лениями А. Л. Тахтаджана (1966) подобная гетеробатмия по мере филогенеза таксона должна постепенно утрачиваться благодаря формированию системы координаций. По-видимому, можно предполагать два различных филогенетических механизма формирования теломорфной специализации. При первом из них в процессе адаптивной радиации группы, осваивающей новую адаптивную зону, часть ветвей этой радиации попадает в краевые, узкие, аберрантные (экологически) подзоны и вынуждена в них адаптироваться, т. е. специализироваться, так как продолжающаяся конкуренция с другими ветвями того же веера адаптивной радиации или других таксонов не позволяет им расширить или сменить ту узкую подзону, в которую их завела конкуренция с соседними систематическими группами.

Подобную специализацию можно назвать ранней (рис. 30; гл. 2.5). Для нее характерны высокая степень гетеробатмии и сохранение черт примитивности, т. е. несформированность системы координаций. Следовательно, ранней специализации свойственно сохранение, несмотря на специализированность, эволюционной пластичности, прежде всего за счет несформированности координаций.

Поздней специализацией можно назвать тот случай, когда специализированные формы возникают в процессе дальнейшего дробления субзон дочерних таксонов, в то время как освоение адаптивной зоны данной систематической группой уже закончено. Подобная специализация, происходящая на фоне уже сформированной или в основном сформированной системы координаций, характеризуется гораздо более низкой гетеробатмией, а потому и снижением эволюционной пластичности. Примерами поздней специализации могут служить роющие млекопитающие: настоящие кроты из насекомоядных, цокоры, слепушонки и слепыши из грызунов. Эти примеры приводил для характеристики теломорфоза И. И. Шмальгаузен (1982). Для всех перечисленных форм характерно мощное развитие адаптаций к роющему образу жизни (см. Гамбарян, 1960), но не удается выделить признаков гетеробатмии.

Как сказано ранее (см. гл. 2.5), чем выше эволюционная пластичность группы, т. е. чем в большем числе направлений она может эволюционировать, тем менее вероятно ее вымирание. Эволюционная пластичность складывается из двух компонент: степени мультифункциональности органов, определяющих связи с окружающей средой (см. гл. 2.4), и степени координированности организации в неиерархических координационных цепях, сокращающей число возможных направлений перестройки этих цепей (см. гл. 2.4). Снижение мультифункциональности характерно и для ранней, и для поздней специализации, но сформированность системы координаций — свойство в первую очередь поздней специализации.

Как показал И. И. Шмальгаузен (1982), для специализации вообще и для теломорфоза в частности характерно постепенное замедление темпов эволюции, которое он объяснял усилением ста-

близирующего отбора с продвижением таксона по пути специализации. Начальные этапы специализации, особенно ранней, должны, по-видимому, протекать относительно быстро. По мере освоения новой зоны и ее сужения происходит снижение мультифункциональности тех органов, которые определяют адаптацию к новым условиям. Вместе с тем достигается все более полное и совершенное приспособление специализирующихся форм к более узкой адаптивной зоне. В результате снижается интенсивность конкуренции с группами, занимающими соседние адаптивные зоны. В снижении этой конкуренции и состоит, по-видимому, один из важнейших адаптивных эффектов специализации и его причина. Чем выше эврибионтность видов (или надвидовых таксонов), находящихся на одном трофическом уровне, тем по большему числу параметров среды они между собой конкурируют. Формирование стенобионтности специализирующихся форм приводит к снижению конкуренции за одни и те же условия среды, так как таких условий становится меньше.

Вместе с тем продолжающаяся адаптация к условиям собственной узкой зоны приводит к повышению численности и интенсификации индивидуальной конкуренции. Поэтому особи, отклоняющиеся от уже сформировавшегося пути специализации, оказываются в худших по сравнению с нормой условиях борьбы за существование и чаще элиминируются. Действует строгий движущий отбор, совершенствующий признаки специализации. В этом смысле справедливо правило специализации Ш. Деспере (1915), согласно которому группа, вставшая на путь специализации, может эволюционировать только в сторону дальнейшей специализации. Однако по мере совершенствования специализированных признаков интенсивность отбора постепенно снижается, так как дальнейшее развитие этих признаков уже не даст выигрыша в борьбе за существование. В результате возрастает роль стабилизирующего отбора, который, с одной стороны, через перестройку морфогенетических корреляций повышает целостность организма (Шмальгаузен, 1969, 1982), что выражается в формировании системы координаций, а с другой — останавливает эволюцию высоко специализированных форм (нормализующий эффект). Персистентные формы — это, как правило, высоко специализированные формы.

Разница между ранней и поздней (см. рис. 30) специализацией по мере формирования системы координаций, по-видимому, теряется. Группа, достигшая высокой степени специализации, будет существовать в своей узкой адаптивной зоне до тех пор, пока существует эта зона. Иными словами, специализация не обязательно ведет к вымиранию. Индивидуальная изменчивость высоко специализированных, в том числе и персистентных, форм ничуть не ниже, чем любых других. Это показано непосредственными исследованиями у *Limulus* и других видов (Левонтин, 1978). Приспособленность специализированных форм в свойственных им условиях среды очень высока. Однако поскольку далеко зашедшая специализация ведет к снижению эволюционной пластичности,

изменение адаптивной зоны специализированных форм (и только оно) способно привести эти формы к вымиранию: они просто не успевают (не могут) перестроиться вместе с изменениями окружающей среды. Отсутствие соответствующих функций приведет к тому, что отбор по признаку, даже при изменении внешних условий, происходить не будет, а ограничения, накладываемые координациями, еще более снизят возможность перестройки организации специализированных форм. Специализированные теломорфные формы в рамках таксона данного ранга, так же как и в рамках конкретных фаун и флор, по-видимому, никогда не бывают многочисленными. Для ранней специализации это объясняется тем, что в аберрантные субзоны, именно в силу их аберрантности, а потому редкости, могут попасть лишь немногие виды исходного веера адаптивной радиации.

Легче представить себе постепенное дробление адаптивной зоны в ходе дальнейшей эволюции таксона и широкое распространение поздней специализации (см. рис. 30). Однако этому будут постоянно препятствовать: неравномерность процессов биологического прогресса (Гептнер, 1965) и процессы вытеснения инадаптивных форм более медленно эволюционирующими, а потому лучше приспособленными их конкурентами. Экологические и морфологические аспекты специализации, связанные с освоением новых адаптивных зон, были обсуждены в гл. 2.5, как и различия ранней и поздней специализации. В заключение следует лишь сказать, что теломорфоз представляет собой конгломерат очень разнообразных по своей экологической значимости и организационной обусловленности направлений адаптации, объединяемых лишь одним параметром — возрастом стенобионтности по мере филогенеза.

2.6.1.2.

Гиперморфоз

Под гиперморфозом И. И. Шмальгаузен (1982, 1969) понимал «переразвитие организма», относя к этому типу специализации не только гигантизм как таковой, но и переразвитие отдельных частей организма, например рогов у гигантского торфяного оленя — *Megaloceros*, клыков у саблезубых кошек и у бабirusсы, пластин на спине стегозавров и т. п. И. И. Шмальгаузен подчеркивал, что подобное переразвитие представляет собой один из случаев инадаптивной эволюции, так как переразвитие частей организма приводит к дискоординации, т. е. снижению целостности организма. Причины такой дискоординации И. И. Шмальгаузен видел в быстрых темпах гиперморфной эволюции, благодаря чему не успевает перестроиться система онтогенетических корреляций, и в результате продления аллометрического роста за те пределы, в которых он происходил у предков, возникают диспропорции. Это характерно не только для переразвития отдельных признаков, но и для гигантизма как такового. И. И. Шмальгаузен подчеркивал, что для гигантских динозавров,

как и для гигантских млекопитающих, по мере увеличения их размеров в ходе филогенеза относительные размеры головного мозга уменьшаются, что характерно для изменения соотношения массы этого органа и массы тела в онтогенезе всех позвоночных. В дискоординации И. И. Шмальгаузен видел одну из основных причин недолговечности гиперморфных филумов.

Поскольку гигантизм — гипертелия (Cope, 1904) — представляет собой, по-видимому, наиболее часто встречающийся случай гиперморфоза, необходимо, во-первых, выяснить, почему этот тип биологического прогресса является специализацией и, во-вторых, в каких условиях возникает это направление эволюции. И у животных, и у растений гигантизм может развиваться лишь при наличии кормовой базы (для растений — света, воды, минерального питания), достаточной для прокормления гигантских форм при сохранении плотности их населения, обеспечивающей нормальное размножение. Поэтому, если теломорфоз — специализация по способу добывания пищи, то гиперморфоз — специализация прежде всего по количеству пищи. Часть случаев переразвития отдельных органов, представляющих собой средства нападения и защиты (клыки саблезубых кошек, костные воротники цератопсов, пластины на спине стегозавров, рога титанотериев и т. п.), сближают гиперморфоз и теломорфоз. Возможно, все подобные признаки, указывающие на пищевую специализацию или, напротив, защиту от специализированных к добыванию крупной добычи (см. ниже) хищников, следовало бы отнести к теломорфозу. Во всяком случае не удастся найти принципиальных различий между переразвитием клыков у саблезубых кошек — гиперморфоз, по Шмальгаузену (1982), и переразвитием резцов у слепышей или у цокоров — теломорфоз, по Шмальгаузену (1982), и переразвитием клыков у моржей, которое отчасти связано с добыванием пищи, отчасти (у самцов клыки крупнее) с половым диморфизмом.

И. И. Шмальгаузен проводил это разграничение на основе единства механизмов, приводящих к выработке подобных приспособлений, и гигантизма как такового. Для животных — это, по всей вероятности, коэволюция пары хищник — жертва. Если жертва изначально крупнее хищника, т. е. мало доступна ему, то хищник может переключиться на добывание молодых (более мелких) животных. В этом случае наиболее эффективный способ снижения возрастной элиминации жертвы — ускорение роста, что позволяет быстрее достигать размеров, защищающих от хищника. Тогда у хищника должен так же начинаться отбор на увеличение размеров, снова стимулирующий ускорение роста и увеличение размеров жертвы. Такой процесс будет продолжаться до тех пор, пока кормовая база жертвы и ограничения, накладываемые физикой или кинетикой, допускают увеличение ее размеров. Естественно, параллельно с увеличением размеров у жертвы развиваются средства защиты, а у хищника — средства нападения. Прекрасными иллюстрациями к такому направлению эволюции служат филогенетические ряды цератопсов, титанотериев и многие другие. Подоб-

ная сопряженная эволюция возможна только при отсутствии развитых механизмов группового поведения, т. е. когда хищник охотится в одиночку на одиночную жертву. При наличии групповой обороны, как это свойственно большинству современных копытных, и групповых способов охоты, например у волков и львов, отбор на увеличение размеров возникать не будет.

У растений причины гиперморфоза, естественно, отличаются от тех, которые ведут эволюцию в этом направлении у животных. Однако и у них, по-видимому, гиперморфоз все же связан с возрастной элиминацией. На это указывает то, что секвойевые леса представляют собой пирогенный климакс.

Другой класс явлений переразвития отдельных органов и отчасти, видимо, гигантизма представляют собой случаи переразвития вторично половых признаков, таких как рога *Megaloceros*, бивни мамонтов, завивавшиеся в спираль, клыки бабirusсы и др. И. И. Шмальгаузен (1982) отмечал, что подобные признаки не дают их носителям выигрыша в борьбе за существование. Такая точка зрения объясняется тем, что в конце 30-х гг., когда И. И. Шмальгаузен писал «Пути и закономерности эволюции», внутривидовые отношения были еще очень слабо изучены, что не позволяло в должной мере оценить их значение в эволюции, в том числе вторичнополовых признаков. Между тем для особей полигамных видов вторичнополовые признаки имеют не меньшее, если не большее значение, чем признаки, определяющие приспособленность в межвидовых отношениях. Поэтому переразвитие вторичнополовых признаков означает лишь возрастание роли внутривидовых отношений по сравнению с межвидовыми. Однако говорить в данном случае о специализации достаточно трудно. Едва ли можно считать, что пензенские популяции лося, обладающие наиболее сильно развитыми рогами, специализированы сильнее, чем любые другие популяции лосей палеарктики.

Кроме того, С. А. Северцов (1951) подчеркивал, что количественные характеристики вторичнополовых признаков, например величина рогов у *Cervidae*, обратимы. Так, при интенсивном выборочном отстреле наиболее большерогих благородных оленей в странах Центральной Европы, что было связано с погоней за трофеями при спортивной охоте, начался отбор на «беднорогость», и олени того же возраста стали обладать рогами с меньшим количеством отростков. В настоящее время в ЧСФР путем выплаты премий за отстрел оленей и косуль с мелкими и уродливыми рогами ведется селекция на увеличение рогов. Если бы переразвитые вторичнополовые признаки, в частности рога *Megaloceros*, снижали относительную приспособленность старых самцов, обладавших наиболее крупными рогами, видимо, начался бы отбор против этого признака. Поэтому, во-первых, трудно предполагать, как это иногда делается в популярной литературе, что причиной вымирания гигантского торфяного оленя были его огромные рога, а во-вторых, возникает сомнение в том, насколько вообще переразвитие вторичнополовых признаков нарушало целостность организма и

служило причиной вымирания видов, обладавших такими признаками.

Так или иначе гиперморфоз в том объеме, как его трактовал И. И. Шмальгаузен (1969, 1982), представляется явлением гетерогенным. Переразвитие отдельных органов, связанное с добыванием пищи, защитой от хищника или адаптацией к аберрантным местобитаниям, неотличимо от теломорфоза. Переразвитие вторично-половых признаков едва ли можно рассматривать как специализацию. Следовательно, гиперморфозом может считаться лишь гигантизм. Поэтому многие гиперморфные организмы сочетают в себе признаки гиперморфоза — гигантизма и теломорфоза.

Гигантизм действительно приводит к дезинтеграции организма, причем не к сохранению примитивной мозаичной организации, а именно к разрушению или искажению динамических или топографических координаций, что, возможно, снижает конкурентоспособность гиперморфных форм. Однако считать дискоординацию основной причиной вымирания едва ли возможно. Согласно представлениям А. Л. Тахтаджана (1966), по мере филогенеза гетеробатмия утрачивается (см. выше), т. е., по-видимому, не существует препятствий к тому, чтобы у гигантских форм складывались новые системы координаций. Как справедливо указывал И. И. Шмальгаузен (1982), гигантские формы обычно (в филогенетическом масштабе времени) недолговечны. Они быстро возникают и быстро вымирают. Однако показать, что гиперморфные группы инadaptивны и поэтому вытесняются более мелкими и более координированными формами, видимо, очень трудно.

По всей вероятности, гигантизм, как и теломорфная специализация, может оказаться причиной вымирания в силу экологических причин, т. е. соотношений организации и условий среды, а не особенностей организации. Действительно, количественные характеристики кормовой базы подвержены гораздо более сильным колебаниям, чем качественные, т. е. состав пищи. Поэтому кормовая база гиперморфных филумов должна быть существенно менее стабильной, чем теломорфных. Если теломорфоз при специализации по питанию ведет к формированию стабильной, независимой от конкурентов кормовой базы, то гиперморфоз не избавляет от пищевой конкуренции с более мелкими формами, тогда как зависимость гигантских форм от количества пищи усугубляется. Нестабильностью кормовой базы в сочетании с низкой плодовитостью и следует, видимо, объяснять недолговечность гиперморфных таксонов.

Одним из наиболее наглядных подтверждений вышесказанному служит вымирание пещерного медведя. Это гигантское животное было всеядным, на что указывает строение его зубов (Северцов, 1951). В целом этот мощный всеядный зверь, по-видимому, не имел врагов в современной ему фауне (может быть за исключением человека) и в период между миндель-рисским и рисс-вюрмским оледенениями жил в условиях экологического оптимума. Об этом свидетельствуют сильная индивидуальная изменчивость остеологи-

ческих остатков, обнаруженная О. Абелем (Abel, 1931) при раскопках в Драконовой пещере. Как показал И. И. Ежиков (1933), повышенная изменчивость является одной из характеристик экологического оптимума вида. Высокая изменчивость пещерных медведей свидетельствует, в частности, о том, что утрата эволюционной пластичности представляет собой не генетическую, как считали некоторые исследователи (Депере, 1915; Соре, 1904; Doljo, 1893), а эколого-морфологическую характеристику таксона. Однако наиболее наглядным свидетельством того, что пещерный медведь жил в условиях экологического оптимума, является обнаружение О. Абелем (Abel, 1931) большого числа скелетов старых особей, умерших, по-видимому, от старости в своей пещере.

Причиной вымирания пещерного медведя, как показал С. А. Северцов (1951), послужило оскудение кормовой базы, произошедшее в связи с началом ресс-вюрмского похолодания. Более продолжительные зимы и весенняя бескормица оказались губительными прежде всего для медвежат. При низкой рождаемости — не более одного медвежонка, что устанавливается по скелетам плодов в неразродившихся самках, гибель молодняка привела к вымиранию вида в целом.

Наиболее крупные из современных млекопитающих — усатые киты, по-видимому, также могут служить доказательством, что кормовая база служит основным параметром, определяющим стабильность адаптивной зоны гиперморфных форм. Планктофагия в условиях Мирового океана оказалась очень стабильной кормовой базой. Лишь истребление человеком подрывало численность *Mistacoceti*. Напротив, судьба слонов, особенно африканских, не может рассматриваться в качестве модели гиперморфоза. Они подвергались прямому истреблению, а кроме того, сокращалась территория их обитания в результате окультуривания ландшафта. Поэтому выделить экологические причины их вымирания (сокращения численности) достаточно трудно.

Подводя итог вышесказанному, следует еще раз подчеркнуть, что гиперморфоз в том объеме, как сформулировал это направление эволюции И. И. Шмальгаузен (1982, 1969), представляет собой гетерогенное явление. Часть случаев гиперморфоза может быть отнесена к теломорфозам, часть (переразвитие вторично половых признаков) трудно считать специализацией как таковой, и лишь гигантизм оказывается действительно своеобразным типом специализации по количеству пищи. Вымирание гигантских форм обусловлено нестабильностью их кормовой базы, а не дискоординацией их организации. Дискоординация, видимо, с успехом компенсировалась снижением количества врагов, или, что то же самое, — повышением индивидуальной экологической устойчивости в условиях достаточной обеспеченности пищей (К-стратегия размножения, Пианка, 1981).

Если гигантизм как специализация возникает при направлении отбора, ведущем к укрупнению размеров в системе хищник — жертва, то при изначально обратном соотношении размеров —

жертва мельче хищника — может возникнуть отбор на специализацию, противоположную гиперморфозу, — отбор на дальнейшее уменьшение размеров тела жертвы и соответственно хищника. В слабой форме это направление филогенеза можно проследить на копытных и тиграх индомалайского архипелага. В более яркой форме это прослеживается на насекомоядных (например, буро-зубки-крошки), мышевидных грызунах (мыши-малютки) и хищниках из семейства куньих (ласка, в меньшей степени — горно-стай.)

Такому уменьшению размеров, которое по образцу номенклатуры И. И. Шмальгаузена можно было бы назвать наноморфозом, ставят предел физиологические ограничения: для гомойотермных животных — это соотношение объема и поверхности, неблагоприятное из-за высоких теплопотерь; для пойкилотермных рептилий — слишком быстрая потеря тепла и ограничение времени активности; для амфибий — высокая теплоотдача через кожу. Уменьшение размеров тела для гомойотермных животных с экологической точки зрения почти то же самое, что и гигантизм. Из-за больших потерь тепла подобные животные могут существовать только в условиях обильной кормовой базы, состоящей из доступных им по размерам объектов, или вырабатывать гетеротермию для перенесения неблагоприятных (малокормных) периодов, похолоданий и т. п. И для гомойотермных и для пойкилотермных животных наноморфоз означает специализацию по местообитанию — выбор условий или микроусловий с оптимальными режимами температуры и влажности. Особенно характерна подобная специализация для беспозвоночных.

Однако у позвоночных (но не Artropoda) наноморфоз — явление, по-видимому, еще более редкое, чем гиперморфоз. Дело в том, что для хищника уменьшение размеров тела обычно означает расширение кормовой базы — возможность использовать в пищу беспозвоночных. Поэтому по мере уменьшения размеров селективный пресс хищника ослабевает, а отсюда снижается стимул для дальнейшего уменьшения размеров жертвы. Истинная распространенность наноморфоза в филогенезе и животных и растений едва ли может быть сколь-нибудь надежно оценена. Останки мелких животных фоссилизуются лишь в редких случаях. Напротив, случаи гиперморфоза благодаря легкой фоссилизации костей крупных животных легко выявляются палеонтологами, и можно думать, что большинство случаев гигантизма уже известно, тогда как наноморфоз может быть показан только на рецентных формах.

2.6.1.3.

Катаморфоз

Понятие катаморфоза, согласно И. И. Шмальгаузену (1982, 1969), совпадает с понятием общей дегенерации (Северцов, 1939, 1967). Этот тип специализации возникает при попадании того или иного филума в более простые

условия среды, чем те, в которых обитали их предки. Обычно катаморфоз связан с переходом к сидячему или паразитическому образу жизни.

Более простые соотношения с внешней средой ведут к утрате большей части адаптаций, необходимых предкам, и к вторичному упрощению организации. При катаморфной эволюции наиболее четко прослеживается свойство специализации приводить к утрате ранее сформировавшихся, свойственных предкам ароморфозов. Это свойственно и поздней теломорфной специализации и особенно катаморфозу. Пользуясь общеизвестным примером катаморфоза — организацией асцидий (Северцов, 1939, 1967; Шмальгаузен, 1982, 1969), нетрудно показать, что при переходе к седентарному образу жизни эти животные утрачивают именно те признаки, которые позволяют на основе организации свободно плавающих личинок причислить их к хордовым. Утрачиваются хорда, метамерная мускулатура, в значительной мере нервная система и ряд других органов.

И. И. Шмальгаузен (1982) подчеркивал, что катаморфоз ведет к утрате и упрощению большей части биологических — динамических и топографических координаций и к снижению целостности организации. Последнее положение, видимо, не совсем точно. Утрата ставших ненужными в более простой, а потому и более стабильной среде органов, а отсюда и утрата координаций этих органов с другими частями организма действительно связана с глубокой перестройкой всех (или большей части) внутриорганизменных зависимостей. Однако это не означает дискоординацию оставшихся и прогрессивно развивающихся признаков. Напротив, упрощение координационных связей обеспечивает становление нового уровня целостности организма, что и наблюдается как у седентарных форм — тех же асцидий, у которых развитие фильтрационного аппарата глотки прекрасно коррелировано с развитием выводного сифона, присосок, кровоснабжением этих органов и т. п., так и у паразитических форм.

Возможно, однако, что эффект хорошей координированности организации катаморфных групп представляет собой следствие их длительной эволюции в свойственных им адаптивных зонах. Большая часть древних групп, позволяющих в какой-то мере судить о соотношениях и происхождении типов животных, таких как *Pterobranchia*, *Pogonophora*, *Ascidia*, *Cephalochordata* и др., представляют собой катаморфные формы, дожившие до современности благодаря существованию в упрощенных стабильных условиях среды.

Вместе с тем необходимо отметить, что катаморфоз (общая дегенерация) связан с теломорфозом непрерывным спектром переходов. Уже для асцидий достаточно трудно отделить адаптации к упрощенной среде обитания, т. е. собственно катаморфозы, от адаптации к своеобразному у хордовых способу питания путем фильтрации, что, по классификации И. И. Шмальгаузена, должно быть отнесено к теломорфозам.

Точно так же у цестод (другой «классический» пример катаморфоза) катаморфные адаптации, обусловленные упрощением экологической обстановки — существование в кишечнике хозяина, не отделимы от теломорфозов — системы крючьев и присосок с управляющими этими прикрепительными органами мышцами. Для эктопаразитов, например вшей или пухоедов, подобное разграничение катаморфозов и теломорфозов вообще едва ли можно сделать. Возникает представление о катаморфозе как о крайнем выражении теломорфоза. Сужение адаптивной зоны — это всегда определенная степень упрощения отношений со средой и стабилизация этих отношений, что свойственно и теломорфозу (см. выше). Поэтому катаморфоз представляется не более чем крайним выражением этих свойств специализации как направления эволюции.

Вместе с тем представление о катаморфозе как о специализации, связанной с упрощением организации — общей дегенерацией, нуждается в уточнении. Это положение трудно применимо к паразитическим простейшим. Переход к паразитизму у жгутиковых и инфузорий часто связан не с упрощением, а с усложнением организации, интерпретируемым как ароморфоз (Догель, 1954; Полянский, 1970, 1972). Подобная ситуация вполне объяснима именно для одноклеточных организмов, для которых химическая среда является основным комплексом факторов, требующих адаптации. Химизм же среды для паразитических форм несравненно сложнее, чем для свободно живущих, прежде всего благодаря большему разнообразию биологически активных веществ внутри организма-хозяина, чем в естественных водоемах или в почвенной воде. В этом своеобразии реакция адаптации простейших к условиям паразитизма состоит одно из выражений своеобразия организации простейших как клеток-организмов (Полянский, 1970, 1972).

Вторым аспектом эндопаразитизма, не укладывающимся в рамки представления о катаморфозе как об упрощении организации и свойственным не только Protosoa, но и Metasoa, является связанное со сменой хозяев усложнение жизненных циклов паразитических форм. Сложность перестройки организации по мере прохождения фаз жизненного цикла позволяет сравнивать сложность организации паразитических форм, например цестод (Гуляев, 1982), со сложностью свободно живущих форм.

Таким образом, упрощение организации при катаморфозе касается лишь морфологии стадий онтогенеза, но не преобразований ее при смене стадий. Даже для морфологии характерно сочетание собственно «катаморфных» признаков — признаков упрощения организации, и «теломорфных» признаков — приспособлений к существованию в условиях паразитизма или прикрепленного образа жизни. При этом следует учитывать, что эти морфогенетические преобразования не отражают еще мало исследованных биохимических изменений, без которых эндопаразиты не могли бы существовать в биохимически активной среде, каковой является внутренняя среда их хозяина. Едва ли к этим изменениям применимо представление о вторичном упрощении организации.

Еще более сложной оказывается организация паразитических форм, если рассматривать не только дефинитивную стадию их развития, а весь жизненный цикл. Сложнейшие приспособления промежуточных стадий онтогенеза, служащие для инвазирования промежуточных хозяев, для переживания периодов пребывания в среде между этапами инвазирования, преобразования организации, связанные с изменениями положения стадий в теле хозяина и т. д., нельзя рассматривать как катаморфозы — упрощения организации. Это теломорфные признаки. Следовательно, катаморфоз оказывается лишь частным случаем теломорфной специализации, или, что точнее, крайним выражением тенденции к упрощению организации, свойственной специализации, как направлению эволюции.

2.6.1.4.

Гипоморфоз

Гипоморфоз — явление недоразвития, выражающееся в неотении, фетализации, пedomорфозе (de Beeg, 1930) — словом, в выпадении дефинитивных стадий онтогенеза всего организма или отдельных его частей, И. И. Шмальгаузен (1982) первоначально рассматривал как частный случай катаморфоза. Позднее он выделил гипоморфоз в качестве самостоятельного пути специализации (Шмальгаузен, 1969).

Для гипоморфоза, как и для любого другого типа специализации, характерно сужение адаптивной зоны. Однако оно связано в данном случае с этапностью онтогенеза. При эволюции по пути неотении происходит выпадение дефинитивной стадии онтогенеза и вместе с ним утрата всей той части экологической ниши вида, в которой обитала эта стадия. Наглядным примером сужения адаптивной зоны при гипоморфозе может служить неотения у хвостатых амфибий. С переходом к размножению на личиночной стадии развития и выпадением стадии взрослого организма *Proteidae*, *Ambystomidae*, *Cryptobranchidae* и др. формы утрачивают способность существовать на суше, сохраняя лишь «водную» часть своей адаптивной зоны. Таким образом, гипоморфоз с точки зрения экологии — это, несомненно, специализация. С катаморфозом, как подчеркивал И. И. Шмальгаузен (1982, 1969), его роднит упрощение организации: выпадение дефинитивной стадии онтогенеза влечет за собой генерализацию и упрощение морфологии, так как утрачиваются наиболее поздние филэмбриогенезы, создающие наиболее специальные адаптации взрослого организма (Северцов, 1981а). Поэтому, как было отмечено и де Бэром (de Beeg, 1930), И. И. Шмальгаузен (1982, 1969), гипоморфоз, будучи экологически специализацией, морфологически представляет собой деспециализацию — утрату наиболее специальных черт организации. На этом представлении основана теория пedomорфоза (de Beeg, 1930, Garstang, 1922), с которой полностью согласился И. И. Шмальгаузен (1982, 1969).

Согласно теории педоморфоза выпадение дефинитивных стадий онтогенеза создает предпосылки для резкого изменения направления эволюции, в результате чего могут возникать новые большие таксоны. Так, от олигомерных личинок многоножек путем педоморфоза, по-видимому, возникли насекомые (de Beer, 1930), от личинок асцидии таким же путем возникли аппендикулярии (Ливанов, 1955). Согласно Л. Больку (цит. по Шмальгаузену, 1969), явления фетализации имели место в становлении облика *Homo sapiens*. Строение черепа и других частей скелета человека грацильно по отношению к скелету человекообразных обезьян и напоминает морфологию их детенышей. М. А. Шишкин (1970) показал, что фетализация играла существенную роль в формировании отряда Апига. Таким образом, педоморфоз достаточно широко распространен в филогенезе, и через него могут возникать таксоны надвидового ранга, в том числе и ароморфные (см. ниже).

С теорией педоморфоза связано одно из остроумных объяснений неполноты палеонтологической летописи — наличие систематических разрывов между основаниями филогенетических рядов больших таксонов. Действительно, если выпадают дефинитивные стадии развития, то сравнительный ряд взрослых организмов, связывающий два таксона, построить невозможно просто в силу отсутствия этих организмов. Это не означает скачкообразности эволюции — она идет постепенно и непрерывно, но за счет формирования неотении и последующего возникновения новой дефинитивной стадии перерыв палеонтологической летописи становится принципиально невозполнимым. Второе объяснение таких перерывов связано, как сказано выше, с теорией квантовой эволюции.

Вместе с тем представление о педоморфозе противоречит на первый взгляд представлению об адаптивности промежуточных стадий онтогенеза. Действительно, утрата в ходе педогенеза дефинитивной стадии не означает утраты приспособлений личиночной стадии. Напротив, эти приспособления должны в ходе педогенеза прогрессивно развиваться, обеспечивая приспособление неотеничных форм к жизни в свойственных им условиях среды. Поэтому «генерализация» может коснуться лишь тех сторон организации гипоморфных форм, которые составляют адаптации взрослого организма и не функционируют на промежуточных стадиях онтогенеза. С точки зрения организма в целом утрата дефинитивных стадий развития таких частей едва ли будет представлять собой дискоординацию организации, так как провизорные адаптации и формируются в ходе эволюции в качестве приспособлений, обеспечивающих возможность дальнейшего онтогенеза дефинитивных признаков, т. е. координированность организации личинки формируется без этих признаков. Поэтому можно думать, что ни специализированность провизорных признаков, становящихся у неотеничных форм дефинитивными, ни координированность организации неотеников, по сути дела, не ниже, чем у форм, эволюция которых идет любым другим путем адапациоморфоза. Иными

словами, сама по себе неотения не ведет к пedomорфозу. Она лишь обуславливает возможность этого способа эволюции. Возникновение же пedomорфоза возможно, по-видимому, лишь при соблюдении условий, позволяющих занять новую адаптивную зону любому специализированному таксону, т. е. при ранней специализации в пограничной субзоне.

Действительно, ни среди рецентных, ни среди ископаемых неотеничных амфибий не возникли формы, которые эволюционировали бы по пути пedomорфоза. Очевидно, этому препятствовала занятость соседних адаптивных зон, но одновременно это означает, что освоение новых зон наиболее вероятно в том случае, если они свободны, и что сам по себе педогенез является в лучшем случае предпосылкой пedomорфоза, но не непосредственной его причиной (Симпсон, 1948).

Следует отметить, что гипоморфоз, как и другие формы специализации, редко выступает в чистом виде. Возникновение неотении связано, как правило, с дальнейшим приспособлением неотеничных форм к той среде обитания, в которой они существуют. Это приспособление может представлять собой не только специализацию, а также алломорфные и ароморфные адаптации. Достаточно ярким примером сочетания гипоморфоза с теломорфозом может служить организация европейского протей (*Proteus anguineus*). Эта неотеничная форма, полностью утратившая способность к метаморфозу, сохраняет в течение всей жизни признаки, свойственные личинкам хвостатых амфибий: наружные жабры, жаберные щели, личиночное строение гиобранхиального аппарата (Северцов, 1974), плавниковую складку на хвосте и ряд других признаков. Вместе с тем *Proteus anguineus* в отличие от второго рода и вида этого семейства *Necturus maculatus* приспособился к жизни в пещерах, поэтому вся его организация приобрела ярко выраженный «теломорфный» облик. Глаза протей рудиментарны, пигментация утрачена, третья жаберная дуга редуцирована (признак продвинутости по отношению к другим личинкам Urodela), сильно развиты мягкие губы, богато иннервированные осязательными нервами. У *Necturus maculatus*, формы, живущей в водоемах на дневной поверхности, все эти признаки отсутствуют.

Организация аппендикулярий дает другой пример теломорфной эволюции гипоморфных форм. У этих животных сохраняются все признаки хордовых, свойственные личинкам асцидий. Однако фильтрационное питание в условиях планктонного образа жизни привело к сложной перестройке главной оси симметрии — хвост аппендикулярий подогнут концом вперед и повернут на 90° вокруг продольной оси, так что плавниковая складка лежит горизонтально. Кроме того, аппендикулярии строят вокруг своего тела домик, снабженный двумя отверстиями, затянутыми ловчими сетями.

Сочетание гипоморфоза и гиперморфоза среди современных форм дает Сгуртоbranchidae — гигантские саламандры, как и другие неотеничные Urodela, утратившие способность к обитанию вне воды. Среди стегоцефалов большинство неотеничных форм явля-

ются примерами сочетания гипоморфной и гиперморфной, а иногда — гипоморфной, гиперморфной и теломорфной специализаций. Примером таких форм могут служить *Nectridia*.

Алломорфные преобразования неотеничных форм, по-видимому, наиболее ярко выражены при возникновении травянистой растительности. Аналогичный пример дает фетализация, связанная с возникновением Анига, выразившаяся в редукции окостенений осевого скелета и частичной замене их хрящевыми образованиями и ряде других признаков (Шишкин, 1970).

Наконец, возникновение ароморфной организации на основе гипоморфоза может быть проиллюстрировано возникновением насекомых (в том случае, если их становление происходило так, как это представлял себе де Бэр) или становлением позвоночных (если оно происходило путем педоморфоза от личинок оболочников, как считал Н. А. Ливанов, 1955). Наконец, фетализация предков человека служила основой эпиморфоза (Шмальгаузен, 1982).

Таким образом, гипоморфоз (фетализация) представляет собой основу для весьма разных направлений эволюции и в этом смысле организация гипоморфных форм не менее гетерогенна, чем других типов специализации. Однако, с другой стороны, гипоморфоз представляет собой, по-видимому, наиболее четко ограниченный тип специализации, не имеющий непрерывного спектра переходов, связывающего его с другими типами этого направления биологического прогресса. Своеобразие гипоморфоза обусловлено прежде всего тем, что он является результатом не столько дальнейшей адаптации к определенным экологическим условиям — сужение адаптивной зоны, сколько результатом утраты части зоны, свойственной предкам, или, что то же самое, гипоморфоз — не перестройка дефинитивной стадии развития, а ее утрата, т. е. специализация за счет промежуточных стадий онтогенеза предков.

Из приведенной характеристики форм специализации в рамках классификации И. И. Шмальгаузена (1982, 1969) следует, во-первых, что сами формы специализации гораздо более многообразны, чем те 4 типа, которые он выделил; во-вторых, все эти формы (за исключением гипоморфоза) плавно переходят друг в друга; в-третьих, они самым причудливым образом сочетаются друг с другом в течение онтогенеза данного организма и (или) в организации одной дефинитивной стадии онтогенеза специализированных форм. Иными словами, типы, выделенные И. И. Шмальгаузенем, сколь бы ни были привычны и удобны для характеристики некоторых форм специализации, недостаточны для характеристики всего разнообразия этого явления.

Видимо, для систематизации путей специализации можно было бы воспользоваться разработанной в экологии системой характеристик стенобионтности организмов по отношению к различным факторам среды: стенотермные, стеногалинные, стенотопные, стенофагические и т. д. формы. Однако такой подход не учитывает преобразований организации, связанных со специализацией, а именно анализом этих преобразований и ценна классификация

И. И. Шмальгаузена. Так, например, гипоморфоз и, видимо, гиперморфоз не укладываются в экологическую классификацию.

Строго говоря, классификация типов специализации должна учитывать три параметра: характер тех факторов среды, к которым приспосабливаются специализирующиеся формы, т. е. экологическую сторону специализации, характер преобразований организации, т. е. морфофизиологическую сторону специализации, и временную характеристику — степень специализации, точнее, степень продвинутости данной формы по пути данного направления специализации, по отношению к предкам. Подобная характеристика, по-видимому, достаточно полно может характеризовать любой случай сужения адаптивной зоны в процессе биологического прогресса специализирующихся форм. Однако такая трехмерная классификация представляется крайне громоздкой. Она, видимо, еще более сложна, чем система как таковая, а потому неприемлема из чисто практических соображений. На данном этапе развития наших знаний о главных направлениях эволюции создание систем классификации форм специализации едва ли оправдано. Там, где это возможно и удобно, следует, вероятно, пользоваться формами, выделенными И. И. Шмальгаузенем, сознавая при этом всю их относительность и неполноту.

Специализация в целом представляется именно единым направлением эволюции, связанным с сужением адаптивной зоны, постепенным замедлением темпов эволюции и стенобионтностью. Однако специализация далеко не обязательно влечет за собой вымирание. Биологический регресс и вымирание специализированных форм будут происходить только в том, хотя и очень распространенном случае, когда меняется сама адаптивная зона. Иными словами, маловероятно вытеснение специализированных групп конкурентами, находящимися на том же уровне организации. Палеонтологический материал позволяет показать смену низкоорганизованных форм более высокоорганизованными, но это не всеобщее явление. Часто специализация, при сохранении условий среды, к которым приспособлены специалисты, обеспечивает их неопределенно долгое существование. Особенно наглядно это видно на примере седентарных форм и паразитов. Весь арсенал современной медицины не способен пока еще обеспечить девостацию (полное уничтожение видов) и экто- и эндопаразитов человека. Уничтожение в конце 70-х гг., по-видимому, окончательное черной оспы явилось одной из величайших побед медицины. Наконец, именно специализированные формы дают начало новым ароморфозам.

2.6.2.

АЛЛОМОРФОЗ

И. И. Шмальгаузен (1982, 1969) назвал алломорфозом путь эволюции, при котором строение организма не усложняется и не упрощается, а перестраивается по мере изменения условий среды. Сама по себе перестройка организации при

алломорфозе может быть очень глубокой, затрагивающей важнейшие системы органов и их расположение. С перестройкой адаптации (возникновением новых признаков и утратой старых) связаны и преобразования координаций. Однако эти преобразования, как считал И. И. Шмальгаузен, не влекут за собой снижения целостности организма. Видимо, с этим связано развитое им представление об алломорфозе как «эволюционной стабилизации» — выравнивании, точнее оптимизации интенсивностей движущего и стабилизирующего отбора на алломорфной фазе филогенеза таксона (см. выше). С точки зрения широты адаптации алломорфоз представляет собой либо эволюцию в зоне предков, либо смену адаптивной зоны на другую, но не более широкую.

Алломорфоз — это наиболее распространенный способ эволюции. Большая часть отрядов и семейств относительно молодых классов животных и растений, таких как костистые рыбы, птицы, млекопитающие, брюхоногие моллюски, покрытосеменные и т. п., представляют собой алломорфные группы. Алломорфоз возникает, по-видимому, во всех случаях освоения таксонов новой адаптивной зоны. Переход к адаптивной радиации в этой зоне и представляет собой переход от ароморфоза к алломорфозу. Поэтому адаптивная радиация на начальных этапах формирования границ адаптивных зон, когда они определяются не столько конкуренцией, сколько адаптивными возможностями организации, представляет собой характеристику начальных этапов алломорфной эволюции. В дальнейшем, по мере нарастания разнообразия дочерних систематических групп и все более полного освоения ими общей адаптивной зоны, что приводит к формированию более жестких границ субзон, определяемых конкуренцией между параллельно эволюционирующими таксонами, происходит, по-видимому, дифференцировка на группы, продолжающие эволюционировать по пути алломорфоза, и группы, переходящие к ранней специализации. Таксоны, оказавшиеся в субзонах типичных для данной зоны (и их собственной организации), продолжают эволюционировать по пути алломорфоза, а таксоны, попавшие в абберрантные, узкие субзоны, переходят к специализации.

Поскольку границы субзон дочерних таксонов сформировались и достаточно прочны, дальнейшая эволюция алломорфной группы в свойственной ей зоне может продолжаться неограниченно долго. Примером подобной эволюции могут служить селахии — группа, наиболее древняя среди челюстноротых. Примитивность организации акулообразных, выражающаяся в отсутствии окостенений осевого скелета, примитивности челюстного аппарата и черепа, отсутствии гидростатического аппарата, примитивности системы выделения и многие другие признаки не помешали этим животным, которые освоили пелагаль мирового океана как активные хищники, продолжать эволюционировать в этой зоне, до сих пор оставаясь такими же крупными хищниками толщи океанических вод. За время эволюции селахий возникли костные и костистые рыбы, в море вселялись хищные рептилии — ихтиозавры и мозозавры и,

видимо, пелагические хищники, а затем зубатые киты. Однако конкурентоспособность акул оказалась настолько высокой, что они выдержали все эти вселения, а их численность и разнообразие в настоящее время, вероятно, не ниже, чем в палеозое и мезозое. Естественно, конкурентоспособность акулообразных обеспечил довольно сложный комплекс морфофизиологических преобразований, к которым можно отнести такие признаки, как богатые желтком, меробластически дробящиеся яйца, живорождение, развитие тонкого обоняния и обонятельного мозга, совершенствование жаберного аппарата и системы прикрепления челюстей. Все эти преобразования, несмотря на их сложность, нельзя считать ароморфозами — адаптивная зона селакхий осталась неизменной. Нельзя считать их и признаками специализации, так как они не ведут к сужению зоны. Сказанное не означает, что среди акулообразных нет специализированных форм. Планктоноядные китовые акулы и гигантские (гиперморфные) хищные акулы мезозоя свидетельствуют именно об алломорфозе группы как целого.

Однако случаи столь продолжительного алломорфоза у позвоночных немногочисленны. Среди беспозвоночных хорошие примеры дают гидроидные, известные с кембрия; *Prosobranchia*, существующие с того же времени; *Diplopoda*, известные с силура, и ряд других групп. Относительная редкость столь продолжительной алломорфной эволюции объясняется, скорее всего, двумя группами факторов: вытеснением менее приспособленных предков более приспособленными потомками в данной зоне (см. рис. 30) и дальнейшим дроблением адаптивных зон в процессе дивергентной эволюции таксона, т. е. переходом дочерних групп к поздней специализации. Примерами подобного вытеснения могут служить замещение фауны костных ганоидов костистыми рыбами в конце мезозоя или замещение жвачными парнокопытными непарнокопытных (С. А. Северцов, 1951).

Наконец, к этому же кругу отношений алломорфных таксонов следует отнести и случаи инадаптивной эволюции (см. выше). Поздняя специализация как фактор, ограничивающий алломорфоз по его продолжительности, едва ли достаточно эффективна. Как показано выше, ей подвергаются немногочисленные группы, а главное, сужение адаптивной зоны какого-либо таксона и выход его из конкуренции не могут существенно сужать адаптивные зоны соседних таксонов и препятствовать их алломорфной эволюции. Так, специализация колибри не сужает адаптивной зоны стрижеобразных, а специализация цокоров не сужает адаптивной зоны других грызунов и т. д. Поэтому основная причина, ограничивающая продолжительность алломорфоза, по-видимому, вытеснение менее приспособленных таксонов более приспособленными. Вместе с тем этот эффект, наблюдающийся на любом таксономическом уровне (от взаимодействия видов до взаимодействия таксонов высокого ранга), не позволяет считать алломорфоз периодом биологической стабилизации. Смены периодов биологического прогресса периодами более или менее глубокого биологического регресса,

часто ведущими к полному вымиранию больших таксонов, прослеживаются для любых групп животных. Таким образом, алломорфоз в целом следует характеризовать как путь достижения биологического прогресса — возрастания приспособленности потомков по сравнению с предками.

2.6.3.

АРОМОРФОЗ

Термин «ароморфоз» введен А. Н. Северцовым в 1914 г. (Северцов, 1967) для обозначения и признаков, характеризующих более высокий уровень организации, и направления эволюции, приводящего к формированию этих признаков. Согласно А. Н. Северцову, ароморфоз — один из четырех выделенных им путей достижения биологического прогресса, или, что то же самое, одно из главных направлений эволюции. В результате работ И. И. Шмальгаузена (1982, 1969) понятие ароморфоза изменило смысл. А. Н. Северцов подчеркивал, что ароморфоз — это прежде всего усложнение организации, т. е. обращал внимание на морфологическую характеристику этого явления. С. А. Северцов и затем И. И. Шмальгаузен (1982) показали, что ароморфоз независимо от степени перестройки организации потомков по сравнению с предками — приспособление широкого значения, т. е. дали ему эколого-морфологическое толкование.

В отечественной литературе, по предложению А. Л. Тахтаджана (1966), получил некоторое распространение термин «арогенез» (равно: алломорфоз — аллогенез, теломорфоз — телогенез и т. д.; Завадский, 1968). Строго говоря, следовало бы различать арогенез как направление эволюции, и ароморфоз как преобразование организации, характеризующее это направление. Однако для простоты вслед за Шмальгаузеном здесь принят единый термин — «ароморфоз», т. е. разделение направления эволюции как такового и свойственных этому направлению преобразований организации в значительной степени условно, а окончание «морфоз» приоритетно.

2.6.3.1.

Критерии ароморфоза

Поскольку по степени усложнения или преобразования организации, равно как и по степени универсальности, любые приспособления можно выстроить в непрерывный ряд: от самых крупных и важных (таких, как возникновение хорды и свойственного хордовым планам строения) до частных (например, возникновение той или иной покровительственной окраски или внутривидовых особенностей сигнализации), вопрос о критериях ароморфоза представляется чрезвычайно важным.

Исходя из представления об ароморфозе, как приспособлении широкого значения, т. е. приспособления, позволяющего организмам существовать в условиях более сложных, чем их предки, мож-

но попытаться уточнить эколого-морфологическую трактовку ароморфоза при помощи представления об адаптивной зоне эволюции таксона. С этих позиций ароморфоз — это происходящее в ходе филогенеза адаптивное преобразование организации, которое позволяет потомкам занять адаптивную зону более широкую, чем у предков (Северцов, 1972б, 1981а).

Такой подход ведет к дальнейшему изменению смысла понятия ароморфоза: он не учитывает усложнения организации. Так, например, у общественных насекомых усложняется в первую очередь поведение, а не морфология. Вместе с тем расширение адаптивной зоны, как правило, связано с усложнением организации. Исключение критерия усложнения организации из характеристики ароморфоза хорошо согласуется с распространяющимся в последние десятилетия представлением об ароморфозах разной «величины». Уже И. И. Шмальгаузен (1982, 1969) различал более или менее крупные ароморфозы. Этот подход получил широкую поддержку (Гептнер, 1965; Завадский, 1968; Полянский, 1970; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Шварц, 1969). Б. С. Матвеев (1967) сформулировал представление о родовых и видовых ароморфозах. К. М. Завадский (1958, 1968) предложил различать микро-, макро- и мегаарогенные виды. Реакцией на «измельчание» ароморфозов явилось введенное Н. Н. Иорданским (1977) представление о ключевых ароморфозах, лежащих в основе возникновения больших таксонов и представляющих собой крупные перестройки организации.

Таксономический ранг дочерней систематической группы не может служить критерием ароморфоза. Он устанавливается по очень сложному набору параметров, характеризующих степень обособленности данной группы от соседних. Эти параметры отнюдь не связаны ни с шириной адаптации, ни с уровнем организации. Так, оболочники (подтип) возникли путем общей дегенерации — гипоморфоза (см. выше). Равно трудно судить об ароморфозности и по сложности (степени) перестройки организации: представление о более или менее крупных ароморфозах подразумевает более или менее крупные перестройки организации и стирает по этому признаку грань между ароморфозом и алломорфозом, т. е. превращается в критерий примитивности — продвинутость форм в данном сравнительном ряду. Известно, что глубина преобразований организации зависит от продолжительности и темпов филогенеза, степени дивергенции и многих других параметров. Свидетельством неприемлемости критерия усложнения организации для характеристики ароморфоза может служить сопоставление организации сеймуриаморф и низших рептилий. Если вслед за Р. Карроллом (Carroll, 1969, 1970), Е. Ольсоном (Olson, 1971), Л. П. Татариновым (1976) и М. Ф. Ивахненко (1983) считать предками рептилий (по крайней мере тероморф, Татаринов, 1976) гефиростегид, а диадектоморф — группой, близкой к основанию ствола парарептилий, то сходство сеймуриаморф с низшими рептилиями, т. е. приобретение сеймуриаморфами «рептилийных» черт организации

приходится признать параллелизмом. М. Ф. Ивахненко (1983) очень осторожно указывает, что признаки «рептилийности» могли вырабатываться у этой группы как черты вторичноводной адаптации. Независимо от экологической интерпретации «рептилийных» признаков сеймуриаморф (наличие барабанной перепонки, прогрессивное окостенение отикальной области, увеличение высоты черепа, развитие шейного и крестцового отделов позвоночника и др.) приходится признать, что эта группа обладала организационными предпосылками для полного освоения суши, т. е. утраты развития с метаморфозом и водной личиночной стадии онтогенеза, свойственной дискозаврискам (Spina, 1952). Однако сеймуриаморфы не реализовали этих возможностей. Еще более яркий пример неприменимости критерия уровня организации для характеристики ароморфоза дают двоякодышащие рыбы (см. ниже).

Таким образом, лишь оценка преобразований организации с точки зрения широты (расширения) адаптивной зоны (см. рис. 30), которую эти преобразования позволяют занять потомкам по сравнению с предками, дает возможность судить о направлении эволюции данного таксона. Предлагаемый критерий учитывает наличие и более, и менее крупных ароморфозов. Например, адаптивной зоной эволюции кистеперых рыб (ближайших предков наземных позвоночных) были мелководные, бедные кислородом, возможно пересыхающие водоемы (Воробьева, 1977; Шмальгаузен, 1960, 1964; Romer, 1958) — Rhipidistia — подстерегающие хищники занимали в них концевые звенья цепей питания. Охотились они на любую доступную им добычу, в том числе, возможно, и на молодь других кистеперых. Судя по всему, пищевая конкуренция среди Rhipidistia была достаточно острой (Северцов, 1978). Таким образом, адаптивная зона предков наземных позвоночных была достаточно узкой, по своим биологическим характеристикам она была близка к адаптивной зоне современных двоякодышащих и многопера, а по кормовой базе, видимо, еще уже. Древнейшие наземные позвоночные — Ichthyostegidae — сохранили ту же среду обитания и исходный способ питания (Шмальгаузен, 1964), но в дополнение приобрели способность передвигаться по суше. Видимо, это в полной мере относится и к другим древнейшим Tetrapoda, составившим фауну уреза воды (Северцов, 1978, 1980б). Иными словами, древнейшие амфибии, как и их нижнекарбоновые потомки, полностью сохранили приспособленность в исходной для них адаптивной зоне, но в дополнение приобрели способность жить и питаться вне воды. Таким образом, в процессе возникновения наземных позвоночных произошло расширение адаптивной зоны предков — Rhipidistia, а не смена зон.

Косвенно этот вывод подтверждается большим количеством филогенетических ветвей стегоцефалов, ведущих вторичноводный образ жизни, а также тем, что даже современные амфибии после метаморфоза способны жить и питаться в воде. Расширение адаптивной зоны привело к повышению конкурентоспособности амфибий по сравнению с их предками, о чем свидетельствует параллель-

лизм в эволюции поздних кистеперых и стегоцефалов (Воробьева, 1977), окончившийся вымиранием *Rhipidistia*, не выдержавших конкуренции со своими потомками.

Таким образом, критерий расширения адаптивной зоны действительно характеризует ароморфоз. Недостатком этого критерия является возможность его применения только *a posteriori*, лишь после того, как расширение адаптивной зоны уже произошло. Дело в том, что процесс смены зон при алломорфозе и процесс расширения зоны, характеризующий ароморфоз, на начальных своих этапах очень сходны. И в том и в другом случае происходит выработка адаптаций к новым условиям среды и утрата, хотя бы части адаптаций к условиям исходной адаптивной зоны. Другими словами, расширение адаптивной зоны не сводится только к ароморфным преобразованиям организации. Так, становление млекопитающих не исчерпывалось формированием гомойотермии и становление членистоногих — централизацией нервных ганглиев. Поэтому в дополнение к критерию расширения адаптивной зоны необходим критерий, позволяющий различать ароморфные и не ароморфные преобразования организации в процессе расширения адаптивной зоны.

Широкая адаптивная зона ароморфного таксона складывается, как было показано выше, из двух частей: анцестральной и вновь приобретенной потомками, для амфибий это соответственно вода и суша. В качестве ароморфозов выступают признаки, которые адаптивны в обеих частях адаптивной зоны. Такой подход позволяет при внимательном морфофункциональном анализе отличать ароморфозы от алломорфозов и черт специализации в процессе расширения зоны или показать, что при смене зон не формируются признаки адаптивные и в исходной, и в осваиваемой адаптивных зонах. Одновременно такой подход объясняет длительность существования ароморфозов, на которую указывал еще А. Н. Северцов (1967). Поскольку ароморфозы адаптивны в обеих частях новой, более широкой адаптивной зоны, они и сохраняются до тех пор, пока таксон эволюционирует в этой зоне. Ароморфозы могут исчезать лишь в ходе сужения адаптивной зоны — в процессе специализации.

Пользуясь эколого-морфологическим анализом, можно показать, что возникновение гомойотермии явилось для птиц ароморфозом. Этот признак адаптивен при любом способе существования птиц в их более широкой (по сравнению с рептилиями) адаптивной зоне. В то же время превращение передних конечностей в крылья — приспособление, сделавшее птиц птицами, должно рассматриваться в качестве алломорфоза. При наземном образе жизни, т. е. в той части адаптивной зоны птиц, которую занимали их рептилийные предки, крылья не адаптивны. Они редуцируются у большинства хорошо бегающих птиц.

Выход позвоночных на сушу, как и любое крупное расширение адаптивной зоны, сопровождается преобразованием главным образом четырех морфофункциональных систем: локомоции, ориента-

ции (органов чувств), питания и дыхания. Преобразования локомоторной системы связаны были с необходимостью передвижения по субстрату при условии возрастания действия силы тяжести в воздушной среде. Эти преобразования выразились прежде всего в формировании ходильных конечностей, укреплении поясов конечностей, редукции связи плечевого пояса с черепом, а также в укреплении позвоночника. Преобразования системы захватывания пищи выразились в формировании аутостилии черепа, развитии подвижности головы (чему способствовала редукция *posttemporale*), а также в развитии подвижного языка, обеспечивающего транспортировку пищи внутри ротовой полости. Наиболее сложные перестройки были связаны с приспособлением к дыханию воздухом: формированием легких, малого круга кровообращения и трехкамерного сердца. Из менее значительных изменений этой системы следует отметить редукцию жаберных щелей и разобщение пищеварительного и дыхательного трактов — развитие хоан и гортанной щели.

Весь круг приспособлений, связанных с использованием воздуха для дыхания, сложился у кистеперых рыб (и их предков) в воде (Шмальгаузен, 1964). Дыхание вне воды повлекло за собой лишь редукцию жабр и опекулярного аппарата. Эта редукция была связана с высвобождением *hyomandibulare* и превращением его в *stapes* — с развитием системы ориентации и возникновением подвижности языка. Преобразование системы ориентации выразилось в формировании среднего уха, редукции сейсмодативной системы и в приспособлении зрения и обоняния к функционированию вне воды.

Из вышеизложенного (подробнее см.: Воробьева, 1987; Лебедева, 1968, 1979; Медведева, 1975, 1986; Северцов, 1964, 1972а, б, 1978, 1980б; Шишкин 1970, Шмальгаузен, 1964) видно, что все связанные с возникновением *Tetrapoda* преобразования организации теснейшим образом между собой связаны. Однако пятипалые ходильные конечности редуцировались во многих ветвях филогенеза низших наземных позвоночных (*Aistopoda*, часть *Embolomeri*, *Nectridia*, *Apoda*). Этот признак адаптивен лишь в «сухопутной» части адаптивной зоны, и должен рассматриваться как алломорфоз. Напротив, окостенение позвоночника и развитие зигапофизов выгодны при любом способе локомоции и в водной, и в наземно-воздушной среде и могут рассматриваться как ароморфоз. Точно так же аутостилия черепа адаптивна при питании в обеих средах.

Система преобразования организации, связанная с дыханием воздухом и включающая развитие малого круга кровообращения, трехкамерного сердца и легких, развивалась еще у *Rhipidistia* и, видимо, параллельно, у *Dipnoi*. Согласно И. И. Шмальгаузену (1964), легкие возникли в процессе формирования костных рыб. Трехкамерность сердца, малый круг кровообращения и хоаны возникли параллельно у двоякодышащих и рапидистий. Целоканты этими признаками не обладают. Следовательно, весь этот комп-

лекс преобразований имеет приспособительное значение в обеих частях адаптивной зоны. На суше легкие, но не малый круг кровообращения, редуцируются у ряда специализированных видов разных семейств хвостатых амфибий, что связано, с одной стороны, с обитанием этих видов во влажных биотопах, где редукция легких компенсируется кожным дыханием, а с другой — с развитием механизма выбрасывания языка — пищевой специализацией (Северцов, 1972а). Таким образом, весь круг преобразований, связанных с дыханием атмосферным кислородом, следует рассматривать как ароморфоз. Редукцию жаберного дыхания, не только не эффективного, но и вредного вне воды (Северцов, 1972б), следует отнести к алломорфным преобразованиям организации.

Анализ ароморфности и (или) не ароморфности преобразований организации в ходе расширения адаптивной зоны, по-видимому, позволяет избежать оценки ароморфоза *a posteriori*, но он связан с морфофункциональным (эколого-морфологическим — Юдин, 1970, 1974) анализом, который часто трудоемок и не всегда однозначен.

При оценке *a posteriori* дополнительным критерием ароморфности может служить сохранение ароморфных признаков в ходе дальнейшего филогенеза. Еще А. Н. Северцов (1967) отмечал, что ароморфозы оказываются признаками, очень стойкими в ходе дальнейшего филогенеза. Эта устойчивость объясняется именно тем, что ароморфозы адаптивны в обеих частях адаптивной зоны и сохраняются как минимум до тех пор, пока таксон эволюционирует в этой зоне. Лишь связанное со специализацией вторичное сужение адаптивной зоны может повлечь за собой утрату ароморфозов, иллюстрацией чему служит редукция легких у ряда хвостатых амфибий. Наиболее ярко выражена утрата ароморфозов при гипоморфной специализации. Рассматривая вышеописанное преобразование с позиций сохранения ароморфозов, можно сказать, что формирование среднего уха, в частности *stapes*, формирование подвижного языка, формирование «сухопутного» органа обоняния являются ароморфными преобразованиями. Таким образом, основываясь на трактовке ароморфного направления эволюции как расширения адаптивной зоны предков, можно выделить три основных критерия ароморфоза.

1. Сам факт большей широты адаптивной зоны потомков по сравнению с предками. Следует лишь подчеркнуть, что широта адаптивной зоны вслед за Дж. Симпсоном (1948) понимается как разнообразие экологических факторов, к которым адаптирована организация особей (и их групп) данного таксона, а не численность или таксономический ранг.

2. Адаптивность признаков, определяющих существование в более широкой адаптивной зоне, к обеим ее частям: адаптивной зоне анцестрального таксона и вновь приобретенной в ходе ароморфоза. При таком подходе остается открытым вопрос о возможности не расширения, а смены более узкой зоны анцестрального

таксона на более широкую дочернего. Не располагая соответствующим материалом, позволяющим строго показать именно смену более узкой зоны на более широкую¹, этот вопрос приходится оставить открытым для дальнейшего изучения.

3. Продолжительность сохранения ароморфных признаков в ходе дальнейшего филогенеза, обусловленная биологическим прогрессом группы в новой, более широкой адаптивной зоне. Этот критерий, как и первый, может применяться лишь *a posteriori*.

2.6.3.2.

Темпы ароморфной эволюции

А. Н. Северцов (1967) считал, что не только ароморфоз переходит в идиоадаптацию, но и идиоадаптация может служить исходным материалом для ароморфной эволюции. Близких взглядов придерживался И. И. Шмальгаузен (1982), считавший, что ароморфоз может возникать на основе алломорфоза. Вместе с тем И. И. Шмальгаузен подчеркнул, что ароморфоз возникает как частное приспособление под влиянием строгой избирательной элиминации в колеблющихся условиях среды, на фоне ослабления внутривидовой конкуренции. Такая экологическая ситуация определяет возникновение специфического направления отбора на «высшую организацию», т. е. на «жизнеспособность в разнообразных условиях» (ср. Hecht, Edwards, 1976). Это направление отбора приводит к выработке приспособлений, перекрывающих весь спектр элиминирующих факторов среды. В современных терминах это означает, что ароморфозы должны формироваться при крайних значениях К-стратегии отбора (Пианка, 1981).

Интенсивность элиминации, согласно Шмальгаузену, обуславливает высокую скорость эволюции и малочисленность группы, идущей по пути ароморфоза. С этими представлениями И. И. Шмальгаузена вполне согласуется концепция квантовой эволюции (Симпсон, 1948), согласно которой переход через неадаптивную зону в процессе смены адаптивных зон эволюции в ходе филогенеза характеризуется ускорением темпов эволюции группы и ее малочисленностью.

Однако следует подчеркнуть, что вышеизложенный комплекс хорошо согласующихся между собой представлений о темпах ароморфной эволюции противоречит теории координации (см. 2.4), по которой поддержание целостности организации в процессе ее эволюционных преобразований не менее важно, чем сами адаптивные изменения организации. Ароморфоз представляет собой очень глубокую перестройку организации, не сводящуюся, как показано выше, к изменениям одного или немногих признаков, причем все ароморфные и не ароморфные преобразования на пути

¹ Вопрос об относительной широте двух независимых адаптивных зон крайне труден для объективной оценки.

расширения адаптивной зоны должны быть координированы между собой. Необходимость координации многих вновь возникающих в процессе ароморфоза признаков, пожалуй, наиболее наглядно показана Л. П. Татариновым (1976) на примере эволюции териодонтов и возникновения млекопитающих. В процессе становления только структуры головы млекопитающих скоординировались и сопряженно эволюционировали по меньшей мере семь признаков, причем этот процесс продолжался с конца средней перми до конца триаса. И. А. Шилов (1968) подчеркнул необходимость координации многих признаков в процессе становления гомойотермии у млекопитающих, которые, естественно, должны были быть связаны и с вышеупомянутыми преобразованиями головы, и с системой размножения, и с многими другими преобразованиями. Ю. И. Полянский (1970) отмечал координированность ароморфных преобразований в эволюции простейших. Таким образом, координация, несомненно, необходимое условие формирования ароморфозов. Сложность координации многих глубоких преобразований организации обуславливает медленность ароморфной эволюции.

Окостенение позвоночника происходило во всех ветвях эволюции костных рыб. Костные верхние и нижние дуги позвонков появились, видимо, в процессе возникновения самих Osteichthyes. Костные тела позвонков, по всей вероятности, преформировались в филогенезе хрящевыми болванками, замещавшимися затем окостенениями. На этой основе и у Amioidei, и у стегоцефалов параллельно возникла диплоспондилия. О древности формирования тел позвонков свидетельствует обнаружение их у палеозойских двоякодышащих (Воробьева, Обручев, 1964). У большинства Rhipidistia тела позвонков не обнаружены, что, однако, говорит не об их отсутствии — хрящевые центры не могли сохраниться при фоссилизации, а о медленности эволюции позвоночного столба. У верхнедевонского *Eusthenopteron* — формы, которую обычно сопоставляют с ихтиостегой, существовали костные гипоцентры, целиком охватывающие хорду и дорсальные, тоже костные, плевроцентры (Jarvik, 1952). Между ними вклинивались все еще хрящевые, не сохранившиеся при фоссилизации *interventrale* (Шмальгаузен, 1958а, б, 1964). Позвоночник ихтиостеги отличался от такого *Eusthenopteron* лишь более вертикальным расположением остистых отростков с суставными поверхностями на них. Дальнейшая эволюция позвоночника у наземных позвоночных протекала столь же медленно. Еще у сеймуриаморф сохранялась самостоятельность гипоцентра и плевроцентра. Только лепоспондильный тип формировался, видимо, быстрее, что и порождает трудности в установлении происхождения этой группы (Шмальгаузен, 1964).

Формирование аутостилии черепа функционально обусловлено возрастанием нагрузки на челюстной аппарат. Поэтому у перешедших к склерофагии двоякодышащих она сформировалась раньше, чем у предков наземных позвоночных, хотя в филогенезе Rhipidistia — Tetrapoda процесс укрепления челюстей на нейрокране на-

чался, вероятно, очень давно. У рипидистий *praemaxillare* и *maxillare* были соединены с костями крыши черепа, а *palatoquadratum* укреплялся спереди на обонятельной области и посредине двумя связями — медиальной и латеральной. Медиальная связь унаследована рипидистиями от их предков. У самих рипидистий сформировалась лишь латеральная связь — *proc. ascendens palatoquadrati* — *proc. antoticus*. У стегоцефалов добавилось последнее — заднее сочленение — *proc. oticus*, соединивший *palatoquadratum* с ушной капсулой, в результате чего и освободилось *hyomandibulare*. В дальнейшем эволюция укрепления челюстей шла по пути усиления их связи с покровными костями черепа (Лебединкина, 1964, 1968, 1979).

Использование воздуха для дыхания началось, по-видимому, также с возникновением костных рыб. Согласно И. И. Шмальгаузену (1964), именно легкие были предшественником плавательного пузыря. У *Rhipidistia* и *Tetrapoda* легкие сохранили свое первоначальное, вентральное относительно пищеварительного канала, положение, тогда как у двоякодышащих они сместились дорсально — ближе к центру тяжести рыбы. Строение легких в ряду кистеперых и низших тетрапод почти не менялось. У современных амфибий — это все еще ячеистые или гладкостенные (у примитивных *Urodela*) парные мешки без развитой трахеи. Исключение составляют лишь легкие у *Pipidae* (см. выше).

Легочные артерии и вены среди рыб имеются у *Polypterus* и *Dipnoi*, но отсутствуют у латимерии. Сердце у двоякодышащих трехкамерное, но у латимерии — двухкамерное. Учитывая раннюю дивергенцию целакантов и рапидистий (Воробьева, Обручев, 1964; Jarvik, 1967), можно предполагать, что малый круг кровообращения и межпредсердная перегородка развились у рипидистий в воде (как и у двоякодышащих) и окончательно сформировались в процессе редукции жаберных дуг на суше. Таким образом, признаки, которые являются у *Tetrapoda* ароморфозами, имели первоначально значение лишь частных приспособлений в исходной для наземных позвоночных адаптивной зоне рипидистий. Темпы эволюции ароморфозов представляются крайне низкими, и на грани двух сред — воды и суши — не удастся обнаружить ускорения эволюции ароморфных адаптаций.

Сказанное, однако, не означает, что в процессе расширения адаптивной зоны не имеет места ускорение темпов эволюции группы. Но ускорение происходит по алломорфным признакам, таким как редукция сейсмочувствительной системы, формирование пятипалой конечности, редукция непарных плавников, исчезновение опекулярного и жаберного аппаратов и т. п. (Северцов, 1972а, 1987). Иными словами, медленность ароморфозной эволюции компенсируется более быстрыми темпами алломорфоза. Видимо, быстрая перестройка алломорфных адаптаций породила представление о скачкообразности, т. е. быстрых темпах ароморфоза.

Принцип неспециализированности предковых форм (Cope, 1904) до сих пор является общепризнанной характеристикой организации, исходной для возникновения новых таксонов (Красилов, 1977; Шмальгаузен, 1969). Этим, видимо, и обусловлено то, что И. И. Шмальгаузен (1982, 1969) согласился с А. Н. Северцовым (1967) в следующем: переход к ароморфозу происходит от алломорфной фазы филогенеза. В то же время И. И. Шмальгаузен (1969) разделял теорию педоморфоза (см. выше), гласящую, что при выпадении в результате неотении дефинитивной стадии онтогенеза возможно резкое изменение направления эволюции, в том числе возникновение ароморфозов.

Изложенный комплекс представлений хорошо согласуется с принципом специализации (Депере, 1915): группа, вставшая на путь специализации, может эволюционировать только в сторону дальнейшей специализации. Теория педоморфоза не противоречит этому подходу, так как в процессе гопиморфоза выпадение дефинитивной стадии онтогенеза ведет к экологической специализации, но морфологической деспециализации. Однако М. С. Гиляров (1949) высказал мнение о возникновении ароморфозов от специализированных предков, что заставляет более внимательно проанализировать условия, в которых происходит эволюция группы, исходной для ароморфного таксона.

Костные рыбы возникли в силуре в пресноводных водоемах (Romer, 1933a) и быстро дивергировали, причем древнейшие лучеперые — *Palaeoniscī* заняли более глубоководные и чистые воды, а *Sarcopterygia* — более мелководные и бедные кислородом. Поэтому у лучеперых, за исключением *Polypteri*, занимавших местообитания, сходные с *Sarcopterygia*, легкие преобразовались в гидростатический орган, у *Sarcopterygia* продолжали выполнять дыхательную функцию. В ходе дальнейшего филогенеза в начале — середине силура (Воробьева, Обручев, 1964) *Sarcopterygia* дивергировали на двоякодышащих и кистеперых. Двоякодышащие перешли к склерофагии и отчасти к фитофагии, т. е. получили более или менее стабильную кормовую базу, а кистеперые остались хищниками. Среди кистеперых также очень рано выделились *Coelocantida*, эволюционировавшие в основном параллельно, *Palaeoniscī* в более глубоководных водоемах, в связи с чем у них не развились хоаны, малый круг кровообращения и трехкамерное сердце, а легкие преобразовались в гидростатический орган. Это и дало возможность целокантам в перми освоить морские местообитания, избежав вымирания в процессе конкуренции со стегоцефалами. Сами *Rhipidistia* дивергировали на несколько групп, различавшихся размерами, способом охоты, отношением к солёности воды и т. д. (Воробьева, 1972, 1977).

Рассматривая процесс становления кистеперых с точки зрения занимаемой ими адаптивной зоны, необходимо отметить, что само вселение предков *Sarcopterygia* в мелководные водоемы явилось для них сужением адаптивной зоны костных рыб в целом. Дальнейшее сужение адаптивной зоны *Rhipidistia* было обусловлено возникновением *Dipnoi*, а затем целокантов, еще более сузивших кормовую базу этих рыб и спектр их местообитания (за счет конкуренции). Таким образом, филогенез *Rhipidistia* — это путь теломорфной специализации, морфологическим выражением которой явились «мясистые плавники», хоаны, подразделение эндокрана на подвижные атмосферноидный и отикоакципитальный блоки, развитие аппарата дыхания атмосферным воздухом, развитие «клыков».

Специализированность непосредственных предков ароморфных таксонов выявляется для ряда форм. Так, непосредственными предками птиц были лазящие и прыгающие с ветки на ветку рептилии, что для рептилий в целом можно рассматривать как ярко выраженную специализацию. Специализированность архиптерикса и его ближайших предков достаточно наглядно иллюстрируется сопоставлением *Draco volitans*, занимающих в настоящее время экологическую нишу, сходную с таковой предков птиц. И. А. Шилов (1968) отмечал, что предками млекопитающих были специализированные мелкие ночные формы. М. С. Гиляров (1949, 1970а) показал, что выход членистоногих на сушу происходил через приспособления их к жизни во влажной почве, т. е. через фазу специализации.

Таким образом, ароморфоз возникает на основе специализации предковой группы. Представление о специализации, как фазе филогенеза, предшествующей ароморфозу, требует объяснения, которое должно учитывать и медленность ароморфной эволюции. Специализация представляет собой узкое одностороннее приспособление. Сужение адаптивной зоны в первую очередь отражается на тех признаках организации, которыми организм адаптируется к условиям этой узкой зоны (см. выше). Если темпы преобразования организации отстанут от темпов изменения среды — группа вымрет (Шмальгаузен, 1969).

Поэтому органы, определяющие специализацию, эволюционируют быстрее, а остальные системы медленнее. В результате возникает мозаичность организации (de Beer, 1952) — сочетание эволюционно продвинутых и эволюционно «отсталых», примитивных признаков. Видимо, это явление лучше назвать эволюционной гетерохронией (Тахтаджан, 1946), или гетеробатмией (Тахтаджан, 1966). Гетеробатмия отмечена де Бером (de Beer, 1952) для архиптерикса, Л. П. Татариновым (1976) для сеймуриаморф и рефироистегид и др. авторами для разных групп животных. Как отмечено выше, в процессе становления *Tetrapoda* ароморфные признаки эволюционировали медленно, а не ароморфные — более быстро. В полной мере это можно сказать и относительно признаков, интерпретируемых как черты специализации *Rhipidistia* — развития подвижности атмосферноидного отдела черепа,

развития «мясистоплавниковости», адаптаций разных форм *Rhipidistia* к тому или иному способу охоты и т. п. (Воробьева, 1972, 1977).

Разная скорость эволюции ароморфных и не ароморфных адаптаций на пути специализации предков, ароморфного таксона приводит к дискоординации организации особей специализирующегося таксона, что и выражается в мозаичности их организации. И. И. Шмальгаузен (1969) подчеркивал, что быстрая эволюция на пути гиперморфоза приводит к дискоординации. Очевидно, это свойственно и другим формам специализации. Вместе с тем, как показал А. Л. Тахтаджан (1946, 1966), гетеробатмия по мере филогенеза постепенно утрачивается — признаки, оставшие в своем развитии, догоняют системы, эволюционировавшие более быстро, и координированность организации возрастает. Это наблюдение А. Л. Тахтаджана хорошо согласуется с представлениями И. И. Шмальгаузена о темпах эволюции в процессе специализации.

Замедление темпов эволюции специализированных групп вплоть до перехода к персистированию означает возрастание интенсивности стабилизирующего отбора. Последний в свою очередь через эволюцию процессов онтогенеза определяет повышение целостности организации (Шмальгаузен, 1968а) и формирование координаций. Возрастание координированности ведет к снижению эволюционной пластичности организации. Число потенциальных направлений его эволюции, определяемое степенью мультифункциональности органов, само по себе снижающееся в процессе специализации (Северцов, 1939; Северцов, 1980а), еще более сокращается при формировании координационных связей между органами. В результате правило специализации должно выполняться с тем большей вероятностью, чем дальше таксон эволюционирует по пути специализации. Иными словами, чем полнее утрачена гетеробатмия, тем меньше вероятность смены или расширения адаптивной зоны. Отсюда возникает вопрос, при каких условиях специализация может привести к расширению адаптивной зоны? На ранних этапах специализации, когда система координаций еще не сформировалась, организация таксона сохраняет пластичность, достаточную, чтобы на основе адаптаций в узкой и нестабильной адаптивной зоне произошло расширение этой зоны. Иными словами, при ароморфозе происходит изменение не столько направления эволюции признаков, обеспечивающих расширение зоны, сколько изменение характера их координации и между собой, и со всеми другими признаками организации.

Однако интерпретация специализации как сужения адаптивной зоны, а не степени продвинутости позволяет прийти к выводу, что именно ранняя специализация, т. е. попадание ветви адаптивной радиации исходного таксона в узкую аберрантную адаптивную зону, обуславливает возможность расширения адаптивной зоны как с точки зрения организации особей анцестрального таксона, так и с точки зрения экологических условий расширения адаптивной зоны.

Морфофизиологический прогресс действительно представляет собой процесс формирования адаптаций, обеспечивающих выживание в более широком диапазоне условий среды, чем это свойственно предковым группам. Однако едва ли можно согласиться с Е. И. Лукиным (1985) в том, что ароморфозы приурочены к экологическим и геологическим кризисам. Видимо, сама медленность и координированность ароморфозов определяет их широкое адаптивное значение, хотя формируются они как частные адаптации. Поэтому ароморфные приспособления обеспечивают потенциальную возможность расширения адаптивной зоны и выживание в ней в том случае, если расширение произошло. Но приспособления, которые *a posteriori* квалифицируются как ароморфные, сами по себе не приводят к расширению адаптивной зоны. Очень наглядный пример тому дают двоякодышащие рыбы. Несмотря на то что ходильные конечности Tetrapoda сформировались из многолучевой структуры парных плавников Rhipidistia (Шмальгаузен, 1964), структурных ограничений формированию их у двоякодышащих, как это показали исследования Н. Хольмгрена (Holmgren, 1949), не было. Тем не менее Dipnoi на сушу не вышли, а все те признаки, которые у стегоцефалов следует рассматривать в качестве ароморфозов, у двоякодышащих могут быть интерпретированы лишь как признаки их специализации — адаптации в очень узкой, аберрантной для рыб и не стабильной адаптивной зоне.

Кроме особенностей организации, позволяющих расширить адаптивную зону, должны существовать определенные экологические условия, обуславливающие это расширение. Продолжая сравнение Dipnoi и Rhipidistia, следует признать, что этим фактором для возникновения Tetrapoda явилась пищевая конкуренция. Кистеперые рыбы, особенно их молодь, вынужденные в результате преследования хищниками держаться на мелководьях, близ уреза воды, должны были использовать в пищу и водных беспозвоночных, и беспозвоночных, вымываемых с берега, и, наконец, начать адаптироваться к использованию свободной кормовой базы на берегу (Северцов, 1978). Естественно, если бы кормовая база на берегу отсутствовала, т. е. адаптивная зона предков наземных позвоночных не была пограничной, не граничила бы со свободной зоной, расширения зоны Rhipidistia не произошло бы (Северцов, 1972а, 1978). Равно этого не произошло бы, если бы кормовая база в воде была достаточно стабильной.

2.6.3.4.

Смена фаз адаптациоморфоза

Из сказанного следует, что ранняя и быстрая специализация исходного таксона в пограничной, а потому узкой и не стабильной адаптивной зоне является условием, при котором ароморфные признаки координируются между собой и с не ароморфными признаками таким образом, что обеспечивают

расширение адаптивной зоны. Отсюда следует, что принцип неспециализированности предков нельзя рассматривать как эволюционное правило. Новые таксоны могут возникать только от специализированных предков. Таким образом, сформулированный И. И. Шмальгаузен (1982, 1969) принцип типичной смены фаз адапациоморфоза — алломорфоз, одна из форм специализации, выдерживается даже более строго, чем это считал сам И. И. Шмальгаузен. Новый ароморфоз возникает не от фазы алломорфоза, а от фазы специализации.

Становится более понятным и суммирование ароморфозов, происходящее в процессе повторения серий фаз адапациоморфоза и хорошо прослеживающееся в ряду *Tetrapoda* от амфибий через рептилий к птицам или млекопитающим. Чем шире адаптивная радиация данного таксона, тем вероятнее попадание каких-либо ветвей этой радиации в пограничные адаптивные зоны и быстрая их там специализация. В результате ароморфозы предков не утрачиваются, как это свойственно поздней специализации, а суммируются. Поэтому от ароморфоза к ароморфозу растет и вероятность возникновения нового ароморфоза.

Вышеизложенные данные позволяют отчасти пересмотреть представления об эволюции таксонов высокого ранга. Возникновение дочернего таксона в том случае, если оно основано на ароморфозе и характеризуется расширением адаптивной зоны, приводит к быстрой адаптивной радиации дочернего таксона в новой, более широкой зоне, что связано, с одной стороны, с наличием свободных экологических ниш, а с другой — с конкуренцией между вселенцами. Естественно, чем шире адаптивная зона, тем шире и дивергенция. Адаптивную радиацию в новой, более широкой зоне следует рассматривать как процесс выработки частных приспособлений в новых условиях среды, что означает дробление зоны на подзоны и формирование границ подзон дочерних таксонов (Северцов, 1978). Иными словами, фаза ароморфной эволюции obligatно сменяется фазой алломорфоза. Переход от ароморфоза к алломорфозу, сопровождающийся адаптивной радиацией и дальнейшей параллельной эволюцией дочерних таксонов, прослеживается на большинстве классов позвоночных.

Дальнейшая судьба дочерних таксонов зависит от многих факторов: широты освоенных ими адаптивных зон; соотношения адаптивной зоны данного таксона и таксонов, занимающих соседние, обычно параллельные ему адаптивные зоны; остроты конкуренции и между таксонами, занимающими соседние зоны, и таксонами внутри данной зоны и т. п. В том случае, если адаптивная зона дочернего таксона достаточно широка и конкуренция между сестринскими таксонами не приводит к ее сужению, а конкуренция дочерних систематических групп внутри зоны не приводит к ее дальнейшему дроблению, т. е. к сужению зоны этих дочерних таксонов, алломорфоз может продолжаться неопределенно долго. Продолжается он и при смене адаптивных зон. Примерами подобной эволюции может служить филогенез хрящевых рыб: акулооб-

разные — эволюция в зоне; скаты — смена зон; химеры же, напротив, демонстрируют случай сужения зоны — специализации. Не менее наглядным примером может служить эволюция костистых рыб. Веер адаптивной радиации любого класса позвоночных демонстрирует примеры алломорфоза, среди которых не составляет особого труда вычленить случаи специализации, связанные либо с сужением адаптивной зоны в ходе конкуренции сестринских таксонов одинакового ранга, либо в процессе дальнейшего дробления адаптивной зоны. Таким образом, переход от фазы алломорфоза к фазе специализации в отличие от перехода от ароморфоза к алломорфозу нельзя считать облигатным: для каждого данного таксона возможны и продолжение алломорфной эволюции, и переход к специализации.

Переход от алломорфоза к специализации, как сказано выше, происходит либо в результате сужения адаптивной зоны в ходе конкуренции с сестринскими таксонами, либо в результате дробления адаптивной зоны исходного таксона. По сути дела, оба эти случая представляют собой результат конкуренции между сестринскими таксонами. Различаются они только по этапу, на котором начинается специализация, и, видимо, по рангу конкурирующих таксонов. Если в ходе первичной адаптивной радиации таксон попадает в аберрантную адаптивную зону, обуславливающую его специализацию, то попадает он туда в результате конкуренции с сестринскими таксонами. Период алломорфоза для такого таксона короток, а организация его мозаична — ранняя специализация будет обуславливать усиление, а не ослабление гетеробатмии. Если же специализация формируется в ходе дальнейшего дробления адаптивной зоны какого-либо из алломорфных филумов, т. е. наступает позже, то ранг специализирующегося таксона, по-видимому, будет более низким, а гетеробатмия его организации менее выражена. Период, предшествующий алломорфной эволюции, и более низкие темпы специализации обусловят более высокую координированность организации.

Как показано выше, вопреки Ш. Депере (1915) приходится признать, что специализация не обязательно ведет к вымиранию специализированного таксона. Вымирание специализированных форм (как и не специализированных) происходит в том случае, если темпы эволюции таксона отстают от темпов изменения окружающей среды (Шмальгаузен, 1969). Поэтому вымирание специализированных форм должно быть свойственно прежде всего поздней специализации — формам, утратившим гетеробатмию и эволюционную пластичность организации. С другой стороны, специализированные формы должны вымирать с тем большей вероятностью, чем резче меняется среда их обитания.

Однако если адаптивная зона специализированного таксона сохраняется, сохраняется и сам таксон. Как известно, все персистентные формы — формы высоко специализированные. В тех узких адаптивных зонах, которые они занимают, эти формы настолько хорошо адаптированы, что, с одной стороны, способны выдержать

конкуренцию с любыми претендентами на их среду обитания, а с другой — подвергаются действию главным образом стабилизирующего отбора, что приводит к сохранению их организации неизменной. Наконец, именно специализация дает начало новому расширению адаптивной зоны — новому ароморфозу.

Таким образом, по ходу типичной смены фаз адапациоморфоза ароморфоз обязательно заменяется алломорфозом; алломорфоз может продолжаться либо неопределенно долгое время, либо сменяться фазой специализации; специализация в свою очередь может привести уже не к двум, а к трем различным результатам: вымиранию, персистированию и новому ароморфозу. Сказанное, по-видимому, представляет собой общезволюционное правило, которое можно сформулировать следующим образом: число потенциальных направлений эволюции таксона возрастает по мере его филогенеза.

Эволюция популяций, видов и надвидовых таксонов всегда происходит в конкретной экологической обстановке — в составе разного ранга экосистем, причем для каждой популяции (или таксона) совокупность всех остальных компонентов экосистемы служит средой, определяющей направление ее эволюции. С другой стороны, эволюция сообществ, как сказано во введении, в принципе представляет собой раздел теории эволюции, равновеликий таким разделам, как микроэволюция и макроэволюция.

Вопрос об эволюции сообществ поставлен В. Н. Сукачевым 60 лет назад (Сукачев, 1928). Еще раньше И. К. Пачосский (1891, цит. по Работнову, 1983) подчеркивал, что классификация сообществ должна отражать их происхождение. Проблемы классификации сообществ, главным образом растительных, разрабатываются и в СССР, и за рубежом (Лавренко, 1959; Мейен, 1987; Морозов, 1925; Работнов, 1974; Сочава, 1944; Сукачев, 1972; Vgaup-Blanquet, 1964 и др.). Исследуется «филогения» растительных ассоциаций и более крупных объединений, включая флорогенез (Красилов, 1972; Мейен, 1987; Развитие флор, 1977; Сочава, 1944, 1972; Banks, 1980 и др.).

Однако, несмотря на большое количество конкретных и обобщающих исследований, вопрос о закономерностях эволюции сообществ далек от решения. С. С. Шварц (1973) писал, что вопрос о соотношении эволюции организмов и эволюции их сообществ, в конечном итоге биосферы, не только не разработан, но даже подходы к его решению отсутствуют. Ю. И. Чернов (1984а) согласился с этим мнением С. С. Шварца. Признавая в качестве механизма эволюции отбор, действующий на популяционно-видовом уровне, а не перекомпоновку видов в экосистемах, приходится признать, что С. С. Шварц и Ю. И. Чернов указали ключевой вопрос, от которого зависит решение проблемы эволюции на биогеоценотическом уровне. В разработке вопроса взгляд с точки зрения популяциониста может оказаться не бесполезным.

Сложность проблемы эволюции сообществ определяется фундаментальными отличиями биогеоценотического уровня организа-

ции жизни от организменного и популяционно-видового уровней (ср. Чернов, 1984а). В. Тишлер (1971) сформулировал ряд отличий сообществ от организмов.

1. Сообщества формируются из уже существующих «готовых» компонентов — видов или их комплексов, тогда как организмы всегда возникают из зачатков. В. Б. Сочава (1944, цит. по Работнову, 1983) и Б. А. Быков (1973), рассматривая пути филогенеза, выразили это более конкретно. В. Б. Сочава обратил внимание на типы перестройки биоценозов. Возможны: инкумбация ярусов, т. е. совмещение синузий и ярусов различных ассоциаций в одной ассоциации; обратный процесс — сегрегация — расчленение синузий на дочерние; декумбация — перераспределение компонентов внутри сообщества. Б. А. Быков выделил: специогенез — превращение одной ассоциации в другую в результате эволюции входящих в нее видов, особенно доминантов (этот способ, по-видимому, единственный, непосредственно связанный с эволюцией); эзогенез — преобразование сообществ в результате того, что доминантные виды уступают свое положение другим видам того же сообщества; трансгенез — изменение сообщества в результате инвазии одних видов и выпадения других. Высшим категориям растительных сообществ, включая флоры и их объединения, также свойственна перестройка состава, основанная на перераспределении уже существующих компонентов (Мейен, 1987).

Следует отметить, что популяции занимают по признаку интегрированности положение, промежуточное между ценотическим и организменным уровнями. Их генотипический и фенотипический состав формируется как за счет размножения прошедших отбор особей данной популяции, так и за счет миграции особей.

2. Части сообществ в отличие от частей организма взаимозаменяемы. Это означает, что вид или комплекс видов может занять в данном сообществе место, ранее принадлежавшее другому виду или комплексу видов. Это положение детализирует предыдущее. Под комплексом видов можно понимать, по-видимому, с одной стороны, консорцию, а с другой — коадаптивный комплекс (Длусский, 1981). Естественно, далеко не все консорты даже первого концентра настолько тесно связаны с видом-детерминантом, что переходят вместе с ним из одного сообщества в другое. В то же время внедрение в какое-либо сообщество данного детерминанта обеспечивает возможность внедрения в него и консортов этого детерминанта.

Необходимо отметить, что представление о незаменимости частей организма в отличие от частей биоценоза не точно. Даже органы в организме могут функционально заменять друг друга (см. множественное обеспечение биологически важных функций). На тканевом и более глубоких уровнях организации взаимозаменяемость частей — условие нормального существования и функционирования организма. Разница состоит в том, что замена белковых молекул или клеток той или иной ткани, например форменных элементов крови, происходит на элементы, равноценные им не

только функционально, но и структурно, тогда как замена компонентов биоценоза при любом типе филогенеза подразумевает замену лишь функционально равноценных да и то не обязательно полностью равноценных друг другу элементов. Структурное соответствие заменяемого и заменяющего компонентов, особенно на ранних этапах сукцессии, может не выходить за пределы общего сходства жизненных форм, т. е. подобия. В то же время структура сообщества, существующего на данной территории в каждый данный момент времени, достаточно жестко детерминирована и воспроизводима, о чем свидетельствует сама цикличность сукцессий. С. М. Разумовский (1981) подчеркнул генотипическую обусловленность пределов адаптации видов и детерминированность амплитуды колебаний факторов среды, в которых может существовать данный вид. Это означает, что любой вид существует лишь в определенных местообитаниях и, изменяя среду своего обитания только ему присущим «видоспецифическим» образом, создает условия для освоения этого местообитания другим видам. Так возникает сукцессия.

Поскольку среда дисперсна по условиям минерального питания, влажности, освещенности и т. д., на каждой территории могут поселиться лишь несколько видов из того разнообразия, которое создают окружающие биоценозы. Эти виды вступают в конкурентные отношения (так как С. М. Разумовский обсуждал структуру фитоценозов, он пренебрегал другими типами связей). В результате конкуренции и направленных изменений среды обитания каждым из взаимодействующих видов число видов, населяющих данный биотоп, оказывается ограниченным по отношению числа видов, потенциально способных в нем обитать, а распределение их по территории упорядочивается.

К сказанному следует добавить, что число видов, способных внедриться в данный биотоп, также ограничено. Экологически оно ограничено радиусом индивидуальной активности особей видов, населяющих окрестные территории, и продолжительностью жизнеспособности покоящихся диаспор. Биogeографически оно ограничено зональностью, т. е. пределами адаптации видов, эволюционно — шириной их адаптации, выработавшейся в ходе предшествующей эволюции. Иными словами, взаимозаменяемость частей сообщества не противоречит достаточно жесткой детерминированности их состава, которая в свою очередь обусловлена выработанной в ходе предшествующей эволюции пластичностью экологии.

По этому пункту (взаимозаменяемость компонентов сообщества) популяционно-видовой уровень организации тоже занимает промежуточное положение между организменным и биогеоценотическим. Популяции внутри вида взаимозаменяемы, но в то же время структурно и адаптивно не вполне равноценны друг другу. То же в еще большей мере относится и к ролевым отношениям структурных компонентов полиморфных популяций (Гриценко и др., 1983; Михеев, 1986).

3. Части организма коррелированы между собой, тогда как в сообществе входящие в него популяции разных видов лишь уравнивают друг друга и имеют антагонистические (в цепях питания) отношения.

Этот пункт не точен. В организме ряд процессов поддерживается в устойчивом состоянии на основе уравновешения противоречивых тенденций. Достаточно напомнить о процессах возбуждения и торможения в центральной нервной системе. Популяции, входящие в сообщество, коадаптированы между собой, иначе они не могли бы сосуществовать в одном сообществе. Противоречивые тенденции в сообществах также поддерживают устойчивость их сосуществования. Классический пример — использование травянистой растительности саванны разнородной ассоциацией копытных, дающей возможность поддержания видового разнообразия травянистой растительности. Противоречивые тенденции между продуцентами и консументами и внутри каждого из этих трофических уровней (конкуренция) создают устойчивость системы.

Дело не в противоречивости или коррелированности компонентов ценоза по сравнению с частями организма, а в степени коррелированности. Части организма не могут существовать самостоятельно (в естественных условиях) и далеко не всегда могут существовать в составе другого целого. Достаточно напомнить об иммуноспецифичности и возникающих благодаря ей сложностях трансплантации органов и тканей, о самосборке эмбриональных структур из диспергированного клеточного материала и тому подобных явлениях. Компоненты же биоценоза, согласно пунктам 1 и 2, могут существовать в составе другого целого, а пионерные виды могут заселять новые местообитания вне связи с другими видами. Естественно, в данном случае имеется в виду не равновероятность любых замен, а возможность замен экологически близких форм. Популяционно-видовой уровень организации занимает и в этом отношении промежуточное положение. Возрастная, территориальная и поведенческая структура популяции животных не допускает включения в состав данной популяции каждой особи, «претендующей» на включение в нее. Сами популяции внутри вида викарируют. В то же время и популяции внутри вида, и внутривидовые группировки особей обмениваются друг с другом мигрантами (Гриценко и др., 1983; Майр, 1968; Шилов, 1977 и др.).

4. Сообщества основаны на количественной регуляции одних видов другими. В данном случае внимание биоценолога, естественно, сконцентрировано на межвидовых отношениях. Однако регуляция численности популяций — достаточно сложный процесс. Динамика численности зависит и от ценотических и от внутривидовых отношений (Шилов, 1977 и др.).

5. Размеры организмов определяются генетически, тогда как размеры сообществ зависят от внешних по отношению к ним причин. Действительно, протяженность биотопов определяется не столько биоценотическими, сколько абиотическими условиями. И в этом отношении популяционно-видовой уровень промежуточен:

популяция данного вида входит как компонент в разные сообщества. То же самое относится и к виду как системе популяций.

Выделенные В. Тишлером (1971) отличия сообщества от организма укладываются в неоднократно подчеркнутое многими авторами кардинальное различие этих уровней организации: низкую по сравнению с организмом интегрированность экосистем (Беклемишев, 1964б; Завадский, 1968; Чернов, 1971, 1984а, б и др.). Низкой интегрированностью экосистем обусловлено своеобразие их изменений во времени. Однако поскольку важно обсудить связь эволюции на популяционно-видовом уровне и эволюции сообществ, вопрос о целостности сообществ и о степени их влияния на эволюцию входящих в эти сообщества видов представляется весьма важным.

Для решения этого вопроса необходимо строго различать циклические сукцессионные изменения, ведущие к климаксу, и те изменения, которые В. Н. Сукачев назвал филоценогенезом. Относительно сукцессий С. М. Разумовский (1981) подчеркнул их направленность и схождение. Иными словами, каждая последующая стадия сукцессии может возникнуть от нескольких предыдущих, но не наоборот. Поэтому по мере приближения к климаксу неопределенность сукцессионного ряда снижается. Нетрудно заметить, что в этом отношении направленность сукцессии очень напоминает эквифинальность онтогенеза организма. Если же онтогенез рассматривать как жизненный цикл, сходство еще усилится. Пользуясь этой аналогией, циклические сукцессии можно уподобить онтогенезу, а в качестве эволюционирующей единицы вслед за Г. Д. Дыминой (1984) принять сукцессионный цикл. С этих позиций филоценогенез может быть уподоблен филогенезу, который представляет собой исторический ряд онтогенезов (Шмальгаузен, 1969). Естественно, в данном случае речь идет лишь о подобии процессов, но это подобие позволяет выделить объект описания эволюционных преобразований сообществ. В этом смысле совершенно прав Р. М. Мэй (1981), подчеркнувший, что эволюция, в общепринятом смысле термина, создает структуру экологических систем, но сами эти системы не эволюционируют. С этим положением вполне согласуется представление о том, что основные компоненты экосистемы, обеспечивающие круговорот вещества и энергии, т. е. трофические уровни от продуцентов до деструкторов, сформировались на ранних этапах развития жизни (Гиляров, 1973). Поэтому попытки анализировать исторические преобразования сообществ с эволюцией на популяционно-видовом уровне представляются малопродуктивными, а выражения типа «отбор сообществ», «естественный отбор второго порядка», «микроэволюция фитоценозов» можно рассматривать в лучшем случае как метафорические. Исчерпывающая критика попыток экстраполяции закономерностей микроэволюции на эволюцию сообществ, содержащихся в работах П. О. Ярошенко (1961), К. А. Куркина (1976), М. А. Голубца (1982) и др., дана Ю. И. Черновым (1984а).

Мнения об устойчивости экосистем и степени их интегрированности отличаются разнообразием: с одной стороны, практически общепринятым является представление о том, что интегрированность экосистемы и связанная с нею устойчивость прямо зависят от их сложности (Лекавичус, 1986, с. 158—159; Одум, 1975; Работнов, 1983). С другой, С. М. Разумовский (1981), обсуждая этот вопрос, подчеркнул (с. 53), что возрастания устойчивости сообществ к нарушениям их структуры по мере сукцессии не происходит. В то же время климакс лучше, чем любая предшествующая стадия, способен к демпфированию колебаний абиотических факторов, таких как перепады температуры, влажности и т. п.

Относительно организма еще Карл Бэр сформулировал представление о том, что степень дифференциации есть мера степени целостности. Иными словами, чем сложнее организм, тем он интегрированнее. Это положение хорошо согласуется с восходящим к Ф. Клементсу представлением о сообществе как суперорганизме. Сложность и интегрированность климакс-ассоциаций отмечали многие авторы (Одум, 1975; Работнов, 1983; King, Pimm, 1983; Mc Naughton, 1977). Под устойчивостью в данном случае понимается структурная устойчивость, т. е. стабильность состава сообщества и связей внутри него. Вместе с тем на поздних этапах сукцессии экологические ниши входящих в сообщество видов уже, чем ниши видов, составляющих сообщество на более ранних этапах цикла (Parrish, Bazzaz, 1982). Это означает, что поздние стадии сукцессии и климакс составлены более специализированными видами (Каландадзе, Раутиан, 1983; Лекавичус, 1986, 1987), причем это относится и к биогеоценозам, и к экосистемам более высокого ранга. Косвенным доказательством повышения специализированности видов — компонентов сообщества по мере сукцессии может служить повышение видового разнообразия на поздних стадиях сукцессионного цикла. Большое количество видов может сосуществовать на данной территории только при условии снижения конкуренции между ними, что и означает специализированность видов, входящих в сообщество.

Поскольку сообщество представляет собой систему взаимодействующих популяций разных видов, взаимно обуславливающих свое существование на данной территории, каждая стадия сукцессии определяет также и коэволюцию входящих в нее видов. Этот эволюционный эффект должен проявляться тем заметнее, чем дольше сохраняется данный тип сукцессионного цикла. Прямые оценки продолжительности существования сообществ, основанные на палинологических исследованиях и оценках времени радиоуглеродным методом по органике, захороненной выбросами из нор млекопитающих (Динесман, 1968, 1977), свидетельствуют о стабильности фаз сукцессии, таких как тип леса или субальпийские луга, в течение тысячелетий. Исходя из общих соображений, можно сказать, что данный сукцессионный цикл должен сохраняться до тех пор, пока существуют входящие в него виды. Оценки продолжительности существования видов, несмотря на всю их

неточность, дают величины порядка сотен тысяч и миллионов лет (Simpson, 1953 и др.), а это позволяет предполагать, что сообщество действительно направляет эволюцию входящих в него видов, преобразуясь само по мере этой эволюции.

По-видимому, имеются два подхода к расшифровке сформулированного характера связи между эволюцией сообществ и эволюцией на популяционно-видовом уровне. Первый из них представляет собой дальнейшее развитие разработанной И. И. Шмальгаузен (1968б) модели эволюции как авторегуляторного цикла. Второй — развитая Г. М. Длусским (1981) концепция коадаптивных комплексов и анализ Ю. И. Черновым (1984б) путей формирования зональных сообществ.

И. И. Шмальгаузен (1968б) разработал модель, согласно которой эволюция популяций представляет собой основанный на обратной связи авторегуляторный цикл. Поскольку эволюция адаптивна, регулируемым объектом является популяция — «элементарная единица эволюции», приспособляющаяся к условиям окружающей среды, которой для популяции является биогеоценоз, выступающий в роли регулятора. В качестве канала прямой связи, по которому информация поступает от регулятора в регулируемый «блок», И. И. Шмальгаузен выделил размножение прошедших отбор организмов. Эта информация, передающаяся на генотипическом уровне и закодированная в последовательностях нуклеотидов ДНК гамет особей, прошедших естественный отбор, вызывает изменения в составе популяций, соответствующие условиям, существующим в биогеоценозе. В популяции с началом онтогенеза особей каждого следующего поколения происходит перекодирование генотипической информации в фенотипическую, носителями которой являются составляющие популяцию особи. В качестве канала обратной связи И. И. Шмальгаузен выделил активность особей по отношению к окружающей среде, говоря шире — борьбу за существование. В ходе нее популяция воздействует на окружающую среду, передавая биогеоценозу информацию о своем составе и состоянии. С этих позиций отбор представляет собой процесс регуляции, а мутации — помехи в канале прямой связи. Генеративные мутации, передающиеся следующему поколению, возникают в процессе размножения прошедших отбор особей, т. е. после регуляции. Помехами в канале обратной связи, точнее в полосе каналов (борьба за существование идет на всех стадиях онтогенеза) является неизбирательная элиминация. В биогеоценозе снова происходит перекодировка информации, преобразующейся из фенотипической в генотипическую. Так же как это часто бывает в технике, регулируемый «блок» встроен в «регулятор» — популяция — часть биогеоценоза.

Один полный цикл регуляции осуществляется за одно поколение. При изменении условий регуляции, т. е. при изменении состава и функционирования биогеоценоза, отбор меняет интенсивность и (или) направление, популяция меняется в соответствии с изменениями сообщества — действует положительная обратная связь.

При отсутствии изменений регулятора действует стабилизирующий отбор, работает отрицательная обратная связь, и популяция не меняется, несмотря на продолжающийся мутационный процесс. К сказанному можно добавить, что при возникновении флуктуационных изменений биогеоценоза должен осуществляться балансирующий отбор. Нетрудно заметить, что изложенная модель микроэволюции как авторегуляторного процесса представляет собой не более чем переизложение в терминах кибернетики общепринятых представлений о механизме микроэволюции. Это служит хорошим доказательством ее правильности. Лишь ортодоксальные последователи синтетической теории эволюции не рассматривают борьбу за существование в качестве фактора эволюции (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

Представление о равновесии векторов движущего отбора как механизме стабилизации популяции (см. 1.3) вносит в модель И. И. Шмальгаузена лишь одно уточнение: стабилизация достигается не через стабилизирующий отбор, а через невозможность дальнейшей регуляции биогеоценозом состава и состояния популяции в результате противоречивости требований, предъявляемых к ней компонентами регулятора (см. пункт 2 по В. Тишлеру). Видимо, это и является одной из причин низкой интегрированности сообществ. Другая причина относится к структуре самих сообществ. Это необходимая для каждой популяции определенная степень эврибионтности, защищающая ее от флуктуаций внешней среды и делающая ее конкурентоспособной на данном этапе сукцессии в пределах данного трофического уровня и способной использовать не один, а несколько компонентов нижележащего трофического уровня (для автотрофов — диапазон условий химизма среды). Лишь очень высоко специализированные виды настолько стенобионтны, что частично выключаются из ценотических отношений.

Сказанное не означает, что в ходе эволюции не могут возникать сообщества, достигающие интегрированности, соответствующей организменному уровню. Теория симбиогенеза как раз и рассматривает подобные редкие случаи интеграции. Однако в этом отношении обращают внимание два момента. Все примеры высокой интеграции на основе симбиоза (от механизмов пищеварения парнокопытных до происхождения ДНК-содержащих органелл эукариотической клетки) представляют собой следствие интеграции организмов, находившихся первоначально на разных трофических уровнях сообщества. Примеров интеграции организмов, находящихся на одном трофическом уровне и связанных конкурентными отношениями, мне обнаружить в литературе не удалось. Это означает, что конкуренция видов в сообществе, являющаяся обратной стороной устойчивости каждого из них, служит важным фактором, препятствующим интеграции экосистем. Следует также отметить, что высокий уровень интеграции особей одного вида возникает, видимо, чаще, чем интеграция через симбиоз особей разных видов. Здесь следует напомнить о распространенности

колониального образа жизни, включая не только кормусы кишечнораотовых и оболочников, но и интегрированные поведением колонии позвоночных, а также сложно структурированные колонии или семьи общественных насекомых. Обычно ни одна популяция, входящая в данный биогеоценоз, не может достаточно полно адаптироваться к другим его компонентам, поэтому говорить о стабилизирующем, движущем или балансирующем отборе для авторегуляторной системы биогеоценоз — популяция можно только относительно времени, сравнимого с продолжительностью существования данного типа экосистем и, следовательно, образующих этот тип видов. В то же время именно противоречивость направлений адаптации каждой данной популяции позволяет модифицировать модель Шмальгаузена в описание взаимодействия популяций в экосистеме.

Поскольку биогеоценоз состоит из биотопа и биоценоза, а биоценоз включает все ценопопуляции, населяющие данный биотоп, каждая из этих популяций одновременно является и регулируемым объектом, и служит частью регулятора для любой другой популяции того же сообщества. Следовательно, изменение любой данной популяции будет в какой-то степени влиять на состояние регулятора и через него на эволюцию всех остальных популяций, входящих в биоценоз. В первую очередь изменения данной популяции будут сказываться на популяциях, наиболее тесно с ней взаимодействующих, т. е. популяциях, образующих экологическую нишу данного вида в рамках рассматриваемого сообщества. Поскольку каждая из взаимодействующих популяций имеет свою экологическую нишу, к тому же подчас достаточно сложно структурированную (Михеев, 1986), изменения одной популяции будут неизбежно сказываться на структуре очень многих компонентов сообщества, меняя направление и темпы их эволюции. Следует также учитывать, что ценопопуляция, входящая в состав данного сообщества, всего лишь одна из популяций данного вида. Мало того, поскольку величина ценопопуляции, соответствующей величине популяции в модели И. И. Шмальгаузена, далеко не обязательно соответствует величине локальной популяции, которую в первом приближении можно считать элементарной эволюционирующей единицей, изменения в данном сообществе неизбежно затрагивают другие части входящих в него видов и, следовательно, вызывают эволюционные изменения в других сообществах. Подобные изменения должны служить основой эволюции биохорологических структур более высокого ранга, чем биогеоценоз. Именно в этом смысле, а не в смысле латерального переноса генов можно говорить о единстве эволюции сообществ вплоть до биосферы.

Из вышеизложенного следуют два вывода. 1. Эволюция в рамках данного сообщества — это прежде всего коэволюция, направленная на взаимное приспособление популяций, входящих в данное сообщество. Этот вывод хорошо согласуется с обширным фактическим материалом, накопленным биологией по взаимоотношениям видов в природе. 2. Поскольку вид как система популяций

входит в разные сообщества и представляет собой общность, интегрированную не менее, а, скорее, более сильно, чем биоценоз, коадаптация популяций в рамках каждого данного биоценоза не может противоречить адаптации других популяций любого из видов, входящих в данное сообщество, к условиям существования этого вида в других сообществах.

Наряду с противоречивостью адаптации к условиям данной экосистемы и конкуренцией популяций, находящихся на одном трофическом уровне, это создает определенную широту адаптации любого вида, ту или иную степень его эврибионтности. Лишь по мере повышения устойчивости сообщества в ходе сукцессии эврибионтность частично утрачивает свое адаптивное значение. Утрачивает она свое значение и при попадании видов в аберрантные адаптивные зоны, где конкурентов мало и конкуренция ослаблена (см. ниже). Следствием эврибионтности является та взаимозаменяемость видов, которая позволяет им объединяться в сообщества и замещать друг друга в данном биотопе в зависимости от конкретных условий как на данной стадии сукцессии, так и по мере сукцессии. Большое количество примеров подобных замен рассмотрено С. М. Разумовским (1981) при описании как экогенетических, так и демулационных сукцессий. Подобные замены и определяют типы филоценогенеза, не связанные с эволюцией видов, входящих в экосистему. Резкая перестройка сообществ или замена одних сообществ другими должна вести к взаимодействию слабо коадаптированных видов и тем самым к некогерентной и быстрой их эволюции. По мере коадаптации конкуренция должна снижаться и эволюция входящих в сообщество видов — становиться все более когерентной.

Второй подход к расшифровке соотношения эволюции популяций и эволюции сообществ основан на эмпирическом изучении эволюционных последствий формирования сообществ и взаимодействия видов в уже сформировавшихся экосистемах. Как сказано в гл. 2.5.2, виды, способные, взаимодействуя друг с другом, сформировать новое сообщество или внедриться в сообщество, уже существующее, рекрутируются из интерстициальных (Длусский, 1981) или интерзональных (Чернов, 1984б) ассоциаций. В подобные аберрантные среды обитания они оказываются вытесненными внутривидовой конкуренцией или конкуренцией с другими видами. С другой стороны, они могут существовать и эволюционировать в аберрантных средах именно в силу своей эврибионтности, делающей их менее конкурентоспособными по сравнению с более специализированными формами в рамках сформировавшихся сообществ. Например, согласно Г. М. Длусскому (1981), в разных климатических зонах, от приречных дюн средней полосы России (Владимирская область) до осыпей горных склонов Алайской долины и песчаных пастбищ северной Японии, в интерстициальные ассоциации видов муравьев из местной гумидной или семиаридной фауны включаются: два вида герпетобионтов — зоонекрофагов, различающихся размерами тела и размерами доступной им добычи, и один вид,

значительную долю питания которого составляют семена. Палеонтологические данные показывают, что сходной структурой обладали первичные пустынные комплексы муравьев Средней Азии. Существование в составе интерстациальных или интерзональных ассоциаций преадаптируют компоненты этих ассоциаций к условиям пустынь.

В дальнейшем в подобные ненасыщенные комплексы могут включаться новые виды, усложняя их структуру и доводя ее до насыщения. Так, в сазовом солончаке (в Кызылкумах) при довольно высокой численности в биомассе муравьев (656 г/га) обитают пять видов этих насекомых (P — средняя масса): два различающихся размерами карпонекрофага — *Cardiocordila uljanini* ($\bar{P}=0,07$ мг) и *Monomorium Kusnezovi* ($\bar{P}=0,24$ мг), мелкий некрофаг *Tapinoma Karavaievi* ($\bar{P}=0,44$ мг), крупный дневной зоонекрофаг *Cataglyphis aenescens* ($\bar{P}=1,80$ мг) и ночной зоофаг *Camponotus turcestanicus* ($\bar{P}=6,36$ мг). Резкое доминирование зоофагов объясняется тем, что в солончаках Кызылкумов обитает много видов насекомых, связанных с тамариском, тогда как семена этого растения муравьями не поедаются. Поэтому животной пищи для муравьев больше, чем растительной (Длусский, 1981, с. 24—25).

Виды, усложняющие структуру населения (коадаптивного комплекса) муравьев данной территории, могут быть связаны своим происхождением как с другими ассоциациями данного региона, так и с комплексами, сформировавшимися в пустынях других регионов. Пришельцы из других регионов, как правило, связаны с ними лишь филогенетически. Они не просто мигранты, а формы, претерпевшие ряд эволюционных преобразований, обеспечивающих им приспособленность в составе данного комплекса. К очень сходным выводам об особенностях видов, адаптирующихся к жизни в условиях тундры, пришел Ю. И. Чернов (1971, 1984б). Сходным образом можно интерпретировать данные М. С. Гилярова (1951) о происхождении сорной растительности пахотных земель (см. 2.5.2).

Дальнейшая судьба видов муравьев в пустынных сообществах определяется их способностью выдерживать конкуренцию с экологически близкими видами — членами того же комплекса. Г. М. Длусский выделил 2 основных типа повышения конкурентоспособности: 1) снижение минимальной пороговой плотности, что приводит к снижению индивидуальной конкуренции за пищу между особями данного вида (этот способ эффективен при условии достаточно высокой специализации, обеспечивающей слабость пищевой конкуренции с другими видами); 2) общее увеличение устойчивости в среде, повышающее конкурентоспособность данного вида.

Муравьи — своеобразная группа социальных насекомых, поэтому конкретные способы достижения более низкой плотности, автоматически затрудняющей встречу полов, у них тоже своеобразны. Повышение надежности обнаружения брачного партнера может

достигаться путем синхронизации вылета самцов и самок, спариванием внутри гнезда и размножением семей посредством их деления. Однако это направление адаптации широко распространено и среди животных и среди растений. Реализуется оно весьма разнообразными способами, включая феромонную сигнализацию, специальные скопления для размножения (тока птиц, нерестилища рыб и амфибий и т. п.), увеличение продукции пыльцы у анемофильных растений, апомиксис и многие другие способы.

Другой способ избежать слишком сильного снижения плотности — демпфирование колебаний численности. Г. М. Длусский (1981) подчеркнул, что само возникновение социальности, как и ее дальнейшее совершенствование, ведет к повышению гомеостатичности популяций. Для пустынных муравьев, кроме того, характерны: постройка глубоких гнезд, в которых выравниваются колебания температуры и влажности, создание запасов пищи, эфемеризация брачного лета и ряд других адаптаций. Механизмы, демпфирующие колебания численности, связанные с территориальностью и поведенческой иерархией, очень широко распространены среди животных (Шилов, 1977). Запасание пищи свойственно и животным и растениям. В целом К-стратегия размножения — очень широко распространенное явление (Пианка, 1981).

Увеличение устойчивости вида может достигаться разными способами. Ряд видов муравьев может увеличивать количество пищи, культивируя грибы или тлей. Другие пошли по пути совершенствования фуражировки; увеличения вариабельности рабочей касты, что расширяет спектр кормов; повышения усвояемости кормов у зерноядных муравьев. Аналогичные способы повышения устойчивости кормовой базы можно найти и среди животных, и среди растений, включая микоризу, симбиоз с азотфиксирующими бактериями, запасание кормов животными и внутривидовую изменчивость, связанную с дифференциацией по питанию частей популяции (Михеев, 1986).

Другой способ увеличения устойчивости популяций — снижение конкуренции между ними. Оно, согласно Г. М. Длусскому, может достигаться расхождением по спектру питания, как это показано на примере вышеописанных комплексов видов муравьев, и дальнейшей специализацией по питанию и (или) местообитанию. В связи с этим следует напомнить, что в основе дарвиновской идеи дивергенции лежит представление о снижении конкуренции за лимитированный ресурс между дивергирующими таксонами или внутривидовыми группировками.

Таким образом, намеченные Г. М. Длусским пути адаптации разных видов муравьев к существованию в условиях пустыни, во-первых, широко распространены в природе не только среди муравьев и не только в пустынях, а во-вторых, даже для пустынных комплексов муравьев, т. е. в очень своеобразной среде и для очень своеобразной группы, они отнюдь не жестко детерминированы: один и тот же экологический результат межвидовых взаимодействий может достигаться широким разнообразием конкретных адап-

таций. Поэтому успешное существование вида в коадаптивном комплексе означает, что принадлежность к той или иной жизненной форме важнее его филогенетического происхождения. Это объясняет возможность внедрения в комплекс новых для него видов.

Однако когда комплекс сформировался и границы экологических ниш каждого из входящих в этот комплекс видов определились, межвидовые отношения начинают все более жестко направлять эволюцию каждого входящего в этот комплекс вида. Иными словами, дальнейшая эволюция каждого вида, входящего в коадаптивный комплекс, оказывается канализированной взаимоотношениями с другими видами. Эта канализация направляет филогенез по пути дальнейшей коадаптации видов, что повышает их устойчивость и снижает конкуренцию.

Выше отмечено, что одним из путей снижения конкуренции является специализация. Можно предполагать, что именно специализированность видов, входящих в сообщество на поздних этапах его сукцессии, обуславливает увеличение сложности биоценозов, а тем самым увеличение их целостности и устойчивости. Однако специализация одновременно ведет к снижению эволюционной пластичности и экологической устойчивости. Возможно, этим и обусловлена отмеченная С. М. Разумовским (1981) невысокая устойчивость климакс-ассоциации: сообщество как система оказывается устойчивым, что проявляется в эффективном воздействии на микроклимат, снижении продуктивности и т. д., но компоненты его оказываются малоустойчивыми.

Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутиан (1983, 1984) предположили, что специализированность видов в сообществе создает некие «лакуны» среды, т. е. ресурсы, не доиспользуемые подобными видами на границах их экологических ниш. Эти свободные ресурсы дают возможность внедрения в сообщество более плюриинотентных, т. е. неспециализированных, видов, которые в силу своей эврибионтности успешно конкурируют с аборигенами, вытесняя их. Так возникают экологические кризисы: сформировавшееся сообщество разрушается и замещается новым, образуемым видами-вселенцами. Это положение проиллюстрировано Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутианом на примере смены фаун млекопитающих в раннем кайнозое, особенно в Северной и Южной Америке. Например, в Северной Америке в конце мела резко сокращается разнообразие Didelphoidea — сумчатых хищных млекопитающих. Параллельно возрастает разнообразие неспециализированных насекомоядных, арктоционий и креодонтов, которые в неогене постепенно сменяются кошачьими, собакообразными и специализированными насекомоядными — Soricidae и Erinaceidae. Если предположение цитируемых авторов верно, то экологические кризисы оказываются непременным следствием прогрессивной эволюции.

Однако представлению о недоиспользовании ресурсов среды в сообществах специализированных видов противоречат общеизвестное явление роста дыхания и снижение продуктивности сообществ по мере сукцессии (Одум, 1975). Оба эти показателя свидетельст-

вуют об увеличении, а не уменьшении утилизации ресурсов в зрелом сообществе. К тому же внедрение новых видов в сообщество и вытеснение аборигенных, т. е. все типы филоценогенеза, разработанные В. Б. Сочаевой и Б. А. Быковым (см. выше), за исключением специогенеза, есть не что иное, как перестройки экосистем, отнюдь не сопровождающиеся катастрофами. Наконец, фактические данные, приводимые Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутианом в обоснование их точки зрения, можно интерпретировать иначе. Во-первых, хищные млекопитающие, консументы второго — третьего порядка, не могут служить индикатором состояния биоценоза. Во-вторых, вытеснение сумчатых дидельфидов более прогрессивными плацентарными млекопитающими легко интерпретируется с общепринятых позиций конкуренции между менее и более прогрессивными формами. В связи с этим достаточно напомнить о более низком уровне метаболизма сумчатых (Шмидт-Нильсен, 1987). Точно так же можно объяснить смену фауны неспециализированных «хищных», насекомоядных, креодонтов, арктоционий и миоцид более прогрессивными, но не более специализированными *Carnoidea*, *Feloidea* и *Erinaceidae*. Лишь *Soricidae* можно считать специализированной группой, но ведь и среди дидельфид были как менее, так и более специализированные формы. Существуют данные, прямо противоречащие представлению о возможности разрушения экосистем, состоящих из специализированных видов, более эврибионтными вселенцами. В. В. Жерихин (1987) собрал данные, показывающие, что многочисленные интродуцированные в Новую Зеландию растения (около 1500 видов), дождевые черви (около 20 видов), морицы, пауки, насекомые приурочены не к сохранившимся на острове естественным биоценозам, крайне не насыщенным и образованным весьма специализированными видами, а к антропогенным ландшафтам. Аналогичная картина наблюдается при анализе расселения аборигенных и интродуцированных видов дрозофил в Австралии и в других случаях. Вместе с тем Жерихин подчеркнул, что млекопитающие и птицы — формы, менее тесно связанные со своим ценотическим окружением, легче могут внедряться в новые для них сообщества. Из этого наблюдения следует, однако, что высшие амниоты оказывают меньшее влияние на те сообщества, в которых они существуют или в которые они внедряются, т. е. они не способны разрушить осваиваемую ими экосистему. Таким образом, представление о разрушении сообществ, состоящих из специализированных видов, неспециализированными пришельцами, представляется проблематичным, а экологические кризисы, хотя и возможным, но не обязательным следствием прогрессивной эволюции.

Один из подобных экологических кризисов, носивший глобальный характер, подробно исследован В. В. Жерихиным (1978; Меловой биоценотический кризис, 1987). Он начался в середине мелового периода и выразился в смене мезофита — флоры голосеменных растений кайнофитом — флорой покрытосеменных. Согласно В. В. Жерихину, первично азональные (ср. выше Длусский, 1981;

Чернов, 1984а, б), формировавшиеся на свободных от растительности территориях, таких как оползни, ассоциации покрытосеменных, занимающая какой-либо участок земной поверхности, например гарь, прекращали на нем сукцессию мезофитных ассоциаций. То, что смена мезофита кайнофитом представляла собой именно кризис, хорошо иллюстрируется вымиранием видов животных, связанных с мезофитными сообществами. В середине мела вымерло около 50% семейств насекомых. Их разнообразие восстановилось только в палеогене. Вместе с тем позвоночных животных этот кризис затронул гораздо слабее, чем насекомых: позвоночные в целом более эврибионтная группа, чем насекомые. Поэтому, если вымирание насекомых заняло 10—15 млн. лет, то вымирание динозавров затянулось до конца мела, ускорившись лишь в самом его конце (Татаринов, 1987; Шиманский, 1987).

Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутиан (1983) обратили внимание на поздне триасовый — раннеюрский кризис, выразившийся в вымирании стегоцефалов и большинства семейств палеозойских рептилий. Исходя из своей концепции разрушения сообществ специализированных форм не специализированными, авторы приписывают этому кризису эндогенную природу, осторожно ссылаясь на коадаптированность и высокую специализированность поздне триасовой фауны.

М. В. Гусев и Г. Б. Гохлернер (1980) указали на то, что возникновение фотосинтезирующих организмов и накопление в атмосфере свободного кислорода вызвало экологический кризис, приведший к массовому вымиранию «докислородной» биоты. Таким образом, эндогенные экологические кризисы, причем разного масштаба, несомненно, неоднократно происходили в истории биосферы. Но насколько часто они возникали, в настоящее время судить преждевременно.

Вышеизложенные немногочисленные данные о путях формирования и перестройки экосистем в результате эволюции образующих эти экосистемы популяций и видов в целом удовлетворительно согласуются между собой. Они косвенно подтверждаются обширным набором сведений о путях адаптации и коадаптации видов. Эти данные о путях повышения устойчивости и конкурентоспособности видов можно считать надежными аргументами, так как виды существуют всегда в составе сообществ. Кроме того, сходство механизмов формирования сообществ арктической зоны, пустынных биоценозов, сорной растительности сельскохозяйственных территорий, ценозов, сильно различающихся по иерархическому положению, территориальной протяженности и по физико-географическим условиям, свидетельствует об общности выявленных при помощи эмпирических исследований путей формирования экосистем и эволюции отношений между входящими в эти экосистемы ценопопуляциями различных видов.

Подводя итог обзору эмпирических исследований, посвященных связи микроэволюции и эволюции экосистем, необходимо подчеркнуть очень близкое совпадение выводов, вытекающих из этого»

обзора, с результатами, полученными путем развития модели эволюции как авторегуляторного процесса. Действительно, из анализа конкретного материала следует, что сообщество направляет эволюцию входящих в него видов по пути их коадаптации. В то же время пути коадаптации детерминируются сообществом, т. е. взаимодействием видов лишь в общих чертах. Конкретные адаптации к условиям существования в данном сообществе многообразны и формируются таким образом, что имеют адаптивное значение не только в рамках данного биогеоценоза. Например, повышение социальности или совершенствование механизмов фуражировки у муравьев полезны не только в условиях пустынь.

Результаты, полученные двумя независимыми способами, в основном совпадают. Это позволяет предполагать, что они объективны. Экосистемы меняются по мере эволюции входящих в них популяций и вследствие их эволюции. В то же время экосистема направляет эволюцию и модулирует ее темпы во всех составляющих ее популяциях. К аналогичному выводу пришел В. В. Жерихин (1987), подчеркнувший, что биоценоз контролирует эволюцию видов, из которых он состоит. В этом и заключается соотношение эволюции организмов и их сообществ. Оставаясь на позициях дарвиновского (селекционного) механизма эволюции, можно утверждать, что никаких других движущих сил эволюции экосистем не существует. Это не означает, что невозможно выявить специфические закономерности эволюции экосистем. Напротив, аналогия филоценогенеза и филогенеза организмов позволяет предполагать наличие таких закономерностей. Однако для их выяснения, по-видимому не хватает фактического материала. Коль скоро филоценогенез должен происходить с «эволюционной» скоростью, его изучение требует прежде всего палеонтологических исследований. Но реконструировать непрерывную цепь преобразований экосистем, а не констатировать смену локальных фаун и флор, вероятно, еще труднее, чем реконструировать филогенетическую преемственность таксонов. «Микроэволюционные» исследования филоценогенеза до сих пор не привели к существенному прогрессу. Необходимо разработка новых подходов, аналогичных изучению коадаптивных комплексов.

Процесс филоценогенеза, единицей которого следует считать сукцессионный цикл (Дымина, 1984), наиболее точно описывается термином «филоценогенез» (Сукачев, 1952, цит. по Чернову, 1984а). Преобразования сообществ в процессе видообразования есть преобразования их состава и организации, которые как и филогенез организма, можно рассматривать вне смены поколений, в качестве непрерывного процесса. Однако низкая интегрированность сообществ приводит к тому, что их перестройка, причем необратимая, происходит и независимо от видообразования. Если сукцессионный цикл можно сравнивать с онтогенезом, филоценогенез (специогенез по Быкову, 1973) — с филогенезом, то подобные перестройки, обозначаемые, по Б. А. Быкову (1973), терминами «эзогенез» и «трансгенез», не имеют аналогов. Введение единого термина, обоз-

начающего необратимые неэволюционные перестройки сообществ, следует оставить биогеоценологам. Здесь можно отметить, что трудности различения трех типов преобразования сообщества в значительной степени затрудняли выяснение закономерностей связи микроэволюции и филоценогенеза.

Выделение сукцессионного цикла в качестве элементарной единицы филоценогенеза не менее, если не более, условно, чем выделение в качестве элементарной единицы эволюции локальной популяции. Сукцессионные циклы данной зоны или биогеографической формации, даже если они находятся на разных стадиях сукцессионного цикла, объединены через взаимодействие популяций видов, участвующих в данном цикле. Возникновение эволюционной дифференциации внутри этих видов должно нарушать эти связи между биогеоценозами и вести к перестройке сообществ. Масштабы этой перестройки в каждый момент времени определяются абиотическими факторами, т. е. условиями биотопа и количеством поступающей солнечной энергии, и биотическими факторами — набором видов, способных занять место в данном сообществе, популяционной структурой этих видов и уровнем их организации. Чем сложнее сообщество и выше уровень организации входящих в него продуцентов и консументов, тем сложнее взаимодействие видов сообществ и тем большее значение оно имеет как система, направляющая и регулирующая темпы эволюции входящих в нее видов. Недаром в тропических сообществах локальное разнообразие сред выше, чем в бореальных, что коррелировано с разнообразием населяющих эти сообщества видов и сложностью связей между ними. Для пресноводных экосистем и видового разнообразия ихтиофауны это показано М. В. Миной (1986), для флорогенеза — С. В. Мейеном (1987). Таковы существующие подходы к изучению закономерностей филоценогенеза, понимаемого как процесс преобразования экосистем в результате эволюции входящих в эти системы популяций и видов.

Подводя итоги обсуждения направленности эволюции, необходимо подчеркнуть, что на микроэволюционном, макроэволюционном и филоценогенетическом уровнях рассмотрения этот процесс канализирован, но не телеологичен. В этом, т. е. в отсутствии заранее заданной программы развития, а тем самым и конечной его цели, состоит основное отличие эволюции от онтогенеза. Второе отличие — нецикличность эволюции. Онтогенез — процесс циклический.

Нецикличность и канализированность эволюции являются теми признаками, благодаря которым эволюцию охотно сравнивают с рекой. Действительно, на сколько бы проток не разбивалась «река эволюции» любого таксона, она всегда имеет «берега» — границы адаптивной зоны, и «течет» эта «река» не для того, чтобы влиться в более крупный водоем, а потому, что есть уклон местности. Эволюция — процесс вынужденный. Однако эта метафора очень неточна: река течет по уже существующему руслу, тогда как каждая эволюционирующая популяция заново прокладывает себе путь. Река лишь в редких случаях меняет русло, тогда как направление эволюции может измениться в любой последующий момент времени; «русло», т. е. направление эволюции, формируется в каждом данном поколении и реконструируется только *a posteriori*. Сравнивать эволюцию с потоком позволяет лишь преемственность жизни в ряду поколений, которую обычно обозначают термином «наследственность», и которая обязана своим существованием вырабатывающейся в ходе эволюции устойчивости морфогенеза (Шишкин, 1987; Шмальгаузен, 1982). Русло реки представляет собой понижение, в которое впадают притоки. Русло эволюции, напротив, в силу дивергентности эволюции ветвится. Наконец, эволюция таксона создает не русло, т. е. понижение, в которое вливаются другие потоки, а, напротив, — некое препятствие, затрудняющее другим таксонам реализацию того же направления эволюции.

Благодаря тому, что каждая популяция заново прокладывает путь эволюции, направленность этого процесса, наряду с преемственностью и обусловленной этой преемственностью ограниченностью числа возможных путей преобразований организации, подразумевает и достаточно высокую пластичность — способность изменить направление адаптации в зависимости от изменений среды.

Насколько изменится направление эволюции, зависит и от пластичности организации, и от среды. Невозможно лишь обращение эволюции целостного организма и надорганизменных систем, но не отдельных признаков. И все же историческая преемственность организации настолько сильна, что позволяет не только выявить направление эволюции при ее ретроспективном изучении, но и предсказать, во многих случаях вполне удовлетворительно, дальнейшее ее направление.

Представление о высокой объяснительной и слабой прогностической способности эволюционной теории стало столь привычным, что обычно не оспаривается и даже не анализируется. Между тем, зная, что личинки хвостатых амфибий дышат наружными жабрами, нетрудно предсказать у них редукцию жаберных щелей. Действительно, у костных рыб щелей — пять, у большинства личинок *Urodela* — три, у *Proteidae* — две. Для выведения воды из ротовой полости, попавшей туда при захватывании пищи, достаточно одной пары щелей. Иными словами, процесс редукции жаберных щелей (и поддерживающих их жаберных дуг) у личинок хвостатых амфибий не завершен. Аналогично, применяя инсектициды в сублетальных дозах, а добиться $Ld-100$ в естественных условиях достаточно трудно по многим причинам, нетрудно предсказать адаптацию насекомых к каждому последующему инсектициду, разработанному химической промышленностью. Число примеров, когда прогнозирование направления эволюции вполне доступно и достаточно надежно, может быть увеличено.

Обычно, когда теорию эволюции упрекают за слабую прогностичность, от нее требуют детерминистического прогноза, т. е. ответа на вопросы: что изменится при данном внешнем воздействии, как изменится и когда изменится? Такого прогноза едва ли можно требовать, если учесть поливариантность взаимоотношений организмов со средой и вероятностность самого эволюционного процесса. Поскольку несбалансированный вектор отбора, идущего в каком-либо направлении, действует до тех пор, пока повышается приспособленность организмов под действием этого вектора, можно пользоваться экстраполяцией в будущее процесса, наблюдаемого в настоящем и прошлом. Даже не зная всех параметров среды и всех особенностей организации (и онтогенеза), влияющих на направление эволюции, можно выявить среди них наиболее сильно действующие факторы и на этом основании предсказать направление и, по-видимому, даже темпы эволюции. Достаточно напомнить, что подобный прогноз представляет собой важный компонент селекции. Такой анализ, как и сам прогноз, более доступен при изучении фенотипов и их реакций, чем при изучении генотипической изменчивости. Основанием этому представлению кроме вышеприведенных примеров служит невозможность оценить в естественных условиях селективное преимущество даже менделирующего аллеля, не говоря уже о полигенном признаке. Отсутствие методов определения коэффициента отбора или связанных с ним показателей относительной приспособленности или (и) адаптив-

ной ценности, в свою очередь, обусловлено более высокой лабильностью генотипа по сравнению с морфогенезом, а не методическими или математическими трудностями.

Между тем прогноз направления эволюции приобретает серьезное практическое значение. Достаточно напомнить об «антропогенной эволюции», т. е. о таких явлениях, как адаптация насекомых к инсектицидам, которая ведет к аккумуляции этих веществ на более высоких трофических уровнях экосистем, возникновение антибиотик — зависимой патогенной микро- и микофлоры человека, домашних животных и культурных растений, синантропизация многих диких видов животных и растений и другие подобные явления. Последствия перечисленных и многих других эволюционных процессов нуждаются в прогнозировании, прежде всего потому, что уже сейчас сказываются на состоянии окружающей среды и требуют для ликвидации их неблагоприятных последствий крупных капиталовложений. Поэтому изучение направленности эволюции — основы для ее прогнозирования — имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

В данной книге были рассмотрены условия, определяющие направление микроэволюции, условия, определяющие направление макроэволюции и соотношение эволюции организмов и филоценогенеза. В определении направления микроэволюции действуют в основном два фактора: изменчивость и условия среды. Весьма распространенное утверждение, что направляющим фактором эволюции является отбор, не корректно: направление отбора представляет собой производную от изменчивости и действия среды, реализующегося через напряженность и условия борьбы за существование. Фенотипическая изменчивость, точнее, ее генотипическая компонента, которая служит материалом эволюции и одним из параметров, определяющих ее направление, очень разнообразна. В каждом данном поколении для эволюции имеет значение только та часть генофонда, которая проявляется в фенотипах особей популяции, и не настолько снижает их относительную приспособленность, чтобы отбор работал против нее. Качественные проявления изменчивости и их динамика в процессе эволюции определяются многими параметрами, от которых зависит дальнейшая судьба эволюционирующих признаков.

Между признаками фенотипа, жестко детерминированными генотипически, и признаками, обладающими широкой нормой реакции, существует непрерывный ряд переходов. Механизмы эволюции этих двух крайних типов признаков принципиально различны. Эволюция по жестко детерминированным признакам подразумевает элиминацию неблагоприятных, т. е. не совпадающих с направлением изменения среды, наследственных уклонений и направленное комбинирование уклонений, соответствующих действию отбора. Эволюция по признакам, обладающим широкой нормой реакции, подразумевает генокопирование, т. е. фенотипическая адаптация предшествует генотипической. Тем самым утрачивается значение генотипической изменчивости как фактора, направляю-

щего эволюцию. Сами пластичные признаки фенотипа формируются под действием отбора при столкновении популяций с неспецифическими ухудшениями среды, вызывающими отбор на расширение нормы реакции. При столкновении популяций с новыми условиями среды или с необычной силой их действия выживают, в первую очередь, особи, обладающие более широкой нормой реакции (см. Гаузе, 1984). В целом прогрессивная эволюция и растений, и животных в значительной степени была связана с возрастанием пластичности фенотипических реакций. Большая часть онтогенетических и морфофизиологических реакций, которым соответствует расплывчатый термин «адаптивные модификации», а также физиологических и поведенческих реакций, обладает более или менее выраженной пластичностью. Иными словами, большинство признаков, определяющих адаптацию организмов — признаки с широкой нормой реакции. В эволюции, идущей по таким признакам, направленность изменений организации в соответствии с изменениями экологических условий проявляется особенно четко.

Среда эволюции — это прежде всего экологическая ниша, занимаемая популяцией данного вида в данном биогеоценозе. Поэтому сообщества канализируют эволюцию входящих в них популяций, что наиболее ярко проявляется в коадаптивных комплексах — группах видов, наиболее тесно экологически взаимодействующих в составе биоценоза. Вместе с тем сообщество как целое меняется по мере эволюции входящих в него популяций. Детерминация сообществом направления эволюции популяций не может быть жесткой: адаптация к условиям данного биогеоценоза должна сочетаться с адаптацией других популяций того же вида, входящих в состав других биогеоценозов. Вероятно, несовместимость направлений приспособления в разных экосистемах ведет к внутривидовой дифференциации, и в конечном итоге, — к видообразованию, что в свою очередь, определяет филоценогенез. Регуляция состава и состояния популяции со стороны сообщества выражается в двух крайних вариантах: сохранении уже существующих адаптаций (стабилизирующий отбор) и формировании новых адаптаций (движущий отбор). Поскольку каждая данная популяция, будучи регулируемым объектом по отношению к регулятору — биогеоценозу как целому одновременно служит частью регулятора для любой другой популяции, входящей в то же сообщество, в основе филоценогенеза лежит коадаптивная эволюция компонентов разного ранга экологических систем. Вместе с тем вид как система взаимосвязанных популяций является компонентом нескольких, часто весьма различных по своему составу сообществ. Адаптация каждой его популяции в рамках того или иного (или нескольких, что зависит от эврибионтности вида) биогеоценоза сказывается на других популяциях того же вида. В результате другие виды, входящие в данный биогеоценоз, в свою очередь вынуждены адаптироваться к данному виду как части «регулятора» их эволюции. Скорее всего именно то, что виды часто представляют собой компоненты разных сообществ, затрудняет их специализацию. А поскольку каж-

дый вид адаптирован к определенному диапазону условий среды, сообщества видов, несмотря на то что их структура воспроизводима (при данных абиотических условиях), всегда формируются из уже существующих видов, которые взаимно заменяют друг друга в зависимости от биотопа и стадии сукцессии.

На каждую входящую в состав биогеоценоза популяцию действует сложный комплекс условий среды. Требования адаптации к составляющим этого комплекса противоречивы, что не допускает оптимизации приспособленности и поддерживает действие движущего отбора по каждому из существующих для данной популяции направлений адаптации. Эти векторы отбора разнонаправлены. Противостоя друг другу, они взаимно уравниваются. В результате популяция эволюционно стабилизируется, т. е. оказывается не способной к дальнейшим направленным преобразованиям. На этой основе действует стабилизирующий отбор. Флуктуации состояния экосистемы приводят к усилению того или иного из действующих на популяцию векторов отбора. При ограниченности условий среды это приводит к автоматическому усилению отбора в противоположном направлении. Для признаков, уже обладающих более или менее широкой нормой реакции, это означает отбор на дальнейшее ее расширение. Для признаков, достаточно жестко генотипически детерминированных, это означает усиление гетерогенизирующего отбора (Dobzhansky, 1970), повышающего изменчивость. Движущий отбор возникает как следствие дисбаланса уже существующих векторов отбора или возникновения нового вектора, обусловленного новыми факторами среды. Примерами последнего может служить все та же адаптация насекомых к инсектицидам. Таким образом, обусловленная экосистемным уровнем организации жизни множественность векторов отбора одновременно создает и эволюционную стабильность популяций и их эволюционную пластичность.

При рассмотрении направленности эволюции на макроэволюционном уровне с изменением объекта и масштаба времени меняется представление о факторах, определяющих направление филогенеза. Индивидуальная изменчивость остается вне рассмотрения. Организация особи представляется уже не фактором, обеспечивающим благодаря пластичности фенотипа более быструю и более направленную адаптацию, а фактором, ограничивающим число потенциально возможных направлений филогенеза.

Пластичность признака определяется уже не широтой их нормы реакции, а степенью их multifunctionальности. Пути филогенетических преобразований признаков в связи с их функцией весьма многообразны. Можно ожидать описания все новых и новых принципов и типов подобных преобразований. Однако трудно ожидать, что это углубит понимание механизмов функциональной эволюции или природы ограничений, накладываемых функционированием систем на их дальнейшую эволюцию. Основными ограничениями, препятствующими действию отбора по тем или иным функциям данной системы, являются координатии. Поэтому воз-

возможности изменения направления филогенеза во многом зависят от координированности организма или от степени гетеробатмии — величины, обратной степени координированности.

При сложном переплетении координаций дейтоллаксы, происходящие в звеньях координационных цепей, общих для двух или нескольких координаций, могут оказаться проталлаксами для других координаций, т. е. привести к изменениям в этих координациях по направлению от центра к периферии цепи. Поэтому нельзя считать, что координации всегда ограничивают число потенциально возможных направлений филогенеза. Меняя организацию, они перестраивают реакции организмов на изменения среды и могут повышать их эволюционную пластичность. Другим способом избежать снижения эволюционной пластичности при повышении координированности организма является эволюция посредством компоновки и (или) транспозиции блоков (Уголев, 1985). Вероятно, «блочная» эволюция играла существенную роль в процессе повышения уровня организации. Наконец, сами координации могут разрываться или перестраиваться в ходе прогрессивной эволюции, что ведет к высвобождению одних и фиксации других компонентов координационных цепей, а также к изменению потенциальных возможностей их дальнейшей перестройки. Лишь относительно редко координации приобретают значение организационных запретов, не допускающих определенного направления эволюции, даже если существует соответствующее направление отбора. Это происходит в том случае, когда разрыв координации означает снижение приспособленности организма. Чаще, однако, сохранению уже существующего направления эволюции, вопреки изменениям среды и снижению эволюционной пластичности, способствует специализация, выражающаяся на уровне организма в уменьшении мультифункциональности органов, непосредственно определяющих адаптацию к условиям обитания. В сохранении уже существующего направления преобразований организации, которое свойственно не только специализации (хотя и проявляется при ней наиболее сильно), ярко проявляется направленность эволюции.

Ограничения, накладываемые на направление филогенеза таксона организацией особей этого таксона, реализуются в конкретных условиях среды — в адаптивной зоне эволюции данного таксона. Собственно адаптивная зона и определяется соотношением организации и среды, в которой эта организация адаптивна. Границы адаптивных зон по мере филогенеза обычно становятся все более жесткими. Это обусловлено происходящим в процессе дивергенции или формирования коадаптивных комплексов дроблением адаптивной зоны анцестрального таксона на субзоны дочерних таксонов и усилением, по мере их параллельной эволюции, конкуренции на границе соседних субзон. Вторым фактором, упрочняющим границы адаптивной зоны, является утрата гетеробатмии в процессе филогенеза таксона, занимающего данную зону. Соотношение организации таксона, занимающего данную зону, и таксонов,

эволюционирующих в соседних зонах, формирует параллелизмы — направление филогенеза, неизменно привлекающее пристальное внимание исследователей. В связи с этим необходимо подчеркнуть, что расширительная трактовка этого явления не облегчает его понимание, тогда как изучение направления эволюции тех или иных признаков в ее соотношении со средой позволяет отличить параллелизм от конвергенции и выяснить причины параллельной эволюции сравниваемых групп.

Интерес к параллелизмам и конвергенциям обусловлен не только тем, что противники дарвинизма охотно используют эти явления для подтверждения номогенеза и ортогенеза, и не только сложностью их изучения, но остротой дискуссии вокруг проблемы полифилии или монофилии в происхождении надвидовых таксонов. Надо отметить, что в рамках дарвинизма, по-видимому, нельзя доказать невозможность независимого вселения в одну и ту же адаптивную зону двух или большего числа таксонов. Напротив, существует ряд и палеонтологических, и неонтологических данных, достоверно показывающих такое вселение у достаточно близких, а поэтому трудно различимых при нехватке материала форм. Это заставляет рассматривать проблему полифилии и монофилии как проблему теории систематики, а не теории эволюции. При строгом соблюдении принципа «по происхождению» таксон, для которого доказано полифилетическое происхождение, подлежит разделению, чему в истории систематики существует много примеров. Сохранение в системе полифилетического таксона подразумевает отказ от филогенетического принципа таксономии, но не отказ от дарвинизма.

Новые таксоны надвидового ранга возникают на всех фазах адапциоморфоза, в процессе дивергенции, начинающейся на внутривидовом уровне. Принцип неспециализированности предков не верен. Ароморфозы формируются именно на основе специализированных форм. При ранней и быстрой специализации в аберрантных адаптивных зонах, в основном, по-видимому, в составе интерзональных или интерстациальных ассоциаций, формируются организационные предпосылки (преадаптации) для освоения новых адаптивных зон. Эволюционная пластичность таких, специализирующихся в пограничных зонах форм поддерживается гетеробатмией. Освоение новой адаптивной зоны может происходить либо путем смены зоны андестрального таксона на другую зону, либо путем расширения адаптивной зоны андестрального таксона, т. е. «добавления» к ней новой среды обитания, что соответствует ароморфной эволюции. Именно усложнение среды обитания ведет к усложнению организации и к повышению ее уровня. Становление ароморфоза — медленный процесс, представляющий собой координацию признаков, которые обеспечивают адаптацию и в исходной, и во вновь приобретаемой частях зоны, с признаками, обеспечивающими адаптацию лишь к одной из этих частей.

Освоение новой адаптивной зоны ведет к адаптивной радиации осваивающего ее таксона, веер которой тем шире, чем шире осваиваемая зона. Адаптивная радиация означает дробление адаптив-

ной зоны на подзоны и переход от ароморфоза и алломорфозу. В ходе этого процесса некоторые таксоны и вытесняются в аберрантные пограничные адаптивные зоны, в результате адаптации к которым они могут дать начало новым ароморфозам.

Алломорфная эволюция, связанная со сменой зон или адаптацией в уже занимаемой зоне, может происходить неограниченно долго. Однако продолжающаяся дивергенция ведет к дальнейшему дроблению адаптивной зоны и к специализации хотя бы части занимающих ее таксонов. В данном случае специализация связана с утратой гетеробатмии. Поэтому при поздней специализации соблюдается принцип Депере. В конечном итоге, снижение мультифункциональности органов, определяющих специализацию, и снижение гетеробатмии могут, при изменении среды, привести к вымиранию подобного таксона. Однако если среда остается неизменной, именно подобные таксоны, высоко адаптированные к узким и специфическим условиям среды, переходят к персистированию. В случае же ранней специализации теломорфные и гипоморфные предки дают начало новым ароморфозам. Сказанное означает, что *по мере филогенеза возрастает число потенциальных направлений эволюции таксона*. Если ароморфоз обязательно сменяется алломорфозом, то алломорфоз не обязательно сменяется специализацией. Сама специализация достаточно многообразна и может привести к трояким последствиям: новому ароморфозу, персистированию или вымиранию. Это эволюционное правило еще раз подчеркивает, что направление, подчас довольно жестко канализированный процесс эволюции не детерминирован, не телеологичен и не финален.

Заканчивая обсуждение проблемы направленности эволюции, целесообразно подчеркнуть, что для признания этого ее свойства достаточно признания адаптивности эволюционного процесса. Любое приспособление конкретно, т. е. повышает шансы на выживание организма по отношению к вполне конкретным условиям среды, поэтому формирование любого приспособления под действием отбора всегда направлено. Противники дарвинизма, обвиняющие его сторонников в отрицании закономерного характера эволюции, вынуждены ставить направленность во главу угла своих представлений именно в силу того, что они не признают ее адаптивности.

Литература

- Агаев М. Г. Экспериментальная эволюция. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1978. — 272 с.
- Алпатов В. В. Среда и рост животных // Рост животных. — М.; Л., 1935. — С. 326—362.
- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. Пятиязычный словарь названий животных. Амфибии. Рептилии. — М.: Русск. язык, 1988. — 554 с.
- Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. — М.: Медицина, 1968. — 547 с.
- Антонов А. С. Геносистематика. Достижения, проблемы и перспективы // Успехи соврем. биол. — 1974. — Т. 77. — С. 231—268.
- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М.: Наука, 1964а. — Т. 1. 431 с.; Т. 2. — 444 с.
- Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1964б. — Т. 69, № 2. — С. 22—38.
- Белоусов Л. В. Морфогенетический аспект онтогенеза // Теоретические и математические аспекты морфогенеза. — М.: Наука, 1987. — С. 7—16.
- Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Берг Л. С. Труды по теории эволюции. — 1-е изд. — Пг., 1922. — 102 с., 2-е изд. — Л.: Наука, 1977. — С. 95—311.
- Бляхер Л. Я. Очерки истории морфологии животных. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 264 с.
- Бляхер Л. Я. Проблемы морфологии животных: исторические очерки — М.: Наука, 1976. — 360 с.
- Бызова Ю. Б. Температурные условия обитания и интенсивность газообмена почвенных беспозвоночных // Адаптация почвенных животных к условиям среды. — М.: Наука, 1977. — С. 3—44.
- Быков Б. А. Геоботанический словарь. — Алма-Ата, 1973. — 259 с.
- Быстров А. П. Прошлое, настоящее и будущее человека. — М.: Медгиз, 1957. — 315 с.
- Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. — М.: Наука, 1985. — 299 с.
- Васильева В. В. Влияние температурного и не температурного отбора мужских гамет родителей на теплоустойчивость ресничного эпителия потомства у лягушек // Цитология. — 1986. — Т. 28, № 6. — С. 882—885.
- Воробьева Э. И. Остеолепидные кистеперые СССР и общие проблемы морфологии и эволюции рапидистий: Автореф. дис... д-ра биол. наук. — М., 1972.
- Воробьева Э. И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб // Труды Палеонтол. ин-та. — 1977. — Т. 63. — 239 с.
- Воробьева Э. И. Параллелизмы и конвергенции в эволюции кистеперых рыб // Морфологические аспекты эволюции. — М.: Наука, 1980. — С. 7—28.
- Воробьева Э. И., Обручев Д. В. Подкласс *Sacropterigii* // Основы палеонтологии: Бесчелюстные рыбы. — М.: Наука, 1964. — С. 268—321.
- Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы грызунов и принципы компенсации функций // ДАН СССР. — 1961. — Т. 136, № 6. — С. 1494—1497.
- Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). — Новосибирск, 1967. — 240 с.

- Габуния Л. К. Луи Долло. — М.: Наука, 1974. — 264 с.
- Галл Я. М. Разработка проблем единства микро- и макроэволюции в трудах И. И. Шмальгаузена // Микро- и макроэволюция. — Тарту, 1980. — С. 154—158.
- Галл Я. М. Единство механизмов микро- и макроэволюции // Развитие эволюционной теории в СССР. — Л.: Наука, 1983. — С. 259—262.
- Гамбарян И. П. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. — Ереван, 1960. — 193 с.
- Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. — Л.: Наука, 1984. — С. 5—105.
- Георгиевский А. Б. О значении преадаптации для арогенеза // Закономерности прогрессивной эволюции. — Л.: Наука, 1972. — С. 72—82.
- Георгиевский А. Б. Проблемы преадаптации. — Л.: Наука, 1974. — 146 с.
- Гептнер В. Г. Структура систематических групп и биологический прогресс // Зоол. журн. — 1965. — Т. 44, № 9. — С. 1291—1308.
- Гершензон С. М. Микроэволюция, полиморфизм и доминантные мутации // Природа. — 1985. — № 4. — С. 80—82.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 280 с.
- Гиляров М. С. Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорно-полевой растительности // ДАН СССР. — 1951. — Т. 79, № 4. — С. 669—671.
- Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. — М.: Наука, 1970 а. — 214 с.
- Гиляров М. С. Закономерности и направления филогенеза // Журн. общ. биол. — 1970 б. — Т. 31, № 2. — С. 179—188.
- Гиляров М. С. Эволюция на уровне экосистем // Журн. общ. биол. — 1973. — Т. 34, № 1. — С. 13—20.
- Гиляров М. С. Общие направления эволюции насекомых и высших позвоночных // Зоол. журн. — 1975. — Т. 74, № 10. — С. 822—831.
- Гиляров М. С. Обратные связи и направление эволюционного процесса // Вестн. АН СССР. — 1976. — № 8. — С. 68—76.
- Глотов Н. В., Тараканов В. В. Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип — среда в природной популяции // Журн. общ. биол. — 1985. — Т. 46. — С. 760—770.
- Голубева Т. Б. Сравнительный анализ развития слуха птиц в оттогенезе: Дис. ... д-ра биол. наук. — МГУ, 1987.
- Голубец М. А. Актуальные вопросы экологии. — Киев, 1982. — 157 с.
- Горностаев Г. Н. Сумеречно-ночной лет насекомых на искусственные источники света: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — МГУ, 1980.
- Грант В. Эволюция организмов. — М.: Мир, 1980. — 528 с.
- Гринько Р. А. Анализ динамики и стабилизации плодовитости в популяциях дрозофилы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1987.
- Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В., Северцов А. С., Соломатин В. М. Концепции вида и симпатрическое видообразование. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 193 с.
- Гуляев В. Д. Эволюция защитных эмбриональных церкоидов Cysticophillidea (Cestoda): Дис. канд. биол. наук. — 1982.
- Гусев М. В., Гохлернер Г. Б. Свободный кислород и эволюция клетки. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. — 220 с.
- Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка // Объекты биологии развития. — М.: Наука, 1975. — С. 442—462.
- Давиташвили Л. Ш. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. — Тбилиси, 1970. — 255 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов // Соч.: В 8 т. — М.; Л., 1939. — 589 с.
- Даревский И. С. Гибридизация и партогенез как факторы видообразования у пресмыкающихся // Тр. ЗИН АН СССР. — 1974. — Т. 53. С. 335—348.
- Депере Ш. Превращения животного мира. — Пг, 1915. — 269 с.
- Динесман Л. Г. Изучение истории биогеоценозов по нормам животных. — М.: Наука, 1968. — 99 с.

- Динесман Л. Г. Биогеоценозы степей в голоцене. — М.: Наука, 1977. — 159 с.
- Длусский Г. М. Муравьи пустынь. — М.: Наука, 1981. — 203 с.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 1954. — 368 с.
- Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. — М.: Наука, 1975. — 397 с.
- Дорн А. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. — М.; Л., 1937. — 196 с.
- Дымина Г. Д. Объем основной эволюирующей единицы фитоценозов // Мат-лы I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции: Макроэволюция. — М., 1984. — С. 151.
- Ежиков И. И. Индивидуальная изменчивость и оптимум // Зоол. журн. — 1933. — Т. 12, № 3. — С. 108—119.
- Жарких А. А. Методы филогенетического анализа генов и белков // Структура и эволюция геномов. Итоги науки и техники. Сер. мол. биол. — М.: Наука, 1985. — Т. 21. — С. 123—157.
- Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицерные). — М.: Наука, 1978. — 200 с.
- Жерихин В. В. Насекомые в экосистемах суши. Историческое развитие класса насекомых // Тр. ПИН АН СССР. — М.: Наука, 1980. — С. 189—223.
- Жерихин В. В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. — 1987. — № 1. — С. 3—12.
- Жерихин В. В., Расницын А. П. Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. — Тарту, 1980. — С. 77—82.
- Завадский К. М. К пониманию прогресса в органической природе // Проблемы развития в природе и обществе. — М.: Наука, 1958. — С. 79—120.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. — Л.: Наука, 1968. — 404 с.
- Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. — М.: Наука, 1974. — 142 с.
- Заварзин Г. А. Особенности эволюции прокариот // Эволюция и биоценотические кризисы. — М.: Наука, 1987. — С. 144—158.
- Заварзин А. А. Труды по теории параллелизма и эволюционной динамике тканей. (К 100-летию со дня рождения). — Л.: Наука, 1986. — 194 с.
- Иванов А. И. Генетические механизмы целостности развития // Теоретические и математические аспекты морфогенеза. — М.: Наука, 1987. — С. 116—126.
- Ивахненко М. Ф. Пермские парарептилии СССР: Дис ... д-ра биол. наук. — ПИН АН СССР, 1983.
- Имашева А. Г., Холоденко Д. Б., Животовский Л. Б. Уменьшение изменчивости по признакам крыла в лабораторных популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. — 1986. — Т. 22, № 9. — С. 2291—2294.
- Иорданский Н. Н. Неравномерность темпов эволюции и ключевые ароморфозы // Природа. — 1977, № 6. — С. 36—46.
- Иорданский Н. Н. Эволюция целостной мускулатуры низших тетрапод: Дис ... д-ра биол. наук. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1985.
- Ищенко В. Г., Леденцов А. В. Внутрипопуляционная структура возрастной изменчивости у остромордой лягушки // Вопр. герпетол. науки. — 1985. — С. 89—90.
- Кайданов Л. З. Анализ действия полового отбора в популяциях кур // Журн. общ. биол. — 1966. — Т. 27, № 1. — С. 71—79.
- Калабухов Н. И., Родионов А. М. Содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови у равнинных и горных предкавказских мышей и изменения этих показателей при перемещении высоты обитания // Бюл. МОИП. 1936. Отд. биол. — Т. 15, № 1. — С. 22—35.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С. Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя // Ископаемые рептилии Монголии. — М.: Наука, 1983. — С. 6—44.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С. Специализация таксонов и устойчивость экосистемы // Мат-лы I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции:

- Макроэволюция. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. — С. 152—153.
- Камшилов М. М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — 135 с.
- Камшилов М. М. Эволюция биосферы. — М.: Наука, 1974. — 254 с.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. — М.: Мир, 1985. — 396 с.
- Ковальчук Л. А. Особенности окислительного метаболизма в онтогенезе бесхвостых амфибий (*Aneides*, *Amphibia*) // Экспериментальная экология низших позвоночных. — Свердловск, 1978. — С. 72—85. (Тр. Ин-та экол. раст. и жив. Вып. 3. УНЦ АН СССР).
- Кокшайский П. В. О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе // Морфологические аспекты эволюции. — М.: Наука, 1980. — С. 37—52.
- Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. — Киев, 1982. — 262 с.
- Корочкин Л. И. К вопросу о направленности молекулярных и формообразовательных событий в онто- и филогенезе // Молекулярная генетика и биофизика. — Киев, 1985. — С. 82—95.
- Кочеткова В. И. Эволюция мозга в связи с прогрессом материальной культуры // У истоков человечества. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1964. — С. 194—243.
- Красилов В. А. Филогения и система // Проблемы филогении и систематики. — Владивосток, 1969. — С. 12—30.
- Красилов В. А. Палеэкология наземных растений. — Владивосток, 1972. — 212 с.
- Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. — М.: Наука, 1977. — 253 с.
- Красилов В. А. Механизмы микро- и макроэволюции // Микро- и макроэволюция. — Тарту, 1980. — С. 82—84.
- Креславский А. Г. Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков на надкрыльях у жуков-листоедов // Зоол. журн. — 1977. — Т. 54, № 7. — С. 1043—1056.
- Креславский А. Г. Отбор по структурированным признакам и направленность эволюции // Журн. общ. биол. — 1987. — Т. 49, № 2. — С. 147—155.
- Криксунов Е. А., Шатуновский М. И. Некоторые вопросы изменчивости структуры популяции корюшки *Osmerus eperlanus* L. // Вопр. ихтиол. — 1979. — Т. 19, № 1. — С. 55—62.
- Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. — 270 с.
- Курбанова Ш. Морфология цитовидной железы зайцеобразных и грызунов высокогорья Таджикистана: Автореф. дис ... д-ра биол. наук. — ИЭМЭЖ АН СССР, 1979.
- Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. — М.: Наука, 1976. — 283 с.
- Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. — Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — Т. 1. — 444 с.
- Лебединна Н. С. Развитие покровных костей основания черепа хвостатых амфибий сем. *Nymphidae* // Тр. ЗИН АН СССР. — 1964. — Т. 33. — С. 75—172.
- Лебединна Н. С. Развитие костей крыши черепа хвостатых амфибий // Тр. ЗИН АН СССР. — 1968. — Т. 46. — С. 86—124.
- Лебединна Н. С. Эволюция черепа амфибий: к проблеме морфологии интеграции. — М.: Наука, 1979. — 283 с.
- Лебединна Н. С. Ведущие признаки в филогенетике // Морфологические аспекты эволюции. — М.: Наука, 1980. — С. 53—64.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. — М.: Мир, 1978. — 351 с.
- Лекавичус Э. Элементы общей теории адаптации. — Вильнюс, 1986. — 273 с.
- Лекавичус Э. К. Способность естественных биоценозов к адаптации: опыт качественно-эвристического моделирования // Биол. ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря. — Вильнюс, 1987. — С. 107—110.

- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. — М.: Мир, 1978. — 557 с.
- Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. — М.: Сов. наука, 1955. — 406 с.
- Личков Б. Л. К основам современной теории земли. — Л.: Изд-во АН СССР, 1965. — 213 с.
- Лопатина Н. Г. Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.). — Л.: Наука, 1971. — 154 с.
- Лукян Е. И. Теория Шмальгаузена о накоплении в процессе эволюции адаптаций широкого значения // Журн. общ. биол. — 1985. — Т. 46, № 6. — С. 723—731.
- Любимцев А. А. К классификации эволюционных теорий // Проблемы эволюции. — Новосибирск, 1975. — Т. 4. — С. 203—220.
- Любимцев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. — М.: Наука, 1982. — 277 с.
- Ляпков С. М. Факторы, обуславливающие изменчивость размеров и сроков выхода сеголеток травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек // Зоол. журн. — 1986. — Т. 65, № 1. — С. 88—98.
- Ляпков С. М., Смирнина Э. М. Динамика размеров тела сеголеток травяной лягушки (*Rana temporaria*) в период выхода на сушу по окончании метаморфоза // Экология. — 1983. — № 2. — С. 50—57.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 597 с.
- Мазин А. Л. Эволюция генома // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. — 1980. — Т. 25, № 4. — С. 362—372.
- Малоземов Ю. А. Об избирательном спаривании разноразмерных жуков большого соснового долгоносика (*Hylobius abietis* L.) // Экология. — 1970. — Т. 1. — С. 101—102.
- Маслов С. П. Ограничение возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода // Уровни организации биологических систем. — М.: Наука, 1980. — С. 8—20.
- Матвеев Б. С. О преобразовании функции в индивидуальном развитии животных (Значение учения А. Н. Северцова о типах филогенетических изменений органов при изучении индивидуального развития) // Зоол. журн. — 1957. — Т. 36, № 1. — С. 4—25.
- Матвеев Б. С. Значение воззрений А. Н. Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии // А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1967. — С. 140—172.
- Медведева И. М. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое развитие. — Л.: Наука, 1975. — 172 с.
- Медведева И. М. Слезно-носовой проток амбистомид в свете его происхождения у наземных позвоночных // Морфология и эволюция животных. — М.: Наука, 1986. — С. 138—156.
- Мейен С. В. Может ли быть победитель в дискуссии о номогенезе // Природа. — 1979. — № 10. — С. 114—116.
- Мейен С. В. Основы палеоботаники. — М.: Наука, 1987. — 403 с. Меловой биогенотический кризис и эволюция насекомых / Под ред. А. Г. Пономаренко. — М.: Наука, 1987. — 228 с.
- Мина М. В. Возрастная организация совокупности размножающихся особей травяной лягушки (*Rana temporaria*) в одном из малых водоемов Московской области // Зоол. журн. — 1974. — Т. 53, № 12. — С. 1826—1832.
- Мина М. В. Микроэволюция рыб. — М.: Наука, 1986. — 207 с.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи соврем. биол. — 1976. — Т. 70, № 3 (6). — С. 341—352.
- Митрофанов Н. Г. Взаимодействие модификаторов доминантности мутантного признака в развитии *Drosophila virilis* Sturt. // Проблемы эволюционной и популяционной генетики. — Махачкала, 1978. — С. 6—11.
- Михайлов К. Е. Скорлупа яиц современных и ископаемых зауропсид (сравнительная морфология и эволюция): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ПИН АН СССР, 1983.
- Михеев А. В. Симпатрическая дифференциация в природных популяциях жука-листоеда *Lochmea caprea* (Chrysomelidae) в Подмоскowie: Дис ...

- канд. биол. наук. — МГУ, 1986.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. — М.; Л., 1925. — 367 с.
- Мэй Р. М. Эволюция экологических систем // Эволюция. — М.: Мир, 1981. — С. 173—193.
- Никитин В. Б. Основы разделения нижней челюсти личинок бесхвостых амфибий: *Дипломная раб. каф. зоол. позв. биол. ф-та МГУ.* — М., 1980.
- Одум Ю. П. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 643 с.
- Оно С. Генетические основы прогрессивной эволюции. — М.: Мир, 1973. — 227 с.
- Опарин А. И. Проблема происхождения жизни. — М.: Наука, 1976. — 62 с.
- Опарин А. И., Гладили К. Л. Эволюция самосборки пробионтов // Биосистемы. — 1980 а. — Т. 12. — С. 133—145.
- Опарин А. И., Гладили К. Л. Современное состояние проблемы происхождения жизни // Успехи биол. химии. — 1980 б. — Т. 21. — С. 3—53.
- Очев В. Г. Систематика и филогения Каптозавроидных лабиринтодонтов. — Саратов, 1966. — 184 с.
- Паавер К. Л. Проблемы целостного изучения процесса эволюции // Микро- и макроэволюция. — Тарту, 1980. — С. 32—37.
- Пианка Э. Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 339 с.
- Пикулик М. М. О влиянии условий существования личинок амфибий на их рост, развитие и генетический состав сеголеток // ДАН СССР. — 1976. — Т. 228, № 3. — С. 756—759.
- Поляков Г. Д. Приспособительное значение изменчивости признаков и состава популяции рыб // Тр. совещ. ихтиол. комиссии. — 1961. — Вып. 13. — М. — С. 158—172.
- Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. — М.: Наука, 1975. — 157 с.
- Полянский Ю. И. О морфофизиологических закономерностях эволюции простейших // Зоол. журн. — 1970. — Т. 49. Вып. 4. — С. 560—568.
- Полянский Ю. И. Эволюция простейших и морфофизиологические закономерности эволюционного процесса // Закономерности прогресса эволюции. — М.; Л.: Наука, 1972. — С. 286.
- Работнов Т. А. Луговедение. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. — 384 с.
- Работнов Т. А. Фитоценология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 291 с.
- Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя / Под ред. В. А. Вахромеева. — М.: Наука, 1977. — 129 с.
- Разумовский С. М. Закономерности динамики биогеоценозов. — М.: Наука, 1981. — 232 с.
- Расницын А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та. — 1980. — Т. 174. 192 с.
- Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория // Эволюция и биоценологические кризисы. — М.: Наука, 1987. — С. 46—76.
- Расницын А. П., Длусский Г. М. Принципы и методы реконструкции филогенеза // Меловой биоценологический кризис и эволюция насекомых. — М.: Наука, 1988. — С. 5—15.
- Ратнер В. А. Структура и эволюция генетического кода // Структура и эволюция геномов. — М., 1985. — С. 158—194. — (Итоги науки и техники / ВИНТИ. Мол. биол.; Т. 21).
- Ратнер В. А. и др. Проблемы теории молекулярной эволюции. — Новосибирск, 1985. — 269 с.
- Рогинский Я. Я. Проблемы антропогенеза. — М.: Высшая школа, 1977. — 363 с.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника. — М.: ИЛ, 1953. — 719 с.
- Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих их рост // Механизмы биологической конкуренции. — М.: Мир, 1964. — С. 263—276.
- Рощупкин Д. И., Потапенко А. Я. Биологическое действие ультрафиолетового и видимого излучения // Внешняя среда и развивающийся организм. — М.: Наука, 1977. — С. 53—85.

- Рэфф Р., Кофман Т. Эмбрионы, гены и эволюция. — М.: Мир, 1986. — 402 с.
- Саблина Т. Б. Копытные Беловежской Пуши // Тр. Ин-та морфологии жив. АН СССР. — М.: АН СССР, 1955. — 257 с.
- Светлов П. Г. Физиология (механика) развития. — Л.: Наука, 1978. — Т. 1. — 279 с.; Т. 2. — 263 с.
- Северцов А. Н. Эволюция и психика. — М., 1922. — 54 с.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. — М.; Л., 1934 (2-е изд.). — 151 с.; М.: Изд-во Моск. ун-та, 1967 (3-е изд.). — 201 с.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. — М.; Л., 1939. — 610 с.
- Северцов А. С. Об образовании языка Nupobiidae // ДАН СССР. — 1964. — Т. 154, № 3. — С. 731—734.
- Северцов А. С. Механизм движений подъязычного аппарата и возможные причины редукции легких у хвостатых амфибий // Зоол. журн. — 1927а. — Т. 51, № 1. — С. 94—112.
- Северцов А. С. Становление ароморфоза // Журн. общ. биол. — 1927б. — Т. 34, № 1. — С. 21—35.
- Северцов А. С. Эволюция механизмов захватывания пищи и дыхания амфибий: Дис. ... д-ра биол. наук. — МГУ, 1974.
- Северцов А. С. Факторы, ограничивающие адаптивную зону амфибий // Журн. общ. биол. — 1978. — Т. 39, № 1. — С. 66—75.
- Северцов А. С. Функциональная дифференциация организма в ходе филогенеза // Уровни организации биологических систем. — М.: Наука, 1980 а. — С. 41—48.
- Северцов А. С. Эволюция механизмов захватывания пищи и дыхания амфибий // Уровни организации биологических систем и их математическое моделирование. — М.: Изд-во АН СССР, 1980 б. — С. 49—74.
- Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981 а. — 316 с.
- Северцов А. С. Отбор на расширение нормы реакции // Журн. общ. биол. — 1981 б. — Т. 42, № 3. — С. 351—361.
- Северцов А. С. Специализация как основа происхождения таксонов надвидового ранга // Журн. общ. биол. — 1984. — Т. 45, № 5. — С. 286—295.
- Северцов А. С. Основы теории эволюции. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. — 319 с.
- Северцов А. С., Сурова Г. С. Гибель личинок *Rana temporaria* и факторы ее определяющие // Зоол. журн. — 1979 а. — Т. 58, № 3. — С. 393—403.
- Северцов А. С., Сурова Г. С. Влияние хищников на популяцию головастиков травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. — 1979 б. — Т. 58, № 9. — С. 1374—1379.
- Северцов А. С., Сурова Г. С. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптации популяций // Журн. общ. биол. — 1981. — Т. 42, № 2. — С. 181—192.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция. — М.; Л., 1941. — 316 с.
- Северцов С. А. Проблемы экологии животных. — М.; Л., Изд-во АН СССР, 1951. — 170 с.
- Семевский Ф. Н. Теоретические и прикладные аспекты динамики численности массовых и редких видов насекомых: Дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1979.
- Семевский Ф. Н., Семенов С. М. Математическое моделирование экологических процессов. — Л.: Гидрометеоиздат, 1982. — 280 с.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. — М.: ИЛ, 1948. — 358 с.
- Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Тр. ЗИН АН СССР. — 1974. — Т. 53. — С. 30—46.
- Слоним А. Д. Частная экологическая физиология млекопитающих. — М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 498 с.

- Смирин Э. М. О темпах роста и выживаемости травяных лягушек (*Rana temporaria*) в первые годы жизни // Зоол. журн. — 1980. — Т. 59, № 12. — С. 1831—1840.
- Смирнов В. В. Методологические аспекты проблемы микро- и макроэволюции // Микро- и макроэволюция. — Тарту, 1980. — С. 203—206.
- Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. — Симферополь, 1924. — 243 с.
- Соколов В. Е. Морфологические приспособления кожного покрова земноводных фауны СССР к наземному образу жизни // Зоол. журн. — 1964. — Т. 43, № 9. — С. 1410—1412.
- Соломатин В. М., Креславский А. Г., Гриценко В. В., Михеев А. В. Ассортативное скрещивание в природных популяциях листоеда *Chrysoschloa calalis* Schrnk. // Генетика. — 1976. — Т. 12, № 3. — С. 160—162.
- Соломатин В. М., Креславский А. Г., Михеев А. В., Гриценко В. В. Ассортативное скрещивание в природных популяциях жуков-листоедов (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*) // Журн. общ. биол. — 1977. — Т. 38, № 1. — С. 57—64.
- Сочава В. Б. Опыт филогенетической систематики растительных ассоциаций // Сов. бот. — 1944. — № 1. — С. 3—19.
- Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование. — М.: Наука, 1972. — 78 с.
- Старобогатов Я. И. Практические приемы систематики и вопрос о критерии вида // Зоол. журн. — 1968. — Т. 47, № 6. — С. 875—886.
- Сурова Г. С. Влияние группы на темпы роста и развитие головастиков *Rana temporaria* и пластичность онтогенеза // Зоол. журн. — 1982. — Т. 61, № 5. — С. 726—732.
- Сурова Г. С. Регуляция численности в онтогенезе бурых лягушек: Дис. .. канд. биол. наук. — М., 1985.
- Сурова Г. С., Северцов А. С. Новый метод индивидуального мечения головастиков // Экология. — 1984. — Т. 6. — С. 66—68.
- Сутт Т. Я. О проблеме телеономичности процесса развития в живой природе // История и теория эволюционного учения. — Л.: Наука, 1975. — С. 187—192.
- Сутт Т. Я. Проблема направленности органической эволюции. — Таллин, 1977. — 139 с.
- Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных. — М.: Наука, 1968. — 271 с.
- Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции? // Новые идеи в биологии. — Пг, 1915. — Вып. 8. — С. 1—99.
- Татаринов Л. П. Некоторые проблемы формирования эндокrania млекопитающих // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. — М.: Наука, 1968. — С. 47—64.
- Татаринов Л. П. Палеонтология и закономерности филогенеза низших наземных позвоночных // Палеонтол. журн. — 1972. — № 3. — С. 121—134.
- Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. — М.: Наука, 1976. — 257 с.
- Татаринов Л. П. Классификация и филогения // Журн. общ. биол. — 1977. — Т. 38, № 5. — С. 676—689.
- Татаринов Л. П. Параллелизм и направленность эволюции // Эволюция и биоэкологические кризисы. — М.: Наука, 1987 а. — С. 124—143.
- Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. — М.: Наука, 1987 б. — 250 с.
- Тахтаджан А. Л. Об эволюционной гетерохронии признаков // ДАН Арм. ССР. — 1946. — Т. 5, № 3. — С. 79—86.
- Тахтаджан А. Л. Система и филогения цветковых растений. — М.; Л.: Наука, 1966. — 611 с.
- Тахтаджан А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. журн. — 1983. — Т. 68, № 12. — С. 1593—1603.
- Терентьев П. В. Лягушка. — М.: Сов. наука, 1950. — 346 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. О взаимоотношениях микро- и макроэволюции // Микро- и макроэволюция. — Тарту, 1980. — С. 51—58.

- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики // Актуальные вопросы современной генетики. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1966. — С. 114—130.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М. Об адаптивном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* // Проблемы кибернетики. — 1966. — Вып. 16. — С. 137—146.
- Тимофеев-Ресовский Н. Г., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука, 1969. — 407 с.
- Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. — М.: Колос, 1971. — 454 с.
- Уголев А. М. Пищеварение и его приспособительная эволюция. — М.: Высшая школа, 1961. — 306 с.
- Уголев А. М. Гипотеза о возможности эволюции и специализация функций на основе рекомбинации и транспозиции элементарных функциональных блоков // Журн. эвол. биохим. и физиол. — 1982 а. — Т. 18. — С. 11—25.
- Уголев А. М. Некоторые общие закономерности эволюции функций на примере эволюции пищеварения // Развитие научного наследования акад. Л. А. Орбели. — Л.: Наука, 1982 б. — С. 194—212.
- Уголев А. М. Функциональная эволюция и гипотеза функциональных блоков // Журн. эвол. биохим. и физиол. — 1983 а. — Т. 19. — С. 390—399.
- Уголев А. М. Общая физиология висцеральных функций // Физиологические науки — медицина. — Л.: Наука, 1983 б. — С. 25—45.
- Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. — Л.: Наука, 1985. — 544 с.
- Федоров В. И. Избыточность функциональных структур — фундаментальный фактор надежности физиологических систем // Успехи соврем. биол. — 1988. — Т. 105, № 2. — С. 231—251.
- Филиппченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века. — М., 1927 (1977). — 227 с.
- Филиппченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. — М.; Л.: Наука, 1978 (1923). — 238 с.
- Фолконер Д. С. Введение в генетику количественных признаков. — М.: Агропромиздат, 1985. — 486 с.
- Хейсин Р. В. Непостоянство генома. — М.: Наука, 1984. — 462 с.
- Хлопин Н. Г. Общепроизводственные и экспериментальные основы гистологии. — М.: Изд-во АН СССР, 1946. — 479 с.
- Цингер Н. В. О подвидах большого погремка *Alectorolophus major* Rehb. — Вологда, 1928. — 115 с.
- Чернов Ю. И. Понятие «животное население» и принципы геоэкологических исследований // Журн. общ. биол. — 1971. — Т. 32, № 4. — С. 425—438.
- Чернов Ю. И. Жизнь тундры. — М.: Мысль, 1980. — 236 с.
- Чернов Ю. И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез. — М.: Наука, 1984 а. — С. 5—23.
- Чернов Ю. И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. — М.: Наука, 1984 б. — С. 154—174.
- Шаталин Е. И. Модельный фетишизм в методологии экспериментальной генетики // Int. Congr. Gog Ucthodol. and Phil. Sci. — М., 1987. — Vol. 2. — Ser. B—II. — P. 347—350.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та биол. — Свердловск, 1969. — 198 с.
- Шварц С. С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. — М.: М.: Наука, 1976. — 150 с.
- Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская А. А., Рупкова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. — М.: Наука, 1976. — 150 с.
- Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследуемость. — М.: Просвещение, 1970. — 215 с.
- Шилов И. А. Экологические аспекты проблемы эволюции гомойотермии // Зоол. журн. — 1968. — Т. 47, № 9. — С. 1285—1295.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. — 261 с.

- Шилов И. А. Физиологическая экология животных. — М.: Высшая школа, 1985. — 328 с.
- Шилов И. А., Калеская М. Л., Ивашкина И. И., Исаев С. И., Солдатова А. Н. Эколого-физиологическая характеристика островной и материковой популяций полевки-экономки в Дарвинском заповеднике // Тр. Дарвин. гос. зап.-ка. — 1973 а. — Вып. 11. — С. 76—105.
- Шилов И. А., Калеская М. Л., Ивашкина И. И., Солдатова А. Н. Сравнение морфологических показателей популяций полевки-экономки в Дарвинском заповеднике // Тр. Дарвин. гос. зап.-ка. — 1973 б. — Вып. 11. — С. 106—111.
- Шилов И. А., Калеская М. Л., Солдатова А. Н., Ивашкина И. И. Анализ структуры, динамики численности и эколого-физиологических особенностей природных популяций полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) в Дарвинском государственном заповеднике // Отчет о результатах исследований, 1975 (рукопись).
- Шиманский В. И. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоцено- тические кризисы. — М.: Наука, 1987. — С. 5—45.
- Шишкин М. А. Происхождение Апига и теория «лиссамфий» // Мат. по эволюции наземных позвоночных. — М.: Наука, 1970. — С. 30—44.
- Шишкин М. А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод // Тр. Палеонтол. ин-та. — 1973. — Т. 137. — 262 с.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволю- ция и биоцено- тические кризисы. — М.: Наука, 1987. — С. 76—124.
- Шкробатов Г. Д. Этюды по общей теории адаптаций // Эколого-физиоло- гические и эколого-фаунистические аспекты адаптации животных. — Ива- ново, 1986. — С. 3—24.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историчес- ком развитии. — М.; Л., 1938. — 144 с.
- Шмальгаузен И. И. Морфология позвоночника хвостатых амфибий. II. Происхождение тел позвонков // Зоол. журн. — 1958 а. — Т. 37, № 2. — С. 229—239.
- Шмальгаузен И. И. Морфология позвоночника хвостатых амфибий. III. Поперечные отростки и ребра // Зоол. журн. — 1958 б. — Т. 37, № 3. — С. 415—429.
- Шмальгаузен И. И. Биологические основы организации кистеперых рыб // Палеонтол. журн. — 1960. — № 1. — С. 3—15.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. — М.: Наука, 1964. — 271 с.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. — М.: Наука, 1968 а. — 452 с.
- Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. — Новосибирск, 1968 б. — 223 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. — 493 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. — М.: Наука, 1982. — 383 с.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны. — М.: Мир, 1987. — 259 с.
- Юдин К. А. О некоторых принципиальных и методических вопросах надвидо- вой систематики птиц // Зоол. журн. — 1970. — Т. 49, № 4. — С. 588—600.
- Юдин К. А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Тр. ЗИН АН СССР. — 1974. — Т. 53. — С. 5—29.
- Яблоков А. В. Существует ли специальный механизм макроэволюции? // Микро- и макроэволюция. — Тарту, 1980. — С. 62—65.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. — М.: Высшая школа, 1974. — 335 с.
- Яблоков-Хизорян С. М. Эволюция с точки зрения биогеографа // Пробле- мы эволюции. — Новосибирск, 1968. — Т. 2. — С. 154—169.
- Ярошенко И. О. Геоботаника. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — 474 с.
- Яхонтов В. В. Экология насекомых. — М.: Высшая школа, 1969. — 488 с.
- Abel O. Bedeutung der fossilen Werbeltiere für die Abstammungslehre // Hebe- ger K. Die Abstammungslehre. — Jena, 1911. — S. 229—247.
- Abel O. Paläobiologie und Stammesgeschichte. — Jena, 1929. — 423 S.

- Abel O. Die Drachenhöle bei Mixhiz bearbeitet von O. Abel, O. Antonius, W. Armbrrecht und andere/Regirirbe O. Abel. — Wien, 1931.
- Adolph E. F. The size of the body and the size of the environment in the growth of tadpoles//Biol. Bull. — 1931. — Vol. 61, N 3. — P. 350—375.
- Amadon D. Specialisation and evolution//Amer. Natur. — 1943. — Vol. 77. — P. 133—141.
- Averats W. W., Richardson R. H. Pheromonal control of mating patterns in *Drosophila melanogaster*//Behav. Genet. — 1974. — Vol. 4, N 3. — P. 207—225.
- Ayala F. On the virtues and pitfalls of the molecular evolution clock//Neredity. — 1986. — Vol. 77, N 4. — P. 226—235.
- Ayala F. J., Campbell C. A. Frequency-dependent selection//Ann. Rev. Ecol. Syst. — 1974. — N 5. — P. 115—138.
- Banks H. P. Floral assemblages in the Siluro—Devonian in Biostratigraphy of fossil Plants. Successional and paleoecological analyses. — Stroudsburg: Dowden et al., 1980. — P. 1—24.
- Barker I. G. Ovarian cycle in temperate zone of frog *Rana temporaria* with special reference to factors determining number and size of eggs//J. Zool. — 1981. — Vol. 195, N 4. — P. 449—458.
- Barth L. G., Barth L. J. The energetics of development//Columb.: Univ. Press, 1954.
- Beer de G. Embryology and evolution. — Oxford, 1930.
- Beer de G. Archeopteryx and evolution//Advan. Sci. — 1952. — Vol. 42. — P. 78—91.
- Bernardi G., Bernardi G. Compositional constraints and genome evolution//J. Mol. Evol. 1986. — Vol. 24, N 1—2. — P. 1—11.
- Berven K. A., Gill D. E. Interpreting geographic variation in life-history traits//Amer. Zool. — 1983. — Vol. 23. — P. 85—97.
- Bock W. J. Preadaptation and multiple evolutionary pathways//Evolution. — 1959. — Vol. 13. — P. 192—211.
- Bock W. J. The role of preadaptation and adaptation in the evolution of higher levels of organisation//Proc. XVI Intern. Congr. Zool. — 1963. — Vol. 3. — P. 297—300.
- Bock W. The role of adaptive mechanism in the origin of higher levels of organisation//System. Zool. — 1965. — Vol. 14. — P. 231—242.
- Bock W. J., Van-Wahlert G. Adaptation and the form-fiction complex//Evolution. — 1965. — Vol. 19, N 3. — P. 269—299.
- Bonner J. T. The next big problem in developmental biology//Amer. Zool. — 1987. — Vol. 27, N 2. — P. 715—723.
- Boonstra L. D. Diversity within the South African Dinocephalia//South Afr. J. Sci. — 1963 a. — Vol. 59. — P. 196—206.
- Boonstra L. D. Early dichotomies in the therapsids//South Afr. J. Sci. — 1963 b. — Vol. 57. — P. 176—195.
- Braun-Blanquet J. Pflanzsoziologie. — N. Y.: 3 Aufl. Wien, 1964. — 389 p.
- Bumpus H. G. The elimination of the unfit illustrated by the introduced sparrow//Biol. Lectures Marine Biol. Lab. Wood's Hole. — 1899. — P. 1—15.
- Burton R., Place A. R. Evolution of selective neutrality: Further considerations//Genetics. — 1986. — Vol. 114, N 3. — P. 1033—1036.
- Bücherl W., Buckley E. (Editore). Venomous animals and their venoms. — N. Y.; L.: Acad. Press. — 1971. — Vol. 2. — 687 p.
- Carroll R. L. Problems of the origin of reptiles//Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. — 1969. — Vol. 44. — P. 393—431.
- Carroll R. L. The earliest known reptiles//Yale Sci. Mag. October. — 1970. — P. 16—23.
- Cope E. The origine of the fittest. Essays on evolution. — N. Y.; L., 1887. — 467 p.
- Cope E. D. The primary factors of organic evolution. — Chicago, 1904. — 547 p.
- Cox C. B. Cutaneous respiration and the origin of modern Amphibia//Proc. Linn. Soc. Lond. — 1967. — Vol. 178, N 1. — P. 37—47.

- Cuenot L. Theorie de la preadaptation//Scientia. — 1914. — Vol. 16, N 70. S. 60—73.
- Culley D., Gravois C. Recent developments in frog culture//Proc. Ann. Conf. South-Eastern Assoc. of Game and Fish Commis. — 1972. — P. 583—596.
- Curtzinger S. W. Stabilizing selection in *Drosophila melanogaster*//J. Hered. — 1976. — Vol. 67, N 1. — P. 59—60.
- Devillers Th. The role of morphogenesis in the origine of higher levels of organisation//Syst. Zool. — 1965. — Vol. 14. — P. 252—258.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. — 3-th ed., N. Y.: Columb. Univ. Press., 1951. — 540 p.
- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. — N. Y.: Columb. Univ. Press, 1970. — 505 p.
- Dobzhansky Th., Hunter A. S. et al. Genetics of natural populations. XXXI. Genetics of an isolated marginal population of *Drosophila pseudoobscura*//Genetics. — 1963. — Vol. 48. — P. 91—103.
- Dobzhansky Th., Kollier P. C. An experimental study of sexual isolation in *Drosophila*//Biol. Zblatt. — 1938. — Vol. 58. — P. 589—607.
- Dollo L. Les lois de d'evolution//Bull. Soc. Geol. Belg. — 1893. — Vol. 7. — S. 164—167.
- Duellman W. E. On the ossification of frogs//Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas. — 1975. — N 42. — P. 1—14.
- Eaker D., Holpert J., Folman J., Karlsson E. Structural nature of praesynaptic neurotoxins from Venoms of the Australian Tiger snake, *Notechis scutatus* and the Taipan *Oxyuranus scutellatus scutellatus*//Animal, Plant and Microbiol Toxina. — Vol. 2. Chemistry, Pharmacology and Immunology Plenum Press. — N. Y., 1976. — P. 27—45.
- Edgeworth F. H. The cranial muscles of vertebrates. — Cembridge: Univ. Press., 1935. — 493 p.
- Ehrman L., Spassky B., Pavlovsky O. Sexual selection, geotaxis and chromosomal polymorphysm in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*//Evolution. — 1965. — Vol. 19. — P. 337.
- Ehrman L., Wissner A., Meinwald J. The pheromone mediating the rare male mating advantage in *Drosophila pseudoobscura*//Proc. XIII Intern. Congr. Genet. — 1973. — Vol. 14, N 2. — P. 69.
- Eimer Th. Die Entstehung der Arten. 2. Orthogenesis der Schmetterlinge. — Leipzig, 1897. — 513 S.
- Eldredge N. Progress in evolution?//New Sci. — 1986. — Vol. 110, N 1511. — P. 54—57.
- Essing E. O. A history of entomology. — N. Y., 1931. — 1029 p.
- Fisher R. A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. — Edin.: Trans. Roy. Soc., 1918. — Vol. 52. — 399 p.
- Freda J., Dunson W. The effect of prior eyposure on sodium uptake in tadpoles exposed to low pH water//J. Compar. Physiol. 1986. — Vol. 156, N 5. — P. 649—655.
- Fretwell S. D. Stabilizing selection in field sparrows — a retraction//Amer. Natur. — 1977. — Vol. 111, N 982. — P. 1209—1210.
- Gadgil M. Male dimorphism as a consequence of sexual selection//Amer. Natur. — 1972. — Vol. 106, N 951. — P. 574—580.
- Garstang W. Theory of Recapitulation. A critical Restatement of the Biogenetic Low//J. Linn. Soc. Lond. — 1922. — Vol. 35, P. 81—101.
- Gill J. K., Cobban W. A. Stratigraphy and geologic history of Montana Group and equivalent rokes Montans, Wyoming and North and South Dacota//US Geol. J. Prof. Paper. — 1973. — N 776.
- Goldsmidt R. The material basis of evolution. — New Haven: Yale Univ. Press, 1940. — 217 p.
- Goodnight C. J. The influence of environmental variation on group and individual selection in a cress//Evolution. — 1985. — Vol. 39, N 3. — P. 545—558.
- Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of

- evolution reconsidered//Paleobiology. — 1977. — Vol. 3, N 2. — P. 115--151.
- Grant B. R. Selection on bill characters in a population of Darwin's finches: *Geospiza conirostris* on Isla Genovesa, Galapagos//Evolution. — 1985. — Vol. 39, N 3. — P. 523—532.
- Grassé P. P. Biologie generale. — Paris, 1966. — 541 s.
- Grassé P. Quelques reflexions sur la phylogénie//Acta Salamant. Ser. Cienc. — 1971. — N 36. — S. 15—17.
- Gregory W. K. On the meaning and limit of reversibility of evolution//Amer. Natur. — 1936. — Vol. 70, N 4. — P. 319—340.
- Gromko M. K., Mason F. S., Smith-Gill S. Analysis of the crowding effect in *Rana pipiens* tadpoles//J. Exp. Zool. — 1973. — Vol. 186, N 1. — P. 63—71.
- Gulick I. T. Evolution, racial and habitudinal//Carninst. Publ. — 1905. — N 25 a. — P. 1—269.
- Guyétant R. Conséquences de l'effect de groupe chez la têtard d'Alytes obstetricans Laur. Variations pondérales et structurales au niveau du foie//Zs. Anat. Entwicklungsgesch. — 1973. — Vol. 140, N 2. — S. 583—587.
- Guyétant R. Mise en evidence d'interaction intraspecifiques chez les têtards d'amphibiens anoures//Biol. Behav. — 1976. — Vol. 4, N 1. — S. 339—352.
- Haas O., Simpson G. G. Analysis of some phylogenetic farms with attempts at redefinition//Proc. Amer. Philos. Soc. — 1946. — Vol. 90, N 5. — P. 319—349.
- Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. — Berlin, 1866. — 462 S.
- Haeckel E. Sistematische Philogenie. Entwurt eines natürlichen Systems der Organismen und ihrer Stammesgeschichte. — Berlin, 1894. — 400 S.
- Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selecti-on//Proc. Roy. Soc. Ser. B. — 1956. — Vol. 145. — P. 306—308.
- Harms J. W. Wandlungen des Artgefüges. — Leipzig, 1956. — 304 S.
- Hashimoto I. Marine toxins and other bioactive marine metabolites. — Tokyo: Japan Sci. Soc. Press., 1979. — 369 p.
- Hecht M. The role of natural selection and evolutionary rate in origin of higher levels of organisation//Syst. Zool. — 1965. — Vol. 14, N 4. — P. 269—274.
- Hecht M., Edwards I. Methodology of Phylogenetic inference above the species level//Major pattern in Vertebrate evolution. — N. Y., L.: Plenum Press. — 1976. — P. 3—51.
- Hennig W. Phylogenetic Systematic. — Illinois: Urbana Univ. Press, 1966. — 263 p.
- Heusser H. Intra- und interspezifische crowding. Effecte bei Kaulquappen der Kreuzkröte, *Bufo calamita* Laur//Oecologia. — 1972. — Vol. 10, N 1. 93—98.
- Higuet D. Disruptive selection on body weight in *Drosophila melanogaster*//Evolution. — 1986. — Vol. 40, N 2. — P. 272—278.
- Ho Mae-Wan, Saunders P., Fox S. A new paradigm for evolution//New Sci. — 1986. — Vol. 109, N 1497. — P. 41—43.
- Holder F. Untersuchungen über den Growd-Effect an Kaulquappen von *Rana temporaria* L.//Rev. Suis. Zool. — 1958. — Vol. 65, N 2. — S. 750—759.
- Holmgren N. On the tetrapod limb problem again//Acta Zool. — 1949. — Vol. 30, N 3. — P. 485—508.
- Huxley J. Three type of Evolution//Nature. — 1957. — Vol. 18, N 4884. — P. 454—455.
- Huxley J. S. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades//Uppsala Univ. Arsskr. — 1958. — N 6. — P. 21—39.
- Huxley J. Evolution, the modern Synthesis. — N. Y.: Rev. ed Harper, 1963. — 645 p.
- Inger G. M. Biological aspects of the origin of the tetrapods//Evolution. — 1957. — Vol. 11. — P. 373—376.
- Iwanaga S. et al. Isolation and aminocicle sequence of proteinase inhibitors from the venomes of *Haemachatus haemohatus* and *Naja nivea* in animal, plant and microbiol toxins//Chemistry, Pharmacology and Immunology Plenum Press. — N. Y., 1976. — Vol. 2. — P. 47—63.

- Jarvik E. On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians, with description of a new stegocephalian and a new crossopterygian from the Upper Devonian of East Greenland//Medd. Gronland. — 1952. — Vol. 114, N 12. — P. 1—40.
- Jarvik E. On the visceral skeleton in Eusthenopteron with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes//Kgl. Sven. Vetenskapsakad. Handl. Ser. 4. — 1954. — Bd. 5, N 1. — P. 1—104.
- Jarvik E. The oldest tetrapoda and its forerunners//Sci. Monthly. — 1955. — Vol. 8. — P. 141—154.
- Jarvik E. Aspects of Vertebrate phylogeny//Current problems of Lower Vertebrate phylogeny. — Stockholm, — 1967. — P. 497—527. (Proc. of 4 Nob. Symp.).
- Jarvik E. Middle and upper devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis greenlandica* n. sp. and discussion on the structure of the head in the Porolepiformes//Medd. Gronland. — 1972. — Bd 187, N 2. — 307 S.
- Jongh de H. Y. Activity of the body wall musculature of the African clawed toad, *Xenopus laevis* (Daud) during diving and respiration//Zool. Med. — 1972. — N 47. — P. 135—143.
- Jonston R. F., Niles D. M., Rohwers S. A. Herman Bumpus and natural selection in the house sparrow *Passer domesticus*//Evolution. — 1972. — Vol. 26, N 1. — P. 20—31.
- Kadel K. Untersuchungen zur Eizahl und Leichgrösse der Erdcröte//Salamandra. — 1977. — Vol. 13, N 1. — S. 36—42.
- Kaplan R. W. On the member of extant, extinct and possible species of organisms//Biol. Zentr.-Bl. — 1985. — Vol. 104, N 6. — P. 647—653.
- Kelly L., Halladay L. A. Comparison of amino acids of scolic chain properties by conservation during evolution proteins//Protein Eng. — 1987. — Vol. 1, N 2. — P. 137—140.
- Kermack K. A. A biometrical study of *Micrasiter coranguinum* and *Isomicrasiter senonensis*//Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B. — 1954. — Vol. 237, N 649. — P. 375—428.
- Kettlewell H. B. D. A resume of investigations on industrial melanism in the Lepidoptera//Proc. Roy. Soc. Lond. — 1956. — Vol. 145, N 920. — P. 297—303.
- King A. W., Pimm S. L. Complexity, diversity and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results//Amer. Natur. — 1983. — Vol. 122, N 2. — P. 229—239.
- Kokshaysky N. V. Functional aspects of some details of bird wing configuration//Syst. Zool. — 1973 (1974). — Vol. 22, N 4. — P. 442—450.
- Koopman K. F. Natural selection for reproductive isolation between *Drosophila persimilis*//Evolution. — 1950. — Vol. 4. — P. 135—148.
- Koskela P., Pasanen S. The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria* L. in northern Finland//Aquila Ser. Zool. — 1975. — Vol. 16. — P. 1—12.
- Koswig C. Über präadaptive Mechanismen in der Evolution vom Gesichtspunkt der Genetik//Zool. Anz. — 1962. — Bd 169. — S. 4—14.
- Krögh A. On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog//Scand. Arch. Physiol. — 1904. — Vol. 15. — P. 328—469.
- Kurokawa H. Population genetics on three races of *Drosophila auraria* Peng. 11 Sexual isolation among strains within a race//C. Japan. J. Genet. — 1963. — Vol. 38, N 1. — P. 1—5.
- Lack D. The natural regulation of animal numbers. — Oxford, 1954.
- Leonard J. E., Ehrman L., Schorsch M. Bioassay of a *Drosophila* pheromone influencing sexual selection//Nature. — 1974. — Vol. 250, N 5463. — P. 261—262.
- Leslie J. F. Some evolutionary consequences of the molecular recombination process//Trends Genet. — 1986. — Vol. 2, N 11. — P. 288—291.
- Li W. H., Tanimura M., Sharp P. Evolution of the molecular clock hypothesis using mammalian DNA sequences//J. Mol. Evol. — 1987. — N 4. — P. 330—342.

- Licht L. E. Growth inhibition in crowded tadpoles intraspecific and interspecific effect//Ecology. — 1967. — Vol. 48, N 5. — P. 736—745.
- Licht L. Breeding habits and embryonic thermal requirements of the frogs *Rana auraria aurora* and *Rana pretiosa pretiosa* in the Pacific North-West//Ecology. — 1970. — Vol. 52, N 1. — P. 1.
- Lin Siar S. Y., Hulang M. C., Tbeng W. C., Lee C. Y. Comparison of action of Cobra cardiotoxin and Scorpion toxin on the chick Biventer Cervicis masche//Animal, Plant and Microbial Toxins. — Vol. 2. Chemistry, Pharmacology and Immunology Plenum Press. — N. Y., 1976. — P. 205—215.
- Lüftenegger G., Foissner W., Adam H. R. and K-selection in soil ciliates: a field and experimental approach//Oecologia. — 1985. — Vol. 66, N 4. — P. 574—579.
- Maeda N., Tomija N., Chen L., Lee C. Y. The isolation properties and amino acid sequences of *Laticauda semifaciata*. 3. A weak and semicasciata//Animal, Plant and Microbiol Toxins. — Vol. 2. Chemistry, Pharmacology and Immunology Plenum Press. — N. Y., 1976. — P. 1—14.
- Mason L. G. Mating selection of the California oak moth (Lepidoptera. Diptidae)//Evolution. — 1969. — Vol. 23, N 1. — P. 55—58.
- Matthew W. D. The evolution of the horse a record and its interpretation//Quart. Rev. Biol. — 1926. — Vol. 6, N 2. — P. 139—185.
- Mayr E. Methods and strategies in taxonomic research//Syst. Zool. — 1971. — Vol. 20, N 4. — P. 426—433.
- McNaughton S. I. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology//Amer. Natur. — 1977. — Vol. 111, N 179. — P. 515—525.
- Monod I. Le Hasard et la Nécessité. Essais sur la philosophie naturelle de la biologie moderne. — Paris, 1970. — 197 p.
- Mosburger V. Der Neodarvinismus als oximatisierbares deductives System und das Problem der Anpassung und Selection//Paläontol Ztg. — 1985. — Bd 59, N 3—4. — S. 183—199.
- Noble W. B. Two wild grasses as hosts of the Hessian fly, *Phytophaga destructor*//Gov. print off reprinted from J. of Agricult. Res. Washington. — 1931. — Vol. 42, N 9. — P. 589—592.
- O'Donald P. Sexual selections by variations in fitness at breeding time//Nature. — 1972. — Vol. 237, N 5354. — P. 349—351.
- O'Donald P. A further analysis of Bumpus' data: the intensity of natural selection//Evolution. — 1973. — Vol. 27, N 3. — P. 398—404.
- Olson E. C. Vertebrate paleozoology. — New York; London; Sidney; Toronto: Wiley Interscience, 1971. — 764 p.
- Osborn H. F. Homoplasy as a law of latent or potential homology//Amer. Natur. — 1902. — Vol. 36. — P. 259—271.
- Osborn H. F. Tetraplasy, the law of the four inseparable factors of evolution//J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. — 1912. — Vol. 14. — P. 275—309.
- Osborn H. F. Ursprung und Entwicklung des Lebens. — Stuttgart, 1930. — 214 p.
- Oshe G. Das Preadaptations phänomen und seine Bedeutung für die Evolution//Zool. Anz. — 1962. — Bd 169. — S. 14—49.
- Parrish I. A., Bazzaz F. A. Competitive interaction in Plant communities of different successional ages//Ecology. — 1982. — Vol. 63, N 2. — P. 314—320.
- Pearl R. The growth of population//Quart. Rev. Biol. — 1927. — Vol. 2, N 3. — P. 532—548.
- Pearl R., Parker S. Experimental studies on the duration of life: Introductory discussion of the duration of life in *Drosophila*//Amer. Natur. — 1921. — Vol. 55, N 644. — P. 481—509.
- Peters D. S. Mechanical constraints canalizing the evolutionary transformation of tetrapod limbs//Acta. Biotheor. — 1985. — Vol. 34, N 2—4. — P. 157—164.
- Petit C. Frequency-dependency and the maintenance of polymorphism in insect populations//Biochem. and Ecol. Aspect. Plant-Parasite Relat. Symp. — Budapest, 1971. — P. 137—142.

- Petit C. L. avantage du type rare dans la competition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*//Bull. Soc. Zool. France. — 1976. — Vol. 101, N 5. — 1036—1037.
- Petranka I. W. Adaes aga-specific mortality decreases with age in amphibian larvae?//Copeia. — 1985. — N 4. — P. 1080—1083.
- Philipstschenko J. Variabilität und Variation. — Berlin, 1927.
- Plate L. Deszendenz theorie. — Jena, 1912. — S. 92—164.
- Plate L. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. — Leipzig; Berlin, 1913. — 650 S.
- Plate L. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. T. 1. Einleitung, Cytologie, Histologie, Promorphologie-Haut, Skelette, Lokomotionsorgane, Nervensystem. — 1922. — 629 S.; — T. 2. Die Sinnesorgane der Tiere. — 1924. — 806 S.
- Price T. D. The evolution of sexual size dimorphism in Darwin's finches//Amer. Natur. — 1984. — Vol. 123, N 4. — P. 500—518.
- Price T. D., Grant P. R., Gibbs H. L., Boag R. T. Recurrent patterns of natural selection in a population of Darwin's finches//Nature. — 1984. — Vol. 309, N 5971. — P. 787—789.
- Rage I. C. Are the Ranidae (Anura, Amphibia) known prior the oligocene?//Amphibia—Reptilia. — 1984. — Vol. 5, N 3—4. — P. 281—288.
- Reif W. E., Tamus R., Fisher M. Construtional morphology: the analysis of constraints of evolution dedicated to A. Seilacher in Honour of his 60 birthday//Acta Bioteor. — 1985. — Vol. 34, N 2—4. — P. 233—248.
- Remane A. Gedanken zum Problem Homologie Prunda Analogie Preadaptation und Parallelität//Zool. Anz. — 1961. — Bd 166, N 9/12. — S. 447—465.
- Romer A. S. Vertebrate paleontologie. — Chicago, 1933 a. — 347 p.
- Romer A. S. Eurypterid influence on vertebrate history//Science. — 1933 b. — Vol. 78. — P. 114—117.
- Romer A. S. The early evolution of fishes//Quart. Biol. Rev. — 1946. — Vol. 21. — P. 33—69.
- Romer A. S. Time series and trends in Animal evolution//Genet. Paleont. and Evol. — 1949. — P. 103—120.
- Romer A. S. Tetrapod limbs and early tetrapod life//Evolution. — 1958. — Vol. 12, N 3. — P. 365—369.
- Romer A. S. Explosive evolution//Zool. J. — 1960. — Abt. 3, Vol. 88, N 1. — P. 79—90.
- Roth G., Wake D. Trends in the functional morphology and sensorimotor control of feeding behavior in salamanders an exsample of the role of internal dynamics in evolution//Acta Bioteor. — 1985. — Vol. 34, N 24. — P. 175—191.
- Santibanez S. K. Observations on the sexual behavior of *Drosophila equinovalis* and *D. prosaltans*//Amer. Natur. — 1960. — Vol. 94, N 878. — P. 382—384.
- Säve-Söderbergh G. Some points of view concerning the evolution of the vertebrates//Arkiw Zool. — 1934. — Vol. 26 a. — P. 1—20.
- Scharloo W. The effect of disruptive and stabilizing selection on the expression of cubitus interruptus in *Drosophila*//Genetics. — 1964. — Vol. 50. — P. 553—562.
- Scharloo W. Reproductive isolation by disruptive selection. Did it occure?//Amer. Natur. — 1971. — Vol. 105. — P. 83—86.
- Schindewolf. Evolution vom Standpunct eines Paläontologen//Ber. Schweiz Paläont. Ges. 31 Svers Edog. Geol. Helvet. Basel. — 1952. — Bd 45. — S. 374—386.
- Schindewolf. Neokatastrophismus?//Ztschr. Deutsch. Geol. Ges. Hannover. — 1963 (1962). — Bd 114, T. 2. — S. 430—445.
- Schwerdtfeger F. Ökologie der tire Autökologie. — Berlin: Verlag P. Parey, 1963. — 416 S.
- Scott W. B. Palaeontologie as a morphological discipline//Lect. Marine Biol. Wood's Hole Summer Sess. — 1896. — P. 43—66.
- Sheiring S. F. Stabilising selection fore size as related to mating fitness in Tetraopes//Evolution. — 1977. — Vol. 31, N 2. — P. 447—449.

- Sheppard P. M., Cook L. M. The manyfold effects of the Medionigry gene of the moth *Poraxna dominula* and the maintenance of a polymorphism//Heredity. — 1962. — Vol. 17, N 3. — P. 415—426.
- Simpson G. G. Tempo and made in evolution. — N. Y., 1944.
- Simpson G. G. The principles of classification and classification of mammals//Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. — 1945. — Vol. 85. — 350 p.
- Simpson G. G. How many species?//Evolution. — 1952. — Vol. 6. — P. 342.
- Simpson G. G. The Majir Featurs of Evolution. — N. Y.: Columb. Univ. Press., 1953. — 434 p.
- Simpson G. G. The nature and origin of supraspecific taxa//Colld Spring Harbor Symp. Quant. Biol. — 1959. — Vol. 24. — P. 255—271.
- Simpson G. G. Principles of animal taxonomie. — N. Y.: Columb. Univ. Press, 1961. — 451 p.
- Simpson G. G. Status and problems of vertebrate phylogeny//Acta Salamant. ser. Sci. — 1971. — N 36. — P. 353—368.
- Smith H. M. The hierarchy of monophyly and polyphyly//Syst. Zool. — 1967. — Vol. 16. — P. 102—103.
- Smith D. Sexual selection in a wild populations of the butterfly *Danaus chrysippus* L.//Science. — 1975. — Vol. 187, N 4177. — P. 664—665.
- Somejima Y., Ywanaga S., Suzuki T. Complete amino acide sequence of Snake Venom Phospholipase A₂ in Animal, Plant and Microbiol toxins//Chemistry, Pharmacology and Immunology Plenum Press. — N. Y., 1976. — Vol. 2. — P. 65—77.
- Spiess E. B., Langer B. Chromosomal adaptive polymorphism in *Drosophila persimilis*. III. Mating propensity of homocaryotypes//Evolution. — 1961. — Vol. 15. — P. 535.
- Spiess E. B., Spiess L. D. Mating propensity, chromosomal polymorphism and dependent conditions in *Drosophila persimilis*//Evolution. — 1967. — Vol. 21. — P. 672.
- Spinar Z. Revision of some Moravian Discosouriscidae//Rospr. ústřed Ustavn. Geol. — 1952. — Vol. 15. — 130 p.
- Stanley S. M. Rates of evolution//Paleobiology. — 1985. — Vol. 11, N 1. — P. 13—26.
- Stebbins L. G., Ayala F. J. The evolution of Darwinism//Sci. Amer. — 1985. — Vol. 253, N 1. — P. 54—64.
- Stensiö E. The brain and cranial nerves in fossil lower cranial vertebrates.— Oslo, 1963. — 120 p. (Nausen memor. Leot. 1. Math-Naturvig. Kl. — N 137.)
- Szarsky H. The origin of the Amphibia//Quart. Biol. Rev. — 1962 a. — Vol. 37, N 3. — P. 189—241.
- Szarsky H. Ozi potrebné jest nowe sproczenie na ewolucie?//Kosmos. — 1986. — Vol. 35, N 3. — P. 371—376.
- Thoday I. M., Boam T. B. Effects of disruptive selection. II. Polymorphism and divergence. Without isolation//Heredity. — 1959. — Vol. 13, N 2. — P. 205—218.
- Thoday I. M., Gibson R. Isolation by disruptive selection//Nature. — 1962.— Vol. 193, N 4821. — P. 1164—1166.
- Thom R. A formalism linking structure with function//Biol. Forum. — 1987. — Vol. 80, N 2. — P. 203—204.
- Travis J. The effect of staining on the growth of *Hyla gratiosa* tadpoles//Copeia. — 1981. — N 1. — P. 193—196.
- Turner J. R. The genetics adaptive radiation: a neo-Darwinian theory of punctational evolution//Patt. and Proc. Hist. Life Rept. Dahlem Worskop (Berlin, 16—21 june, 1985). — Berlin, 1986. — P. 183—207.
- Van Valen L. On evolutionary theories//Brit. J. Philosoph. Sci. — 1963. — Vol. 14. — P. 146—152.
- Waddington C. H. The strategi of the genes. — L., 1957.
- Wagner W. Die Grunglagen der dynamischen Taxonomie, zugbich ein Beitrag zur Structur der Phylogenese//Abh. und Verh. Naturwiss. Verein Hamburg (1967). — 1968. — Bd 12. — S. 27—36.
- Walter E. Untersuchung verschiedener Nebenwirkungen bei Selection auf Ge-

- wichtsmerkmale in zwei Mäusepopulationen: Diss... Doct. Agr. Fak. — München, 1984. — 149 S.
- Ward R. D., Skibinski D. O. Fo. Observed relationships between pratein heterozygosity and protein genetic distanse and comparisons with neutral expectations//Genet. Press. — 1985. — Vol. 45, N 3. — P. 315—340.
- Watanabe M., Yasuhara T., Nakajima T. Occurance of Thr⁶ — Bradicinin and its analogous peptidase in the Venom of *Polistes rothneyi iwatai*// //Animal, Plant and Microbiol toxins. Vol. 2. Chemistry, Pharmacology and Immunology Plenum Press. — N. Y., 1976. — P. 105—112.
- Wilson E. D. Sociobiology: a madern syntesis. — Harvord: Univ. Press., 1975.— 506 p.
- Zimmerman E. C. Possible evidance of rapid evolution in Hawajian moths// //Evolution. — 1960. — Vol. 14. — P. 137—138.

Summary

The evolutionary theory is usually regarded as making a claim to the deterministic prediction answering the questions: what will occur under the given environmental influences, how this will occur and when? This claim seems to be far from reality when we are taking into account the complexity of the relationships between the organisms and their environment, as well as the probability of the evolutionary process itself. However, as for as selective vector exerts an effect if (and only if) the adaptation of the organisms progresses, it is possible to make use of the extrapolation. Even provided that we are ignorant in some environmental parameters, as well as in some peculiarities of the organization (and ontogenesis) influencing the direction of evolution, yet there is a possibility to distinguish among them the most effective agencies providing the basis for the prediction of the direction and even the rates of evolution. Remind that such a prediction presents the essential body of the artificial selection. This prediction fits the study of the phenotypes and their reactions, rather than the study of the genotypic variability. This viewpoint is based on the impossibility to estimate the selective advantage even for the Mendelian allele, not to mention the polygenic characters.

Furthermore, the impossibility of determination of selective coefficients, as well as the relative adaptive value and (or) fitness, is due to the fact that the stability of morphogenesis is higher than that of genotypes.

Nevertheless, the prediction of the direction of evolution is of great practical importance. Remind for example phenomena of the «antropogenic evolution» — the adaptations of pests to the pesticides, resulting in the accumulation of these substances at the higher trophic levels in the ecosystems; or arising of the antibiotic — dependent pathogenic myco — and microflora in people, domestic animals and cultured plants; or synantrophisation of wild animal and plant species e. t. c. The consequences of the evolutionary processes of this kind have to be predicted first of all due to their harmful environmental impact which require the significant investments to mitigate them.

This book is concerned with the analysis of causes that allow for the direction of micro — and macroevolution as well as for the correlation between the evolution of organism and evolution of ecosystems.

The direction of microevolution is guided by two main agencies: variability and environmental conditions. The common idea, that it is selection that determines the direction of evolution is not to be fairly true. In fact, the direction of the selection is to be derived from the variability and environmental impact, the last being brought about through the stress of the struggle for life. The phenotypical variability, more exactly its genotypical component, which affords both the material and guidance of evolution, is extremely diverse. In every given generation the evolution is concerned with only those part of genofond, which are manifested of the phenotypic level of the individuals without making the selection to act against them. The ways of expression of variability, as well as their chan-

ges in the process of evolution, depend on the lot of parameters determining the fate of the evolving characters.

There occurs the continuous range of shifts between the stable genotypically determined phenotypic characters and the phenotypic characters with the wide reaction norm. Characters of these two opposite types imply fairly different mechanisms of the evolution. The evolution of the strictly determined characters is based on the elimination of the unfavorable inheritable deviations (i. e., deviations which does not fit the direction of the environmental changes), as well on the combinations of those deviations which fit the direction of the selection. The evolution of characters with wide reaction norm is based on the formation of genocopies of favourable phenotypes, i. e. phenotypic adaptation precedes the genotypic one. In the last case the genotypic variability cannot be considered as guiding factor of evolution. The plastic phenotypic characters arise when the population falls under the non-specific environmental deterioration which stimulates the selection favouring the wider reaction norm. When falling under new environmental conditions, or under the unusual extent of the environmental pressure, the individuals with the widest reaction norm will possess of the best chances to survive. In general, the essential body of progressive evolution in plants and animals may be attributed to the increase of the flexibility in the phenotypic reactions. The essential proportions of ontogenetic and morphophysiological reactions, being designated by the uncertain term «adaptive modifications», as well as the essential part of physiological and behavioral reactions are characterized by more or less prominent flexibility. In other words, the main part of characters which seem to determine the level of adaptation possess the wide reaction norm. When we are considering the correspondence between the organism and its environment, processes of this kind display more prominent evolutionary trend than processes based on the stable genetically determined characters.

The evolutionary environment is, first of all, the ecological niche, occupied by the population of the certain species in the certain biogeocoenosis. Therefore, the communities canalize the evolution of their populations. This is manifested in the most prominent way when we are considering the coadaptive complexes — the groups of species with the most tight ecological linkages in limits of biogeocoenosis. At the same time, the community as a whole changes in coherence with the evolution of its populations. In fact, although the community delimits the direction of evolution of these population, these limitations are not strict: the adaptation to the conditions of a given ecosystem may not contradict to the adaptation of the other populations of the same species which belong to other ecosystems. Contradictions of this kind seem to lead to the intraspecific differentiation and, finally, to the formation of species thus leading to the evolution of the ecosystems itself. The control of the composition of the population by the community may be brought about in two opposite ways: in the preservice of the existing adaptations (the stabilizing selection), and in the formation of the new ones (the directional selection). As far as every certain population, being controlled by the ecosystem (as regulator) at the same time appears to be a part of a regulatory system for other populations of the same community, the evolution of ecosystems is based on the coadaptive evolution of their components. The species, being considered as a system of interconnected populations, is included into several communities which may be fairly different in their composition. The adaptation of a given population in frames of one or another ecosystem (dependent on its everybiontness) effects all the other populations of the same species. As a result, the otheres species of the given ecosystem have to adapt to the changes which occur in the former species and thus constitute a part of the regulatory system of their evolution. For example the specialization of the species is hindered by the fact that they are involved into different communities. At the same time, as far as every species is adapted to the certain environmental range of conditions, the communities of the species (in spite of the fact that their structure is reproducible under given abiotic conditions) are always formed from the existing species, which replace one another, the course of this replacement being dependent on the biotopic peculiarities and the succession stage. Each population of the ecosystem develops under the influence of the complex of environmental conditions. The adaptive requirements of this complex are full of contradictions thus preventing the complete adaptation to them. This is

equivalent to the maintaining of the selection favouring the existing trends of adaptation. These selective vectors are differently directed to counterbalance each other. This leads to the stabilization of the population which loses the capacity to be subject to any directional change. In spite of the environmental fluctuations, this provides a basis for the stabilizing selection, especially for its canalising subform.

Fluctuations in the ecosystem result in the alteration of the relative strength of different selective vectors. In the restricted environmental conditions the strengthening of a given vector automatically leads to the strengthening of some other selective vector in the opposite direction. Provided that we are considering a character with a wide reaction norm, this stimulates the selection favouring its further expansion. Provided that we are considering characters possessing the strict genetic determination, this leads to selection, favoring heterosigous genotypes (Dobzhansky 1970), i. e. the increasing of the genetic variability.

The directional selection arises from the disbalance of the actually existing selective vectors or as a result of the appearance of the new one caused by the change of the environmental conditions. The adaptation of the pests to pesticides is an example. Thus, the counterbalance of the selective requirements which arises at the ecosystemal level of life organization leads to the evolutionary stability of populations. At the same time, this makes them evolutionarily flexible, this flexibility being itself an adaptation to the fluctuating environmental conditions.

The consideration of the directionality of evolution at the level of macroevolution, when we are taking into account the change on the scale of the object (from population to individual), as well as the change on the scale of the time (the «geological» time), alters the notion of the agencies which determine the direction of phylogenesis. The individual variability is out of account. The individual organization, instead of offering a mechanism for the rapid directional adaptations arising from the phenotypic flexibility, imposes constraints on the number of potentially possible ways of evolution. The flexibility of characters is determined not by the expansion of their reaction norm, but rather by the extent of their polyfunctionality. The ways of the phylogenetic change of characters in relation to their function are extremely variable. Coordination provides a mechanism which delimits the response to the selection favouring any of the functions of the given functional system. This is a reason why the possibility of changes in the direction of phylogenesis is restricted by the coordinations within the organism (or by the degree of heterobatism giving the measure of the lack of coordination).

In the sophisticated complex of coordinations the secondary changes occurring in the several coordinated units may become the primary one with respect to some other chains of coordinations thus leading to alterations directed from the center to the periphery of these chains. This is the reason why the coordinations lead not only to the limitation of the number of potentially possible ways of phylogenesis. When changing the organization, they switch a reaction of the organism to the environmental changes thus leading to the increase of their evolutionary plasticity. Another way to avoid the loss of the evolutionary flexibility concerned with the increase in the degree of coordination between the parts of an organism is offered by means of recombination and (or) transposition of the functional blocks (Ugolev 1985). The evolution on the level of recombination of functional blocks seemed to play an important role in the progress of the organization. Finally, the coordinations themselves may be ruptured or rebuilt in the course of the progressive evolution resulting in the release of some components of the coordination chains along with the fixation of other components thus leading to the change of their potencies to the further rearrangements.

Only in the relatively rare cases the coordinations do impose constraints which prevent a given evolutionary trend, in spite of the existence of the corresponding selective vector. This happens when the rupture in the coordination chains leads to the loss of fitness. But in the more usual situation, the preservation of the existing direction of the evolution in spite of environmental fluctuations and decrease of evolutionary flexibility is due to specialization which, at the level of the organism, is expressed in the drop of polyfunctionality of the

organs, which are immediately connected with the adaptation to the environment. This tendency to conserve the existing trend should be considered as the most prominent manifestation of the directional nature of the evolution.

The constraints imposed on the direction of phylogenesis by the organization which is inherent to the individuals of a given taxon are to be realized in the concrete environmental conditions, i. e. inside the adaptive zone of this taxon. The limits of the adaptive zone usually become more rigid in the process of the phylogenesis. This is due to the splitting of the ancestral adaptive zone into the daughter ones in the process of the divergence of this taxon or due to the formation of the coadaptive complexes. In both cases this leads to the strengthening of the competition at the boundaries between the daughter subzones in the process of their coherent evolution. Another reason for the process of their coherent evolution. Another reason for the fixation of boundaries between adaptive zones is the loss of heterobatismia in the course of the phylogenesis of the taxon. The interdependence between the organization of taxa inhabiting the neighboring zones produces the parallelisms which are very attractive for the investigators of phylogenesis.

There is a range of paleontological and neontological evidence of the same adaptive zone. This puts the problem of polyphyly and monophyly as a dependent introduction of the similar and hardly distinguishable forms into the taxonomical problem, not the evolutionary one.

The organizational prerequisites (preadaptations) which allow for the expansion into the new adaptive zones arise from the early and rapid specialization which has occurred in the aberrant adaptive zones, especially in the asexual associations. The evolutionary flexibility of these forms which have specialized in a marginal zone is coincident with their heterobatismia. Expansion to the new adaptive zone may be realized either by the shift from the ancestral taxon zone to the new one, or by its widening, i. e. involving of the supplementary environment, the lost corresponding to the aromorphic evolution. The complication of the environmental conditions leads to the complication and the progress of the organization. The formation of aromorphosis is a rather slow process. The rates of this process are limited by the formation of the coordination between characters which provide the adaptation both in the previous and in the newly acquired parts of the adaptive zone, and characters which provide the adaptation only to the one of these parts.

The expansion to the new adaptive zone leads to the adaptive radiation of the engaged taxon, with the range of a fan sweep corresponding to the acquired area. Adaptive radiation leads to the splitting of the adaptive zone into subzones and thereby to the substitution of the aromorphosis by the allomorphosis. In the course of this process some taxa are displaced to the aberrant (marginal) adaptive zones, the adaptation to which initiating the new aromorphosis.

Allomorphic evolution according with the zone change or with the adaptation to the zone which has been already occupied may take place for an unlimited time period. However, the continued divergence leads to the further splitting of the adaptive zone and thereby, to the specialization of at least a part of the taxa occupying it. In this case, specialization arises from the loss of the heterobatismia. Therefore, if the retarded specialization is accompanied by the decrease in the degree of polyfunctionality of the organs along with the decrease of heterobatismia, this may result in the extinction of such a taxon. However, if the environment remains unchanged, these particular taxa (highly adapted in the specific environmental conditions) tend to persist. On the contrary, the early specialization may give rise to the new aromorphosis. This means that in the course of phylogenesis the number of potential directions for the evolution of the taxon will increase. While the aromorphosis is always succeeded by the allomorphosis, the allomorphosis is not necessarily succeeded by specialization. Specialization, appears to be extremely diverse in itself, leading to the three types of effects: to the new aromorphosis, persistence, or extinction. This evolutionary rule points out that the directional, sometimes strictly canalized process of evolution, is nevertheless undetermined, being neither teleological, nor final.

Оглавление

Введение	3
Глава 1. НАПРАВЛЕННОСТЬ МИКРОЭВОЛЮЦИИ	8
1.1. Популяция под действием вектора отбора, идущего по стабильным признакам фенотипа	9
1.2. Популяция под действием вектора отбора, идущего по пластичным признакам фенотипа	16
1.3. Популяция под действием системы векторов отбора	47
1.4. Необратимость эволюции	69
Глава 2. НАПРАВЛЕННОСТЬ МАКРОЭВОЛЮЦИИ	74
2.1. Соотношение микроэволюции и макроэволюции	74
2.2. Направленность филогенеза. Общие замечания	85
2.3. Функциональная дифференцировка организма	87
2.3.1. Структура и функция	87
2.3.2. Мультифункциональность и множественное обеспечение биологически важных функций	91
2.3.3. Функциональные изменения органов в ходе филогенеза	97
2.4. Целостность организма в ходе филогенеза	120
2.4.1. Координации (филетические корреляции)	120
2.4.2. Типы координаций	122
2.4.3. Перестройка координаций	129
2.5. Направленность филогенеза таксона	137
2.5.1. Адаптивная зона	138
2.5.2. Освоение новых адаптивных зон	144
2.5.2.1. Экологические аспекты освоения новой зоны	146
2.5.2.2. Морфологические аспекты освоения новой зоны	149
2.5.2.3. Организационные предпосылки освоения новых зон	152
2.5.3. Дивергенция, параллелизм и конвергенция	158
2.5.3.1. Дивергенция	158
2.5.3.2. Параллелизм и конвергенция	159
2.5.4. Монофилия и полифилия в происхождении таксонов надвидового ранга	169
2.6. Главные направления эволюционного процесса	183
2.6.1. Специализация	188
2.6.1.1. Теломорфоз	188
2.6.1.2. Гиперморфоз	194
2.6.1.3. Катаморфоз	199
2.6.1.4. Гипоморфоз	202
2.6.2. Алломорфоз	206
2.6.3. Ароморфоз	209
2.6.3.1. Критерии ароморфоза	209
2.6.3.2. Темпы ароморфной эволюции	215
2.6.3.3. Специализация как причина ароморфоза	218
2.6.3.4. Смена фаз адаптациоморфоза	221
Глава 3. ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ	225
Закключение	242
Литература	250

DIRECTIONALITY OF EVOLUTION

Contents

<i>Introduction</i>	3
<i>Chapter 1. DIRECTIONALITY OF MICROEVOLUTION</i>	8
1.1. Population under selective vector concerned with stable phenotypic characters	9
1.2. Population under the selective vector concerned with flexible phenotypic characters	16
1.3. Population under the system of selective vectors	47
1.4. Irreversibility of the evolution	69
<i>Chapter 2. DIRECTIONALITY OF MACROEVOLUTION</i>	74
2.1. On the interrelation between micro- and macroevolution	74
2.2. The nature of phylogenetic trends general comments	85
2.3. The functional differentiation of the organism	87
2.3.1. Structure and function	87
2.3.2. Polyfunctionality and polyprovision of the biologically important functions	91
2.3.3. Functional modifications of the organs in the process of phylogenesis	97
2.4. The organismic integrity in phylogenesis	120
2.4.1. Coordinations (phyletic correlations)	120
2.4.2. Types of coordinations	122
2.4.3. Rearrangement of coordinations	129
2.5. The phylogenetic trend of a taxon	137
2.5.1. The adaptive zone	138
2.5.2. Expansion in the new adaptive zone	144
2.5.2.1. The ecological aspects of the expansion in the new zone	146
2.5.2.2. The morphological aspects of the expansion in the new zone	149
2.5.2.3. The organizational prerequisites of the expansion in the new zone	152
2.5.3. The divergence, parallelism and convergence	158
2.5.3.1. The divergence	158
2.5.3.2. The parallelism and convergence	159
2.5.4. The monophilia and polypylia in the origin of the high rank taxa	169
2.6. The global trends of the evolutionary process	183
2.6.1. Specialization	188
2.6.1.1. Telomorphosis	188
2.6.1.2. Hypermorphosis	194
2.6.1.3. Catamorphosis	199
2.6.1.4. Hypomorphosis	202
2.6.2. Allomorphosis	206
2.6.3. Aromorphosis	209
2.6.3.1. The aromorphosis criteria	209
2.6.3.2. The rates of aromorphic evolution	215
2.6.3.3. The specialization as the cause of aromorphosis	218
2.6.3.4. The alteration of phases in the course of the adaptatiomorphosis	221
<i>Chapter 3. THE EVOLUTION OF COMMUNITIES</i>	225
<i>Conclusion</i>	242
<i>References</i>	250