НОВОЕ
В ЖИЗНИ, НАУКЕ,
ТЕХНИКЕ

ЗНАНИЕ

СЕРИЯ
БИОЛОГИЯ
1/1974

С. С. Шварц

ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

С. С. Шварц,
академик

ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ЗНАНИЕ»
Москва 1974

591.5
Ш 33

Шварц Станислав Семенович

Ш 33 Экология и эволюция. М., «Знание», 1974
64 с. (Новое в жизни, науке и технике. Серия «Биология», 1). Серия выходит с 1967 г. ежемесячно.

В брошюре известный советский ученый академик С. С. Шварц рассказывает, как в процессе эволюционных преобразований популяций изменяются признаки и свойства организмов: от поведения и внешних морфологических особенностей до молекулярной структуры тканевых белков. Показывает взаимосвязь экологической структуры (характер освоения территории, возрастной состав, динамика численности и т. п.) и генетического состава популяций. На основе анализа выявленных закономерностей автор формулирует и обосновывает представление об экологических механизмах эволюционного процесса.

2 — 10 — 1 / Т. п. 1974 г. № 69. 591.5

СОДЕРЖАНИЕ

Экология и эволюция 3
Что следует считать элементарным эволюционным актом, элементарным эволюционным событием? 9
Механизмы преобразования генетического состава популяции 20
Видообразование 34
Эволюционная экология и вопросы практики 53
Рекомендуемая литература 64

Станислав Семенович Шварц

ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

Редактор *И. М. Тужилина*
Художник *Г. В. Северденко*
Худож. редактор *Т. И. Добровольнова*
Техн. редактор *Т. В. Пичугина*
Корректор *Г. К. Храпова*

А 11952. Индекс заказа 46101. Сдано в набор 25/X 1973 г. Подписано к печати 4/XII 1973 г. Формат бумаги 84×108¹/₃₂. Бумага типографская № 3. Бум. л. 1,0. Печ. л. 2,0. Усл.-печ. л. 3,36. Уч.-изд. л. 3,42. Тираж 64 650 экз Издательство «Знание». 101835, Москва, Центр, проезд Серова, д. 3/4. Заказ 2075. Типография Всесоюзного общества «Знание», Москва, Центр, Новая пл., д. 3/4.
Цена 10 коп.

(С) Издательство «Знание», 1974 г.

ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

Уже более столетия изучение законов, управляющих эволюцией живых существ, стоит в центре внимания теоретической биологии, что обусловлено исключительным мировоззренческим значением эволюционной проблематики. Происхождение жизни, происхождение человека, происхождение человеческих рас, соотношение процессов видообразования и внутривидовой изменчивости, движущие силы эволюционных преобразований, соотношение наследственного и благоприобретенного в природе организма (в том числе и человека!) — правильное решение этих вопросов оказывает серьезное влияние на идеологию современного человека, а нередко приобретает и политическое значение.

Современный молодой человек воспринимает описание знаменитых «обезьяньих процессов» в Америке как далекую историю. Но ведь и в наши дни (в 1969 г.!) в крупнейших штатах США, Калифорнии и Техасе, вновь был поднят вопрос о запрещении преподавания эволюционного учения в школах. Не стал только лишь достоянием далекой истории и расизм — идейная основа фашизма. И вновь, как десятилетия назад, «ученые» расисты стремятся использовать отдельные недостаточно разработанные положения эволюционной теории для «научного» обоснования своих человеконенавистнических идей. Не случайно президент Американского общества по изучению эволюции Х. Карсон в своей президентской речи в 1971 г. вынужден был уделить основное внимание вопросам, связанным с доказательством биологической абсурдности расистских псевдотеорий. Становится ясным, что эволюционная проблематика не потеряла своей идеологической актуальности и в наши дни. Но

именно сегодня вопросы эволюции приобрели и практическое значение в самом непосредственном значении этого слова.

Попытаемся в самом общем виде определить, что такое эволюция и каковы ее движущие силы. **Эволюция — это историческое развитие живых существ,** которое сопровождалось прогрессирующим совершенствованием морфофизиологической организации животных и растений и привело в итоге к появлению человека, к возникновению новой, высшей формы движения материи — социальной; эволюция совершалась и совершается в процессе прогрессирующего приспособления живых существ к окружающей среде.

Это определение не означает, что автор не учитывает многочисленных случаев совершающегося в процессе эволюции морфофизиологического регресса (паразитизм и родственные ему явления), что ему не известны примеры, когда различия между отдельными видами и даже таксонами более высокого ранга определяются не приспособлением к разным условиям существования, а «эволюционными случайностями», так называемыми «эволюционными ловушками». Анализ подобных случайностей, равно как и анализ явлений морфофизиологического регресса, представляет большой интерес. Но эти явления не должны заслонять от нас изучения магистрального пути эволюции — от низшего к высшему на основе приспособления к изменяющимся условиям жизни. Отсюда должен быть сделан практический вывод и о магистральном пути исследования эволюционного процесса.

Изменение среды обитания определяет темпы и формы эволюционных преобразований организмов. Под влиянием деятельности человека природа изменяется значительно быстрее и резче, чем во все предшествовавшие геологические эпохи. Соответственно с этим и характер эволюционных преобразований должен совершаться с необычайной скоростью. Факты это полностью подтверждают.

Широко известные ядостойкие формы микроорганизмов и насекомых, возникающие в течение немногих лет, со всей очевидностью свидетельствуют о том, что живые организмы не являются пассивными объектами антропогенных воздействий. Они к ним активно приспособляют-

ся, и характер этих адаптаций обладает всеми признаками эволюционного процесса. Эволюция совершается на наших глазах, а ее направленность не соответствует потребностям человека.

Дело не только в том, что новые условия среды естественно вызывают изменения в направлении эволюционного процесса, но и в том, что вносимые в среду изменения создают предпосылки для резкого увеличения темпов эволюции.

Локальное повышение радиоактивного фона, столь незначительное, что оно не ведет к изменению морфофизиологических свойств организмов (но увеличивает, повышает их мутабильность), создает предпосылки для быстрых эволюционных преобразований, направление которых определяется опять-таки изменившимися под влиянием человека условиями обитания. Вряд ли можно сомневаться в том, что аналогичный эффект может быть вызван и внесением в среду многих химических веществ, действующих как мутагены. В результате человек сталкивается, по существу, с новыми формами, специфическим образом приспособленными к тем условиям, в которые их поставил человек: вредоносная деятельность некоторых организмов усиливается, а бороться с ними подчас невозможно. Если мы вспомним, что речь идет не только о вредителях сельского или лесного хозяйства, но и о возбудителях болезней, то станет ясным, что исследования законов эволюции приобретают первостепенное практическое значение. При этом сам характер этого изучения кардинально изменяется. Если рассматривать эволюционную проблематику лишь с точки зрения ее мировоззренческого значения, то изучение процесса эволюции представляет собой конечную цель исследования. Новая точка зрения требует большего — разработки методов вмешательства в стихийный процесс эволюции и методов управления этим процессом. Анализ сложившегося положения вещей приводит к выводу, что решение этой задачи требует более энергичной работы по синтезу идей эволюционного учения и экологии.

Самое общепринятое определение: экология — это наука о живых организмах в их естественной среде обитания, наука об образе жизни животных. Так как эволюция — это в конечном счете процесс приспособления к среде, то нет необходимости доказывать, что без

знания экологии конкретное понимание своеобразия той или иной формы или группы организмов невозможно. Но современных экологов такое определение перестает удовлетворять. Одно из важнейших уточнений: экология интересуется не отдельными индивидами, а их естественными группировками, популяциями; процесс приспособления популяций к окружающей среде становится главной задачей экологии. Но популяция — это центральное понятие современной эволюционной теории. Именно в преобразовании генетической структуры популяций современные эволюционисты видят первый шаг эволюции, элементарный эволюционный акт. Предмет исследования экологии и эволюционного учения совпал.

Становится очевидным, что прогресс эволюционной теории немыслим вне синтеза с экологией, которая и составляет, по-нашему мнению, сущность эволюционной экологии. Эта точка зрения требует аргументации, ибо многие биологи воспринимают экологию до сих пор как науку об образе жизни животных. Не удивительно поэтому, что, согласно одной из наиболее распространенных точек зрения, сущность эволюционной экологии сводится к изучению законов, которые управляют изменением образа жизни вида (его «экологии» в широком смысле слова) в соответствии с изменениями условий обитания.

Известный английский орнитолог Лэк, книга которого по теории динамики численности животных пользуется в нашей стране большой известностью, в статье «Эволюционная экология» поясняет, что этот раздел науки должен включать в круг своих основных задач изучение эволюционной обусловленности экологического своеобразия определенных видов и форм (динамика численности, биология размножения, территориализм, распределение по биотипам и т. д.).

Направление исследований, которое представляют Лэк и многие его единомышленники, имеет серьезный научный интерес. Действительно, внедряясь в новую среду обитания, многие виды животных изменяют свой образ жизни, в том числе суточную и сезонную цикличность жизнедеятельности, биологию размножения и развития и другие особенности, которые мы привыкли называть «экологическими». Так, многолетние исследования, которые мы проводили на Крайнем Севере, убедили

нас в том, что увеличение плодовитости и увеличение скорости полового созревания должно быть отнесено к числу основных приспособлений млекопитающих к жизни в тундре. Для того чтобы пояснить, каких масштабов достигают изменения этого типа, приведем лишь один пример. Молодые самки тундровых популяций узкочерепной полевки и полевки-экономки, родившиеся в июне, становятся способными к размножению уже в возрасте менее 20 дней (отдельные особи 10—12 дней). Смысл подобных приспособлений абсолютно ясен. Суровые условия среды, вызывающие повышенную смертность молодняка, и короткий период размножения требуют своеобразной «компенсации» в форме повышенной плодовитости животных и их раннего полового созревания. И эволюционный, и экологический смысл подобных наблюдений совершенно очевиден, и поэтому кажется естественным, что накопление подобных наблюдений и должно составлять основу эволюционной экологии. Однако теоретический анализ сразу же приводит к затруднениям и показывает ограниченность подобной точки зрения.

Изменения плодовитости или скорости полового созревания воспринимаются как экологические потому, что они в наиболее ясной форме отражаются на образе жизни вида, его экологии. В действительности же подобные изменения основаны на глубоких физиологических (прежде всего — эндокринологических) сдвигах. Это выясняется при анализе некоторых более сложных случаев. Ограничимся двумя примерами.

Песец почти на всех языках называется полярной лисицей. Это действительно лисица, приспособившаяся к жизни в Арктике. Среди этих приспособлений уже знакомое нам повышение плодовитости (известен рекорд— 26 щенят в помете). С другой стороны, песец, в соответствии с условиями жизни, обладает способностью к рекордному накоплению подкожного жира (вплоть до удвоения веса!). Но если у большинства животных ожирение ведет к нарушению воспроизводительной функции организма, то у песца оно сочетается с максимальной плодовитостью. Физиологическая основа экологической специфики песца совершенно очевидна.

Другой пример иллюстрирует еще более интересную сторону вопроса. Наиболее приспособленные к жизни

в Арктике мелкие грызуны «решают» *экологическую* задачу не только путем увеличения плодовитости, но и путем удлинения общего периода размножения. Широко известные лемминги, полевка Миддендорфа, северный подвид узкочерепной полевки начинают размножаться в разгар полярной зимы под снегом. Но мы знаем, что сигналом к началу размножения служит изменение длины светлого времени суток. Под снегом этот фактор теряет свое значение, и сезонная ритмика размножения полностью определяется внутренними биологическими часами организма. Это серьезнейшее физиологическое изменение.

Аналогичных примеров можно было бы привести очень много. Все они показывают, что подобные особенности животных, кардинально изменяющие их образ жизни и поэтому называемые экологическими, по существу, ничем не отличаются от изменения активности тканевых или пищеварительных ферментов или других физиологических и биохимических особенностей животных, изучением которых занимаются физиология и биохимия. Ясно, что специфику *эволюционной экологии* следует определять по другому принципу.

Исследования, проведенные в лаборатории популяционной экологии позвоночных животных, привели нас к убеждению, что руководящим принципом в развитии эволюционной экологии должно быть изучение экологических механизмов эволюционных преобразований популяций, изучение общих законов приспособления животных (их популяций) к окружающей среде.

С точки зрения генетики популяция—это группа особей, в пределах которой осуществляется свободное скрещивание и которая поэтому должна рассматриваться как единая генетическая система, характеризующаяся общим наследственным богатством (генофондом). Как указывалось, элементарный эволюционный акт заключается в преобразовании популяционного генофонда.

Представление о популяции как о генетической системе оказалось очень плодотворным. Тем не менее указанное определение не может полностью удовлетворить эколога.

Популяция — это такая группа животных, которая обладает всеми необходимыми условиями для поддержания численности вида в течение длительного времени,

популяция — это форма существования вида. Поэтому любая популяция характеризуется не только определенным генетическим составом, но и экологической структурой. Важнейшие элементы экологической структуры (или организации) популяции: характер распределения по территории, возрастной состав, тип динамики численности. Любая популяция состоит из группировок животных, не обладающих экологической самостоятельностью. Подобные группировки получили название микропопуляции.

В процессе приспособления популяции к новым условиям ее экологическая структура целесообразно изменяется. Эти изменения определяют характер действия естественного отбора, определяют возможный ход изменений популяционного генофонда. Поэтому есть основание говорить об экологических механизмах преобразования генетического состава популяций и, следовательно, об экологических механизмах микроэволюционного процесса. Соответственно с этим под эволюционной экологией условимся понимать раздел биологии, изучающий взаимосвязь между изменениями экологической структуры популяций животных (которые являются реакцией популяции на перемену во внешней среде) и изменениями ее генетического состава. При этом мы исходим из положения, что **необратимое преобразование генетического состава популяций есть элементарное эволюционное событие, первый шаг эволюционного процесса.**

ЧТО СЛЕДУЕТ СЧИТАТЬ ЭЛЕМЕНТАРНЫМ ЭВОЛЮЦИОННЫМ АКТОМ, ЭЛЕМЕНТАРНЫМ ЭВОЛЮЦИОННЫМ СОБЫТИЕМ?

В нашу задачу не входит описание главных принципов современной эволюционной теории, мы не стремимся дать здесь еще одно изложение основных положений дарвинизма и достижений эволюционной мысли последарвиновского периода. Но без краткого исторического введения не обойтись.

Суть теории Дарвина сводится к учению о естественном отборе. В пределах любой разновидности животных есть особи, лучше и хуже приспособленные к данной

среде. Очевидно, что первые оставят после себя более многочисленное потомство, которое унаследует свойства своих родителей. Шаг за шагом, от поколения к поколению изменяется общий облик разновидности и наступает время, когда степень отличий ее от других разновидностей того же вида достигает уровня, который характерен для самостоятельного вида. Так одна из разновидностей исходного вида преобразуется в новый вид. Эта схема кажется столь естественной, столь тривиальной, что нередко возникает вопрос: неужели это и есть одно из величайших открытий науки всех времен?

Недоумение возникает в связи с тем, что при многократной популяризации учения Дарвина странным образом упускались из виду две существенные детали.

Первая из них (наиболее важная) заключается в том, что популяризаторы забывают указать, что под пером Дарвина естественный отбор выступает как сила, работающая на статистической основе. Это обстоятельство кажется мне столь важным, что я позволю себе иллюстрировать его простейшим, прямо-таки детским примером. Согласно теории Дарвина, сильный волк должен оставить после себя больше потомков, чем слабый. Но представим себе, что более сильный волк столкнулся с леопардом, а менее сильный (но отнюдь не слабый) с рысью. В этой ситуации сильнейший погибает, а менее сильный имеет шанс выжить и дать потомство. Лишь в том случае, когда мы имеем дело с тысячами волков, подобные случайности теряют свое значение, и равнодушная природа с объективностью безгрешного судьи воздает каждому по его заслугам: потомки сильных (лучше приспособленных) животных постепенно начнут преобладать над потомками своих менее приспособленных собратьев. Современная «математическая теория естественного отбора» дала лишь точное математическое описание закона, открытого Дарвином.

Вторая «деталь» теории Дарвина интересна с иной точки зрения. При не очень точном изложении некоторыми биологами теории Дарвина получается, что роль отбора сводится к функции контроля, отбор решает, кому погибнуть, кому оставить потомство. Формально это так, но по существу далеко от истинного положения дел в природе. Средний состав каждого следующего поколения зависит от системы формирования родительских пар.

Отбор, отсекая менее благоприятные варианты, изменяет эту систему и тем самым превращается в творческий фактор, в фактор *подбора* производителей.

Таким образом, по теории Дарвина, эффективность отбора зависит не только от относительных преимуществ отдельных животных, но и от свойств той их совокупности, к которой отбор прикладывает свою силу. Говоря современным языком, при равной интенсивности отбора его эффективность в значительной (нередко — решающей) степени определяется свойствами популяции. Этот вывод дарвинизма получил сильнейшее подкрепление (которое привело к его всеобщему признанию) в развитии современной генетики.

Идеи популяционной и эволюционной генетики, которые берут свое начало с классической работы С. С. Четверикова (1926), неоднократно излагались и в солидных монографических сводках, и в популярных брошюрах, написанных крупнейшими специалистами. Достаточно вспомнить многочисленные труды Н. П. Дубинина, Н. П. Дубинина и Я. Л. Глембоцкого (1967), переведенные у нас работы Ф. Шеппарда (1970), Л. Меттира и Т. Грегга (1972) и др. Поэтому здесь мы приведем лишь общие выводы этих (и многих других) работ, имеющих прямое отношение к нашей теме.

Установлено, что эффект гена на формирование фенотипа животного определяется не только его «личными» свойствами, но и той средой, в которой он работает, т. е. свойствами всей совокупности генов (генома). Но так как свойства генома любого организма определяются свойствами общего генофонда всей совокупности животных, в пределах которой происходит свободное скрещивание, то становится очевидным, что и свойства гена определяются в итоге популяционным генофондом. Отсюда неизбежен вывод, что элементарным эволюционным событием следует считать изменение генофонда популяции. Современная эволюционная теория этот вывод формулирует так: **элементарный эволюционный акт заключается в преобразовании генетической структуры популяции.**

До сих пор логика неодарвинизма работает безупречно, теория внутренне непротиворечива, что справедливо рассматривается в качестве определяющего достоинства любой научной концепции. Однако дальше возникают

серьезные трудности, связанные с двумя принципиальными вопросами:

зависит ли интенсивность, результат и эффективность отбора только от генетического состава и размеров популяции или определяется в не меньшей степени и экологической организацией популяции;

можно ли любое изменение генетического состава популяции назвать эволюционным сдвигом.

Не ответив на эти вопросы, нельзя справиться с трудностями развития эволюционной теории и, что наиболее существенно, ее невозможно применить на практике.

Наш анализ начнем со второго вопроса. Один из наиболее видных представителей современного неодарвинизма американец Т. Добжанский отвечает на него утвердительно. Он считает, что, в противоположность макроэволюции, которая непредсказуема, неповторима, необратима (закон Долло)[1], микроэволюция предсказуема, повторяема, обратима. Если это так, то любые, даже временные, изменения состава популяции следует называть эволюционными. С точки зрения внутренней логики науки здесь опять-таки все в порядке. Трудности возникают при сопоставлении теории с фактами. Посмотрим, какова изменчивость генетического состава реальных природных популяций в пространстве и во времени.

Выражением генетического состава популяций является средняя норма ее изменчивости. Естественно, что из фенотипической изменчивости желательно было бы выделить «наследственную» составляющую, но так как в большинстве случаев это невозможно, то используем среднюю норму изменчивости популяции по таким признакам, которые в наименьшей степени изменяются под непосредственным влиянием среды.

В нашей лаборатории Л. М. Сюзюмова показала, что между двумя соседними популяциями полевок во всех без исключения случаях обнаруживаются четкие иммунологические различия: реакция комплекса трансплантационных антигенов на введение идентичных антител

---

[1] Закон Долло (1893) — закон необратимости эволюции: организм никогда не возвращается точно к прежнему состоянию, даже в том случае, когда он оказывается в условиях существования, тождественных тем, через которые он прошел.

оказалась специфичной для *любой* популяции. Это значит, что любая популяция животных генетически своеобразна. Работа Л. М. Сюзюмовой кажется мне очень интересной, так как она *непосредственно* указывает на генетическую специфичность популяций, но в сущности она лишь подтверждает то, что уже знали экологи: средняя норма изменчивости всякой популяции (которая отражает ее генетическое своеобразие) *всегда* отличается от средней нормы изменчивости любой другой популяции. Двух идентичных популяций нет и быть не может, так как каждая популяция развивается в разных условиях обитания (степень этих различий принципиального значения не имеет), и поэтому ее генофонд не может быть идентичным. Обнаружение межпопуляционных различий — это лишь вопрос мастерства и трудолюбия исследователя.

Если считать *любые* изменения генетической структуры популяции эволюционным актом, то мы вынуждены будем признать, что каждая популяция олицетворяет собой самостоятельное эволюционное событие. Формально подобная точка зрения имеет право на существование, однако недостаток состоит в том, что она и теоретически и практически бесплодна. Если *любые* межпопуляционные различия считать следствием самостоятельных эволюционных процессов, то *действительные эволюционные события,* знаменующие собой новое направление в эволюции *вида,* выпадают из поля зрения исследователя. Если же изменчивость популяций рассматривать не только в пространстве, но и во времени, то критикуемая точка зрения становится и логически абсурдной.

В. Н. Павлинин изучал изменчивость окраски соболей в одних и тех же районах в разные годы. Объект исследования был выбран очень удачно, ибо генетика окраски соболя изучена лучше, чем у большинства других зверей. С другой стороны, стоимость соболя определяется ее окраской. Таким образом, изменчивость окраски изученных популяций контролируется рублем. Оказалось, что средняя норма изменчивости популяций соболя колеблется из года в год, причем процесс этот не имеет качественной направленности. По своим масштабам временна́я (хронографическая. Шварц, 1966) изменчивость соболя оказалась соизмеримой с четкими попу-

ляционными различиями, а нередко и с различиями между кряжами[1] пушных зверей. Здесь явные *колебания* качественного состава популяций. Если и эти колебания считать проявлением эволюционного процесса, тогда важнейшее эволюционное понятие начинает терять смысл. Остается добавить, что колебания качественного состава популяций были обнаружены у всех изучаемых нами животных (лягушек, моллюсков, многих видов насекомых, мышевидных грызунов и т. п.).

Противоречие теории с природной реальностью легко снимается при экологическом подходе к проблеме. Вид приспособляется к среде (и реагирует на ее кратковременные изменения) не только путем изменения экологических и морфофизиологических свойств отдельных особей, но и путем перестройки структуры своих популяций, в том числе и их генетического состава. Эти изменения могут привести к эволюционному сдвигу, но крайне редко.

Здесь мы, пожалуй, сталкиваемся с первым серьезным вкладом теоретической экологии в развитие эволюционного учения. Успехи современной экологии доказали, что приспособления вида к изменениям внешней среды происходят не только на организменном, но и на популяционном уровне. Так же как в ответ на новые условия жизни организм изменяет свои морфофизиологические особенности, *активно приспособляясь* к новым задачам (изменяется состав крови, состав ферментов желудочного сока, активность желез внутренней секреции, размеры сердца и легких и т. п.), так и популяция видоизменяется в соответствии со средой: изменяется характер распределения по территории, возрастной состав, общая численность животных и характер ее динамики и т. п. Перестраивается генетический состав популяций: одни генетические варианты получают преимущество и начинают встречаться чаще, другие — реже. Точно так же, как и морфофизиологические особенности организма при новом изменении среды возвращаются к исходной «норме», так и структура популяции в аналогичной ситуации приходит к первоначальному состоянию. Это особенно отчетливо проявляется в тех случаях, когда изме-

[1] Кряжи — географические расы промысловых животных, различающиеся товарными качествами.

нения генетического состава популяции носят сезонный характер.

Наблюдения в этом плане были проведены на различных видах плодовых мушек, на божьих коровках, клопах пирокорисах, многих моллюсках и млекопитающих. Обыкновенный хомяк встречается в двух цветовых вариантах: рыжем и черном. Некоторыми авторами было показано, что черные хомяки к осени достигают большей численности, а зимой они гибнут в большем числе.

Этот пример особенно убедителен. Осенняя и весенняя популяции хомяка различаются между собой значительно отчетливее, чем многие подвиды этого вида. Уже по одному этому признать любые изменения генетического состава популяции проявлением эволюционного процесса бессмысленно. По аналогии с физиологическими изменениями, направленными на поддержание оптимального режима работы организма, его оптимального состояния, я предлагаю подобные изменения генетического состава популяции называть гомеостатическими, которые следует строго отличать от эволюционных.

При такой постановке проблемы неминуемо возникает вопрос: а где тот критерий, который позволяет нам отличать эволюционные преобразования популяции от обратимых гомеостатических ее изменений? Согласно развиваемой нами точке зрения этот критерий заключается в принципиальной необратимости эволюционного процесса на всех его этапах. Если необратимость макроэволюции, необратимость процессов, которые ведут к появлению новых видов, родов, семейств и т. п., гарантируются репродуктивными барьерами, делающими неизбежной самостоятельную эволюцию любых форм, дивергенция которых достигла видового ранга, то необратимость микроэволюционного процесса характеризуется теми особенностями преобразуемой популяции, которые определяют своеобразие ее реакции на изменение среды. Это легче всего понять на конкретном примере.

В течение многих лет мы изучали популяции «остромордых лягушек», обитающих в лесотундре и тундре полуострова Ямал. Оказалось, что эти популяции отличаются рядом поистине уникальных свойств. Они обладают способностью быстро проходить этап личиночного развития, несмотря на низкую температуру воды, при которой их пищеварительные ферменты сохраняют вы-

сокую активность. Лягушки деятельны при температуре всего лишь на несколько градусов выше нуля. Для того чтобы показать масштаб различий между субарктическими лягушками и животными того же вида из средних широт, приведем такие данные.

При температуре воды около 20°С заключительный этап метаморфоза головастика (он перестает кормиться и в результате коренного преобразования всех физиологических систем превращается в лягушку) проходит за два-три дня. При температуре 5—7°С у лягушек средних широт этот же этап растягивается на 2—3 недели. При этом большинство животных гибнет или в процессе метаморфоза, или в первые дни жизни на суше. У арктических лягушек снижение температуры воды также ведет к увеличению продолжительности метаморфоза, но не в 6—7 раз, а всего на два-три дня: на 6—7-й день большинство головастиков превращается в лягушат и покидает водоем.

Нет нужды объяснять приспособительный смысл биологических особенностей арктических лягушек, он очевиден. Но взглянем на этот пример с иной точки зрения. Воспользуемся примером физиков и проделаем мысленный эксперимент. Допустим, что популяция тундровых лягушек расширила свой ареал к югу и поселилась на изолированном болоте или озере в лесостепной зоне. Условия среды кардинально изменились, значит, изменилось и направление отбора, которое, как мы уже знаем, должно привести к изменению популяции (вспомним божьих коровок и черных хомяков). Законно полагать, что здесь и произойдет «обратимость» микроэволюции, новая популяция приобретет свойства, характерные для популяций-аборигенов, соответствие свойств которых условиям среды проверено в бесчисленных поколениях.

Экологическая теория, однако, говорит об обратном. Наши арктические лягушки приобрели такие особенности, которые приводят к своеобразным физиологическим реакциям в ответ на изменение условий жизни. Допустим, что в лесостепи холодное лето сменилось холодной и короткой осенью с ранними заморозками. В популяции лесостепных лягушек это вызовет массовую смертность, которая всегда сопровождается интенсивным отбором. Колоссальное значение приобретут «случайности» (температура воды в конкретном водоеме, время и глу-

бина его промерзания и т. п.). В результате можно ожидать коренного преобразования популяции. Но в той же самой ситуации популяция арктических лягушек прореагирует совсем иначе: она просто «не заметит», что в природе произошло нечто из ряда вон выходящее. Естественно, что какие-то процессы отбора будут происходить и в этом случае, но они будут совсем другими, чем в популяции лесостепных лягушек. Отсюда следует, что процесс перестройки генетического состава популяции северных и южных лягушек в одинаковых условиях пойдет разными путями. Своеобразие арктических популяций остромордых лягушек гарантирует необратимость их эволюции.

Возьмем другой пример. Узкочерепная полевка — вид чрезвычайно широкого распространения. Она встречается и в степи, и далеко на Севере, в зоне тундры. Тундровые и степные популяции различаются между собой столь резко, что длительное время их считали самостоятельными видами. Однако оказалось, что обе формы в эксперименте легко скрещиваются и дают плодовитое потомство. Уже упоминалось о существенном биологическом различии между ними: тундровые популяции начинают размножаться очень рано, под снегом. Отметим особый экологический смысл этих физиологических различий: они коренным образом изменяют отношение животного к условиям существования. Можно поэтому утверждать, что изменения, которым в далеком прошлом подвергались проникшие на Север узкочерепные полевки, имеют эволюционную направленность.

Подчеркнем еще раз нашу основную мысль: лишь тем межпопуляционным различиям можно приписать эволюционное значение, которые изменяют отношение животных к условиям существования и *поэтому* принципиально необратимы. Эти различия могут касаться любой анатомической системы, любой физиологической или морфологической особенности животных. Наследственно закрепленную способность использовать своеобразные корма, своеобразную реакцию на колебания температуры или влажности, существенное изменение размеров тела, ограничивающее или, наоборот, увеличивающее число потенциальных врагов, следует рассматривать в качестве эволюционных сдвигов в том случае, если они влияют на положение вида в сообществе, изменяют его отноше-

ние к внешней среде. Этот принцип не только позволяет теоретически ограничивать явления гомеостатического преобразования генетического состава популяции от микроэволюционного процесса, но дает возможность оценивать потенциальные возможности отдельных популяций вида в практических целях.

Однако отношение к внешней среде — не единственный критерий начальных стадий эволюционного процесса. Не меньшее значение имеет изменение системы коррелятивных связей в развитии разных физиологических систем организма.

Сотрудник нашей лаборатории Л. Н. Добринский детально изучил закономерности роста сердца очень большого числа видов и популяций птиц. Вот одно из наиболее интересных его наблюдений. У южных популяций полярной крачки изменение веса тела сопровождается резким изменением веса сердца. Птицы весом около 100 *г* имеют вес сердца около 1,3 *г*; у более крупных птиц (130 *г*) вес сердца равен 1,6 *г*. У северных популяций того же вида (в среднем более крупных) увеличение размеров приводит лишь к ничтожному увеличению размеров сердца. Отсюда вывод: у мелких птиц относительный вес сердца значительно больше, чем у крупных. Это принципиальное различие между популяциями, имеющее глубокий физиологический и экологический смысл.

Однако сконцентрируем наше внимание на эволюционной стороне дела. Допустим, что внешняя среда изменилась таким образом, что отбор пойдет на уменьшение размеров тела. Допустим также, что в новой популяции, возникшей в результате отбора, средний размер будет колебаться около 80 *г*. Если отбор пойдет среди северной популяции, то птицы новой популяции будут иметь размеры сердца около 1,3 *г*. Отбор на уменьшение размеров в южной популяции приведет к тому, что новая популяция будет характеризоваться размером сердца около 1,05 *г*. Это очень существенное отличие, и отбор не может остаться к нему безразличным: одинаковое изменение условий жизни приведет в сравниваемых популяциях к разным результатам.

Подобные примеры показывают, что изменение в характере коррелятивных связей в развитии организма делает различия между популяциями практически необратимыми, так как идентичное изменение условий жизни

и связанное с ним изменение направления отбора приведет к разным результатам. Этот вывод может быть очень хорошо проиллюстрирован на примере уже упоминавшихся нами узкочерепных полевок. Русское название этого вида очень точно отражает его характерную анатомическую особенность: ширина межглазничного промежутка у этой полевки значительно меньше, чем у родственных видов идентичных размеров. При этом у степной формы рассматриваемого вида увеличение размеров черепа сопровождается уменьшением межглазничного промежутка.

У крупных полевок, длина черепа которых достигает 28 *мм*, ширина межглазничного промежутка равна всего лишь 2,1 *мм*. Но северная (тундровая) узкочерепная полевка крупнее южной, длина черепа многих животных достигает 32 *мм*. Если бы закономерности роста различных частей черепа у северной и южной полевок были одинаковыми, то ширина межглазничного промежутка не должна была бы превышать 1,9 *мм*. Это с неизбежностью повлекло бы за собой нарушение нормального роста зубов и нарушение гармоничной структуры черепа и сделало бы отбор на увеличение размеров тела невозможным. Между тем в условиях Севера крупные размеры тела для многих животных чрезвычайно выгодны.

Итак, явное противоречие: отбор должен идти на увеличение размеров тела, но не может идти этим путем. Какое же «решение» должен принять отбор в подобной ситуации? Единственно возможное: изменить систему коррелятивных связей в развитии разных частей черепа. И это действительно произошло! Исследования В. Г. Ищенко показали, что у северной узкочерепной полевки увеличение размеров черепа не сопровождается уменьшением межглазничного промежутка. Отбор особей, у которых типичная для вида связь двух черепных показателей была менее выраженной (вспомним, что изменчивости подвержены все признаки и свойства организма!), расчистил себе путь для нового направления — увеличения общих размеров тела и создал таким образом форму, отличающуюся от исходной необратимыми отличиями.

МЕХАНИЗМЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ

Мы знаем, что каждая популяция любого вида животных морфофизиологически специфична. Мы знаем, что различия между ними определяются средой их обитания. Мы знаем и главную движущую силу, которая приводит структуру популяции в соответствие с условиями ее существования. Эта сила — естественный отбор. Казалось бы, мы знаем все, что необходимо для понимания эволюционного процесса. Так ли это? История естествознания говорит нам, что мы лишь тогда имеем право утверждать, что поняли природный процесс, если мы, люди, можем его воспроизвести, можем сознательно вмешиваться в его ход, управлять им. В отношении процесса эволюции (даже его начальных стадий) подобное утверждение было бы чрезмерно смелым: управлять эволюционным процессом в природе (не в условиях культуры!) мы пока не в силах. Это значит, что нам предстоит еще много и много работать для того, чтобы создать теорию управления эволюционным процессом. Как я попытался показать выше, эта задача должна быть отнесена к числу основных задач современной биологии.

Современный дарвинизм (неодарвинизм, синтетическая теория эволюции) воспринял основное положение Дарвина о естественном отборе как движущей силе эволюции. Вместе с тем популяционная генетика установила, каков тот механизм, который обеспечивает накопление в популяции потенциально полезных генов, приводящее к изменению генетической структуры популяции, колебанию средней нормы ее изменчивости и в конечном счете к эволюционному сдвигу. Наконец, синтез идей генетики и классического дарвинизма сделал понятным довольно частые случаи быстрых и нередко довольно резких изменений популяций, не имеющих явной связи с изменениями среды и, следовательно, с направлением отбора. Речь идет о так называемых генетико-автоматических процессах, которые имеют в своей основе «принцип основателя». Суть этого принципа сводится к следующему.

Заселение острова новым видом животных происходит за счет немногих индивидов. Ветром или водой небольшая группа животных заносится на новую терри-

торию. Если условия допускают их размножение, они основывают новую колонию. Естественно, что генетический состав животных-основателей не может быть точной копией материнской популяции. Поэтому в результате их размножения образуется новое поселение животных, особенности которого в значительной степени определяются случаем — генофондом животных основателей. Не трудно представить себе, что этот принцип работает не только в пространстве, но и во времени. Резкое снижение численности животных, вызванное катастрофой (наводнение, сильный заморозок и т. п.), приводит к тому, что в живых останется случайная группа животных, генофонд которой может существенно отличаться от исходного. Ход преобразования популяции будет определяться процессами, которые действительно есть основания назвать генетико-автоматическими.

Естественно, что эффективность естественного отбора и особенно результат генетико-автоматических процессов зависят от степени изолированности развивающейся популяции от других популяций того же вида. Если определенная популяция постоянно обменивается животными с соседними поселениями, то принцип основателя теряет свое значение (случайные нарушения нормальной генетической структуры популяции будут немедленно восстановлены), а естественный отбор будет по тем же причинам работать с меньшей эффективностью.

До недавнего времени казалось, что уже изученные движущие силы эволюции (отбор, генетико-автоматические процессы, изоляция (дадут возможность исчерпывающе объяснить наблюдавшиеся варианты преобразования популяций и воссоздать общий ход эволюции живых существ на нашей планете. Однако, когда перед биологами была поставлена задача не только объяснить вероятный ход эволюционных событий, но и разработать теоретически обоснованную систему управления ими, стала очевидной необходимость существенного уточнения эволюционной теории. Все большее число биологов приходит к убеждению, что современная теория эволюции должна основываться не только на синтезе идей дарвинизма с современной генетикой, но и с современной экологией. Так как экологию на данном этапе характеризует популяционный подход к анализу природных явлений, то можно надеяться, что эколого-популяционный подход

к анализу эволюционных процессов окажется особо плодотворным. Собственно говоря, к этому заключению подводит нас и основной вывод теоретиков-эволюционистов: элементарный эволюционный акт заключается в преобразовании генетического состава популяции.

Сопоставим экологическую структуру популяции с теми событиями, которые приводят ее к эволюционным преобразованиям.

Мы уже знаем, что любая популяция естественно подразделяется на более мелкие пространственные группировки животных, которые мы условились называть микропопуляциями. Посмотрим, не различается ли генетическая структура микропопуляций животных, относящихся к единой популяции.

Всякая популяция представляет собой совокупность генетически различных животных. Однако успешно изучить изменения генетической структуры популяции можно отнюдь не на любых видах. Важно, чтобы генетическая разнородность проявилась в различном сочетании индивидов, характеризующихся простыми, доступными для учета признаками. На подобных видах изучаются общие закономерности подлежащего исследованию процесса. Полученные при этом выводы после известных дополнительных наблюдений распространяются затем на более сложные случаи и на животных, представляющих уже непосредственный практический интерес. Подобный ход развития теории характерен для большинства научных исследований и должен быть отмечен.

Изучение генетики дрозофилы вряд ли представляет существенный *непосредственный* интерес. Но если бы генетики начали изучать цитологические законы наследственности не на плодовой мушке, а на коровах или свиньях, изучение генетики которых представляет непосредственный интерес, то мы и сегодня были бы столь же далеки от создания научных основ селекции и от решения задач по борьбе с наследственными заболеваниями, что и полвека тому назад. В нашей лаборатории изучали интересующую нас закономерность на удобных для эксперимента объектах — лягушках, затем определяли, можно ли распространить выводы наших исследований на другие виды.

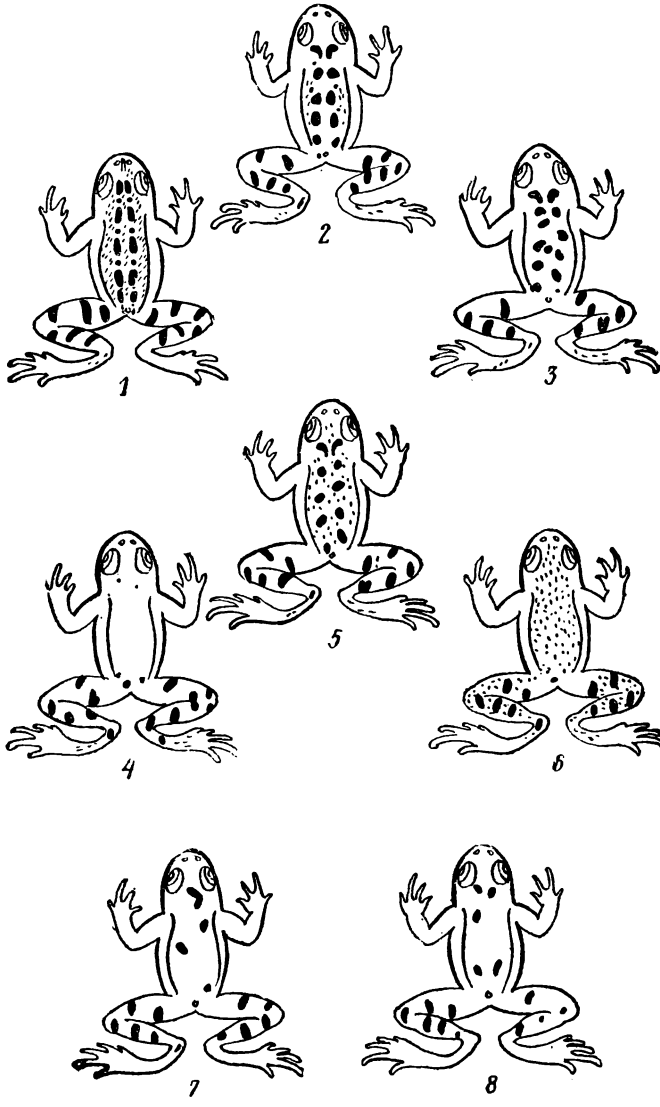
Изменчивость закавказской лягушки чрезвычайно ин-

тересна и хорошо изучена. В одной и той же популяции встречаются особи не менее восьми типов окраски (рис.).

Различное сочетание типов окраски превосходно характеризует генетическую разнородность популяции. Остается добавить, что окраска наследственна и коррелятивно связана с важнейшими физиологическими особенностями животных. Исследования показали, что животные разной окраски различаются уровнем общего обмена веществ, интенсивностью дыхания тканей, способностью к накоплению резервных питательных веществ, фенологическими особенностями и т. п. Отсюда следует, что изменение частоты встречаемости животных разных типов окраски находится под контролем естественного отбора. Это делает лягушку очень удобным объектом для изучения относительной роли разных факторов в преобразовании популяций.

Начнем с самого простого. Проанализируем связь генетического состава популяции с ее пространственной структурой.

В. Г. Ищенко изучил генетический состав популяции малоазиатской лягушки нескольких заливов большого озера на Северном Кавказе. Результаты его работы представлены в таблице, из которой становится ясным, что даже соседние микропопуляции животных имеют разную генетическую структуру. Следует отметить, что между некоторыми микропопуляциями различия столь значительны, что вполне могли бы послужить основой для описания самостоятельных подвидов, если бы характер их распространения не делал подобное заключение невозможным. Молодые лягушки после окончания метаморфоза широко расселяются, особи из разных микропопуляций перемешиваются, и поэтому возможность их самостоятельной эволюции исключается. Выводы этой работы были подтверждены сотрудниками нашей лаборатории на многих видах амфибий, на моллюсках, грызунах, некоторых насекомых. Методы исследования были, естественно, разнообразными, изучались различные признаки (в том числе и такие стабильные, как особенности строения черепа), но общий вывод всех исследований один: пространственные подразделения популяций (микропопуляции) генетически своеобразны. Запомним этот вывод, но не будем пока оценивать его значение для развития эволюционной теории.



Генетические варианты малоазиатской лягушки:
1—striata (полосатый); *2—3*—maculata (пятнистый); *4*—burnsi (чистый); *5* — puntata-maculata (пятнисто-крапчатый); *6* — punctata (крапчатый); *7—8* — hemimaculata (неполнопятнистый).

На лягушках не трудно показать, что не только микропопуляции, но и животные разных возрастных групп различаются генетической структурой. Проиллюстрируем это положение несколькими простейшими примерами.

Процент полосатых особей среди популяций остромордых лягушек с Южного Урала у сеголеток оказался равным 28,6, в возрасте 1 год — 42,6; 2 — 43,3; 3 — 37,1; 4 — 61,1; 5 — 64,9. Аналогичные данные были получены и на популяциях более сложной генетической структуры. Поэтому не будем повторяться, а обратим внимание на другую сторону вопроса. Мы установили, что полосатые лягушки преобладают в старших возрастных

Таблица

Частота отдельных вариантов в популяции малоазиатской лягушки в период размножения (в % от общего числа)

№ залива озера	Общее число лягушек	Вариант				
		полосатый	крапчатый	чистый	неполнопятнистый	пятнистый
1	60	6,67	11,7	3,33	25	71,67
2	181	4,42	11,6	8,84	44,2	46,96
3	191	5,76	11,5	6,81	42,9	50,29
4	226	2,21	14,6	9,29	45,1	45,61
5	356	3,65	20,8	9	37,1	53,9

группах. Наблюдая за определенной популяцией в течение ряда лет, можно также установить, что это является результатом дифференцированной смертности (отбора) в пределах отдельных генераций, т. е. животных определенного года рождения. Трехлетние лягушки обследованной популяции характеризовались примерно равным соотношением разных вариантов (процент полосатых — 44,4), но через год в этой же генерации процент полосатых животных возрос до 61,1%. Большое число аналогичных наблюдений позволяет нам сделать вывод о том, что в одинаковых условиях существования среди животных различного возраста преимущество получают разнообразные генетические варианты. Поэтому генетическая структура разных возрастных групп животных неизбежно оказывается неодинаковой. Насколько существенны наблюдающиеся при этом различия и с какой закономер-

ностью они повторяются, показывает очень интересная работа М. И. Смышляева. Он сравнивает процент чернохвостых белок саянской популяции различного возраста: первая цифра младшие (сеголетки), вторая — одногодовалые и старше.

1971 г. — 37,2 и 19,3%
1969 г. — 33,9 и 22,5%
1968 г. — 27,3 и 18,3%
1967 г. — 22,8 и 17,3%
1966 г. — 37,8 и 41,6%
1965 г. — 40,6 и 29,1%

Эти цифры ярко иллюстрируют масштабность отличий в генетическом составе разновозрастных животных.

Таким образом, важнейшие пространственные и временные подразделения популяции характеризуются специфическим генетическим составом животных. Наконец, накапливающиеся факты показывают, что и изменение численности животных (одна из важнейших характеристик популяции!) оказывается связанным с изменением генетической структуры популяции. Для пояснения воспользуемся уже упоминавшейся работой М. И. Смышляева. Полный цикл динамики численности белки автор условно подразделил на четыре фазы: I — рост численности, II — стабилизация, III — пик, IV — депрессия. Изучив громадный материал (многие тысячи беличьих шкурок), автор установил, что доля чернохвостых белок в популяции колеблется по мере изменения численности вида. Вот какими цифрами характеризуется процентное отношение «чернохвосток» среди белок сеголеток по фазам численности: I—70,0; II—40,0; II—III—34,4; III—IV — 83,5. Подобных данных М. И. Смышляев приводит много. Они ясно показывают, что изменение численности белок взаимосвязано с изменением генетической структуры популяции.

Попытаемся подвести теоретический итог накопленным за последние годы фактическим данным. Коль скоро любая внутрипопуляционная группировка характеризуется специфическим генетическим составом, то несомненно, что любые изменения экологической структуры популяции с неизбежностью закона автоматически приведут к перестройке ее генетического состава. Причем такое явление отнюдь не случайно, ибо случайное

изменение факторов среды вызывает отнюдь не случайное изменение генетического состава популяции. Поясним это примерами.

Допустим, в результате бурного таяния снегов река вышла из берегов (событие в жизни популяции безусловно случайное) и затопила норы грызунов, обитающих в пойме. Это вызывает массовую смертность животных, которую обычно называют неизбирательной, так как даже самый сильный из грызунов не сможет долго пробыть в ледяной воде; и «сильный», и «слабый» обречены на гибель. Отбору здесь нет места, смертность действительно неизбирательна. Спасутся лишь те зверьки, которые случайно окажутся вблизи одинокого дерева, сумеют забраться на него и в случайно подвернувшемся сухом дупле дождаться спада воды. Как будто бы все верно: кому выжить, а кому погибнуть, решает случай. Поэтому и создается впечатление, что массовая смертность животных в результате стихийного бедствия неизбежна, она не ведет к отбору определенных генотипов, а создает лишь предпосылку для действия генетико-автоматических процессов. Однако этот ход рассуждений не учитывает зависимости генетической структуры популяции от ее экологической структуры.

Ведь паводок приведет к очень резкому изменению экологической структуры популяции. Останутся в живых зверьки тех микропопуляций, которые расположены на небольших возвышенностях, а генетическая структура разных микропопуляций отнюдь не идентична. На затопленных участках погибнут все без исключения молодые животные, не способные к самостоятельному образу жизни и лишь какая-то часть взрослых. Так как генетический состав разных возрастных групп различен, то это неизбежно приведет к еще большему закономерному изменению генетического состава животных. Наконец, резкое снижение численности, согласно хорошо изученным экологическим закономерностям, вызовет резкую интенсификацию размножения, что опять-таки будет иметь следствием направленное изменение генетического состава популяции.

Все наблюдения однозначно свидетельствуют о том, что изменение экологической структуры популяции приводит к очень существенным изменениям ее генетического состава. Напомним приведенный пример с нашими

лягушками: процент полосатых особей среди молодых животных на 30% ниже, чем среди лягушек старшей группы. Допустим, что в природе произошли события, которые привели к гибели всех животных, кроме самых младших. Это приведет к кардинальному изменению генетики популяции. Для того чтобы естественный отбор в его классическом толковании мог совершить аналогичную работу, потребовались бы многие тысячелетия. Отсюда следует, что изменение экологической структуры популяции — мощный фактор преобразования ее генетической структуры, а следовательно, и эволюции.

Здесь, однако, возникает ряд вопросов, на которые следует ответить для того, чтобы вписать рассмотренный нами фактор эволюции в достаточно стройное здание современной эволюционной теории.

Почему между различными внутрипопуляционными группами наблюдаются столь резкие генетические различия? Почему преобразование экологической структуры популяции приводит к революции в ее генетическом составе? Здесь нет игры слов. Если преобразования, совершающиеся под влиянием индивидуального естественного отбора, вполне законно называют эволюцией, то преобразования, совершающиеся в сотни и тысячи раз быстрее, есть все основания называть революцией.

Теория Дарвина рассматривает ту совокупность животных, в пределах которой развертываются события, связанные с естественным отбором, как нечто структурно гомогенное, однообразное. Конечно, Дарвин не хуже современных биологов понимал, что в поселении животных, среди которых идет отбор, не только индивид индивиду рознь (материал для отбора), но все они в силу разных причин занимают в популяции разное место, и именно поэтому отбор может работать только на статистической основе. Но в то время не было достаточно ясного представления о популяции как о сложном структурном образовании, и поэтому не могло возникнуть представление о том, что в различных структурных (пространственных и временных) субъединицах популяции отбор работает с разной интенсивностью и эффективностью, а нередко и в разном направлении. Различия в условиях субъединиц популяции нередко могут быть более существенными, чем в условиях существования популяции разных ландшафтных зон; соответственно с этим

различны и силы отбора, работающие в пределах единой совокупности животных.

Мы знаем, что средняя норма изменчивости популяции при изменении условий существования сдвигается на немногие проценты за тысячу лет. Уже первые работы по динамике качественного состава популяции показали, что среди божьих коровок частота черных особей от осени к весне снижается от 50—70 до 30—40%, а в течение лета вновь возвращается к исходному уровню. Вероятно, причина кажущегося несоответствия между темпами преобразования генетического состава популяции (как единого целого) и генетическими различиями разных внутрипопуляционных групп объясняется тем, что изменения среды в разные сезоны года в пределах обитания одной популяции более глубокие, чем общие (среднегодовые) изменения климата, совершающиеся в течение тысячелетий. Есть, однако, еще одна причина быстрых преобразований генетического состава внутрипопуляционных группировок, о которых сейчас лишь упомянем, так как вернемся к их анализу несколько ниже. Общая генетическая структура популяции построена с учетом тех генетических различий, которые должны существовать между внутрипопуляционными группировками для процветания популяции как единого целого.

Экологическая сторона преобразований состава популяции, которые происходят в течение года, ясна. Понятно и то, что в нормальных условиях они не могут дать начало «революции» генофонда, так как ежегодно возвращаются к исходному положению и, что не менее важно, охватывают популяцию в целом.

Однако этот же ход рассуждений справедлив и для тех случаев, когда речь идет не о смене сезонных генераций, а о других подразделениях популяции. В одни этапы жизни популяции увеличивается число животных пойменных поселений и соответственно в популяции увеличивается число «пойменных» генотипов. Но вот условия изменились, и в течение жизни одного-двух поколений генетика популяции возвращается к исходной норме. Происходит колебание качества популяции, аналогичное колебаниям численности животных. До тех пор пока изменение среды характеризуется некоей средней величиной и не выходит за пределы многовековой нормы (именно многовековой, а не многолетней!), и экологиче-

ская структура популяции и ее генетический состав поддерживаются в состоянии динамического равновесия. Но вот среда начинает изменяться векторизованно, колеблется уже около какой-то иной средней. Это вызывает сдвиг изменчивости экологической структуры популяции и перестройку ее генетического состава. При этом ничтожные изменения климата (или иных факторов среды) могут привести к подлинной революции в состоянии популяции. Проанализируем с известной подробностью один пример для того, чтобы разобраться в этом важном вопросе.

Тундровые популяции широко распространенных видов полевок обладают многими интересными способами приспособления к жизни на Крайнем Севере. Два из них — раннее половое созревание и резко повышенная плодовитость. Это дает им возможность в течение короткого полярного лета произвести несколько поколений. Перезимовавшие зверьки начинают размножаться в конце мая, в конце июня рождаются животные первой генерации, которые дней через 40 сами приносят помет. Реализуется геометрическая прогрессия размножения; численность животных резко возрастает. Если же начало размножения запаздает, то даже первая генерация молодых зверьков не сможет пройти стадию полового созревания (осенью половое созревание полевок задерживается), и потенциал возобновления популяции резко снизится. Но в любом случае численность грызунов осенью определяется численностью младших генераций. (Это твердо установленный факт, однако его обоснование заняло бы слишком много места). Такова количественная сторона вопроса, теперь о качественной.

Наблюдения показали, что в южной тундре задержка весеннего тепла на пять-шесть дней может привести к выпадению одной из генераций грызунов. Посмотрим на это событие с позиций естественного отбора. Безусловно, незначительное снижение средней весенней температуры приведет к каким-то изменениям в процессе отбора. Преимущество получат особи, обладающие большей способностью «протянуть зиму». Но так как 5—6 дней в масштабе длительной полярной зимы срок ничтожный, то и изменение интенсивности (и соответственно эффективности) отбора будет ничтожным. Однако то же самое событие может привести к выпадению целой ге-

нерации грызунов, ибо полевки, которые прошли свое развитие в июле, отличаются от августовских. В Арктике июль и август — это два разных мира. В середине июля стоит теплая (иногда даже жаркая) погода, дожди относительно редки, лучшие условия складываются по берегам водоемов, где влажый сочный корм обеспечивает быстрый рост животных; бичом всего живого становятся комары. К середине августа комары исчезают, но погода резко ухудшается: холодные ливни, иногда снег, нередко ночные заморозки; уровень воды повышается, летние норы заливаются. Итак, ничтожная перемена погоды ранней весной приводит к таким изменениям в структуре популяций животных, которые имеют следствием переворот в условиях существования группы животных-производителей. В этих условиях отбор должен идти (и действительно идет) с максимальной эффективностью.

Этот пример иллюстрирует два важнейших положения. Изменения среды опосредованы изменениями структуры популяции, т. е. значение изменений среды определяется теми изменениями, которые вносятся в структуру популяции. Нарушения сложившейся структуры популяции не только многократно усиливают воздействие измененных условий существования, но и нередко существенно меняют его направленность. Поэтому нельзя понять, какие изменения в генетической структуре популяции будут вызваны определенными переменами внешней среды, если при этом не учитываются преобразования экологической структуры популяции.

Экологический подход к анализу явлений эволюции позволяет существенно уточнить общую схему начальных этапов эволюционного процесса. Согласно традиционным представлениям суть этого процесса сводится к тому, что в измененных условиях существования преимущество получают не те животные, которые были «наиболее приспособленными» ранее, средняя норма изменчивости постепенно сдвигается, популяция преображается. Эта схема логически непротиворечива и отражает общую *стратегию природы,* но она не учитывает явления протекающие на популяционном уровне организации жизни.

Изменение среды вызывает резкое изменение структуры популяции, что, в свою очередь, приводит к преоб-

разованию ее генетического состава. В результате быстро и резко изменяется система формирования брачных пар, популяция преображается.

Развиваемые взгляды на механизмы эволюционного процесса создают основу для разработки методов преобразования генетического состава популяций в природных условиях. Для этого необходимо установить связь между экологической структурой популяции и ее генетическим составом и, пользуясь достаточно хорошо разработанными приемами, направить развитие популяции в желательную сторону.

Описываемые представления впервые начали разрабатываться в нашей лаборатории в начале шестидесятых годов, а первая обобщающая работа была опубликована мной в «Зоологическом журнале» в 1965 г. Первая публикация была, естественно, несколько робкой. Была вера в то, что мы столкнулись с явлением, которое вполне можно было рассматривать как еще не описанную движущую силу эволюции. Но не было уверенности (хотя внутренняя убежденность была и тогда), что явление это распространено достаточно широко, что экологические механизмы эволюционного процесса имеют всеобщее распространение. С тех пор прошло не так уж много лет, и в нашей лаборатории были получены новые факты, указывающие на то, что зависимость генетического состава популяции от ее экологической структуры — явление всеобщее. Еще важнее, что подобные факты были получены и в других лабораториях, в том числе и на промысловых животных. Наконец, в конце шестидесятых годов стали появляться зарубежные публикации, содержащие сходную с развиваемой нами системой взглядов.

В 1971 г. в июльском выпуске Известий Национальной академии наук США появилась теоретическая работа В. Андерсона и Ч. Кинга, основной вывод который сводится к следующему: возрастная структура популяций и частота встречаемости отдельных генов тесно между собой связаны — изменение одного из факторов приводит к изменению другого. То, что в разных лабораториях, буквально в разных концах земного шара, были получены данные, свидетельствующие о необходимости синтеза современной популяционной экологии с дарвинизмом и генетикой, говорит о том, что разрабатываемые

представления об экологических механизмах эволюционного процесса позволяют точнее отразить явления эволюции, чем это было возможно до настоящего времени.

Мы уже упоминали, что прогрессирующее воздействие человека на природу приводит не только к изменению природных комплексов, но и к быстрым эволюционным преобразованиям популяций отдельных видов. Их эволюция ставит перед человеком не менее серьезные задачи, чем непосредственное нарушение природного баланса. Поэтому необходимо разработать методы управления микроэволюционным процессом непосредственно в природе. С другой стороны, человек видоизменяет природу. Сейчас, к сожалению, не всегда сознательно и в нужную сторону, но уже в ближайшем будущем вопрос о конструировании природных ландшафтов будет включен в государственные планы развития страны. Эти новые ландшафты будут заселяться видами с новыми свойствами. Биологи должны уметь эти новые свойства предвидеть, и, если нужно, изменять.

Не следует думать, что поднимаемые здесь проблемы приобретут практическое значение в далеком будущем. Нет, решать их надо сейчас, ибо уже сегодня человек создал совершенно новые типы обитания, при заселении которых живые организмы должны неизбежно приобретать новые свойства, должны эволюционировать в принципиально новых направлениях. Речь идет прежде всего о городах. Жилье человека, городские парки и аэродромы, строительные площадки и городские пруды заселены специфичной флорой и фауной. Бактерии, водоросли, ряд видов насекомых этих территорий на наших глазах приобретают новые свойства, в высшей степени опасные для человека, так как в условиях города применение не только химических, но и биологических средств борьбы сведено к минимуму. Человек должен взять под строгий контроль эволюцию своих непосредственных спутников.

Когда мы сталкиваемся с вредными видами, то наша мысль идет в одном направлении: истребить. Действительно, когда речь идет о таких животных, как крыса или о других переносчиках опасных заболеваний, такая постановка вопроса законна. Но когда мы говорим о животных, вред которых относителен (проявляется лишь в определенных природных ситуациях), то истребление — не всегда лучшее решение задачи. Ведь уничто-

жая определенный вид, мы вольно или невольно, нарушаем природный баланс: косвенный вред может быть значительнее прямой пользы. В этих случаях надо не истреблять, а изменять. Биологи должны разработать методы управления эволюционным процессом. Представления об экологических механизмах эволюции позволяют разработать теоретическую основу управления эволюцией природных популяций. Изменяя экологическую структуру популяций (характер ее распределения по территории, возрастной состав, сезонное изменение численности и т. п.), мы получим возможность направленно преобразовать и генетическую структуру популяции, направленно изменять ход эволюционного процесса.

ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Жизнь дискретна. Природа этой дискретности двойственна. С одной стороны, все живое на нашей планете представлено отдельными особями, индивидами, с другой — все они группируются в виды, в пределах которых осуществляется свободное скрещивание. Дискретность жизни — один из наиболее фундаментальных законов природы.

Даже мельчайшее и примитивнейшее существо — полноценный носитель жизни, обладающий изменчивостью и наследственностью. Отсюда следует, что дискретность жизни в ее первом проявлении дает материал для отбора, а следовательно, для прогрессирующего приспособления к изменяющимся условиям внешнего мира. Половой процесс (его существование сейчас доказано даже для бактерий) ведет к непрерывному и принципиально безграничному обогащению того генетического материала, из которого естественный отбор творит поражающее нас разнообразие живых организмов. Однако ничем не ограниченное скрещивание из фактора прогресса очень скоро могло бы превратиться в его тормоз. Оно повело бы к совмещению генотипов, различие между которыми сделало бы невозможным гармоничное развитие их потомков.

Половой процесс должен быть ограничен группой достаточно близких особей для того, чтобы слияние их половых клеток давало новый жизнеспособный организм, но достаточно разнообразных, чтобы обеспечить непре-

рывное обогащение их общего генофонда. Отсюда следует, что вид — это не только основная категория таксономии, но и основная форма существования живой материи, а обособление нового вида — это этап в развитии жизни. Вид не только основная таксономическая единица, но и основная единица структуры живой природы. Это ответственное утверждение нам хочется аргументировать путем анализа ставшего весьма популярным учения об уровнях организации живой материи.

Клетка — организм — популяция—биогеоценоз — это уровни организации живой материи, характеризующиеся своими законами развития, но вместе с тем подчиняющиеся общим биологическим законам, образуют целое— жизнь. Существует множество схем уровней организации. Их анализ выходит за пределы нашей темы, но место вида в структуре природы мы обойти не можем.

Большинство авторов включают вид в качестве одного из «уровней организации», наряду с клеткой, организмом, популяцией, биогеоценозом. Так, К. М. Завадский выделял следующие уровни: организменный, популяционно-видовой, биоценотический, формационной (1961); Б. П. Ушаков (1963) намечал девять уровней и среди них высшие: популяционный, видовой и межвидовой. Примеров подобных систем можно было бы привести много, но нам важно подчеркнуть одно: видовой уровень включается на равных правах в систему «организм — популяция...». Однако были и авторы, исключавшие вид из подобных систем.

Так, И. И. Пузанов (1963) отмечал, что понятие «вид» относится к другой категории явлений, чем организм и биоценоз, а И. И. Шмальгаузен (1961) выделял интеграцию на клеточном уровне, уровне многоклеточной особи, популяции и вида. Шмальгаузен полагал, что на уровне вида дальнейшая интеграция в рассматриваемом плане прекращается, а интеграция в системе биоценоза должна быть отнесена уже к другой категории явлений (цитируется по изданию 1968 г.).

Нам представляется, что система Шмальгаузена страдает только одним недостатком: она не завершена, связь между видом и биоценозом не «уложена в систему», но принципиальных ошибок в схеме Шмальгаузена нет. Объединение же в единую линейную систему популяции, вида и биогеоценоза нам представляется ошибкой.

Клетка — организм[1] — популяция — вид —... Клетки интегрируются в организм, организмы в популяции, популяции — в вид. Кажется, все верно. Но разве организм не является полномочным представителем своего вида, разве мы не можем представить себе клетку, которая не относилась бы к определенному виду? Популяция — это форма существования вида, так как только в форме популяции вид может существовать и развиваться.

Но любой вид животных или растений включает в себя все уровни организации — от клеток до группировок разных рангов (например, у животных — стада, стаи, колонии, популяции). Охотовед говорит, что лесной массив заселен лосем, а охотник, убивший зверя, скажет: «Я убил лося». Цитолог, рассматривая одну единственную клетку, констатирует: «это—лось». И все они правы. Вид «лось» (Alces alces) проявляет себя на разных уровнях организации. Вид — единица структуры живой природы; клетка, организм, популяция — формы проявления вида. Останавливаясь в своей системе на уровне вида и исключая «вид» из системы, Пузанов и Шмальгаузен, по существу, говорили об одном и том же: структура природы не может быть отображена в иерархической схеме уровней, не отражающей реальное взаимоотношение разных *категорий* биологических явлений. Нам представляется, что возникающее противоречие может быть разрешено следующей схемой.

Клетка — организм — популяция — это три уровня интеграции жизни, входящие в систему любого вида. Любой вид состоит из организмов, интегрированных в популяции. Совокупность популяций и составляют вид. С этой точки зрения вид представляет собой высшую систему интеграции. Но популяция входит и в иную систему интеграции — биоценоз, который, по выражению В. Н. Беклемишева, есть именно интеграция видовых популяций, а не индивидов. Поэтому ставить биогеоценоз выше или ниже вида бессмысленно — это разные системы интеграции, которые должны быть адекватно отражены в схеме структуры природы. Она рисуется нам в следующем виде. Клетка, организм, популяция— уровни организации жизни, развивающиеся в *рамках видовой системы интеграции.* Высшие уровни видо-

[1] Здесь и далее термином «организм» мы обозначаем индивид, особь.

вой системы интеграции — популяции, — в свою очередь, интегрируются в биогеоценотическую систему интеграции; интеграция видов осуществляется на высшем, популяционном уровне. Структура природы оказывается, таким образом, предельно простой: она определяется двумя системами интеграции — видовой и биогеоценотической.

Соотношение развития разных систем интеграции является особым предметом анализа. Нам казалось важным подчеркнуть, что в структуре живой природы естественно выделяются две основные системы интеграции — видовая и биогеоценотическая. Отсюда вытекает, что вид есть основная структурная единица живой природы. Не случайно поэтому вид является центром внимания ряда биологических наук. Рассмотрим проблему вида с позиций эволюционной экологии.

От всех внутривидовых категорий вид отличается биологической самостоятельностью и морфофизиологической уникальностью.

Основной критерий вида — нескрещиваемость с другими видами. Даже близкие виды не скрещиваются или дают гибридное потомство, не способное выдерживать конкуренцию с «чистыми» формами. Этот вопрос многократно обсуждался в литературе и вникать в его детали нет смысла. Но некоторые принципиальные вопросы подчеркнуть необходимо.

Популяция освоила новую среду обитания, приспособилась к ней, стала четко выраженной внутривидовой формой. Но она все еще сохраняет способность к скрещиванию с другими формами своего вида. Потомство от подобного скрещивания полностью жизнеспособно, а возможная утеря специфической приспособленности компенсируется общим повышением жизнеспособности гибридного поселения. Но процесс прогрессирующего приспособления новой формы продолжается, она приобретает все новые свойства, отличающие ее от других популяций вида, и вот наступает момент, когда скрещивание двух форм одного вида оказывается вредным: гибридные особи теряют полезные приспособительные особенности родителей или характеризуются пониженной жизнеспособностью. Как должен поступить отбор в подобной ситуации? Так как суть естественного отбора заключается

в том, что одни животные оставляют после себя больше потомков, чем другие, то в популяции начнут преобладать индивиды, происходящие от «чистых» пар.

Генетическая разнородность популяции — закон природы. Поэтому и в популяции, стоящей на грани видового обособления, есть животные, которые еще способны давать потомство при скрещивании с представителями других популяций, и есть животные, которые оставляют после себя потомство лишь при формировании «чистых» пар. Так как потомство первых будет (в среднем) менее приспособленным или менее жизнеспособным, то закономерно, что отбор будет работать в пользу тех животных, которые уже «забыли» свое родство с материнским видом. Так шаг за шагом возникает генетически замкнутая популяция. В первом приближении можно сказать, что процесс видообразования идет в два этапа: на основе отбора, который формирует популяции, наиболее приспособленные к конкретным условиям обитания, возникает морфофизиологически специфическая внутривидовая форма; на основе отбора на нескрещиваемость происходит генетическое обособление формы от других популяций вида.

То, что дело происходит именно таким образом, доказано интересными наблюдениями, показывающими, что в тех случаях, когда новая форма занимает обширный ареал и представлена несколькими популяциями, то свойство нескрещиваемости (или ограниченной скрещиваемости) с популяциями предкового вида приобрели лишь пограничные поселения. Подобные наблюдения создают впечатление, что видовое генетическое обособление — результат совершенно особого процесса, не связанного с приспособлением популяций к своеобразным условиям существования. Это впечатление ошибочно. Ведь если бы в процессе приспособления к новой среде или специфическому образу жизни популяция не приобрела новых свойств, генетическое кодирование которых привело бы к созданию генотипа, нарушаемого в результате скрещивания с животными из других популяций, то не было бы необходимости в генетической охране этого генотипа и отбор на нескрещиваемость был бы невозможен. Поэтому мы вправе сделать вывод, что новые видовые свойства приобретаются одной из популяций предкового вида в процессе прогрессирующего при-

способления к своеобразным условиям жизни; генетическая охрана этих новых видовых свойств гарантируется репродуктивной изоляцией.

Видообразование — центральное событие эволюции. С обособлением нового вида две близкие формы приобретают эволюционную самостоятельность. Это положение отмечается в любой сводке по эволюционному учению. При этом остается в тени другое, отнюдь не менее важное обстоятельство: экологическое своеобразие любого вида

Любой вид животного экологически специфичен, всегда приспособлен к определенной среде. Нельзя назвать ни одного исключения из этого правила, так как даже наивысшая экологическая пластичность — одна из форм адаптации. Приспособленность специализированного вида всегда выше приспособленности любой внутривидовой формы. Нам кажется, что и из этого правила нет ни единого исключения.

Этот вопрос специально изучался нами на примере млекопитающих Субарктики. Териофауна тундры слагается из небольшого числа видов — автохтонов[1] (сибирский лемминг, копытный лемминг, полевка Миддендорфа, северный олень, овцебык, песец и немногие другие) и ряда специализированных форм широко распространенных видов. Нетрудно убедиться в том, что приспособления субарктических видов неизмеримо более глубоки и разнообразны, чем приспособления специализированных популяций видов широкого распространения. Для этого достаточно сравнить лемминга с любым широко распространенным видом полевок (в том числе и такими формами, как большая узкочерепная полевка), песца — с субарктическими подвидами лисицы, северного оленя — с северными формами оленей широко распространенных родов (в Америке некоторые из них заходят далеко на север) и т. п. К аналогичным выводам приводит материал, представленный Н. Н. Даниловым в монографии, посвященной птицам Субарктики. Это же явление отчетливо прослеживается при сравнении горных

---

[1] Автохтоны — аборигены (биол.), организмы, возникшие в процессе эволюции в данной местности и, в отличие от аллохтонов, живущие в ней в настоящее время (например, утконосы в Австралии, муравьеды и ленивцы в Южной Америке и т. д.).

или пустынных видов с горными или пустынными формами.

Бо́льшая приспособленность видов по сравнению со специализированными популяциями проявляется в более полном использовании ресурсов среды при меньших затратах энергии, в более полном освоении разнообразных биотипов, в большей численности и т. п. Естественно, что превосходство видов над специализированными внутривидовыми формами, не достигшими видового уровня дифференциации, особенно четко проявляется при анализе путей приспособления животных к экстремальным условиям обитания, но специальный анализ показывает, что это явление имеет всеобщее значение. Этот вывод подтверждается при сравнении любых видов, в любых условиях, и только недостаток наших знаний делает эту закономерность не всегда очевидной.

Очень важно подчеркнуть, что, открыв путь в новую среду обитания, специализированная популяция приобретает комплекс своеобразных особенностей, в результате чего возникает новый вид, резко отличающийся от своих ближайших родственников. Лучший пример в данном случае представляет нам класс амфибий. В последние годы своеобразной зоологической знаменитостью сделалась вьетнамская крабоядная лягушка, внешне очень сходная с весьма обычным видом — тигровой лягушкой.

Амфибии — типичные пресноводные животные. Ни один вид амфибий не способен существовать в воде повышенной солености. 1% — вот тот предел солености, который выдерживают только самые стойкие виды (зеленая жаба). Исключение — крабоядная лягушка, развивающаяся в морских лиманах, где соленость воды превышает 3%! Экологическое значение этой особенности крабоядной лягушки понятно — она приобрела способность осваивать водоемы, недоступные для других видов, вышла из-под влияния своих ближайших конкурентов, освоила новую сферу жизни, преодолела один из основных экологических барьеров — осмотический.

Биохимические особенности крабоядной лягушки оказались связанными с совершенно уникальной для амфибий способностью активно регулировать водно-солевой обмен в тканях и полостных жидкостях. В эволюционном плане этот пример действительно оправдывает ту популярность, которую приобрел этот вид лягушек среди зоо-

логов. Он показывает, что приспособление к своеобразным условиям среды может привести к возникновению у отдельных видов таких свойств, которые ставят их в особое положение не только по отношению к филогенетически близким видам, но и по отношению к целому классу. Детальные исследования показали, что концентрация солей в плазме крабоядной лягушки достигает уровня, при котором денатурируются некоторые энзимы и падает сродство гемоглобина к кислороду. Высокая стойкость головастиков крабоядной лягушки к воде высокой солености заставляет предполагать у них принципиальные изменения типа обмена азота.

Видообразование завершает микроэволюционный процесс. Новый вид отличается от исходной популяции предкового вида более совершенной приспособленностью к специфическим условиям среды. Естественно, что это совершенство видовых адаптаций необозримо разнообразно. Адаптация лемминга к условиям существования на Крайнем Севере заключается в совершенстве физической терморегуляции, экономизации обмена веществ, повышенной способности к накоплению запасов энергии, в анатомических особенностях кишечника, специфике обмена витаминов (в частности, витаминов А и С), в способности размножаться зимой, в относительной автономизации сезонной и суточной ритмики жизнедеятельности от изменений во внешней среде, повышении физиологических функций при резком изменении условий существования и т. п. Столь же разнообразны приспособительные особенности специализированных арктических, пустынных, горных видов. Столь же необозримо разнообразны видовые приспособления к определенному типу питания, локомоции, защите от врагов. Можно ли считать случайностью, что видовые адаптации (в указанном понимании) совершеннее популяционных (внутривидовых), что вид, отличающийся от любых внутривидовых форм генетической и морфофизиологической самостоятельностью, отличается и наивысшей степенью приспособленности. Нам кажется, что между этими явлениями существует глубокая внутренняя связь. Когда приспособительная специализация одной из географических популяций предкового вида достигает высшего уровня — возникает новый вид, новая генетически изолированная и самостоятельно эволюционизирующая система.

Виды — это не просто резко дифференцированные внутривидовые формы, это этапы развития органического мира, и поэтому закономерности видообразования не могут быть сведены к закономерностям внутривидовой дифференциации. Процесс видообразования подготавливается предшествующей историей одной или нескольких популяций предкового вида. Противоположная точка зрения неминуемо приводит к активному антиисторизму в биологии и сальтационизму[1] во всех его проявлениях.

Отрицание качественных различий между видами и внутривидовыми формами искажает действительную картину развития живой природы. Безмерная заслуга Дарвина как раз и заключалась в том, что ключ к решению проблемы эволюции он видел в происхождении видов — элементарных единиц жизни. Виды — продукт развития живой материи, но вместе с тем виды — это предпосылка прогрессивной эволюции.

Однако есть еще одна причина, которая запрещает нам рассматривать процессы внутривидовой дифференциации и видообразования как принципиально тождественные. Внутривидовая специализация и видообразование основаны на разных путях приспособления животных к окружающим условиям. Видообразование — это особый тип приспособления к среде обитания. Именно поэтому успешный анализ этого вопроса возможен лишь с экологических позиций.

Изменение условий жизни животных отражается на их морфофизиологических особенностях. Эта связь установлена давно. В начале нашего века было показано, что интенсификация обмена веществ ведет к увеличению размеров сердца. Закономерности подобного характера выражены столь отчетливо, что в современной литературе они возводятся в ранг «законов эволюции», ограничивающих и направляющих эволюционный процесс. В исследованиях мы подошли к изучению этих законов со строгими количественными критериями. При этом выяснилось, что количественный подход к, казалось бы, ясной проблеме привел к совершенно неожиданным результатам. Было установлено, что условия, вызывающие

---

[1] Сальтационизм — учение, согласно которому новые группы животных возникают внезапно, скачками, не подготовленными предшествующим развитием.

интенсификацию обмена (в простейших случаях — увеличение двигательной активности), действительно приводят к соответствующим морфофункциональным сдвигам (увеличение размеров сердца и почек, повышение концентрации гемоглобина в крови и т. п.). Однако эти сдвиги резко выражены лишь в том случае, когда сравнивались различные внутривидовые формы. У специализированных видов морфофункциональные сдвиги часто вообще не обнаруживались или были выражены менее резко, чем у внутривидовых форм.

Если бы мы имели дело с единичными наблюдениями, то можно было приписать их случайности или недостаточно точному суждению об уровне энергетических затрат сравниваемых форм. Однако за 20-летний период исследований, проведенных в нашей лаборатории, в указанном направлении были изучены сотни видов животных всех классов наземных позвоночных в разнообразных условиях обитания (от тундры до пустыни и от приморских равнин до высокогорий) по комплексу различных показателей (относительный вес сердца, почек, мозга и печени, длина кишечника, гематологические показатели, содержание витаминов в тканях, интенсивность газообмена, активность клеточных ферментов, химизм жиров и др.). Мы не можем назвать буквально ни одного исключения из сформулированной выше закономерности: изменение образа и условий жизни животных вызывает значительно более резко выраженные морфофункциональные сдвиги в пределах вида, чем у разных видов. Стало ясным, что мы столкнулись с закономерностью, имеющей общее значение: приспособления специализированных видов и приспособления отдельных популяций широко распространенных видов идут принципиально различными путями. Громадное число фактов показывает, что специализированные формы поддерживают нормальное существование даже в экстремальных условиях среды за счет не морфофункциональных, а биохимических приспособлений.

Накопленный современной экологией материал констатирует, что специализированные виды обладают качественно более высокой приспособленностью к определенным условиям поддержания энергетического баланса, чем специализированные внутривидовые формы. Ви-

дообразование оказывается в большинстве случаев наиболее эффективным путем адаптации.

Здесь опять же полезно отметить, что этот вывод, к которому подвели нас экологические исследования, соответствует заключению, к которому приходит Ф. З. Меерсон на основании изучения вопросов молекулярной биологии. Он пишет: «Таким образом, развитие адаптационных изменений на уровне клеток порождает восходящее влияние, меняющее архитектуру адаптационного процесса в направлении максимальной экономии ресурсов организма»[1].

Вывод, к которому эколог пришел методом дедукции, на основе анализа различий между видами и специализированными внутривидовыми формами, подтвердился при исследовании тех же процессов, протекающих на уровне клеток.

Представление о двух основных путях приспособления животных к своеобразным условиям среды, которые условно можно назвать морфофункциональными и тканевыми[2], ставит перед нами вопрос, почему же именно второй путь, как правило, и инициирует, и завершает процесс видообразования, а даже очень существенные морфофизиологические различия далеко не всегда приводят к возникновению генетической, репродуктивной изоляции.

Вполне достоверного ответа на этот законный вопрос пока нельзя дать. Можно, однако, со значительной долей вероятности предположить, что тканевые (биохимические по своей природе) приспособления в большей степени связаны с изменениями в составе биологически активных белков, что требует существенного изменения в характере сбалансированности генофонда, реанжировки генов. Естественно поэтому, что генофонд, сбалансированный на основе, не приемлет старую анжировку

---

[1] Ф. З. Меерсон. Молекулярные механизмы приспособления к гипоксии. — «Природа», 1973, № 6.

[2] Вряд ли надо подчеркивать, что в чистом виде эти два пути преобразования популяции в природе никогда не наблюдаются: и у четко дифференцированных внутривидовых форм (зарождающихся видов?) нередко наблюдаются явные тканевые приспособления, и у видов тканевые адаптации могут сопровождаться известными функциональными сдвигами, направленными на решение одной и той же экологической задачи.

генов, воспринимает ее как чужую, а это ведет к нарушению нормального развития потомства со всеми сопутствующими явлениями (отбор на нескрещиваемость). Типичные же внутривидовые приспособления, как правило, связаны с изменениями в характере скорости роста организма и его отдельных частей, с изменениями размеров (результат изменений скорости роста), интенсивности жизненных физиологических функций и т. д.[1].

Естественно, что это предположение не решает вопроса, который требует тщательного экспериментального подтверждения. Несомненно, однако, что процесс видообразования нельзя рассматривать как простое продолжение процесса внутривидовой специализации и дифференциации. Новый вид характеризуется не высшей степенью развития тех особенностей, которые свойственны специализированной внутривидовой форме, а иным типом приспособления, иным типом специализации. Вот это утверждение доступно экспериментальной проверке уже на современном этапе наших знаний.

Если особенности вида — это всего лишь более развитые особенности специализированного подвида, то генетические различия между видами всегда должны быть больше, чем между подвидами. На первый взгляд кажется, что именно это и наблюдается в действительности: ведь только виды генетически несовместимы, а любые внутривидовые формы дают при скрещивании вполне плодовитое потомство. Но у нас нет уверенности, что «нескрещиваемость» является неоспоримым доказательством высшей степени генетических различий. Об этом говорит возможность отбора на генетическую изоляцию и существование *специальных* генетических механизмов, препятствующих нормальному скрещиванию близких форм. Поэтому законен вопрос, действительно ли всегда сумма генетических различий между подвидами меньше, чем между видами?

Несколько лет назад на этот вопрос просто невозможно было бы ответить. Но современная молекулярная генетика может справиться с этой задачей, она может оп-

---

[1] Подчеркнем еще раз: это не означает, что вид никогда не использует сходные с внутривидовой формой приспособления (мех лемминга теплее меха любой северной полевки). Видообразование знаменует собой смену генерального пути освоения новой среды.

ределить различия между двумя формами на уровне генома, на уровне молекулярной структуры молекул ДНК, в которых закодировано все наследственное богатство будущих животных, вся программа их развития. Мы обратились за помощью в лабораторию академика А. Н. Белозерского. Сравнивались геномы обыкновенной полевки, полевок экономок со Среднего Урала и с Ямала.

Были сопоставлены геноспектры двух подвидов и одного вида. Материалом для исследования послужила фиксированная этанолом печень животных. Был определен неуклеотидный состав, степень сблоченности пиримидиновых нуклеотидов и сопоставлены геноспектры изученных форм. Эти показатели отражают различия между ними на уровне генного материала. Оказалось, что по важнейшим показателям обыкновенная полевка и южная полевка — экономка различаются между собой меньше, чем любая из них, от северной экономки. Закодированные в молекулах ДНК морфофизиологические особенности арктической полевки — экономки потребовали больших изменений на уровне генома, чем генетическая зашифровка различий между видами.

А. С. Антонов в докторской диссертации (1973) так оценивает результаты этих работ: «Создается впечатление, что «необходимый и достаточный» критерий вида — репродуктивная изоляция (Майр, 1971), совершенно недостаточно скоррелирован с уровнем генотипического подобия сравниваемых таксонов ранга вида и подвида. Вполне возможно, что методы геносистематики уже сегодня могут быть использованы для изучения процессов микроэволюции».

Таким образом, генетические различия между подвидами оказались большими, чем между двумя видами. Это можно объяснить. Для того чтобы записать различия многих морфофизиологических и экологических особенностей между лесным и субарктическим подвидами полевки — экономки, необходимы более существенные изменения в структуре генома, чем для того, чтобы записать аналогичные различия между южной полевкой—экономкой и обыкновенной полевкой. Степень различия в структуре генома не соответствует масштабу эволюционных различий между сравниваемыми формами. Результаты опытов кажутся совершенно неожиданными.

Принципиально сходные результаты были получены в нашей лаборатории Л. А. Добринской при изучении трансплантационного иммунитета рыб. В соответствии с ожидаемым — чем генетически ближе друг к другу подопытные животные, тем быстрее реципиент отторгал от себя чешую, которая была пересажена от рыбы-донора. Но и в этих опытах не обошлось без неожиданностей: две популяции серебряного карася различались между собой больше, чем одна из них от золотого карася. Иммунологические различия (отражающие общегенетические различия) между формами одного вида оказались большими, чем между видами.

Разобраться в этой необычной ситуации помогает приобретающая популярность гипотеза о генетической цене различных признаков. Суть этой гипотезы, которая подробно изложена в изданной в Нью-Йорке и Лондоне (1967) книге под характерным названием «Прогресс в теоретической биологии», сводится к следующему.

Каждый признак, каждая особенность организма имеет генетическую цену, под которой следует понимать количество генетической информации, которая необходима для реализации данного признака в фенотипе. Эта гипотеза позволяет понять многие интересные явления в жизни животных. Почему, например, даже у таких типичных хищников, как тигр или лев, генетически закреплена лишь исходная реакция на добычу, а поведение на охоте генетически не закреплено в инстинктах и каждое молодое животное вынуждено обучаться ему заново? Почему рефлексы, связанные с охраной гнезд или половым поведением, вызываются знаком, лишь весьма приближенно напоминающим реальные стимулы (соперник, брачный партнер, родители т. п.)? Самец колюшки, например, впадает в состояние готовности к агрессии и обороне территории в ответ на любое красное пятно, весьма отдаленно напоминающее окраску возможного соперника. Подобная система реагирования чревата ошибками, но в целом оказывается выгодной, так как ее генетическое кодирование обходится дешевле, чем запись подробной генетической информации, которая зашифровывает оптимальное поведение.

Не отвлеклись ли мы от нашей темы? Какое отношение имеют эти интереснейшие генетические исследования для эволюционной экологии? Самое непосредственное.

Анализ показывает, что между генетической ценой определенного признака и его экологической ценностью, значением для приспособления популяции к новым условиям жизни, а следовательно, его ролью в микроэволюционном процессе нет строгого соответствия. С генетической точки зрения «признак» может быть не очень существенным и требует незначительного изменения записанной в геноме информации, но он коренным образом изменяет положение вида в биоценозе, его отношение к среде, вызывая тем самым дальнейшие преобразования. Так, генетическая цена изменений молекулярной структуры отдельных энзимов невысока, но экологические последствия этих изменений могут быть по понятным причинам, очень существенными. Поэтому событие крупного эволюционного масштаба — образование нового вида может быть вызвано менее значительными генетическими изменениями, чем процесс внутривидовой дифференциации: различия в геноме между двумя видами меньше, чем между внутривидовыми формами.

Мы не знаем, часто ли наблюдаются в природе подобные случаи или они представляют собой величайшую редкость. Но и в последнем случае они однозначно свидетельствуют о том, что вопрос: приведет ли неизбежный процесс дивергенции популяций к внутривидовой дифференциации или видообразованию — решается на экологическом уровне, ибо характер взаимоотношений между двумя формами (вид — подвид) определяется не суммой их генетических различий, а теми экологическими последствиями, к которым они приводят.

Тезис о двух путях приспособления животных к среде обитания (морфофизиологическом и тканевом) позволяет дать разумное объяснение весьма распространенному, но в рамках классического дарвинизма по существу парадоксального явления: различия между видами очень часто оказываются меньше различий между внутривидовыми формами. Известно, с какими трудностями сталкиваются не только студенты, но и опытные научные работники при определении многих (даже не очень близких) видов воробьиных птиц, ящериц, полевок, мух, комаров и других животных. Между тем, как правило, резко выраженные подвиды отличаются с первого взгляда. Если рассматривать процесс видообразования как непосредственное продолжение внутривидовой дифференциа-

ции, то самый молодой вид должен отстоять дальше от своего предка, чем самая резко выраженная внутривидовая форма. С нашей точки зрения, это противоречие вполне разрешимо. Диагностика близких форм строится почти исключительно на морфологической основе, а процесс видообразования связан с изменением группы тканевых признаков. В этой ситуации неизмеримо легче улавливать различия между подвидами, чем между близкими видами[1].

Экологический анализ проблемы вида позволяет с новой точки зрения подойти к решению еще одного интереснейшего явления, связанного с существованием видов-двойников. С давних времен науке известны случаи, когда две морфофизиологически близкие формы, различия между которыми явно меньше, чем между обычными видами и даже подвидами, ведут себя как виды, т. е. не скрещиваются. Примеры можно найти среди самых различных групп животных (млекопитающие, птицы, некоторые змеи и лягушки, наземные улитки, насекомые, нематоды и др.). О распространении видов-двойников в природе говорит, например, тот факт, что малярийный комар в действительности представляет собой группу из 8—9 морфологически неразличимых видов.

Виды-двойники привлекли к себе внимание многих исследователей, и сейчас едва ли найдется теоретическая работа, посвященная эволюционному учению, в которой так или иначе не рассматривались бы вопросы их происхождения. Тем не менее дальше гипотез дело не пошло.

Естественно, что двойники различить трудно, поэтому само их существование может быть обнаружено лишь специальными гибридологическими методами или в тех случаях, когда характер распространения двух близких форм ясно указывает на их генетическую несовместимость. Лишь в последнее время возникла новая возможность изучения проблемы видов-двойников. Метод кариологического анализа позволяет обнаружить четкую разницу в числе и морфологии хромосом у большого числа близких форм.

---

[1] Здесь мы не затрагиваем вопрос о том, что подвиды могут быть определены лишь в сериях, вид же в принципе может быть определен по любому индивиду.

Несмотря на бурное развитие кариосистематики, до сих пор нет четкого критерия, который позволил бы безошибочно установить, какова та минимальная степень кариологических различий, которая исключает возможность успешного скрещивания близких форм. Однако большей частью между формами, возводимыми в ранг видов-двойников, наблюдаются столь резкие различия в числе хромосом, что сомнение в их генетической изоляции даже не возникает. Например, один из наиболее хорошо изученных видов — обыкновенная полевка оказался сборным, состоящим из двух видов-двойников (Microtus arvalis и M. subarvalis). Продолжительные исследования в этом направлении показали, что в природе виды-двойники — более распространенное явление, чем это предполагалось ранее. Это заставляет с особым вниманием относиться к анализу их возможного происхождения.

Одна из гипотез сводится к следующему. Случайно или под влиянием условий существования определенной популяции в ней появляются животные с нетипичным кариотипом. Подобные животные не могут скрещиваться с нормальными особями и дают потомство лишь от подобных себе «нетипичных» животных. В результате размножения их потомков в недрах предковой популяции возникает морфофизиологически неразличимая группа животных, которая ведет себя как вид, т. е. она генетически изолирована. Никаких доказательств справедливости этой гипотезы нет, но полностью исключить возможность ее реализации нельзя. Однако ее развитие возможно лишь на основе экологического по своей сути представления о биологических преимуществах генетически разнородных популяций.

Хромосомный полиморфизм (наличие в популяции животных с разной кариологической характеристикой) — явление не очень редкое. Он поддерживается отбором, так как содействует повышению генетической разнородности популяции. Можно допустить, что в подобной ситуации кариологические различия между крайними вариантами достигнут такой степени, что единая популяция распадется на две группы, скрещивание между которыми приведет к появлению нежизнеспособного потомства — популяция распадается на два вида-двойника. Подобный ход событий теоретически мыслим, поэтому

вопрос безусловно заслуживает тщательного экспериментального исследования.

Тем не менее трудно допустить, что этот механизм образования двойников был единственным или основным. Против этого говорят различные группы фактов. Резкий хромосомный полиморфизм, который мог бы привести к распаду популяции на две генетически изолированные группы, — явление редкое (это и понятно, так как до того, как крайние варианты станут настолько многочисленными, что смогут поддерживать свою численность за счет размножения «в себе», они будут отсечены отбором). С другой стороны, согласно приведенной схеме, вид-двойник может возникнуть лишь в недрах исходной популяции, в то время как многие факты говорят о том, что виды-двойники возникают часто и в различных частях ареала вида. Двойники чаще наблюдаются в горах, где условия способствуют самостоятельному развитию даже соседних популяций. Наконец, все, что мы знаем о развитии природы, однозначно свидетельствует о том, что процесс эволюции как единый процесс развития органического мира совершается под направляющим влиянием среды, в процессе приспособления к ней. Трудно допустить, что важнейшее эволюционное событие — видообразование (хотя бы в его «двойниковой» форме) было целиком подвластно случаю.

Детальное изучение различий между популяциями по комплексу показателей (морфологии, кариологии, физиологии, биохимии и др.) подсказывает иной подход к решению этой проблемы. Работы Л. М. Сюзюмовой и некоторых других исследователей показали, что морфофизиологически тождественные популяции (в том числе и соседние) характеризуются четкими иммунологическими отличиями, нередко вполне сопоставимыми с различиями между хорошо дифференцированными подвидами. Здесь мы явно сталкиваемся с ситуацией, не учитываемой современным эволюционным учением. Ее анализ приводит нас к следующим заключениям.

Теория стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена говорит о том, что в специализированных популяциях отбор охраняет норму и работает в пользу стабилизации фенотипа. Мы имели возможность подтвердить теорию стабилизирующего отбора и показали, что в определенных условиях **фенотипическая однородность маскирует**

генотипическую разнородность. Несколько упрощая это сложное явление, можно сказать: когда условия жизни требуют, например, развития фенотипа животных, способных к быстрому бегу, то этот фенотип становится характерным для всей популяции, так как животные, не отвечающие этому требованию, погибнут. Но в фенотипически однородной группе особей отдельные животные будут отличаться разной степенью наследственной предрасположенности (воспользуемся этим не очень строгим, но понятным выражением) к быстрому бегу. Для одних животных быстрый бег — это реализация заложенной в его генотипе программы развития, для других — чтобы достичь тех же самых результатов потребуется включение компенсаторных реакций, требующих добавочных затрат энергии. Естественно, что в этих условиях отбор будет работать в пользу особей, реализующих оптимальный фенотип с пониженными затратами энергии, что с неизбежностью приведет к перестройке генофонда популяции при сохранении ее фенооблика («принцип оптимального фенотипа», Шварц, 1968).

Представим себе, что должно (именно должно, а не может) произойти, если две, хотя бы частично изолированные, популяции развиваются в одинаковых условиях. Очевидно, что отбор будет работать в пользу сохранения идентичного фенотипа; сходство между сестринскими популяциями сохранится и сохранится не случайно, а под контролем отбора. Вместе с тем в обеих популяциях будут происходить процессы, направленные на генетическую стабилизацию оптимального фенотипа. Но самостоятельные популяции не могут обладать вполне идентичным генотипом (об этом мы подробно говорили при анализе принципа основателя). Эти различия обязательно будут увеличиваться, так как в каждой популяции будут происходить процессы мутирования и возникающие мутации должны вписаться в популяционный генофонд, не нарушая при этом фенооблик популяции, соответствие которого среде уже проверено отбором. Генетические различия между фенотипически неразличимыми популяциями будут нарастать, и рано или поздно наступит момент, когда генетические различия между популяциями будут столь значительными, что их нормальное скрещивание станет невозможным: две морфофизиологически

неразличимые популяции приобретут свойства *видов* — возникнут виды-двойники.

Таким образом, виды-двойники появляются не случайно, а в результате *приспособительного развития* популяции под влиянием стабилизирующего отбора. Экологический анализ одного из сложнейших вопросов систематики и эволюционного учения позволяет понять движущие силы конкретного хода эволюционного процесса в разных природных ситуациях. Сопоставление выводов, к которым приводит нас анализ видов-двойников, с результатами непосредственного изучения геномов близких форм позволяет конкретизировать это заключение. Приобретают ли две дивергирующие формы свойства самостоятельных видов или остаются в системе единого вида, это определяется не степенью (количеством) морфофизиологических или генетических различий, а теми экологическими последствиями, к которым эти различия приводят. Ясно, что и центральное событие эволюционного процесса — видообразование — подчиняется экологическим закономерностям.

Мы уже отмечали, что развитие эволюционной теории представляет не только теоретический, но и практический интерес. Попытаемся развернуть этот тезис.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ВОПРОСЫ ПРАКТИКИ

Практическое применение выводов эволюционного учения многообразно. Диалектико-материалистическое представление о характере процессов, протекающих в живой природе, определяет стратегию любых мероприятий в области охраны природной среды, защиты растений, практической генетики и селекции, промыслового дела. Однако уже сейчас настало время для более конкретного анализа значения отдельных положений эволюционной теории для практики. Коснемся некоторых направлений этой работы.

Первое из них — конкретизация выводов эволюционной экологии применительно к задачам селекции домашних животных. Сделать это необходимо, так как эволюционное учение развивалось в значительной степени на

основе обобщения опыта сельскохозяйственной практики, но селекционная работа еще недостаточно использует достижения эволюционной теории.

Генетическая разнородность любой популяции животных (в том числе возникшей в результате размножения немногих животных-основателей) затрагивает все их признаки и свойства — от этологических и морфофункциональных до биохимической специфики субклеточных реакций, и отбор с одинаковой эффективностью работает на любом уровне интеграции организма. Выбор пути, по которому пойдет процесс приспособления организмов к новым условиям, определяется стратегией отбора. Поэтому сравнительное исследование изменений, возникающих у животных в процессе доместикации и породообразования, с изменениями у диких животных, происходящими в процессе микроэволюции, позволяет с новых позиций подойти к теории искусственного отбора.

Прежде всего, что такое домашнее животное? Это специализированная внутривидовая форма, причем ее узкая специализация в существенной степени сопровождается общей деспециализацией и повышением пластичности, что имеет важное значение для селекционной работы.

Основные проявления доместикационного процесса: резкая морфофизиологическая дифференциация (достигающая видового или родового ранга); сходное направление морфофизиологических изменений у одомашненных животных из различных отрядов и даже классов, не связанное непосредственно с направлением отбора; быстрая мобилизация потенциальной (скрытой) изменчивости; общее повышение изменчивости, не совпадающее с характером изменчивости родственных диких форм, и, наконец, повышение мутабильности. Межпородная гибридизация увеличивает скорость доместикационных изменений, хотя не является необходимым условием их возникновения.

Чем же отличается эволюция домашних животных, продиктованная искусственным отбором, от эволюции диких животных, обусловленной естественным отбором? Эволюционный процесс у тех и других подчиняется принципиально сходным, но не тождественным закономерностям. Так, любые специальные приспособительные реакции диких животных подхватываются отбором лишь

в том случае, если они ни в малейшей степени не ведут к снижению воспроизводства селекционируемых генотипов, не снижают жизнеспособности (в широком понимании этого слова) и приспособляемости животных, не нарушают установившегося баланса генотипов, слагающих популяцию особей. В условиях жесткого естественного отбора никакое совершенство специальных приспособлений не может компенсировать снижения числа потомков, доживающих до половой зрелости.

В противоположность этому в условиях одомашнивания незначительное (а иногда и существенное) снижение жизнеспособности может быть компенсировано хозяйственной ценностью животных (аналог специальных приспособлений диких форм).

Специальные эксперименты показали, однако, что в идентичных условиях среды фенотипическая реализация разных генотипов требует различных затрат энергии. Животные, генетические особенности которых в наибольшей степени соответствуют условиям развития, затрачивают на реализацию оптимального фенотипа наименьшее количество энергии. В итоге такие животные оказываются более приспособленными к возможным колебаниям внешних условий и накоплению энергетических резервов.

Естественный отбор работает в пользу животных, способных быстро и эффективно морфофизиологически приспособиться к конкретным условиям. Поэтому явное преимущество получают особи, решающие эту задачу с наименьшими затратами энергии: фенотип, реализация которого в конкретных условиях существования возможна без резко выраженных компенсаторных морфогенетических и физиологических реакций, есть основание считать оптимальным.

Суть описываемого явления в упрощенном виде может быть пояснена примером с домашними животными.

Путем соответствующего воспитания из жеребенка любой породы можно вырастить животное, в известной степени отвечающее требованиям, которые предъявляются к лошади так называемого тяжелоупряжного типа. Но для жеребенка с наследственностью тяжеловоза это будет реализация оптимального фенотипа, а для жеребят иных пород реализация «фенотипа тяжеловоза» потребует включения сложного комплекса компенсаторных

физиологических реакций. Животные разных пород могут достичь одного и того же фенотипического эффекта лишь за счет разной затраты энергии.

Наш пример может показаться недопустимым упрощением наблюдаемых в природе и сельскохозяйственной практике явлений. В действительности же он довольно точно отражает реальность. Понижение температуры (по сравнению со средней многолетней) вынуждает всех животных данной популяции (вне зависимости от их генетических особенностей) формировать фенотипы, соответствующие сложившейся природной обстановке. В подобной ситуации, как мы видим, побеждают генотипы, способные решить возникшую экологическую задачу с меньшими тратами энергии.

Наблюдения показали, что экономия энергии (при сохранении нормального образа жизни) создает для животных исключительные селекционные преимущества. Этот вопрос настолько хорошо исследован, что его обсуждение излишне. «Принцип оптимального фенотипа» делает очевидным, что оценка эффективности отбора должна проводиться не только на функциональной, но и на энергетической основе. Как показывает эколого-генетический анализ путей преобразования популяций в разных условиях, такая система, повышая эффективность отбора, одновременно способствует формированию животных, решающих определенную эколого-физиологическую задачу с наименьшими затратами энергии.

Изучение конкретных процессов преобразования популяций животных в ходе их приспособления к изменяющимся условиям существования привел нас к заключению о двух путях адаптации к изменению условий поддержания энергетического баланса. Первый — это морфофизиологическая интенсификация, т. е. интенсификация тех органов и функций организма, от работы которых в первую очередь зависит нормальная жизнедеятельность организмов в новой среде или — для домашних животных — выполнение задач, поставленных селекционером (увеличение размеров сердца и легких у животных, приспособленных к быстрому бегу, увеличение длины кишечника при питании кормами низкой калорийности, повышение концентрации гемоглобина при обитании в горах, общее повышение уровня метаболизма в холодном климате и т. п.).

Этот путь приспособления физиологически весьма действен: формирование животных с новыми, наследственно закрепленными особенностями происходит быстро (в эволюционном масштабе времени). Однако освоение новой среды на этом пути энергетически невыгодно, так как увеличение размеров органа или интенсификация его функции требуют увеличения энергетических затрат. Поэтому, когда приспособление животных к новым условиям жизни (на морфофункциональной основе) завершается, начинает набирать силу отбор, при котором уровень приспособления животных определяется не только по физиологической, но и по энергетической системе оценок.

Происходит отбор особей, способных поддерживать энергетический баланс без резко выраженной гиперфункции физиологических систем. В результате происходит замещение энергетически невыгодных морфофункциональных приспособлений биохимическими, тканевыми, которые могут иметь как самый общий характер (например, степень лабильности белков), так и специальный, явно связанный со специфическими условиями существования животных (повышенная стойкость тканей к дегидратации у пустынных форм, снижение запроса тканей к кислороду у горных животных и т. п.).

Насколько существенными могут быть тканевые приспособления специализированных видов показывает исследование туркменского зоолога М. А. Амановой. В своей диссертации, посвященной водному обмену птиц в пустыне, она показала, что в противоположность большинству птиц пустынный воробей способен поддерживать нормальный образ жизни при значительном снижении содержания воды в тканях головного мозга.

К выводам, принципиально совпадающим с теми, к которым мы пришли около 20 лет назад на основе изучения морфофизиологических особенностей разных видов млекопитающих и птиц (Шварц, 1954), пришел и Ф. З. Меерсон при исследовании молекулярных механизмов приспособления к гипоксии, понижению температуры и повышению физических нагрузок. Он пишет: «Работы последнего десятилетия позволили прийти к заключению, что приспособление к гипоксии идет за счет двух основных факторов. Во-первых, за счет увеличения мощности и эффективности функционирования си-

стем транспорта кислорода, т. е. систем внешнего дыхания, кровообращения и крови. Во-вторых, за счет увеличения мощности системы утилизации кислорода и ресинтеза АТФ в клетках»[1]. Далее автор показывает, что важнейшим фактором приспособления к недостатку кислорода, низким температурам или большим физическим нагрузкам является активация образования митохондрий.

В конечном счете второй путь освоения новых условий жизни оказывается более эффективным. Он характерен главным образом для специализированных *видов* животных.

В настоящее время искусственный отбор работает преимущественно на морфофункциональной основе. Это ускоряет процессы морфофизиологической дифференциации и специализации отдельных пород, но не обеспечивает совершенствования приспособительных реакций животных. Теория подсказывает путь к разрешению этого противоречия.

Весь накопленный современной экологией материал показывает, что специализированные виды обладают качественно более высокой приспособленностью к определенным условиям поддержания энергетического баланса, чем наиболее специализированные внутривидовые формы. Видообразование оказывается в громадном большинстве случаев наиболее эффективным путем адаптации. Однако любое повышение продуктивности домашних животных означает изменение условий поддержания энергетического баланса независимо от того, заключается ли повышение продуктивности в повышении молочной или мясной продукции или в повышении выносливости к суровому климату или тяжелой работе. Отсюда следует, что возможность выведения новых видов домашних животных (не одомашнивание новых диких видов, а создание специализированного вида с заданными свойствами) означало бы принципиальный прогресс животноводства.

Согласно развиваемой нами гипотезе, формирование новых видов должно основываться на новом типе селекции — селекции, в которой результаты повышения про-

---

[1] Ф. З. Меерсон. Молекулярные механизмы приспособления к гипоксии. — «Природа», 1973, № 6.

дуктивности сопоставляются с механизмами, их определяющими. Конкретно это значит, что отбору подлежат не самые продуктивные животные, а те, повышение продуктивности которых не сопровождается существенными морфофизиологическими сдвигами. Предлагаемый принцип отбора настолько прост, а его результаты могут быть столь значительными, что нам представляется целесообразным испытать его на практике.

Необходимо добавить, что современные средства повышения изменчивости организмов (физические и химические мутагены) обеспечивают создание в рекордно короткие сроки новых форм (в особенности растений и микроорганизмов) высокой продуктивности. Однако возникновение мутантов, обладающих полезными свойствами, — это лишь предпосылки к формированию новых сортов культурных растений или пород домашних животных, которые реализуются в процессе селекции. Именно поэтому разработка оптимальной методики искусственного отбора приобретает в настоящее время особую актуальность. Естественно, что это не исключает необходимости поисков принципиально новых путей вовлечения видов животных и растений в культуру.

При разработке методов управления эволюцией природных популяций необходимо ясно представлять принципиальные различия между микроэволюционным процессом и обратимым, приспособительным преобразованием популяционной структуры.

Учение о динамике численности животных положено в основу всех мероприятий по борьбе с вредителями и использованию запасов полезных видов. Сейчас даже трудно представить себе, что может быть иначе. В самом деле, когда численность вида минимальна, популяция переживает тяжелый период и мобилизует свои резервы для восстановления оптимальной плотности и структуры; только очень плохой хозяин может дать команду производить отстрел или отлов животных, находящихся в таком состоянии. Ведь это угрожает полным вымиранием вида. Аналогичный подход к делу должен быть и при борьбе с вредителями. Когда популяции полевок или мышей многочисленны и они заселяют все доступные им места, то борьба с ними бесперспективна. В этой ситуации максимум, чего можно достичь — это путем затраты громадных средств и сил чуть-чуть ограничить их

вредоносную деятельность. Борьбу с вредителем надо вести тогда, когда численность его не высока, животные встречаются лишь в немногих местах, где переживают неблагоприятный период. Истребляя животных в подобных местах концентраций, можно надеяться полностью подорвать численность вредного вида. Следует не бороться с массовым размножением вредителей, а не допускать его.

Несмотря на кажущуюся очевидность подобной постановки дела, ученым—теоретикам и практикам потребовалось много времени, чтобы превратить ее в закон культурного природопользования. Лишь тогда, когда многие ценнейшие виды животных в результате неумеренного и неконтролируемого промысла исчезли с лица Земли или были поставлены на грань вымирания, стало ясным, что без службы учета численности разумно использовать биологические природные ресурсы нельзя. Сейчас мы переживаем следующий этап в развитии теории природопользования: создание службы качества популяции для эффективной борьбы с вредными формами и рациональное использование запасов промысловых видов.

Экологическая структура популяции определяет ее жизнеспособность и вероятную судьбу на ближайший период. Если численность животных высока, но в популяции преобладают животные старших возрастных групп и большинство самок не принимает участия в размножении, то не трудно предсказать, что в ближайшем будущем следует ожидать резкого снижения численности вида. Этот пример — простейший. Но современная экология имеет возможность давать и более интересные прогнозы. Если, например, возрастная структура популяции нормальна (типична для вида в данных условиях), но у старших животных наблюдаются резкое снижение веса печени (истощение резервов гликогена) и существенное увеличение надпочечников (реакция напряжения), то можно утверждать, что в ближайшее время следует ожидать омоложения популяции и соответственно с этим планировать ее эксплуатацию. Служба качества популяции, наряду со службой учета численности и контролем за состоянием окружающей среды, обеспечивает создание экологически оптимальной системы природопользования, создания такой системы использования природных ресурсов, которая не только не ведет к сокра-

щению их запасов, но и может содействовать подъему общей продуктивности популяций полезных видов и снижению потенциала воспроизводства вредных форм. Пути к решению этой задачи подсказывает эволюционная экология.

Мы знаем, что любая популяция генетически разнородна, законы, которые управляют этой разнородностью, изучены на простейших, легко учитываемых признаках. Но популяция разнородна по любым признакам. Исследования показали, что в популяции любого вида, например грызунов, есть животные, способные использовать сочетание благоприятных условий для исключительно быстрого размножения, и есть животные, размножающиеся медленно, но способные размножаться в самых неблагоприятных условиях; есть животные, обладающие повышенной выживаемостью на ранних стадиях развития, и есть животные, сохраняющие высокую жизнеспособность до глубокой старости...

Перечень различий между животными одной популяции можно было бы продолжать до бесконечности, так как свойства животных бесконечно разнообразны. Это разнообразие и страхует популяции от вымирания при изменении внешних условий. Однако человек заинтересован в популяциях, отличающихся вполне определенной генетической структурой. Управляет генетической структурой популяции естественный отбор. Но вести отбор в природе практически абсолютно невозможно. Не может ведь охотник отстреливать, например, белок, отличающихся пониженной плодовитостью, с тем чтобы оставить на племя более плодовитых, не может ведь рыбак отлавливать медленно растущих рыб, чтобы создать расу, отличающуюся повышенной скоростью роста, как не может работник истребительного отряда добивать в ручную отдельных насекомых, оказавшихся не восприимчивыми к яду. Все эти мероприятия относительно легко осуществить на животных или растениях в культуре, но их проведение в природе кажется совершенно невероятным. Между тем, как это уже отмечалось нами выше, методы управления качественным составом популяций в природе должны быть разработаны. В противном случае не только борьба с вредителями сельского или лесного хозяйства, но и борьба с патогенными микроорганизмами — возбудителями опасных и особо опасных ин-

фекций грозит превратиться в бесплодную трату сил и средств. И мы вынуждены будем примириться с постепенным снижением ценности популяций наиболее важных видов промысловых животных.

Эволюционная экология подсказывает путь решения вопроса. Мы не можем отбирать определенных животных, отличающихся повышенной плодовитостью, холодостойкостью, крупными размерами тела, замедленной скоростью роста и т. п. Но мы можем создать популяцию такой экологической структуры, которая будет способствовать неуклонному изменению генетического состава популяции в нужном нам направлении. Естественно, что для разных видов и в разной географической среде конкретная система воздействия на популяцию будет различной. Да и конкретные рекомендации не входят в задачу этой брошюры. Поэтому ограничимся принципиальной стороной дела.

Если зависимость между экологической структурой популяции и ее генетическим составом установлена, то, поддерживая определенные внутрипопуляционные группировки животных, мы изменяем ее генетический состав в нужном направлении. Приведем несколько примеров, помня при этом, что они иллюстрируют принципиальные возможности метода, а не являются конкретными рекомендациями по их практическому применению.

Допустим, что охотовед стремится увеличить в подопечной ему популяции белок долю чернохвосток. Наблюдения показали, что относительное число белок подобной окраски максимально среди молодых животных в период нарастания численности вида. Отсюда следует, что систему промысла необходимо перестроить таким образом, чтобы отливливались и отстреливались преимущественно белки старших возрастов. На племя будут оставаться младшие белки, что автоматически сдвинет среднюю норму изменчивости популяции в сторону чернохвосток. Так как попадаемость животных разного возраста в ловушки разных типов не идентична и в разные периоды промысла отстреливаются белки разных возрастов (промысел всегда избирателен!), то технические затруднения в проведении направленного отбора в природе могут быть преодолены. Повторяя эту же операцию несколько раз, можно в течение смены немногих поколений существено изменить генетический состав популя-

ции. Подобная система отбора не сопряжена с каким-либо риском, ибо существенного снижения объема заготовок при этом не произойдет. Но не исключен вариант, когда отбор в природе может быть сопряжен с известным риском снизить объем заготовок на определенный период. В этом случае проведению работы в производственных масштабах должен предшествовать эксперимент в природе.

Направленное изменение генетического состава популяций животных приобретает очень большое значение при работе по снижению численности вредных форм. Частично этого вопроса мы уже касались, но он заслуживает того, чтобы вернуться к нему еще раз.

Уничтожение вредных форм нужно строить таким образом, чтобы, временно снижая их численность, не увеличивать потенциал их воспроизводства. Если истребление животных ведется без учета численности популяции и разные группы животных истребляются пропорционально их численности, то это нередко приводит к отбору на плодовитость и содействует будущей вспышке численности вредителя. Если борьба с вредным видом проводится таким образом, что пространственно единая группировка популяций разбивается на множество изолированных очажков воспроизводства вида, которые в период пика численности воссоединяются, то это с неизбежностью закона приводит к обогащению наследственности новой популяции, повышает ее способность к приспособлению к измененной человеком среде, способствует созданию ядостойких форм.

Эти примеры показывают, что основные положения эволюционной экологии, позволяющие избегать ошибок при уничтожении вредителей, имеют серьезное практическое значение, которое необходимо учитывать уже в настоящее время. Можно надеяться, что эволюционная экология позволит изменить сам принцип борьбы с вредными формами.

Мы отлично понимаем, что, для того чтобы выводы эволюционной экологии были доведены до конкретных практических разработок, потребуется большая работа и теоретиков, и практиков. Но открывающиеся перспективы столь заманчивы, что любые усилия в этом направлении кажутся оправданными.

* * *

Мы рассмотрели некоторые узловые вопросы эволюционной теории и убедились в том, что экологический подход к анализу явлений и процессов, определяющих развитие живого мира, весьма плодотворен. Он создает предпосылки для разработки теории управления ходом эволюции. Открывающиеся перспективы грандиозны.

Человек изменяет и не может не изменять природу, окружающий его мир. При этом неизбежно меняется и состав флоры и фауны обширных территорий и акваторий. Мы заинтересованы в том, чтобы измененная человеческой деятельностью природа была не хуже, а лучше той, которая возникла в процессе естественного развития. Первый шаг к решению этой проблемы — разработка методов направленного изменения хода начальних стадий эволюции. Именно этой проблеме и посвящена настоящая брошюра. В масштабе открывающихся перед экологами-эволюционистами перспектив эта задача кажется весьма скромной, но ведь и тысячекилометровый путь начинается с первого шага.

Рекомендуемая литература

Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат, 1966.

Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.

Наумов Н. П. Экология животных. М., «Высшая школа», 1963.

Северцев С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.

Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. — Труды Института биологии Уральского филиала АН СССР, вып. 11. Свердловск, 1959.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, Изд-во АН СССР, 1969.

Шварц С. С. Единство жизни. Свердловск, Средне-Уральское книжное издательство, 1972.

Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М., «Просвещение», 1970.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., «Наука», 1968.

Экспериментальные исследования проблемы вида (сборник). — Труды Института экологии растений и животных Уральского научного центра, вып. 86. Свердловск, 1973.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., «Наука», 1966.

Яблоков А. В. Актуальные проблемы эволюционной теории. М., «Знание», 1966.

10 коп. Индекс 70071