

НОВОЕ
В ЖИЗНИ, НАУКЕ,
ТЕХНИКЕ

ЗНАНИЕ



СЕРИЯ
БИОЛОГИЯ

11/1974

Н. В. Тимофеев-Ресовский
А. В. Яблоков

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ,
профессор, доктор биологических наук

А. В. ЯБЛОКОВ,
доктор биологических наук

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Элементарные явления,
материал и факторы
эволюционного процесса

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ЗНАНИЕ»

МОСКВА 1974

57.022

Т 41

Тимофеев-Ресовский Н. В. и Яблоков А. В.

Т—41 Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. М., «Знание», 1974.

64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Серия «Биология», 11. Издается ежемесячно с 1967 г.)

Изучение эволюции вида, а также событий, происходящих на уровне до возникновения нового вида и доступных точному моделированию и экспериментам, позволило оформить теорию микроэволюции. В условиях быстрого изменения биосферы встал вопрос об управлении эволюцией видов: ограничении массовых размножений одних и нежелательном изменении свойств других.

Авторы рассказывают о новых подходах к изучению протекающего микроэволюционного процесса в природе, о связи современных исследований с пионерскими работами выдающихся генетиков начала нашего века.

21001

57.022

ВВЕДЕНИЕ

Эволюционная теория представляет собой наиболее фундаментальное обобщение в науке о жизни. Эта теория, основы которой были заложены Ч. Дарвином, постоянно совершенствуется и развивается. Ее развитие связано как с новыми успехами отдельных биологических дисциплин — генетики, биогеоценологии, молекулярной биологии и других, так и с необходимостью отвечать на все новые, ранее не возникавшие задачи в практической деятельности человека. В основном эти практические задачи связаны с осознанием последствий вмешательства человечества в процессы, протекающие в биосфере, а также с организацией рационального использования производительных сил Земли. Огромный вклад в классическую теорию эволюции был сделан в XX веке так называемым учением о микроэволюции.

Микроэволюция — это эволюционные события, происходящие внутри вида. Любой процесс эволюции начинается внутри вида: там действуют все эволюционные силы, именно там работают механизмы, ведущие к возникновению новых видов. В ряде изданий последних лет, в том числе и во многих брошюрах издательства «Знание», уже шла речь о тех или иных новых аспектах исследования процесса эволюции разного масштаба — от эволюции на уровне молекулярном до эволюции всей биосферы в целом (см. список литературы). Наша цель — рассмотреть некоторые важнейшие генетические процессы, протекающие внутри вида,

и представить целостную картину начальных этапов эволюционного процесса вплоть до видообразования. Эти процессы называют микроэволюционными в отличие от эволюционных событий более крупного масштаба (макроэволюционных), протекающих на больших пространствах, в течение значительных геологически отрезков времени и касающихся в основном высших таксономических категорий. Следует сразу же подчеркнуть, что все макроэволюционные процессы основаны на процессах микроэволюционных, то есть внутривидовых изменениях.

Принцип естественного отбора, выдвинутый Дарвином, составляет центральное звено всего эволюционного учения. Во времена Дарвина еще не были известны основные закономерности наследования отдельных признаков и свойств; господствовало представление о промежуточном наследовании, при котором редкие наследственные признаки неизбежно должны были бы раствориться в массе скрещивающихся особей. Это обстоятельство, как справедливо отметил инженер Ф. Дженкин, должно было сильно тормозить действие отбора. Практически это было единственное серьезное возражение против теории естественного отбора. Лишь в начале XX века с развитием современной генетики была установлена дискретность элементарных наследственных единиц (генов), не позволяющая отдельным наследственным признакам «растворяться» при скрещиваниях; они лишь «расщепляются» в потомстве по менделевским правилам.

Быстро развившаяся экспериментальная и теоретическая генетика выяснила в общих чертах механизмы наследственности и наследственной изменчивости. Казалось бы, эволюционисты-дарвинисты должны были с большим интересом следить за развитием генетики. К сожалению, этого не произошло. Наоборот, возникло отчуждение между классическими эволюционистами и генетиками, что, естественно, затруднило внедрение в эволюционное учение достижений генетики в области понимания механизмов наследственности и изменчивости (хотя совершенно ясно, что эти механизмы должны лежать в основе всякого эволюционного процесса).

Объединение генетики и дарвинизма было методологически неизбежно. Классические методы изучения

эволюции были чисто феноменологическими¹. Благодаря этим методам к началу XX века были сделаны прекрасные описания главнейших этапов и явлений микроэволюции, однако они не позволяли глубоко исследовать вопрос о действительных механизмах эволюционного процесса и о путях формирования эволюционных явлений.

Одним из первых понял важность объединения данных генетики и дарвинизма С. С. Четвериков, опубликовавший ставшую теперь классической работу «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926). В течение нескольких последующих лет исследователями школы С. С. Четверикова, с одной стороны, и Р. Фишера, Дж. Холдейна и С. Райта—с другой, были выяснены многие существенные связи эволюционной теории и генетики. С этого времени и возникает современная эволюционная теория, для которой характерно тесное сочетание принципа естественного отбора с экспериментальным и теоретическим анализом генетических явлений, протекающих в популяциях. В 30-е годы в работах Ф. Добржанского, С. Райта, В. Райнига, Н. В. Тимофеева-Ресовского, Дж. Хаксли, Дж. Холдейна, Д. Д. Ромашова и Н. П. Дубинина, А. А. Малиновского и др. выкристаллизовывается понятие микроэволюционных процессов, лежащих в основе любого эволюционного явления.

Формулировка концепций микроэволюции связана не только с дальнейшей детализацией уже известных общих эволюционных принципов, как это иногда ошибочно считают. Строгий и достаточно точный анализ в любой области знаний возможен лишь в том случае, когда в анализируемом материале выявлены **элементарные единицы** и происходящие с этими структурами **элементарные события**. Теория микроэволюции и описывает такие элементарные единицы и события, а также связи между ними, показывает действующие элементарные эволюционные факторы. Все это позволяет подчеркивать методологическое значение микроэволюционного подхода к изучению того грандиозного процесса развития живого на нашей планете, которое называется эволюцией.

¹ Феноменологические — описательные.

Для познания механизмов эволюции необходимо выяснить, **какого** рода элементарные явления лежат в основе эволюционного процесса, другими словами, необходимо установить, **какое** явление составляет обязательную предпосылку для протекания эволюционного процесса. Однако прежде чем описывать элементарное эволюционное явление, нам придется кратко охарактеризовать понятие «вид». До распространения в биологии эволюционной теории не возникало каких-либо принципиальных вопросов в связи с применением линнеевского понятия «вид» как основной категории в систематике. Позднее стала ясной огромная роль вида и как важнейшего этапа эволюции. Это особое положение вида обусловлено тем, что в природе практически отсутствует скрещиваемость между разными видами, а поэтому невозможна и нивелировка достигаемых в процессе эволюции каждым видом различий. То обстоятельство, что на нашей планете жизнь представлена многообразными формами, а не некоей однородной живой массой, покрывающей всю планету в одном из фантастических романов Ст. Лема, связано помимо прочего и с возникновением биологической изоляции между разными, даже очень близкими, видами.

В самой общей форме вид можно определить как *группу особей, обладающих общими морфофизиологическими свойствами, занимающих определенное пространство (ареал), способных к скрещиванию друг с другом и биологически (репродуктивно) изолированных от других таких же групп особей в природе.* Можно сказать, что полная изоляция в природных условиях является важнейшим признаком вида; эта изоляция обуславливает независимость эволюционной судьбы каждого вида. Практически же виды могут отличаться друг от друга либо морфологическими в широком смысле (т. е. любыми, вплоть до самых тончайших, особенностями строения, например, различиями в хромосомном аппарате или структуре макромолекул) и физиологическими (т. е. любыми функциональными) признаками, либо географическим распространением; обычно же виды в природе отличаются друг от друга в той или иной степени всеми этими характеристиками вместе.

Мы не касаемся здесь интересных вопросов о крите-

риях вида для агамных, облигатнопартеногенетических¹ и самооплодотворяющихся форм, а также критериев вида в палеонтологии. Нужно лишь подчеркнуть, что к таким формам обычное определение вида неприменимо (хотя оно вполне применимо для подавляющего большинства существующих организмов).

Однако и в этих исключительных случаях существуют некоторые подходы и методы, позволяющие говорить об объективных критериях выделения разных видов².

После такого самого краткого введения в основные проблемы микроэволюции мы можем подробнее рассмотреть основные разделы этого учения. При этом сначала рассмотрим характеристику понятия «элементарная эволюционная единица — популяция», затем опишем элементарное эволюционное явление, выделим элементарный эволюционный материал и отдельные элементарные эволюционные факторы. Все это вместе взятое дает возможность далее показать действие пусковых механизмов эволюционного процесса. Изложение основ учения о микроэволюции завершается рассмотрением возможных перспективных с теоретической и практической точек зрения направлений исследований в этой области.

ПОПУЛЯЦИЯ КАК ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЭВОЛЮЦИОННАЯ СТРУКТУРА

Рассмотрим распределение особей в пределах вида. Оказывается, индивиды любого вида никогда не распределяются равномерно внутри ареала вида. Разно-

¹ Агамные виды — виды низших животных и растений, размножающиеся без оплодотворения, путем деления или почкования; облигатнопартеногенетические виды развиваются только из неоплодотворенного яйца (например, некоторые членистоногие).

² Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969; К. М. Завадский. Вид и видообразование. Л., «Наука», 1968.

образии условий среды определяет то, что в пределах видовых ареалов колонии кротов (*Talpa europaea*), например, встречаются лишь на отдельных луговинах и опушках леса, а заросли крапивы (*Urtica urens*) концентрируются по оврагам, канавам, малинникам и другим подходящим местобитаниям, то есть происходит «островное» или «кружевное» распределение групп особей. Часто пространство, густо населенное особями данного вида, «сгущение» сменяется пространством, где плотность населения значительно ниже (например, распределение берез в средней европейской части страны то в виде чистых березников, то в виде редких вкрапленных в смешанные леса).

Как правило, такие центры плотности видового населения сохраняются на протяжении жизни многих поколений особей, и именно внутри них, — по преимуществу, происходит эффективное перекрестное оплодотворение. Другими словами, в этих центрах видового населения осуществляется та или иная степень панмиксии¹. Эти группы особей называются популяциями. *Популяция — это достаточно многочисленная совокупность особей определенного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень случайного свободного скрещивания (панмиксии) и нет заметных изоляционных барьеров. Она отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью, тех или иных форм изоляции.*

Для понимания основных механизмов эволюционного процесса исключительно важно точное, непротиворечивое и достаточно полное определение популяции, поэтому рассмотрим приведенное выше определение более подробно.

Иногда в природе можно наблюдать довольно многочисленные группы особей какого-либо вида, вполне изолированные, но не долговечные. Например, временные очаги образуют в северо-западной Европе вылетающие иногда за тысячи километров от своего центральноазиатского пустынно-полупустынного ареала стай-

¹ Панмиксия — свободное скрещивание индивидов.

ки саджи или копытки (*Syrhaptes paradoxus*). Гнездящиеся особи встречаются в течение одного-двух поколений и бесследно исчезают на десятилетия, до следующей большой волны миграций. Нестойкие концентрации особей вне очагов их постоянного размножения известны для саранчи (*Schistocerca gregaria*) и для многих других видов (рис. 1). Такие временные концентрации особей, конечно, не могут быть названы популяциями.

Очень важным критерием является степень панмиксии, которая внутри популяции должна быть обязательно выше, чем между соседними популяциями. При этом ясно, что у разных видов степень панмиксии в популя-

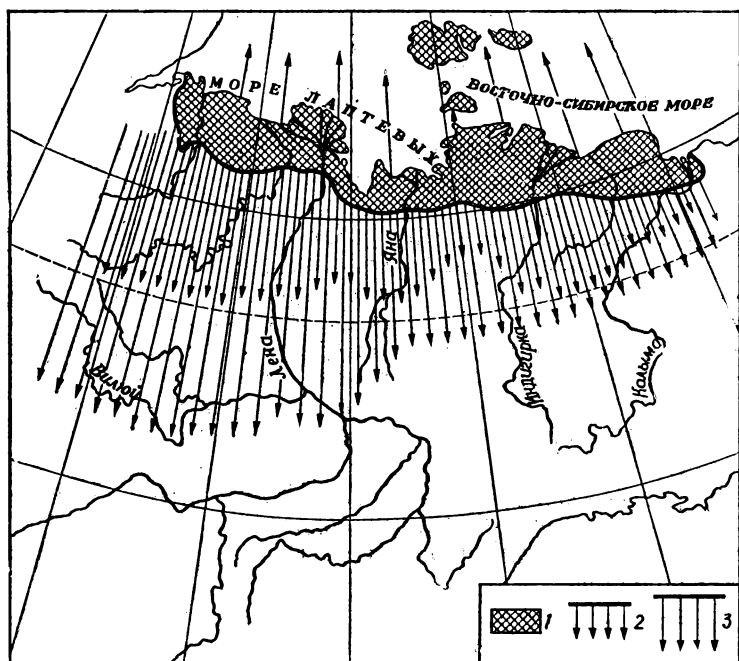


Рис. 1. Пример образования недолговечных концентраций особей на границах ареала вида. Распространение песца (*Alorex lagopus*) в Якутии: 1 — район постоянного обитания; 2 — районы постоянных периодических миграций; 3 — районы очень редких заходов (Тавровский, 1971).

циях может значительно колебаться. Причины таких колебаний могут быть различными. Рассмотрим, как влияет на степень панмиксии выбор партнеров при оплодотворении. Так, у одних видов особи образуют пары на всю жизнь (например, лебеди), у других—только на сезон размножения (например, многие утки), для третьих характерно образование нестойких пар (тетерева и глухари), у четвертых самки оплодотворяются только один раз на протяжении всей жизни (многие насекомые, паукообразные), наконец, есть виды с наружным оплодотворением (большинство гидробионтов), у которых при наличии массовых нерестилищ оплодотворение группы яйцеклеток может осуществляться смесью сперматозоидов от разных особей. Все эти способы оплодотворения, конечно, влияют на степень панмиксии, присущую всем популяциям вида. Однако во всех без исключения случаях внутри популяции степень панмиксии выше, чем степень перемешивания между различными смежными популяциями. Ясно поэтому, что каждое панмиктическое объединение оказывается в какой-то мере изолированным от других подобных.

Необходимо, однако, подчеркнуть, что одна лишь высокая степень случайного скрещивания недостаточна для признания группы особей популяцией.

В последние годы выяснилось, что у многих видов внутри популяции население также распадается в каждый данный момент на небольшие и сравнительно изолированные группки особей—демы (от греч. «*demos*»—народ) (рис. 2), степень панмиксии в которых, естественно, оказывается несколько выше, чем во всей популяции в целом. Но известно, что демы, во-первых, относительно кратковременные и нестойкие объединения особей, существующие, например, у мелких мышевидных грызунов одно-два поколения. Во-вторых, такие мелкие внутрипопуляционные группировки всегда бывают немногочисленны по числу составляющих их особей. Эти мелкие внутрипопуляционные высокопанмиктические группы не могут рассматриваться как самостоятельные образования: они существуют лишь незначительный период и соответственно не сохраняют сколько-нибудь длительно свои особенности. Такие эфемерные группы особей, естественно, не могут считаться самостоятельными эволюционными единицами.

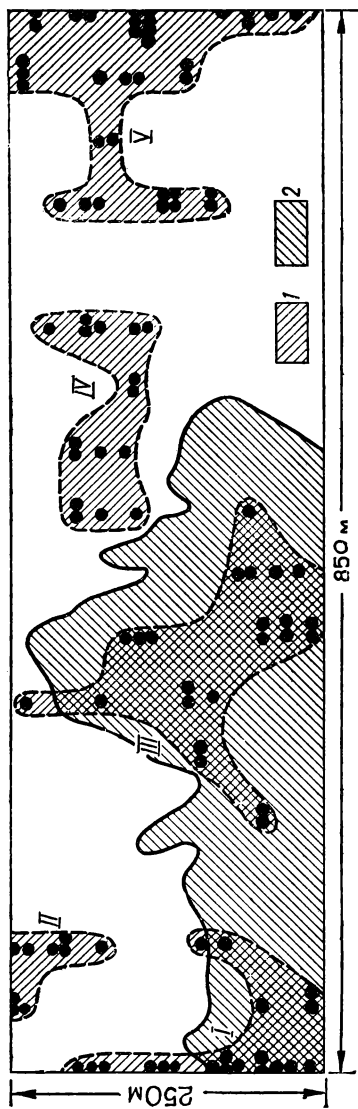


Рис. 2. Пример образования мелких внутривидовых группировок. Распределение рыжих полевков (*Slethgionomus glaeolus*) на участке смешанного леса в Подмоскovie: 1 — территории, занимаемые отдельными демами; 2 — старый лес. Точками обозначены места вылова отдельных животных при поголовном вылове всех зверьков (Крылов, Яблоков, 1972).

Популяции внутри одного или разных видов могут занимать различные пространства (ареал). К сожалению, точных данных по размерам популяционных ареалов весьма немного. В общей форме можно утверждать, что у видов с крупными особями ареалы популяций будут сравнительно большими, а у видов с мелкими особями—меньшими. Но и тут, конечно, возможны исключения. Например, в смешанном лесу, в каком-то месте может произрастать небольшая группа деревьев, кустарников или многолетних трав определенного вида, отделенная от «сородичей» относительно большим расстоянием, не преодолимым для пыльцы. Такие популяции будут занимать очень небольшой ареал. С другой стороны, на большом пойменном лугу (в десятки, а то и в сотни гектаров) может обитать одна популяция какого-либо небольшого травянистого растения. Аналогичные примеры можно привести и для животных. Так, на одном из участков паркового леса площадью около 10 га обитало 4—5 небольших по площади и далеко друг от друга отстоящих популяций дроздофилы (*Dr. melanogaster*) и только две смежные популяции *Dr. obscura*. Одна популяция прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) может обитать на территории всего в 0,1 га, а другая — на территории в несколько гектаров.

Важная характеристика каждой популяции — численность составляющих ее особей, которая также может быть очень различной. Например, популяции некоторых насекомых включают многие сотни тысяч особей (то же касается и некоторых мелких растений). С другой стороны, популяции многих крупных животных могут включать лишь сотни особей, а крупные древесные растения встречаются в виде небольших изолированных групп. Внутри каждого вида бывают и мелкие, и крупные популяции. Так, прыткие ящерицы в одних случаях образуют популяции, состоящие из нескольких сотен особей, а в других — из многих тысяч особей.

Нельзя не сказать о постоянно наблюдаемых в природе колебаниях численности популяций. Например, одна из популяций кроликов (*Oryctolagus cuniculus*) на островке Скокольм около Англии на протяжении нескольких лет изменяла численность от 10 000 особей (осенью года, благоприятного для размножения животных) до 100 особей (после очень тяжелой, морозной и

бескормной зимы). Еще более значительные колебания численности особей в одной и той же популяции обнаружены у некоторых насекомых. Отметим, что эти колебания численности имеют важное эволюционное значение.

С вопросом колебаний численности связана проблема минимальных численностей популяции. Существует математический закон «марковских цепей», согласно которому варьирующие совокупности малой численности имеют высокую вероятность сварьировать до нуля (на чем, естественно, и прекращается существование такой популяции). К этому можно добавить, что у двуполовых организмов для ликвидации популяций достаточно, чтобы упала до нуля численность лишь одного из полов. Поэтому слишком малочисленные популяции длительно существовать не могут; на протяжении сколько-нибудь значительного промежутка времени они неизбежно исчезнут. Об этом нужно постоянно напоминать в связи с возникающей в последнее время проблемой исчезновения многих видов животных и растений: часто численность их популяций сокращается до таких размеров, при которых становится почти неизбежным случайное вымирание. Конечно, для разных видов в связи с их биологией и при различном числе независимых популяций границы минимально допустимых численностей будут различны: для тигра или какого-либо вида оленей это могут быть десятки особей, а для других видов может оказаться недостаточной численность и в многие сотни особей. Кстати, именно это заставляет многих ученых сомневаться в существовании таинственных ихтиозавров, птеродактилей, «снежного человека» и т. п., сенсационные сообщения о которых время от времени появляются в популярной печати.

Отсутствие внутри популяции заметных изоляционных барьеров, с одной стороны, и давления (количественного значения) тех или иных форм изоляции между соседними популяциями—с другой, обычно связано со степенью индивидуальной активности особей, составляющих популяцию. Подвижность особей может быть наглядно выражена в виде «радиусов индивидуальной активности» (имеется в виду то расстояние, которое реально может преодолеть одна особь). В среднем радиус индивидуальной активности домового воробья и

кролика составляет около 3 км, зайца русака — 5 км, а ондатры — всего 400 м. На рис. 3 показана территория, на которой были встречены гнездящиеся чирки-свистунки, меченные еще в выводках, когда они были птенцами в Средней Англии. У этого вида радиус индивидуальной активности достигает многих сотен километров. Ясно, что популяции ондатры будут занимать сравнительно небольшое пространство, а популяции чирка — огромные территории.

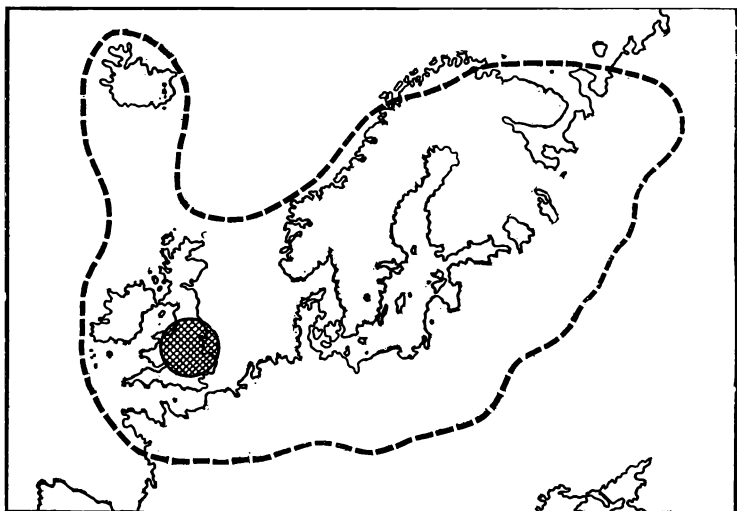


Рис. 3. Пример очень большого радиуса индивидуальной активности. Территория, на которой на следующий год были встречены чирки-свистунки (*Actas crecca*), помеченные на гнездовье птенцами в Средней Англии (Тимофеев-Ресовский, 1939).

У растений радиус индивидуальной активности оценивается расстояниями, на которые разносится ветром или насекомыми пыльца, вегетативные части (черенки, почки, побеги, клубни и т. п.) или рассеиваются семена (ветром, водой, животными). К сожалению, точных данных такого рода весьма немного. Известно, например, что пыльца от одного дуба в пределах леса распространяется лишь на несколько сотен метров.

Кроме описанной выше изоляции, которая может

быть названа территориально-механической, существует другая биологическая изоляция, проявляющаяся в различных формах — экологической, этологической, морфофизиологической, наконец, собственно генетической. Во всех случаях механизм действия любой формы или типа изоляции един — нарушение свободного скрещивания, происходящее в результате разделения одной группы особей на несколько.

За редчайшими исключениями (касающимися, видимо, лишь самых начальных или конечных стадий существования зарождающихся или вымирающих видов) все виды состоят из многих, иногда очень большого числа, отдельных популяций. Популяции внутри каждого вида всегда оказываются, как уже отмечалось, очень разнообразными (при сохранении основных черт, присущих данному виду).

Разнообразные исследования в природных условиях разных видов показали, что популяции всегда являются гетерогенными смесями¹ различных генотипов. Существование и взаимодействие разнообразных по генотипическому составу популяций (в той или иной степени изолированных внутри вида) обуславливают сложную популяционную структуру вида, которая, может быть, является основой их относительной стабильности в эволюции.

При определении понятий «вид» и «популяция» мы сталкиваемся с одной общей методологической особенностью: нечеткостью и «размазанностью» границ изучаемых структур. Основные характеристики популяции и вида динамичны и значительно меняются во времени и пространстве. Эту «размазанность» границ популяций в природе необходимо учитывать как при конкретных исследованиях любого вида, так и при теоретическом анализе.

Данное выше определение популяции позволяет отказать от неопределенных и нечетких понятий «географическая популяция», «местная популяция», «элементарная популяция» и т. п. С общебиологической, эволюционной точки зрения понятие «популяция» (как и понятие «вид») является качественным, принципиаль-

¹ Гетерогенные — неоднородные, состоящие из различных по своему происхождению особей.

ным, и, несмотря на великое многообразие популяций в природе, это качественное своеобразие не должно маскироваться различными прилагательными.

Таким образом, несмотря на значительные различия в конкретных характеристиках (площади, численности, структуре и т. п.), популяции являются теми реально существующими группировками особей, на которые распадаются любые виды живых организмов. Это позволяет считать *популяцию реальной элементарной единицей эволюционного процесса*. Основанием для этого вывода служит то обстоятельство, что популяция — наиболее мелкая группировка особей, выступающая во времени и пространстве (в масштабах, соизмеримых с крупными эволюционными событиями, например, видообразованием) как определенное единство.

ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ — ЭЛЕМЕНТАРНОЕ ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЯВЛЕНИЕ

Элементарным эволюционным явлением должно быть такое простейшее явление, которое составляет обязательную предпосылку протекания любого процесса эволюции.

Придя к выводу о возможности и необходимости выделения популяции в качестве элементарной эволюционной единицы, мы, естественно, элементарное эволюционное явление должны связывать с происходящими в ней изменениями. Эти изменения, как однозначно свидетельствуют данные молекулярной генетики, должны касаться относительных частот встречаемости различных генотипов. В результате гибели отдельных особей, например, под воздействием случайных процессов («волн жизни») может произойти уменьшение частоты встречаемо-

сти определенных генов, а отсюда и изменение соотношения разных генотипов. При относительном постоянстве внешних условий генотипический состав всякой популяции, неизбежно флуктуируя, может оставаться в среднем статистически неизменным в течение более или менее длительного периода. Если возникшие давления на популяцию будут достаточно сильными (или — при незначительной интенсивности — достаточно длительными), то генотипический состав популяции, популяционный генофонд, изменится также на достаточно длительное время. Произойдет эволюционно значимое изменение популяции, т. е. элементарное эволюционное явление.

Таким образом, *элементарным эволюционным явлением нужно считать длительное (сказывающееся на протяжении жизни ряда поколений) и векторизованное, то есть направленное, изменение генотипического состава популяции.* Без такого изменения невозможно ни начало, ни протекание какого-либо эволюционного процесса в популяции. При этом само по себе изменение генотипического состава популяции еще не может быть названо эволюционным процессом. Процесс эволюции представляет собой грандиозный направленный процесс исторического изменения живых организмов, сопровождающийся онто- и филогенетическими дифференцировками (то есть дифференцировкой особей и целых групп), и возникновением адаптаций разного уровня. Но изменение генотипического состава популяции как элементарной эволюционной структуры является совершенно необходимой и обязательной предпосылкой любого эволюционного изменения, и без него невозможно протекание процесса эволюции.

Для того чтобы произошло элементарное эволюционное явление в популяции, необходимо действие определенных факторов на определенный элементарный материал.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ МАТЕРИАЛ

Уже Ч. Дарвин считал, что материалом, своего рода кирпичами, из которых строится эволюционный процесс, являются наследственные вариации, постоянно наблюдающиеся в природе. Огромный материал, накопленный к настоящему времени экспериментальной генетикой по наследственной изменчивости признаков и свойств, позволяет признать элементарными единицами наследственной изменчивости различного типа мутации и их комбинации. Имеются в виду все основные типы мутаций: генные (изменения структуры определенного гена); хромосомные (изменения строения одной или нескольких хромосом, основанные на первичных разрывах хромосом и не обязательно сопровождающиеся изменениями каких-либо отдельных генов) и, наконец, геномные изменения в числе нескольких (гетероплоидия) или всех (полиплоидия) хромосом, характерных обычно для особей данного вида.

Кроме мутаций, связанных с хромосомами и генами, известны наследственные изменения, обусловленные относительно автономными и самостоятельно развивающимися внеядерными образованиями (типа пластид у растений и митохондрий у животных). Структурные изменения этих органелл также передаются от клетки к клетке по наследству в цепи потомков. Какие-либо другие типы внеядерных долгосрочных наследственных изменений или настоящей «неменделевской» наследственности не установлены, несмотря на обширный экспериментальный материал¹. Некоторые наблюдавшиеся случаи цитоплазматического наследования ряда свойств при отдаленной гибридизации оказывались (при проведении точного и длительного генетического анализа) результатом временной дисгармонии между чуждыми друг другу генотипами и цитоплазмой. В течение времени

¹ См., например, М. Е. Лобашев. Генетика. Курс лекций. Изд-во ЛГУ, 1968; А. Мюнтцинг. Генетика общая и прикладная. М., «Мир», 1967.

дисгармония устранялась в результате изменения цитоплазмы под влиянием нового для нее генотипа.

Итак, хорошо известные мутации являются если не единственными, то во всяком случае *главными* элементарными наследственными изменениями и поэтому могут претендовать на роль элементарного эволюционного материала. Однако чтобы этот вывод не прозвучал необоснованно, рассмотрим, насколько мутации разных типов могут удовлетворять и тем требованиям, которым неизбежно должен соответствовать всякий элементарный эволюционный материал. Сформулируем основные из этих требований:

элементарный эволюционный материал должен с достаточной частотой постоянно **возникать** и в разных концентрациях **встречаться** в природных популяциях всех живых организмов;

он должен **затрагивать все признаки** и свойства живых организмов, вызывая их отклонения в разных направлениях от исходных форм (т. е. являться «неопределенной наследственной изменчивостью», по Ч. Дарвину);

он должен «выходить» на историческую арену эволюции, **распространяясь** в одной или нескольких популяциях. Поэтому таксоны должны отличаться друг от друга различными комбинациями этого элементарного материала.

Рассмотрим, могут ли известные нам наследственные изменения — мутации разных типов — удовлетворять этим требованиям.

Здесь необходимо отметить, что мутации и мутационный процесс хорошо изучены лишь у относительно небольшого числа видов среди всех существующих в природе. Все бесчисленные виды микроорганизмов, растений и животных никогда не будут изучены людьми с генетической точки зрения. Генетики работают лишь на относительно небольшом числе сравнительно быстро размножающихся и в то же время дешевых и удобных при массовом культивировании видов. Несмотря на это, все общие черты мутационного процесса, изученные на нескольких сотнях проанализированных в генетике видов, можно с достаточной уверенностью считать присущими всем живым организмам, населяющим нашу планету.

**Встречаемость
мутаций
в природе**

У всех изученных в этом отношении живых организмов наблюдается возникновение всех основных типов мутаций. Частота возникновения отдельных мутаций различна; неодинакова и относительная частота разнообразных типов мутаций. Общее, суммарное количество возникающих мутаций принято выражать в процентах клеток (или гамет) одного поколения, содержащих какие-либо вновь возникшие мутации. Мы выражаем, таким образом, мутабельность не на единицу астрономического времени, а на поколение соответствующего вида: продолжительность же поколения у разных видов организмов варьирует в широких пределах — от часов (у бактерий) до сотен лет (у некоторых видов древесных растений).

У разных организмов суммарная частота мутаций варьирует от нескольких единиц до нескольких десятков процентов на поколение. Например, у хорошо изученных видов дрозофилы около 25% гамет содержат те или иные спонтанные, то есть возникающие без каких-либо воздействий со стороны исследователей, мутации; у львиного зева (*Antirrhinum majus*) эта величина составляет около 15% на поколение, а у некоторых видов мышей и крыс — около 10%, у некоторых бактерий, одноклеточных водорослей и низших грибов — несколько процентов.

В уже упоминавшейся работе «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» С. С. Четвериков показал, что наличие спонтанного мутационного процесса неизбежно должно приводить к той или иной степени насыщенности природных популяций различными мутациями. Первые же опыты показали, что в природных популяциях в относительно низких концентрациях и в гетерозиготном¹ состоянии содержится ряд различных мутаций. В дальнейшем в популяционной генетике возник комплекс проблем, тесно связанных с этим вопросом: сравнение генетического состава различных популяций и одной и той же популяции во времени в разные сезоны и годы, а также генетического состава популяций из различных

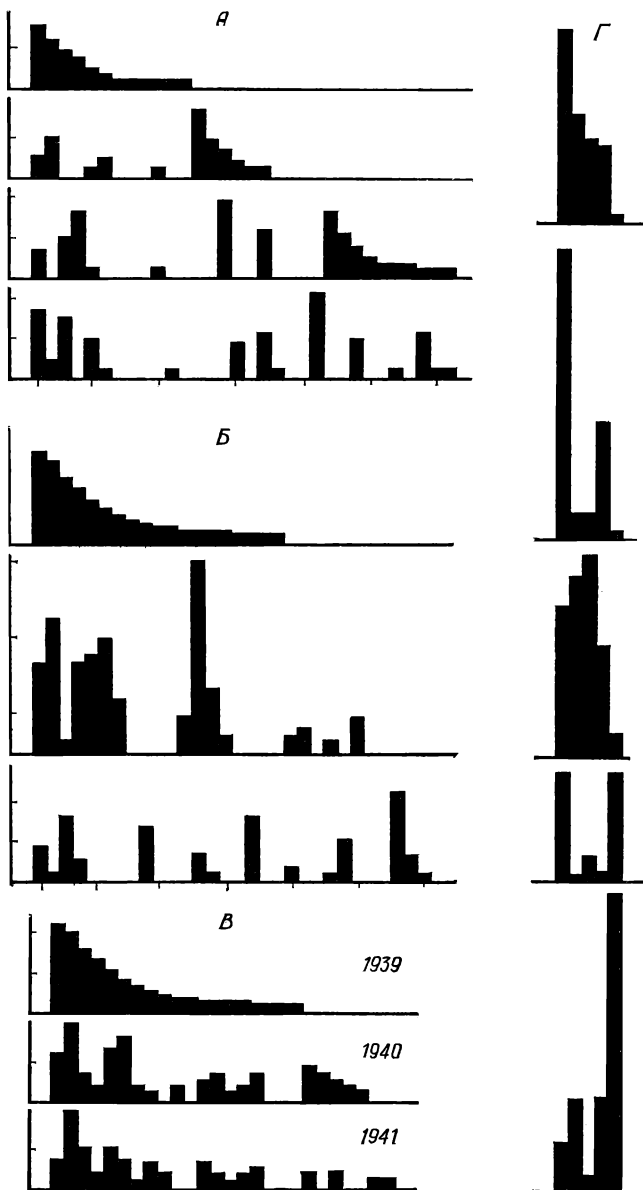
¹ Гетерозиготы — организмы, содержащие различные аллели одного гена.

частей ареала вида; установление относительных частот разных типов мутаций в природных популяциях; анализ причин высоких концентраций некоторых генных и хромосомных мутаций (повышенная относительная жизнеспособность некоторых гетерозигот) и т. д. Во всех этих исследованиях были получены многочисленные интересные данные.

В качестве примера на рис. 4 изображены результаты изучения генетического состава (генных мутаций) некоторых популяций дрозофилы в пространстве и во времени. Мы видим, что и географически удаленные друг от друга популяции и соседние популяции достаточно заметно различаются как по составу мутаций, так и по их относительным концентрациям. Изучение генетического состава двух довольно близко расположенных популяций в течение трех лет ясно показало, что состав и относительные концентрации мутаций на протяжении этого довольно длительного для дрозофилы (по числу поколений) срока также заметно меняются. Принципиально сходная картина получена при анализе генетического состава природных популяций и у других объектов (как животных, так и растений).

Если мутации действительно являются элементарным эволюционным материалом, то они должны не только случайно возникать, но и некоторые из них должны достигать достаточно высоких концентраций, постепенно «захватывать» группы смежных популяций и приобретать здесь значение диагностического, таксономического признака. Иначе говоря, в ряде случаев можно обнаружить внутри ареала вида определенную «вышедшую» на историческую, эволюционную арену мутацию. И действительно, зоологами и ботаниками обнаружено большое число случаев такого выхода мутаций на эволюционную арену.

Рассмотрим некоторые примеры. На рис. 5 приведено географическое распространение доминантной мутации на участке северосредиземноморского ареала божьей коровки (*Epilachna chrisomelina*); эта доминантная мутация стала ведущей формой на востоке французской Ривьеры, в северо-западной Италии и на Корсике. Особенно интересен пример распространения меланистической мутации у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) на запад вдоль северной границы ареала вида



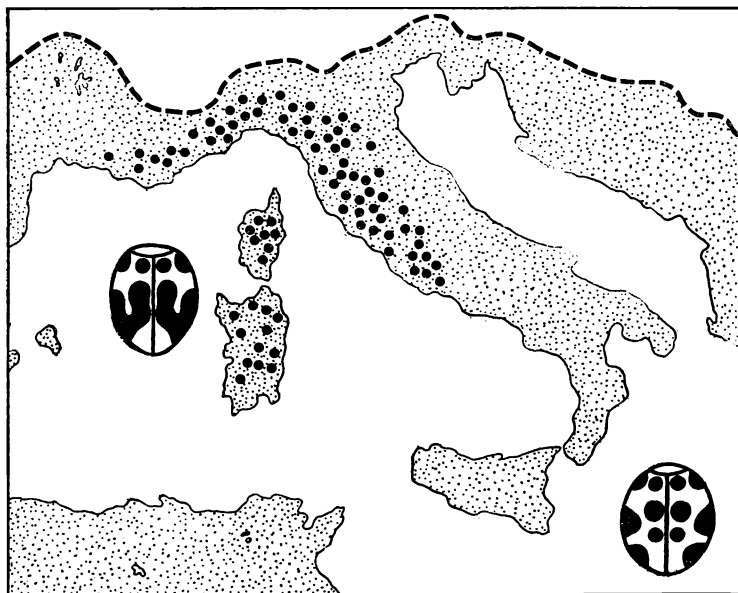


Рис. 5. Пример выхода мутации на эволюционную арену. Распространение полудоминантной мутации *Elateria* (крупными точками) среди части средиземноморских популяций растительноядной божьей коровки *Epilachna chrysomelina* (Тимофеев-Ресовский, 1939).

(рис. 6). Мутация описана в качестве часто встречающейся формы в конце XVIII века И. И. Лепехиным из Башкирии и с тех пор регистрировалась многими зоологами, отмечавшими повышенную концентрацию этой мутации, распространяющейся все дальше и дальше на запад. Уже в наше время она перешла за Днепр. Хотя физиология этих форм хомяка в деталях еще не изуче-

◁ Рис. 4. Сравнение генетического состава близких и далеких популяций. Процентное содержание различных мутаций в географически удаленных популяциях (А), расположенных на территории около 1 кв км (Б) и в одной и той же популяции на протяжении трех последовательных лет (В) у *Drosophila funebris*; Г — то же для пяти популяций слюнявой пенницы (*Philaenus spumarius*), расположенных от 70 до 400 м друг от друга. По оси ординат — концентрация мутаций в процентах к общему числу самок данной популяции, несущих мутации, по оси абсцисс — различные мутации в порядке убывания их концентраций во взятых за эталон популяциях (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Береговой, 1970).

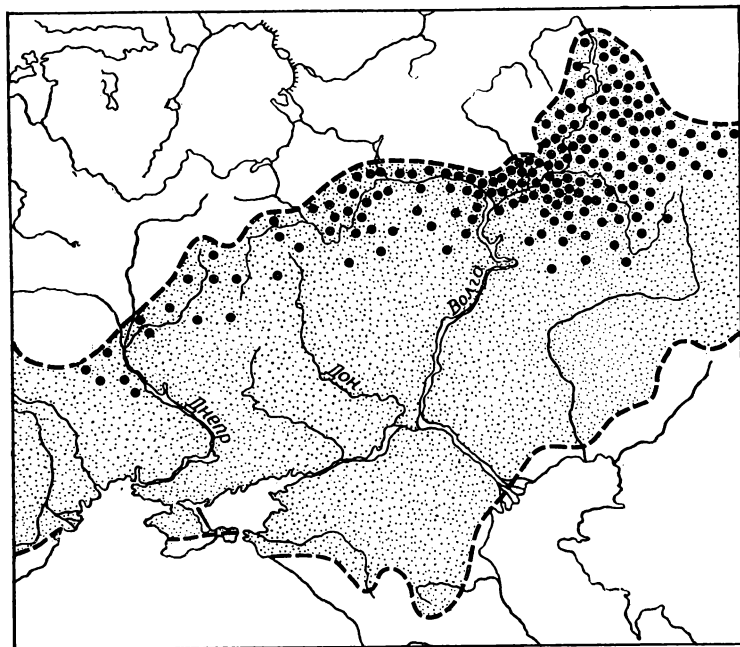


Рис. 6. Пример захвата части ареала вида мутацией. Распространение меланистической рецессивной мутации у хомяка (*Cricetus cricetus*) вдоль северной границы ареала вида (Кириков, 1934).

на и поэтому ничего не известно о механизмах, определяющих их относительно быстрое расселение, однако характер современного географического распространения обеих мутаций позволяет утверждать, что она имеет какое-то преимущество перед исходной (нормальной) формой у северной границы ареала вида (Гершензон, 1945).

С развитием точных полевых исследований (как в зоологии, так и в ботанике) число таких примеров географического распространения и захвата определенного пространства отдельными мутациями несомненно возрастает. Приведенные примеры, нам кажется, достаточно убедительно показывают, что мутации, занимая определенный ареал, вполне удовлетворяют соответствующему требованию, предъявляемому к элементарному эволюционному материалу.

**Характер
мутантных
признаков**

Рассмотрим общий спектр признаков и свойств живых организмов, затрагиваемых мутациями, для того чтобы выяснить, соответствуют ли мутации другому требованию, предъявляемому элементарному эволюционному материалу.

У всех достаточно хорошо генетически изученных видов живых организмов мутации затрагивают все способные варьировать признаки и свойства. При этом могут возникать как качественные, альтернативные отличия, так и чисто количественные различия в средних значениях варьирующих признаков. Очень существенно то обстоятельство, что мутационные отклонения от исходной формы могут происходить в разных направлениях, как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения выраженности соответствующего признака. Многочисленные примеры такого рода легко найти в любом учебнике генетики.

Из большого опыта генетиков и селекционеров, работающих с различными мутациями и их комбинациями, известно, что разные мутации могут обладать различной биологической «ценностью». Некоторые мутации вызывают патологические признаки или даже действуют летально в гомозиготном¹ состоянии.

То обстоятельство, что большинство вновь возникающих мутаций хуже исходной формы, вполне понятно: случайные изменения в апробированном отборе генотипе скорее ухудшат, чем улучшат его. Но некоторая часть мутаций может — в определенной среде и в комбинации с другими признаками — повышать относительную жизнеспособность содержащих их особей. Кроме того, какие-то мутации, понижающие жизнеспособность в одних условиях, могут оказаться выгодными для организма в других условиях. Большое число соответствующих примеров сейчас изучено генетиками. Таким образом, различные мутации и их комбинации составляют богатейший материал для весьма дифференцированного действия естественного отбора.

Несомненно, что мутации могут рассматриваться в

¹ Гомозиготными называются организмы, получившие от обоих родителей одинаковые аллели данного гена (например, окраски).

качестве «неопределенной наследственной изменчивости» Ч. Дарвина и отвечают тем самым еще одному важному требованию, которое предъявляется к элементарному эволюционному материалу.

Генетические
различия
между
природными
таксонами

В тех случаях, когда проводился достаточно точный генетический анализ признаков, по которым отличаются природные таксоны¹, было найдено менделевское расщепление этих признаков в скрещиваниях. Совершенно естественно, что точный генетический анализ различий между природными таксонами возможен лишь у близких скрещивающихся между собой форм. В случае нескрещивающихся видов судить о различиях между ними можно лишь на основании косвенных данных. Надо сказать, что при многочисленных исследованиях не было обнаружено никаких неизвестных генетических наследственных различий между природными таксонами. Они всегда отличаются друг от друга комбинациями генных, хромосомных и (особенно у растений) геномных мутаций.

Наиболее известны в этой области выполненные еще в 30-е годы работы по львиному зеву (*Antirrhinum*), фиалкам (*Viola*), пикульнику (*Galeopsis*), непарному шелкопряду (*Limantria*), божьей коровке (*Epilachna*), мышевидным хомячкам (*Peromyscus*). В последние десятилетия число подобных исследований многократно увеличилось.

На рис. 7 в качестве примера приведено расщепление одного из количественных признаков, характеризующих разные подвиды — темной окраски у двух подвидов мышевидных хомячков *Peromyscus polionotus*. Характер наследования признака, выявляемый при генетическом анализе, и в этом случае подчиняется классическим правилам наследования количественных полимерных (т. е. определяемых несколькими сходно действующими генами) признаков.

Таким образом, и последнее важное требование, которое нужно предъявить к мутациям, если их рассматривать в качестве элементарного эволюционного ма-

¹ Таксон — группа особей, отличающаяся какими-либо признаками и выделяемая в систематике.

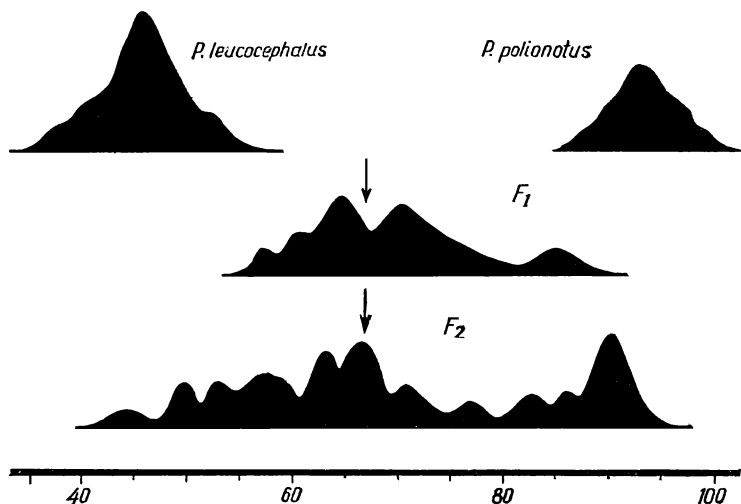


Рис. 7. Выявление генетического характера различий двух подвидов по особенностям окраски при скрещивании представителей двух подвидов мышевидного хомячка *Peromyscus polionotus*, наблюдается типичное расщепление полимерных признаков. По оси абсцисс — спектрографическая характеристика окраски, по оси ординат — частота встречаемости особей с данным характером окраски (Самнер, 1930).

териала, выполняется: природные таксоны различаются по признакам, основанным на мутациях.

* *

* *

Можно, следовательно, утверждать, что хорошо изученные в генетике мутации удовлетворяют всем основным требованиям, которые можно предъявлять к элементарному эволюционному материалу; именно мутации разных типов служат таким элементарным эволюционным материалом в природных популяциях.

Теперь рассмотрим те элементарные факторы, которые оказывают давление на популяцию и вызывают в них (при использовании элементарного эволюционного материала) элементарные эволюционные явления.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ

В отсутствие каких-либо воздействий на генетический состав бесконечно большой популяции она быстро стабилизируется по количественным соотношениям содержащихся в ней генов. Для того чтобы количественные соотношения генов изменялись, на популяцию должны оказывать давление (влияние) определенные факторы.

Элементарные эволюционные факторы можно выделять, исходя из **характера** и природы их **воздействия** на популяцию, а также из **результатов** оказываемого ими давления на популяцию. При этом необходимым и достаточным оказывается выделение четырех основных элементарных эволюционных факторов.

Мутационный процесс — «поставщик» нового элементарного материала

Выше было показано, что элементарные единицы наследственной изменчивости — мутации в сумме являются элементарным эволюционным материалом. Но сам **процесс возникновения мутаций** (спонтанный мутационный процесс) как таковой является элементарным эволюционным фактором, оказывающим определенное давление (т. е. количественное воздействие) на генетическую структуру популяции всех организмов.

Чем характеризуется мутационный процесс с количественной стороны, определяющей степень возможных давлений этого фактора на популяцию? Ввиду большого числа генов и хромосомных локусов¹ у всех (даже простейших) живых организмов, а также относительно высокой стабильности хромосом частоты возникновения отдельных определенных мутаций всегда относительно очень низки и лежат между 10^{-4} и 10^{-6} на поколение. Но в связи с большим числом генов и хромосомных локусов общая частота всех возникаю-

¹ Локус — место расположения определенного гена в хромосоме.

ших мутаций у живых организмов относительно высокая. Она колеблется в пределах от единиц до нескольких десятков процентов на поколение. Следовательно, мутационный процесс оказывает вполне ощутимое давление на популяцию, хотя в отношении отдельных мутантных признаков оно может быть и невелико.

Мутационный процесс как эволюционный фактор поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций. Может ли он, однако, являясь источником наследственной изменчивости, направлять эволюционные изменения? Для ответа на этот вопрос вспомним два обстоятельства. Во-первых, как известно, мутации (весьма разнообразно изученные) изменяют исходные признаки и свойства в различных направлениях, осуществляя в классической форме «неопределенную изменчивость» (Ч. Дарвин). Эта ненаправленность мутационного процесса исключает возможность его направляющего влияния на протекание эволюционных изменений. Во-вторых, давление мутационного процесса хотя и вполне ощутимо, но относительно невелико. Кроме того, мутационный процесс неизбежно ограничен онтогенетическими возможностями каждой, в данный момент существующей, формы соответствующих живых организмов. Это обстоятельство, как известно, лежит в основе закона гомологических рядов в наследственной изменчивости, сформулированного Н. И. Вавиловым (1920) и выражающегося в параллелизме изменчивости филогенетически близких форм, уменьшающегося с уменьшением степени родства этих форм.

Таким образом, мутационный процесс является лишь фактором — поставщиком элементарного эволюционного материала. Хотя давление мутационного процесса на природные популяции всегда ощутимо и поддерживает на высоком уровне их гетерогенность, однако по всем своим основным свойствам этот фактор неспособен оказывать направляющее влияние на процесс эволюции.

Следующий элементарный эволюционный фактор — «популяционные волны», хотя имеет совершенно иную природу, нежели мутационный процесс, но также статистичен.

**Популяционные
волны**

В 1905 г. С. С. Четвериков опубликовал интересную работу под заглавием «Волны жизни»¹. Он показал, что популяции живых организмов всегда подвержены количественной флуктуации численности входящих в них особей. Характер, причины и размах таких колебаний численности могут быть очень различными. Подчеркнем, что в данном случае речь идет именно о флуктуациях, т. е. колебаниях в положительную и отрицательную сторону, сменяющих друг друга более или менее регулярно, а не о постоянном, направленном процессе увеличения или сокращения численности. Иногда такие флуктуации связаны с сезонной периодикой (например, у многих насекомых и других животных с относительно коротким жизненным циклом, а также у многих однолетних растений). В других случаях флуктуации численности связаны с более длительными и менее регулярными периодами, обусловленными флуктуациями климатических условий или урожая кормов. Наконец, в некоторых случаях могут иметь место аperiodические, основанные на случайных «катастрофах» изменения численности, возникающие в результате наводнений, лесных пожаров, исключительной засухи, исключительных морозов и т. д. Такие катастрофы ведут к резкому сокращению численности, затем восстанавливающейся и переходящей на уровень нормальных колебаний.

Можно с полной определенностью утверждать, что в биосфере Земли не существует популяций, не подверженных количественным колебаниям численности составляющих их особей, хотя диапазон таких популяционных волн может быть очень различен. У некоторых долгоживущих организмов (например, многие древесные породы) такие колебания, в связи с большой длительностью отдельных поколений, протекают чрезвычайно медленно, часто ускользая от нашего непосредственного наблюдения. У других организмов они выражены весьма ясно и бросаются в глаза каждому; достаточно вспомнить о колоссальных сезонных

¹ С. С. Четвериков. Волны жизни (из лепидепторологических наблюдений за лето 1903 г.). — Дневник зоологического отделения Императорского об-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии Московского университета, том III, № 6, 1905, с. 106—110.

колебаниях численности многих насекомых. Отношение численностей особей в популяциях в сезоны пика и спада составляет 1:1 000 000 (данные по майскому жуку в Зауралье в 1961—1965 гг., Ю. И. Навоженев, 1967).

Почти те же пределы размаха колебаний численности в периоды пика и спада наблюдаются во многих случаях несезонных, периодических или непериодических колебаний численностей некоторых насекомых вредителей, связанных со значительными колебаниями кормовых объектов: непарного шелкопряда, вредной черепашки, бабочки-монашенки, гессенской мухи, саранчи, колебания численности ряда однолетних растений. Общеизвестны годы «мышьиной напасти» или резкие волны жизни, связанные с урожаем и неурожаем кормов у белок, зайцев, леммингов, а также связанные с резкими волнами жизни других животных колебания численности хищников и паразитов (лис, песцов, хищных птиц, многих видов насекомых, клещей и т. д. — рис. 8). Наконец, общеизвестны случаи массовых вспышек численности видов, попадающих в новые области, в которых отсутствуют их естественные враги (кролики в Австралии или в Новой Зеландии, канадская элодея в Палеарктике, ондатра в Европе, некоторые американские сельскохозяйственные вредители в Евразии и воробьи в Америке и т. д.). Такие аperiodические резкие вспышки затем постепенно, по мере освоения местными биогеоценозами¹ новых пришельцев переходят в обычные, естественные флуктуации численности. Менее известны и изучены аналогичные резкие аperiodические волны жизни, возникающие, например, после наводнений или лесных пожаров: в результате уничтожения одних видов резко возрастает численность других, ранее подавляемых.

Особенно интересные волны жизни в популяциях на границах видовых ареалов. С одной стороны, такие популяции — это «передовые отряды» во взаимоотношениях вида с новыми для него комплексами биогеоцено-

¹ Участок биосферы, населенный определенным биоценозом, т. е. сообществом разных живых организмов, обычно отделенный от соседних таких же участков дополнительно другими — почвенными, микроклиматическими и т. д. границами. Биогеоценозы — элементарные подразделения биосферы Земли.

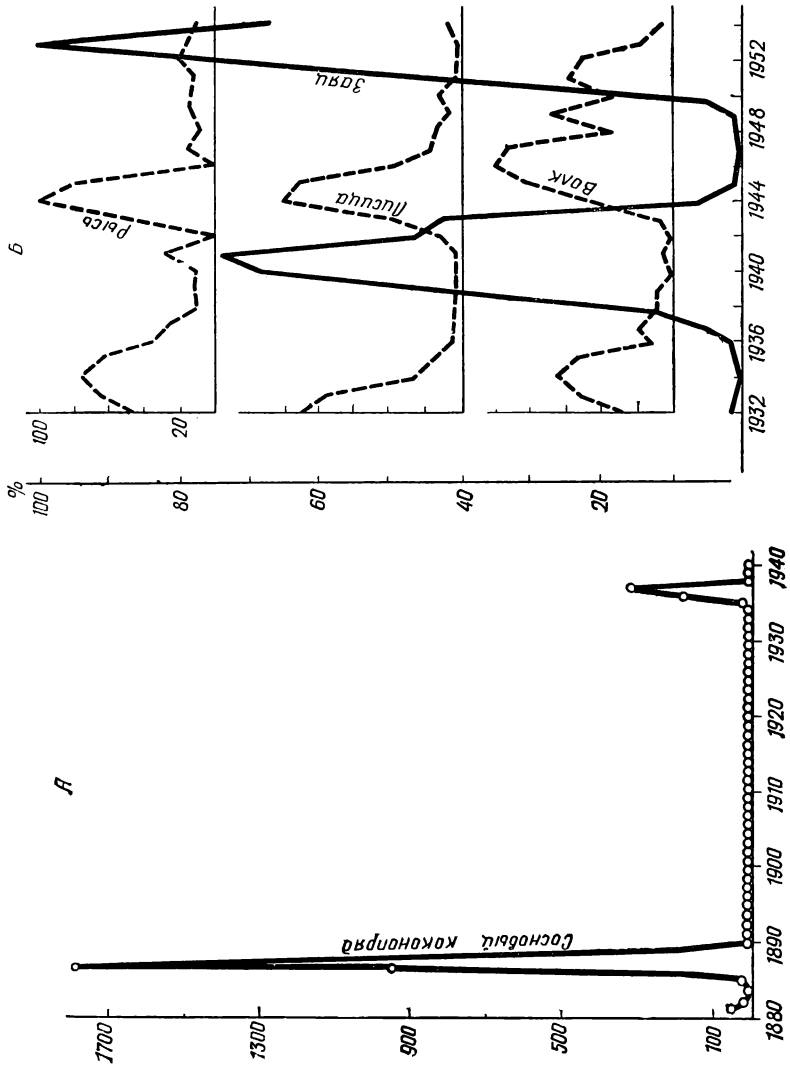


Рис. 8. Примеры «волн жизни»: А — колебания численности соснового коконопряда (*Dendrolimus pini*) в Центральной Европе (число зимующих личинок на 100 м²); Б — колебания численности некоторых хищников (рыси, лисцы, волка) и их основной жертвы (зайцев) в центральных районах европейской части СССР по данным пушных заготовок (Швердфрегер, 1968; Попов 1960).

зов и физико-географических условий, а с другой — (как было показано Н. И. Вавиловым на огромном материале культурных растений) — они являются местами выделения популяций, в высокой степени гомозиготных по некоторым рецессивным признакам, которые в основной части видовых ареалов встречаются лишь в гетерозиготном состоянии в относительно невысоких концентрациях. Таким образом, популяционные волны на границах видовых ареалов могут являться своеобразной «апробацией» новых генотипов, подвергающихся новым для вида условиям отбора.

Каково же значение «популяционных волн» с эволюционной точки зрения?

Прежде всего они совершенно случайно, статистично и резко изменяют концентрацию всех редко встречающихся в популяциях мутаций и целых генотипов. Действительно, восстанавливающаяся после спада численности популяция включит в свой состав только те мутации и генотипы, которые присутствуют в той группе особей, из которой вновь нарастает численность популяции. При этом, естественно, некоторые присутствовавшие в малых концентрациях мутации до периода спада численности совершенно случайно (безотносительно к их биологической ценности) исчезнут из популяции, а другие, также находившиеся в предыдущем пике в очень малых концентрациях и случайно оставшиеся в значительно более высокой концентрации ко времени спада, резко повысят свою концентрацию. Таким образом, совершенно случайно, но резко меняются набор и концентрация мутаций в популяциях; часть из них случайно исчезает из популяции, а концентрация других увеличивается.

Случайное резкое повышение концентраций некоторых мутаций имеет очень существенное значение для популяции. Как будет показано ниже, отбор очень медленно изменяет весьма низкие (или весьма высокие) концентрации мутаций и относительно быстро — средние (грубо говоря, концентрации между 10 и 90 процентами). В этом смысле популяционные волны (аналогично мутационному процессу) являются поставщиком эволюционного материала под действием отбора.

Популяционные волны в тех случаях, когда они сопровождаются колебаниями или резким расширением

популяционных ареалов, выводят, хотя и временно, ряд мутаций и генотипов в иную абиотическую и биотическую среду. Это также является своего рода аппробацией для ряда генотипов, способствуя выходу некоторых из них на эволюционную арену.

Популяционные волны вместе с мутационными процессами являются фактором-поставщиком эволюционного материала, выводя ряд генотипов, совершенно случайно и ненаправленно, в качестве «кандидатов» на роль новых звеньев в протекающих эволюционных явлениях и процессах. Давление этого фактора может быть весьма различно и, вероятно, обычно превышает таковое мутационного процесса.

Изоляция Третьим элементарным эволюционным фактором является изоляция, т. е. возникновение любых барьеров, нарушающих панмиксию (свободное скрещивание индивидов). Уже Ч. Дарвин придавал изоляции исключительно большое значение в протекании эволюционного процесса, подробно изучив характерные особенности изолированных островных форм. Действительно, изоляция, нарушая панмиксию, закрепляет как возникшие случайно, так и под влиянием отбора различия в наборах и относительных численностях генотипов в разных изолирующихся частях популяций. Иначе говоря, изоляция является фактором **ускорения и закрепления** возникающих филогенетических дифференцировок. В результате действия изоляции из одной исходной популяции или группы популяций образуются две или более генотипически отличающихся друг от друга популяций или их группы. Обычно эволюционисты рассматривают явления, связанные с изоляцией в большом, макроэволюционном масштабе (при возникновении не только видов, но и родов, семейств, отрядов), нас же здесь изоляция интересует в первую очередь как элементарный эволюционный фактор, действующий вначале в пределах популяции, на микроэволюционном уровне.

В природе можно обнаружить множество различных случаев и форм изоляции. Тем не менее все они поддаются достаточно четкой классификации. Прежде всего можно отметить два основных типа изоляции: *территориально-механическую* (пространственную, географическую), при которой популяция разделяется на две или

несколько частей барьерами, лежащими «вне ее» (т. е. не связанными с биологическими различиями между входящими в ее состав индивидами), и *биологическую*, при которой та или иная степень изоляции в пределах популяции основывается на возникновении соответствующих биологических различий. Можно выделить различные формы первого типа изоляции: водные барьеры для сухопутных видов, барьеры суши для водных организмов, возвышенности, изолирующие в той или иной степени равнинные популяции, а равнины — горные популяции; участки леса, луга, степи, болот и любые границы между различными биогеоценозами, нарушающие в той или иной степени панмиксию внутри популяции. Естественно, всякая пространственная, территориально-механическая изоляция, причины которой лежат «вне популяции», в конечном счете связана, как и всякое проявление жизнедеятельности, с основными биологическими свойствами определенных организмов.

Биологическую же изоляцию можно достаточно ясно и точно подразделить на три основные формы: эколого-этологическую, морфофизиологическую и собственно генетическую. К эколого-этологическим формам изоляции относятся те случаи, в которых свободное скрещивание между индивидами из двух или нескольких групп нарушается в результате снижения вероятности встречи партнеров из разных групп (по сравнению со встречами внутри группы) в данном районе в период размножения из-за различий в поведении и образе жизни. Сюда относятся случаи неодновременного созревания половых продуктов у разных особей, возникновение различий в выборе мест размножения, различий в поведении во время репродукционного периода и т. п.

Примеров такого рода можно подобрать довольно много. Например, в популяциях некоторых птиц возникают формы, отличающиеся либо небольшим сдвигом времени спаривания, либо инстинктами гнездостроения, характерным расположением гнезда (например, выше или ниже в кроне дерева, в разных частях кустарникового яруса и т. д.). Еще в 30-х годах английский зоолог Л. Р. Дайс установил ряд экологических различий в пределах подвидов и популяций оленьих мышей, занимающих одни и те же территории. Советский зоолог Л. С. Берг (1934, 1935, 1936) описал «яровые» и

«озимые» расы у миног и лососевых, отличающиеся временем нереста, с чем, естественно, связана высокая степень изоляции между особями этих сезонных рас. Многие насекомые, особенно наружные паразиты и кровососущие формы, связаны с определенными видами — хозяевами в пределах одной и той же популяции, что часто обусловлено соответствующей степенью репродуктивной изоляции. Так, в одних и тех же районах на территории Европейской части Союза существует несколько «биологических рас» кукушек, которые различаются склонностью к гнездам определенных видов воробьиных птиц и генетически закрепленной окраской откладываемых яиц¹. Все большее число наблюдений, особенно над птицами, подтверждает влияние различий в поведении во время периода размножения на вероятность спаривания².

Следовательно, при эколого-этологической форме изоляции нарушается лишь вероятность спаривания особей или встречи половых продуктов во время репродукционного периода, само же скрещивание протекает вполне нормально.

При морфофизиологической изоляции изменяется вероятность удачного скрещивания. Это может быть связано с возникновением различий в физиологии размножения или морфологии копулятивных органов. Например, у близких видов лягушек «пусковым механизмом» к спариванию служит строго определенная форма «брачного» пения. При искусственном оплодотворении резко различные по кваканью, а иногда и различающиеся в 5—6 раз по величине тела лягушки дают вполне жизнеспособное потомство.

У дрозофилы на очень большом материале изучена вероятность оплодотворения между представителями разных видов, подвидов, географически удаленных популяций и, наконец, между особями с различными генотипами внутри одной популяции. Во всех случаях спаривание могло происходить с разной частотой и в те-

¹ А. С. Мальчевский. О биологических расах обыкновенной кукушки (*Cuculus canopis*) на территории Европейской части СССР. — «Зоологический журнал», 1959, т. 37, вып. 1.

² Е. Н. Панов. О систематическом положении уссурийского зуйка (по этологическим данным). — «Зоологический журнал», 1963, т. 42, вып. 10.

чение различного времени. Однако всегда, когда спаривание все же осуществлялось, возникало жизнеспособное потомство.

У животных морфологическая изоляция связана часто со строением мужских копулятивных органов. Морфологические различия в их строении у некоторых насекомых и млекопитающих иногда являются основой для построения системы соответствующей группы подвидов или видов. У растений морфологическая изоляция может быть связана с особенностями строения цветков и генеративных органов (например, известное явление гетеростилии (рис. 9) — наличие цветов с разным рас-

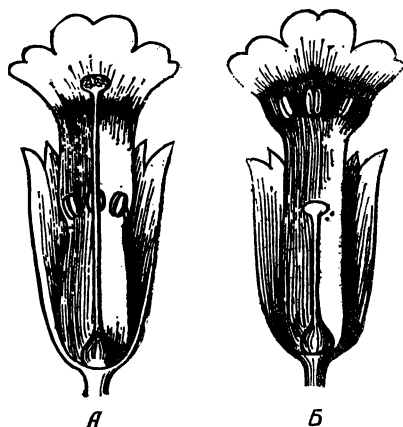


Рис. 9. Пример морфологической изоляции, связанной со строением генеративных органов, — гетеростилия у примулы (*Primula officinalis*). Различное взаиморасположение пестика и тычинок цветов двух генетически различных особей препятствует самоопылению (Стеббинс, 1966).

положением пыльников и рылец), а также с различиями в скорости прорастания пыльцы и т. п.

Следовательно, при морфофизиологической изоляции наблюдается снижение вероятности эффективного скрещивания (при нормальных результатах скрещивания в тех случаях, когда оно все же осуществляется).

Наконец, самая важная форма биологической изоляции — собственно генетическая изоляция. К ней относятся все те случаи, когда гибриды из соответствующих скрещиваний оказываются неполноценными (в результате снижения жизнеспособности, плодовитости, полной их стерильности или отмирания на ранних стадиях развития). Наиболее «очевидны» различные случаи возникновения отличий в хромосомных наборах.

Известно, например, что у растений довольно часто возникают тетраплоидные формы (не двойной, как обычно, а четырехкратный набор хромосом). В случае закрепления в популяции тетраплоидная форма оказывается изолированной от исходной диплоидной (двойной набор хромосом) ввиду почти полной стерильности триплоидных (тройной набор хромосом) гибридов между ними (из-за невозможности нормального протекания мейоза). Как у растений, так и у животных различные степени стерильности между исходной и вновь возникшей формами могут обуславливаться отдельными хромосомными мутациями и особенно их некоторыми комбинациями. Б. М. Кожевников и Н. П. Дубинин (1936) в изящных экспериментах получили трех- и пятихромосомные линии дрозофилы (имеющей 4 пары хромосом), оказывающиеся интерстерильными при скрещиваниях с исходной нормальной формой. Сходные случаи изучены Н. Н. Воронцовым в сравнительной кариологии мышевидных грызунов.

Иногда наблюдается полная собственнoгенетическая изоляция между весьма близкими формами, хотя в то же время не удается найти каких-либо резких кариотипических различий между ними. Например, гибриды между двумя близкими видами божьих коровок (*Epilachna chrysomelina*, *E. karzensis*) погибают на ранних стадиях развития, хотя у обоих видов не установлены различия в кариотипе. По-видимому, нередко первично возникают какие-то формы изоляции, способствующие постепенному накоплению большого числа мелких генотипических отличий, которые затем приводят к несовместимости соответствующих генотипов.

Итак, собственно генетическая изоляция включает все те формы изоляции, когда результаты эффективного скрещивания оказываются в той или иной степени ненормальными: снижается либо жизнеспособность, либо плодовитость получающихся гибридов.

По механизму действия все формы изоляции принципиально сходны они вызывают и закрепляют групповые различия в результате нарушения панмиксии (всегда ведущей к сглаживанию различий путем скрещиваний) и продолжительности действия (в отличие от «волн жизни»). Изоляция, конечно, сама по себе не может создать новые формы. Для этого необходимо на-

личие генетической гетерогенности. Иными словами, изоляция, осуществляя начальные стадии и усиливая филогенетическую дивергенцию, всегда взаимодействует с первыми двумя рассмотренными уже нами элементарными эволюционными факторами — поставщиками элементарного эволюционного материала (мутационным процессом и популяционными волнами). Изоляцию нельзя считать, несмотря на длительность ее действия, направляющим фактором эволюции; в этом отношении она является фактором, **способствующим и усиливающим** расчленение исходной популяции на отличающиеся друг от друга группы.

Влияние изоляционных барьеров может быть любым, от очень малого до приводящего к стопроцентной изоляции. Воздействие изоляции в большинстве случаев так же, как и большинства популяционных волн, по видимому, превышает давление мутационного процесса. Необходимо при этом помнить, что в то время как давление мутационного процесса у каждого данного вида на очень долгие сроки является величиной практически константной, влияние популяционных волн и изоляции в зависимости от условий места и времени может сильно варьировать, достигая временами больших величин.

Несомненно, важнейшим и наиболее интересным эволюционным фактором является естественный отбор. При определении естественного отбора Ч. Дарвин использовал понятие «выживание наиболее приспособленного». При этом имелось, конечно, в виду не просто выживание, а выживание и дальнейшее размножение этой особи: именно в этом основное эволюционное значение выживания особи. Поэтому более строго естественный отбор надо определять как *процесс, направленный к повышению или понижению вероятности оставления потомства одной формой организмов по сравнению с другими формами*. Ясно, что в основе отбора лежит суммарная относительная жизнеспособность индивидов определенного генотипа на всех эмбриональных и постэмбриональных стадиях, определяющая достижение репродукционного возраста и возможность оставления потомства.

Ч. Дарвин открыл в природе принцип естественного

отбора исходя из наличия у всех живых организмов следующих реально существующих предпосылок: избыточной численности потомства при стационарной общей численности вида (одна пара в конечном счете оставляет в следующем поколении в среднем только одну пару особей); неопределенной наследственной изменчивости, затрагивающей все возможные признаки и свойства организмов. Из этих двух предпосылок неизбежно вытекает «борьба за существование» (следствием которой, в свою очередь, и является «переживание наиболее приспособленных», т. е. дифференциальное достижение репродукционного возраста и оставление потомства).

Отбор прежде всего действует в пределах каждой популяции, отбирая (или отменяя) те или иные входящие в ее состав генотипы. Объектами отбора являются в данном случае определенные индивиды или группы индивидов — носители определенных признаков или свойств. С другой стороны, можно говорить и о конкурентных отношениях (в основе которых всегда лежит такая же дифференциальная размножаемость индивидов) между различными популяциями или группами популяций, принадлежащих к одному и тому же виду. Наконец, можно говорить и о межвидовом отборе, связанном со сложными конкурентными взаимоотношениями между видами в пределах биогеоценоза. Однако и межвидовой отбор неизбежно связан с внутривидовым и внутрипопуляционным отбором генотипов, направление которого в данном случае определяется конкуренцией не с особями того же самого вида, а с особями других видов. В настоящей работе нас прежде всего интересует внутрипопуляционный и отчасти межпопуляционный отбор как элементарный эволюционный фактор.

Рассмотрим важнейшие формы отбора с точки зрения его влияния на структуру элементарной эволюционной единицы — популяции. Каждая природная популяция представляет собой совокупность особей, являющихся носителями различных генотипов: популяция всегда является генотипической смесью. Различные генотипы в популяции обычно представлены в весьма разных концентрациях и, кроме того, морфофизиологически могут отличаться друг от друга. При относительной стабильности абиотических и биотических внешних условий (и

относительно большом возрасте популяции) количественно доминирующие генотипы все время будут сохранять свое доминирующее положение. Напротив, все отклонения от этой группы будут уничтожаться. Такая форма отбора была названа «центростремительным», или «стабилизирующим», отбором (Фишер, 1930; Райт, 1931). Графически эта форма отбора изображена на рис. 10, А. Особенно большой вклад в изучение этой формы внес наш соотечественник, один из крупнейших эволюционистов И. И. Шмальгаузен.

Однако в ряде случаев может протекать отбор, ведущий к изменению среднего типа популяции — к замене одних количественно преобладающих генотипов другими (рис. 10, Б). Например, когда в популяции возникают генотипы, обладающие новыми селективными свойствами, или когда изменяется среда обитания. Эта форма отбора названа «движущей» или «ведущей».

В популяции, особенно в связи с влиянием изоляции, может одновременно возникнуть несколько различных направлений отбора. В результате может произойти либо разделение одной популяции на две или более

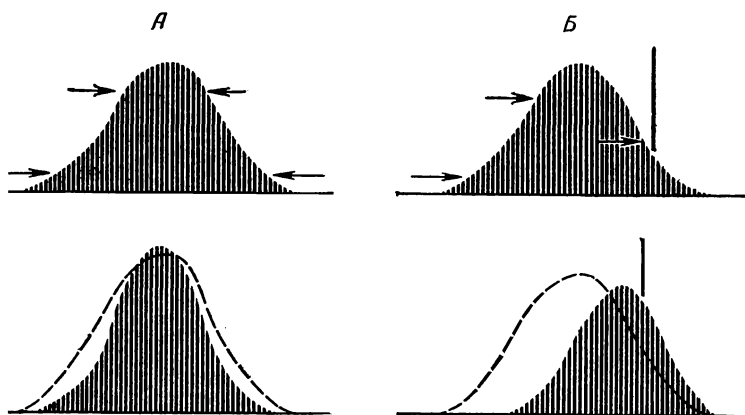


Рис. 10. Схема действия двух основных форм естественного отбора: А — стабилизирующей; Б — движущей. По оси ординат — частота встречаемости данного варианта строения в популяции, по оси абсцисс — величина изменчивости данного признака. Наверху исходное состояние, стрелками обозначено направление давления отбора; внизу — результат, получаемый в череде поколений.

(при участии изоляции), либо возникнет более или менее длительное состояние полиморфизма¹.

Генетическая и селекционная природа внутривидового полиморфизма может быть различна. Например, диморфизм может быть обусловлен повышенной относительной жизнеспособностью гетерозиготы (Aa) по сравнению с жизнеспособностью обеих гомозигот (aa и AA). В этом случае, в зависимости от количественных соотношений относительных жизнеспособностей всех трех генотипов, установится то или иное количественное соотношение между двумя ($AA + Aa$ и aa) морфофизиологически отличающимися фенотипами в популяции. Хорошо изученным примером такого рода является поддержание высокой концентрации среди аборигенов некоторых районов Африки гена серповидно-клеточной анемии. В гомозиготном состоянии этот ген ведет к гибели организм из-за нарушения переноса кислорода кровью эритроцитами, приобретающими серповидную форму. Полиморфизм по этому гену в популяции поддерживается на постоянном и высоком уровне потому, что вместе с отбором, направленным на устранение из популяции этого гена, существует противоположно направленный отбор на сохранение гена. Этот отбор связан с тем, что в гетерозиготном состоянии ген серповидно-клеточной анемии определяет невосприимчивость организма человека к малярии — опасной болезни в этих районах.

В других случаях полиморфизм может быть вызван тем, что две (или более) генетически различные формы обладают преимуществами в разных условиях, например, в разные сезоны года. Достаточно хорошо изучен (рис. 11) случай с преимущественным выживанием в зимний сезон «красных», а в летний — «черных» форм двухточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*). Можно считать, что внутривидовый полиморфизм может явиться результатом как действия ведущего отбора (гетерозиготный полиморфизм), так и особой формы отбора, получившей наименование «дизруптивного» (разрывающего). Конечно, все классификации так на-

¹ Полиморфизм — существование в популяции двух или нескольких форм в соотношениях, которые нельзя объяснить лишь возникновением новых мутаций.

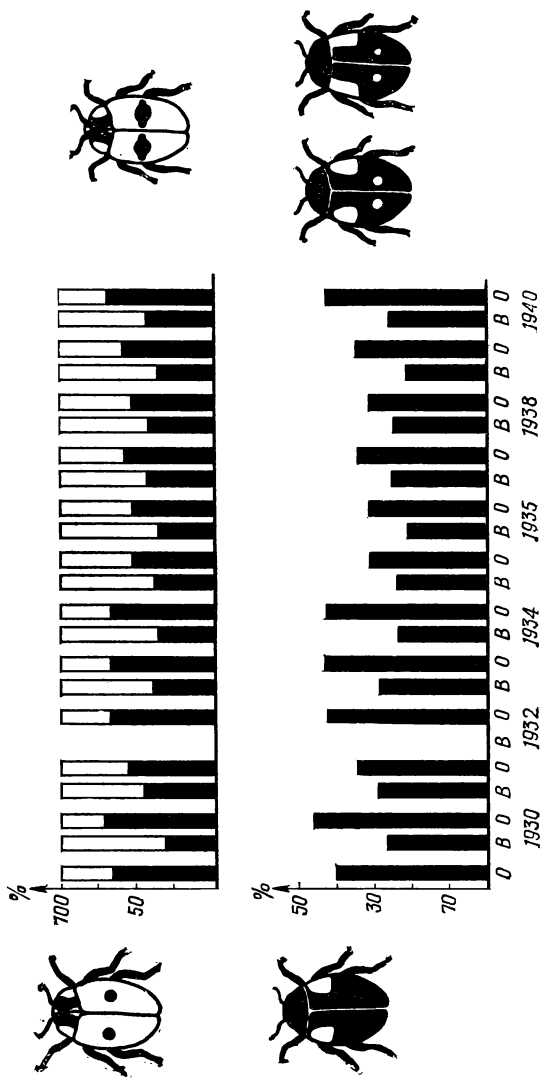


Рис. 11. Пример адапционного полиморфизма. Встреча черной и красной форм божьей коровки *Adalia bipunctata* при весеннем (В) и осеннем (О) сборах (вверху) и соответствующие частоты доминантного гена черной окраски. Устойчивое состояние полиморфизма определяется преимущественным выживанием красных форм зимой и преимущественным размножением черной формы летом (Тимофеев-Ресовский, Сбырежев, 1965).

зываемых форм условны, природа же действия отбора одина.

Нужно подчеркнуть, что отбором всегда как подхватывается, так и отмечается определенная группа генотипов — носителей основного отбираемого признака или свойства. При этом может автоматически «соотбираться» группа генов-модификаторов, т. е. генов, повышающих селективное значение отбираемого признака (усиливающих или ослабляющих действие основного гена). Надо заметить, что этот «шлейф» автоматически соотбираемых генов (при достаточно сильном влиянии отбора на главный признак) может вызвать распространение в популяции признаков и свойств коррелятивно связанных с главным. Разнообразие складывающихся в природе ситуаций настолько велико, что рано или поздно и эти второстепенные признаки могут стать главными объектами отбора.

Эффективность отбора зависит в первую очередь от его давления и от длительности действия в определенном направлении.

Давлением отбора называется степень различия в относительной жизнеспособности конкурирующих форм, которую можно выразить количественно, например, в процентах. Под направлением отбора понимают положительный (или отрицательный) отбор определенных генотипов. Вектором отбора называют направление отбора, осуществляемое при определенном его давлении.

Давление отбора теоретически может варьировать от нуля до ста процентов преимущества отбираемой формы за поколение (или от 0 до 1, если его выражать в степени вероятности достижения репродукционного возраста отбираемой формы). Важно иметь в виду, что отсутствие отбора (т. е. давление отбора, равное нулю), вряд ли может иметь место в природе или в эксперименте: какие-то генотипы всегда будут несколько отличаться вероятностями достижения репродукционного возраста.

Результат действия отбора в длинной череде поколений (и это очень существенно) зависит от исходной концентрации отбираемой формы при одинаковом давлении отбора. Как при очень низких, так и при очень высоких концентрациях отбор действует очень медлен-

но. Естественно, что в природных условиях во всех популяциях давление отбора по отношению к любому генотипу или форме само должно колебаться в зависимости от изменения самых различных факторов, таких, например, как степень перенаселенности (определяемая как избытком потомства, так и изменениями трофической среды), комбинация меняющихся биотических и абиотических факторов среды и т. д.

В природных популяциях, где мы всегда имеем дело с гетерогенной смесью индивидов и где одновременно протекают процессы отбора в разных направлениях и с разными давлениями, часто будут наблюдаться случаи отбора не одного определенного генотипа, но нескольких, отличающихся друг от друга различных генотипов. Кроме того, следует не забывать, что в данный момент времени оценивается отбором не генотип, а реализованный в конкретных условиях фенотип. Однако когда мы говорим о направлении отбора, мы, конечно, подразумеваем не одно поколение, а целую их череду; при этом на первый план выступают уже не фенотипы, а их определяющие системы — генотипы.

Несомненно, у живых организмов имеются признаки и свойства, которые в течение очень длительного времени подвергаются воздействию отбора принципиально в одном и том же направлении. Примерами таких признаков могут служить: структура органов чувств, органов движения, органов хранения и переработки информации (мозг), желез наружной и внутренней секреции и т. д. Еще более длительному и направленному к одним и тем же функционально неизменным целям воздействию отбора подвергаются такие основные фундаментальные и общие свойства живых организмов, как раздельнополость, механизм клеточного деления, механизмы мейоза и оплодотворения, оптимальная степень стабильности генотипов, явления доминантности и т. д.

Совершенно ясно, что при длительном сохранении направления отбора даже при его малом давлении он может быть достаточно эффективен. Естественно, что при частых изменениях направления отбора конечная биологическая цель может быть достигнута лишь в результате достаточного давления. В природных популяциях направление и, значительно чаще, сила давления

отбора постоянно меняются. Это может происходить под влиянием самых различных сочетаний большого числа варьирующих факторов: среди них особое значение имеют колебания численности, происходящие вследствие изменения некоторых физико-географических условий и биотической среды, а также конкурентных взаимоотношений с другими видами.

Кроме таких постоянных направлений отбора, в природных популяциях, несомненно, существует большое число кратковременно действующих векторов отбора. На первый взгляд это должно неизбежно замедлять эффективность действия отбора. Однако постоянное наличие богатой смеси различных генотипов в популяции является своего рода «глушителем» чрезмерной изменчивости векторов отбора. В то же время относительно кратковременно действующие векторы отбора являются одной из причин поддержания части редких генотипов в популяции, хотя и не на высоких уровнях, но тем не менее в «ощутимых» концентрациях. Такие находящиеся в малых концентрациях генотипы составляют своего рода «аварийный запас», или «мобилизационный резерв», популяции. Этот запас генотипов, в свою очередь, является не только «глушителем» постоянных кратковременных или долгосрочных изменений внешней, популяционной и генотипической среды, но и поставщиком кандидатов для выхода на более широкую популяционную арену новых форм.

Таким образом, неизбежная изменчивость векторов отбора в природных популяциях не ведет к увеличению беспорядочности происходящих в них процессов отбора и замедлению его работы. Гетерогенность всех природных популяций и наличие в них форм, удовлетворяющих не только требованиям сегодняшнего дня, создают, наоборот, богатые возможности внутрипопуляционного действия отбора и своего рода постоянную готовность к мобилизации широких потенциальных возможностей всякой популяции. Кроме того, не надо забывать, что на эти внутрипопуляционные процессы накладываются конкурентные взаимоотношения между популяциями, видами и целыми биоценозами. Это значительно обогащает общую картину работы отбора, делая ее одновременно более многогранной и тонкой и в то же время более сложной для количественного анализа.

Мутационный процесс и популяционные волны являются факторами-поставщиками элементарного эволюционного материала, а изоляция во всех ее формах — фактором, определяющим становление и усиление внутри- и межпопуляционных дифференцировок. Все эти факторы не направляют эволюционный процесс и в этом смысле не являются «творческими». *Естественный отбор является единственным и достаточным направляющим эволюцию элементарным фактором*; его действие всегда векторизовано, т. е. обусловлено средой существования и направлено на приспособление к ней. Отбор вызывает и общие и частные приспособления. Филогенетическая дифференцировка (т. е. возникновение в процессе эволюции нескольких форм из одной исходной) первично осуществляется по отношению к основным биологическим признакам и свойствам опять-таки отбором. (конечно, при непрерывном закреплении различий путем образования тех или иных внутри- и межпопуляционных изолирующих барьеров).

Давление отбора может быть весьма различным, часто характеризуясь чрезвычайной длительностью. Благодаря направленности в природных условиях давление отбора обычно перекрывает как давление мутационного процесса, так и давление популяционных волн, давление же изоляции лишь усиливает эффективность отбора.

Однако совершенно ясно, что действие элементарных эволюционных факторов — еще не эволюция. Для того чтобы приблизиться к реальному пониманию текущих в природе процессов микроэволюции, необходимо сформулировать еще одно понятие — «пусковых механизмов эволюции».

ПУСКОВЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Выше было сформулировано понятие элементарного эволюционного явления — достаточно длительного из-

менения генотипического состава популяции. Мы особо подчеркнули, что хотя элементарное эволюционное явление — обязательная предпосылка любого процесса эволюционного формообразования или изменения биологической сущности видов, — само по себе возникновение элементарных эволюционных явлений отнюдь не представляет собой эволюционный процесс. Это и понятно: элементарное эволюционное явление охватывает изменения генотипической структуры популяций, происходящие на протяжении иногда очень незначительного числа поколений. За такой период может изменяться лишь частота встречаемости разных генотипов в популяции. В процессе микроэволюции отдельные генетически меняющиеся популяции и их группы выводятся на эволюционную арену в результате направленных процессов большего масштаба. Такие векторизованные внутривидовые изменения и называются «пусковыми механизмами эволюции»; они завершаются, как правило, достаточно существенными изменениями вида во времени.

Пусковой механизм эволюции приходит в действие в результате совместной работы элементарных эволюционных факторов в пределах популяции как элементарной эволюционной единицы. Рассмотрим это взаимодействие в самых общих чертах.

Любая популяция любого вида постоянно подвержена тому или иному давлению всех элементарных эволюционных факторов. Действительно, у всех организмов постоянно протекает мутационный процесс; следовательно, все популяции испытывают определенное его давление. Во всех популяциях происходят колебания численности особей, приводящие к описанным в предыдущем разделе последствиям. Определенное давление изоляции входит в само определение понятия популяции, всегда присутствует и естественный отбор. Влияние всех этих факторов может меняться независимо друг от друга и часто очень резко. Давление мутационного процесса, возможно, менялось на протяжении различных геологических эр и периодов и, несомненно, может меняться в наше время в связи с резкими локальными повышениями фона химических и физических мутагенов (например, в связи с радиоактивным загрязнением районов, использованием сильнодействующих химиче-

ских препаратов и т. д.). У ряда видов время от времени происходит изменение давления популяционных волн. В истории каждого вида возникали резкие изоляционные барьеры или снижалось давление прежде существовавших барьеров. Наконец, постоянно меняется в зависимости от меняющихся сочетаний различных условий давление естественного отбора; оно может менять направление, повышаться или резко падать.

Все такого рода изменения давлений различных элементарных эволюционных факторов могут выводить любой из этих факторов на положение доминирующего; например, в популяциях человека в связи с резким падением действия отбора приобретает относительно большое значение мутационный процесс.

В целом возникает следующая картина: элементарные эволюционные факторы, воздействуя на элементарный эволюционный материал, приводят к возникновению элементарных эволюционных явлений в элементарной эволюционной единице. Со временем в череде поколений кратковременные элементарные эволюционные явления интегрируются в пусковые механизмы эволюции, которые могут вести как к формообразованию, заканчивающемуся видообразованием, так и к образованию форм, связанных с теми или иными адаптациями.

ВИДООБРАЗОВАНИЕ – ЗАВЕРШЕНИЕ МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Внесение современных генетических концепций в общее учение об эволюции позволяет выявить элементарную эволюционную структуру, элементарное эволюционное явление, элементарный эволюционный материал и элементарные эволюционные факторы. Это позволяет представить себе важнейшие пусковые механизмы эволюционного процесса.

У организмов, размножающихся половым путем, все микроэволюционные процессы протекают в совокупностях скрещивающихся и генетически перемешивающихся

ся особей. Для закрепления намечающихся, образующихся или уже сформировавшихся отличий между популяциями и группами популяций необходимо наличие тех или иных изоляционных барьеров: без них постоянно происходило бы нивелирование (путем перемешивания в скрещивании) достигнутых различий. В то же время в системе взаимоскрещивающихся особей (и только в такой системе) возможно образование большого числа различных генетических комбинаций, служащих основой для эффективного и тонкого действия естественного отбора.

В результате взаимодействия эволюционного материала и факторов неизбежно и многократно в пределах вида должны возникать более или менее долгосрочные изменения генотипического состава популяций. Конечно, далеко не все эти элементарные эволюционные явления будут достаточно морфофизиологически выделяться и далеко не все они послужат основой для дальнейшей эволюционной дифференцировки. В зависимости от степени изоляции и в особенности в зависимости от направления действия отбора дальнейшая эволюционная судьба таких популяций или популяционных групп будет весьма различна: одни выйдут на большую эволюционную арену, другие исчезнут, растворившись в соседних популяциях. Можно утверждать, что как мутации разного рода являются материалом для формирования элементарных эволюционных явлений, так и сами по себе элементарные эволюционные явления служат своего рода материалом (но уже в пределах не индивидуальной, а групповой изменчивости) для процесса эволюции большего масштаба. При этом нам кажется, что в формировании элементарных эволюционных явлений главную роль играют популяционные волны и изоляция, а дальнейшую их эволюционную судьбу в основном определяет естественный отбор.

Итак, лишь немногие из элементарных эволюционных явлений сохраняются в дальнейшей эволюции. Эти эволюционные явления в конце концов и приводят внутри каждого вида к тому хорошо известному факту, что отдельные популяции или их группы могут иногда весьма резко отличаться от других в пределах вида. Часто эти различия настолько велики, что систематики выделяют внутри вида подвиды. Подвиды являются

реальным выражением филогенетических дифференцировок, как правило, целой группы популяций. В некоторых случаях элементарные эволюционные явления, протекающие, как уже подчеркивалось, под направляющим действием естественного отбора через пусковые механизмы эволюции могут привести к возникновению нового вида.

Главным и основным признаком нового вида всегда будет практически полная биологическая изоляция в природных условиях от других видов. При образовании нового вида прекращается скрещивание и генетическое перемешивание, характерное для процессов внутри всякого вида. При этом перемешивании происходит нивелировка различий, достигаемых отдельными популяциями или их группами, и, таким образом, это перемешивание в конечном счете позволяет сохранять основные особенности и своеобразие каждого вида.

Прекращение скрещивания и перемешивания с соседними формами позволяет вновь возникшему виду идти в дальнейшей эволюции самостоятельными путями. Благодаря несмешиваемости с другими видами вновь возникший вид может начать вырабатывать совершенно новые адаптации. Появление нового вида увеличивает степень дифференцированности биомассы в биосфере Земли, или, как образно говорил Ч. Дарвин, увеличивает «сумму жизни». Видообразование является важнейшим этапом эволюционной дифференцировки, завершением работы пусковых механизмов эволюционного процесса и одновременно — конечным звеном в цепи микроэволюционных процессов. Рассмотрение дальнейших событий связано с иными пространственно-временными масштабами, охватывающими не сотни и тысячи, а миллионы поколений и многие миллионы лет. Именно такого масштаба эволюционные процессы ведут к образованию новых родов, семейств, отрядов, классов и типов органического мира. Важно подчеркнуть при этом, что между процессами макроэволюции и кратко описанными в настоящей работе микроэволюционными процессами нет принципиальных различий: все макроэволюционные процессы основаны на процессах микроэволюционных. Внутри новых видов продолжают протекать те же самые микроэволюционные процессы, в результате которых они возникли.

Оставив за рамками настоящей работы более подробное рассмотрение интереснейшей проблемы видообразования (заслуживающую специального подробного освещения на основе современных генетико-эволюционных подходов), выделим несколько общих перспективных направлений исследований ближайшего будущего. Рассказ об этих направлениях уместен именно в этой работе, обращенной к широкому кругу читателей, поскольку не исключена возможность включения их в разработку проблем микроэволюции на самом разнообразном материале, доступном широким кругам любознательных натуралистов в природе. Как будет показано ниже, такие исследования под силу не только работникам педагогических институтов и университетов, но и в ряде случаев — преподавателям биологии сельских и поселковых школ.

ПРОБЛЕМЫ БЛИЖАЙШЕГО БУДУЩЕГО

Динамическая картина происходящих на микроэволюционном уровне процессов приводит к необходимости комплексного ее изучения минимум с двух различных позиций и направлений. С одной стороны, необходимо детальное и точное описание тех конкретных популяционно-динамических, генетических, морфофизиологических и биогеоценологических процессов, которые протекают в природных популяциях и их группах. С другой — необходим постоянный теоретический анализ, основанный на всем комплексе наших знаний о взаимодействиях факторов, играющих роль в микроэволюции и оценке происходящего в природных условиях.

Такая комплексность самого предмета изучения, естественно, требует участия в микроэволюционных работах исследователей самых разных специальностей, а также специально подготовленных натуралистов-любителей.

Рассмотрим первый круг вопросов несколько более

подробно. Одной из важнейших задач в общем изучении микроэволюции является максимально глубокое выявление особенностей популяций разных видов в природе. Пока совершенно недостаточно сведений о величине популяций в природе: мало известно о величине пространства, занимаемого популяциями разных видов животных и растений, о числе особей, входящих в разные популяции. С помощью наблюдения за перемещениями большого числа меченых особей на протяжении всей их жизни можно ориентировочно установить границы популяций. Такие наблюдения практически сравнительно легко осуществимы над массовыми видами бесхвостых земноводных (например, некоторых лягушек), ящериц или других групп позвоночных животных, а также над представителями некоторых групп беспозвоночных — наземных моллюсков, бабочек, жуков, стрекоз и др. Подобные наблюдения, выполняемые на протяжении нескольких лет, дали возможность судить о пульсации границ популяционных ареалов, о колебаниях численности особей в популяциях.

Важность выяснения масштабов периодических и аperiodических колебаний численности особей в популяциях разных организмов обусловлена эволюционным значением действия популяционных волн численности как элементарного эволюционного фактора. Интересно при этом установить связи динамики численности изучаемой популяции с динамикой других биотических и абиотических условий.

Много очень интересных наблюдений, касающихся особенностей протекания микроэволюционного процесса в природе, может дать учет ряда удобных, морфологически четко определяемых, так называемых элементарных, признаков, или фенев. Такие фены чаще всего могут рассматриваться как «признаки-маркеры» генотипического состава популяции. Примером таких признаков могут являться четкая темная полоса на спине остромордой лягушки, определенные комбинации темных и светлых пятен на надкрыльях некоторых видов жуков, полосатость и особенности строения раковины (закрученная вправо или влево) у массовых видов наземных моллюсков, те или иные варианты жилкования в крыльях насекомых, многие дискретные признаки у

растений (детально проанализированные в серии работ Н. И. Вавилова, посвященной правилу гомологических рядов в наследственной изменчивости) и многие другие подобные признаки (рис. 12).

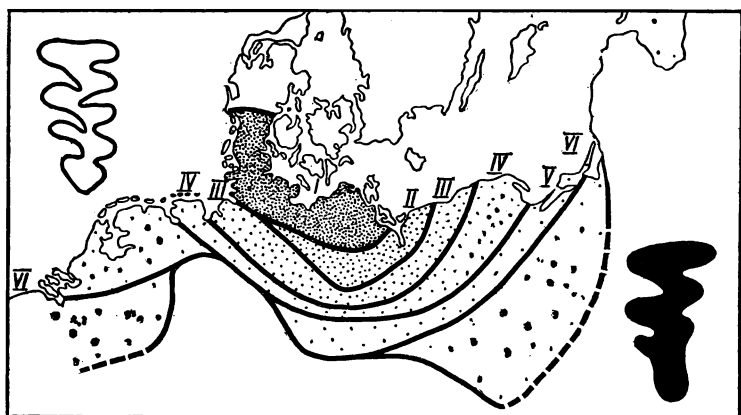


Рис. 12. Пример фенетического микроэволюционного анализа. Распространение в разной концентрации фена «простого» строения коренных зубов полевки *Microtus arvalis* в Западной Европе (Циммерман, 1935).

Конечно, желательно, где это возможно, на изучаемых популяциях проводить хотя бы предварительные популяционно-генетические исследования, позволяющие судить о наиболее часто встречающихся в данной популяции генотипах. Такие ясно направленные исследования определенных популяций должны составлять содержание некоей «полевой эволюционной биологии». Проведение этих исследований работниками, владеющими основными знаниями в области современного учения о микроэволюционных процессах, позволит целенаправленно собрать необходимый материал об относительном значении основных параметров пусковых процессов эволюции в природных условиях у представителей различных групп животных организмов. Такие данные, как уже говорилось выше, совершенно необходимы для выяснения общих возможностей и особенностей протекания процесса микроэволюции в природе. Изучение взаимодействия эволюционных факторов, на-

пример, в популяциях божьей коровки или моллюсков, на первый взгляд не представляющее никакого практического значения, может оказаться ключом к пониманию причин распространения вируса гриппа, послужить обоснованием для разработки совершенных способов сокращения численности нежелательных видов или увеличения численности видов, важных в настоящее время.

Предметом полевой эволюционной биологии является популяция или группа смежных популяций. Наряду с таким подходом для современного микроэволюционного учения является чрезвычайно важным развитие особой дисциплины — феногеографии. Для микроэволюционного изучения чрезвычайно важно знание распространения (включая относительные численности) отдельных признаков в пределах всего ареала вида. Изучаемые признаки по возможности должны быть элементарными (неподразделимыми путем скрещивания), т. е. фенами. Количественная картина ареалов таких признаков в пределах ареала вида позволяет прежде всего представить количественную картину генетической взаимосвязанности популяций, их микроэволюционной судьбы, динамику распространения разных признаков, центры исторического возникновения определенных признаков или групп признаков и, наконец, картину действительного возникновения части географических внутривидовых форм — подвидов.

Феногеография, проводимая на удобных для генетических исследований видах (или на видах, уже хорошо изученных генетически), может завершиться развитием сформулированной в свое время А. С. Серебровским (1928—1929) геногеографии, т. е. изучения географического распространения отдельных аллелей в пределах ареала вида. Конечно, доведение феногеографии до уровня геногеографии представляет особую ценность при анализе микроэволюционных процессов.

Описанные выше направления микроэволюционных исследований посвящены сбору и обработке конкретного природного материала. Наряду с этим для развития учения о микроэволюционных процессах весьма важно всестороннее развитие наших теоретических представлений и методов количественного анализа взаимодействий различных факторов. Этому посвящена особая

дисциплина — эволюционная математика. Современная эволюционная математика занимается определением пограничных и предельных состояний в действии отдельных эволюционных факторов и в их взаимодействиях; анализом проблемы внутривидовых и межвидовых динамически равновесных состояний в отношении различных генотипов (внутривидовой полиморфизм); анализом состояний равновесия и нарушений этого равновесия в сообществах разных видов в пределах биогеоценоза и количественный анализ биогеоценологических взаимоотношений в биосфере, а также созданием программ для построения машинных моделей, которые позволили бы быстро проверять значение изменений определенных параметров и давлений отдельных факторов на протекание определенных микроэволюционных процессов.

В области эволюционной математики уже имеется большой «задел», созданный классическими работами Дж. Харди, Р. А. Фишера и В. Вольтерра и современными работами А. А. Ляпунова, Ю. А. Свирижева и др. Необходимо, однако, на современном уровне (как математическом, так и биологическом) развивать новый синтез генетической популяционной и эволюционной математики, позволяющий с достаточной точностью оценивать относительное значение и пределы возможного действия различных эволюционных факторов. Для развития эволюционной математики особенно необходимо образование так называемых «невидимых коллективов», то есть в данном случае тесной идейной кооперации генетиков, эволюционистов-математиков.

ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Иногда отмечается, что в связи с бурным развитием ряда современных разделов экспериментальной биологии, отвлекающей в свои области наиболее активные

группы молодых исследователей-биологов, классические «описательные» разделы полевой и музейной ботаники и зоологии в известной мере отступили на задний план. В то же время становится все более ясным, что интенсивное развитие на новом уровне этих классических разделов биологии именно сейчас приобретает особую значимость в связи с решением ряда теоретических и практических больших проблем биологии. Необходима полная и по возможности количественная инвентаризация флоры и фауны для решения больших проблем, связанных с повышением биологической продуктивности Земли. Для дальнейшего успешного развития наших представлений о механизмах эволюции совершенно необходимо еще более детальное количественно точное (и, что особенно важно, основанное на современных генетико-эволюционных теоретических позициях) описание отдельных популяций и групп популяций в пределах ареалов определенных видов растений и животных. Все это заставляет требовать и ожидать развития теоретической систематики и биогеографии, внедрения знания основ современного эволюционного учения, генетики и ряда разделов экспериментальной биологии в среду «описательных» биологов, рациональной организации музейной и полевой биологии и оживления работ натуралистов-любителей, объединенных общими эволюционными задачами и интересами. Следует напомнить, что такие работы велись в прошлом в нашей стране весьма широко и что наша необъятная страна представляет прекрасные возможности для их дальнейшего развития.

Внедрение знания современного эволюционного учения в системы медицинских, сельскохозяйственных, охотничье-промысловых, рыбохозяйственных, землеустроительных и т. п. организаций позволит (без значительного расширения и увеличения трудоемкости работ) собирать огромный и ценнейший популяционный материал для решения ряда микроэволюционных проблем. Несомненно, что в то же время этот материал повысит качество и эффективность работ в области решения непосредственных прикладных задач, стоящих перед соответствующими учреждениями.

В настоящее время, как известно, во всех странах мира выделяются огромные суммы на научно-исследо-

вательскую работу. Однако сегодня важным является не увеличение кадров научных работников и расширение сети существующих научных институтов, а рациональное и, возможно, более полное использование уже существующих возможностей. Научные работники разных специальностей должны заинтересовывать друг друга в проведении общих исследований. Для намеченной программы развертывания исследований в области эволюционной биологии отнюдь не требуется создания каких-то новых учреждений с громоздкими штатами и планами. Мировой опыт показывает, что наиболее эффективным путем является создание «невидимых коллективов», т. е. истинное объединение усилий различных биологов общими интересами и целями. Основной предпосылкой для создания «невидимых коллективов» является отнюдь не перекавалификация исследователей: представителям различных научных дисциплин необходимо лишь достаточно глубоко ознакомиться с соответствующей дисциплиной, для того чтобы иметь возможность с коллегами из других наук творчески обсуждать общую проблематику. Для успешного развития эволюционной математики необходимо привлекать «настоящих» математиков; последние, однако, должны настолько ориентироваться в биологии и вникать в биологическую суть дела, чтобы иметь возможность корректно и адекватно переводить биологические понятия и задачи на язык понятий и задач математических. Биолог же эволюционист вовсе не должен заниматься конкретным применением математики в своих работах «в меру своих сил и возможностей»; он, так же как и математик, должен лишь понимать логический ход рассуждений и общие принципы по большей части недоступного ему в профессиональных применениях математического аппарата.

Создание «невидимых коллективов», распространение знаний в области современного эволюционного учения и популяционной генетики среди биологов разного профиля, вместе с рационализацией комплексных полевых исследований, несомненно, приведет к быстрому накоплению и эффективному теоретическому использованию огромного нового фактического материала.

При сборе материала в области изучения процесса микроэволюции в природе необходимо избегать одной обычной методологической ошибки биологических иссле-

дований: не надо стараться получить побольше разнородного материала, напротив, весь собираемый материал и методика его обработки должны быть подчинены основной задаче исследования. Иначе часто получается уравнение со многими неизвестными, которое, как известно, не имеет однозначного решения.

Наконец, нужно подчеркнуть необходимость использования данных из огромных по масштабам природных и промышленно-хозяйственных опытов. Такие опыты в большем или меньшем числе и масштабе происходят практически в любом участке биосферы. Широкая асфальтированная дорога может оказаться непреодолимым барьером, разделяющим прежде единую популяцию наземных моллюсков или нелетающих насекомых на большой поляне. Проследить год за годом за изменениями, происходящими с новыми возникшими популяциями, — интересная микроэволюционная задача. С осушением обширных болотистых пространств прежде единая и большая популяция влаголюбивых животных или растений в данном месте обычно распадается на несколько самостоятельных; внимательный анализ на протяжении последующих поколений и сокращения численности популяции на ее генетические особенности. При затоплении нового водохранилища на островах оказываются изолированными в разной степени популяции прыткой ящерицы, ранее тесно связанные друг с другом. Произошедшие за несколько поколений изменения способны показать возможные темпы микроэволюционного процесса.

Во всех этих примерах речь шла о ненамеренном влиянии деятельности человека на природные процессы. Не менее интересны данные, которые можно получить по микроэволюции тех или иных животных и растений при акклиматизации, реакклиматизации и интродукции. К сожалению, мы часто не можем использовать для микроэволюционных исследований результаты таких «экспериментов», поскольку, как правило, отсутствует достаточно точное определение начальных, исходных параметров (характеристики единой прежде популяции, если не генетической, то хотя бы морфологической, фенотипической — характеристики вселяемых или переселяемых групп особей). Мы не знаем точно, какие белки

были акклиматизированы десятки лет назад на Кавказе, в Крыму, на Тянь-Шане, и поэтому, наблюдая их значительные отличия от типичных белок таежной зоны в настоящее время, мы не можем использовать этот «эксперимент» для анализа происшедших микроэволюционных явлений. Подобные примеры весьма многочисленны. С другой стороны, можно указать на замечательный положительный пример: успех в анализе так называемого индустриального меланизма среди некоторых бабочек в Англии и прилежащих частях континента был основан на том, что с самого начала появления и распространения меланизма (середина XIX в.) явление прослеживалось количественно, комплексно и на должном методическом уровне (Кеттлевел, 1955). Напомним, что этот пример был и остается одним из наиболее убедительных при анализе действия разных элементарных эволюционных факторов в природе, и особенно — действия естественного отбора.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одной из наиболее грандиозных задач естествознания является вскрытие путей управления эволюционным процессом. От успешного и своевременного решения этой задачи в немалой степени будет зависеть развитие человеческого общества в биосфере Земли. Будет ли будущее человечество ютиться под прозрачными колпаками мегаполисов в окружении промышленных пустошей или будет гармонично сосуществовать с разнообразной и богатой живой природой, дающей людям все необходимое для жизни и постоянно обогащающейся, под контролем и в интересах развивающегося общества? Ответ на этот вопрос в немалой степени зависит от того, удастся ли нам решить проблему управляемой эволюции. Решение же этой проблемы немыслимо без знания закономерностей протекания эволюции на микроэволюционном уровне.

Учение о микроэволюции, в самых общих чертах и неизбежно кратко изложенное выше, несомненно занимает очень значительное место в современной эволю-

ционной биологии. Не будет преувеличением сказать, что микроэволюционная проблематика является центральной областью современного эволюционного учения. Прямо связанное с решением многих практических задач, встающих при все более широком освоении биосферы в наше время, учение о микроэволюции уже ныне широко распространяется в ботанике и зоологии, генетике и биогеоценологии, систематике и биогеографии, селекции и практике рационального использования ресурсов живой природы.

Одной из черт зрелости всякой научной дисциплины является возможность точного описания изучаемых явлений. Выделением элементарных явлений, единиц и факторов эволюционного процесса микроэволюционное учение принципиально определилось как один из немногих пока точных разделов современной биологии. В этом методологическом совершенстве — залог грядущих больших успехов микроэволюционного учения и его широкого проникновения в самые разнообразные разделы современной биологии.

ЛИТЕРАТУРА

Биология вчера и сегодня. Сб. М., «Знание», 1969, 46 с.

Кэйп А. Вид и его эволюция. Перевод с англ. Изд-во иностр. лит. М., 1958, 244 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. Перевод с англ. М., «Мир», 1968, 598 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н. и Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969, 408 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 1973, 276 с.

Хаксли Дж. Удивительный мир эволюции. Перевод с англ. М., «Мир», 1971, 110 с.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, Изд-во Уральского филиала АН СССР, 1969, 200 с.

Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М., «Просвещение», 1966, 216 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М., «Наука», 1968, 452 с.

Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. Перевод с англ. М., «Мир», 1966, 330 с.

Яблоков А. В. Эволюционная теория сегодня. М., «Знание», 1968, 32 с.

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|----|
| Введение | 3 |
| Популяция как элементарная эволюционная структура | 7 |
| Изменение генотипического состава популяции —элементарное эволюционное явление | 16 |
| Элементарный эволюционный материал | 18 |
| Встречаемость мутаций в природе | 20 |
| Характер мутантных признаков | 25 |
| Генетические различия между природными таксонами | 26 |
| Элементарные эволюционные факторы | 28 |
| Мутационный процесс — «поставщик» нового элементарного материала | 28 |
| Популяционные волны | 29 |
| Изоляция | 34 |
| Естественный отбор | 39 |
| Пусковые механизмы эволюции | 47 |
| Видообразование — завершение микроэволюции | 49 |
| Проблемы ближайшего будущего | 52 |
| Перспективы развития микроэволюционных исследований | 56 |
| Заключение | 60 |
| Литература | 62 |

**Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский
и Алексей Владимирович Яблоков**

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса.

Редактор *И. М. Тужилина*

Художник *С. А. Бычков*

Худож. редактор *Т. И. Добровольнова*

Техн. редактор *И. В. Василевская*

Корректор *Л. Д. Васильева*

А 02949. Индекс заказа 46111. Сдано в набор 23/VIII 1974 г. Подписано к печати 16/X 1974 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. 3,21. Тираж 64 390 экз. Издательство «Знание», 101835, Москва, Центр, проезд Серова, д. 3/4. Заказ 1606. Типография Всесоюзного общества «Знание», Москва, Центр, Новая пл., д. 3/4.

Цена 10 коп.

ДОРОГИЕ ТОВАРИЩИ!

Сообщаем вам, что подписчики серии «Биология» в 1975 году получают среди других следующие брошюры:

Карпинская Р. С., доктор философских наук. Материалистическая диалектика о закономерностях развития органического мира.

Дылис Н. В., доктор биологических наук. Учение о биогеоценозе и его проблемы.

Пехов А. П., доктор биологических наук. Социальные проблемы генетики.

Тульчинская В. П., член-корреспондент АН УССР. Химическая деятельность микроорганизмов.

Александров В. Я., доктор биологических наук. Поведение клеток и внутриклеточных структур.

Антонов А. С., кандидат биологических наук. Новое в молекулярной биологии — геносистематика.

Панов Е. Н., кандидат биологических наук. Этология — ее истоки, становление и место в исследовании поведения.

Может быть, ваших товарищей по работе заинтересует наша серия. Напоминаем, что подписаться на нее можно в любом отделении связи и у общественных распространителей на квартал, полгода, год (цена соответственно 33 коп., 66 коп., 1 руб. 32 коп.).

В каталоге «Союзпечати» серия расположена в разделе «Научно-популярные журналы» под рубрикой «Брошюры издательства «Знание». Индекс серии по каталогу «Союзпечати» 70071.

Издательство «Знание»

10 коп.

Индекс 70071

