

ПРИРОДА



7
1966

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА, ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

Член-корреспондент АН СССР

С. С. Шварц

Институт биологии Уральского филиала АН СССР (Свердловск)

Брюссель, 1958 год. Всемирная промышленная выставка, отдел науки. В центре выставки знаменитый атомium — символ современной науки. Коллекционеры охотятся за спичечными коробками с изображением первого посланца в космос — нашей Лайки. Поражают стенды, демонстрирующие достижения химии полимеров, физики сверхвысоких давлений, сверхнизких температур... И рядом скромный стенд с бабочками — светлыми и темными. Что заставило организаторов выставки поместить их рядом с экспонатами, иллюстрирующими лучшие из лучших достижений науки нашего века?

«Промышленный меланизм» бабочек, обычно называемый индустриальным. Это выражение не сходит со страниц биологической литературы. Знаменитостью стала *Biston betularia*, бабочка белесая — под цвет березовой коры. Однако за последние 100 лет промышленность Англии настолько задымила белую кору берез, что покровительственная окраска бегулярии перестала охранять ее от многочисленных врагов. И вот на глазах у человека окраска бабочки стала изменяться. Она становится темной, под цвет коры берез промышленных районов. Зоологи и генетики установили, что изменение окраски бабочки произошло по законам дарвинизма: путём отбора темных особей и вытеснения светлых возникла новая форма бегулярии, новые свойства ко-

торой наследственно закреплены. Впервые человеку удалось наблюдать эволюционный процесс в действии, и это было расценено как триумф науки, достойный демонстрации рядом с достижениями атомной физики.

Для все большего числа ученых становится аксиомой, что в наше время наука служит непосредственной производительной силой. Если это так, то и эволюционную теорию надо рассматривать не только как средство познания путей развития живого мира, но и как средство управления им. Становится ясно, что эволюционная проблематика не только не потеряла своего ведущего значения в биологии, но что перед ней стали новые, неизмеримо более сложные задачи.

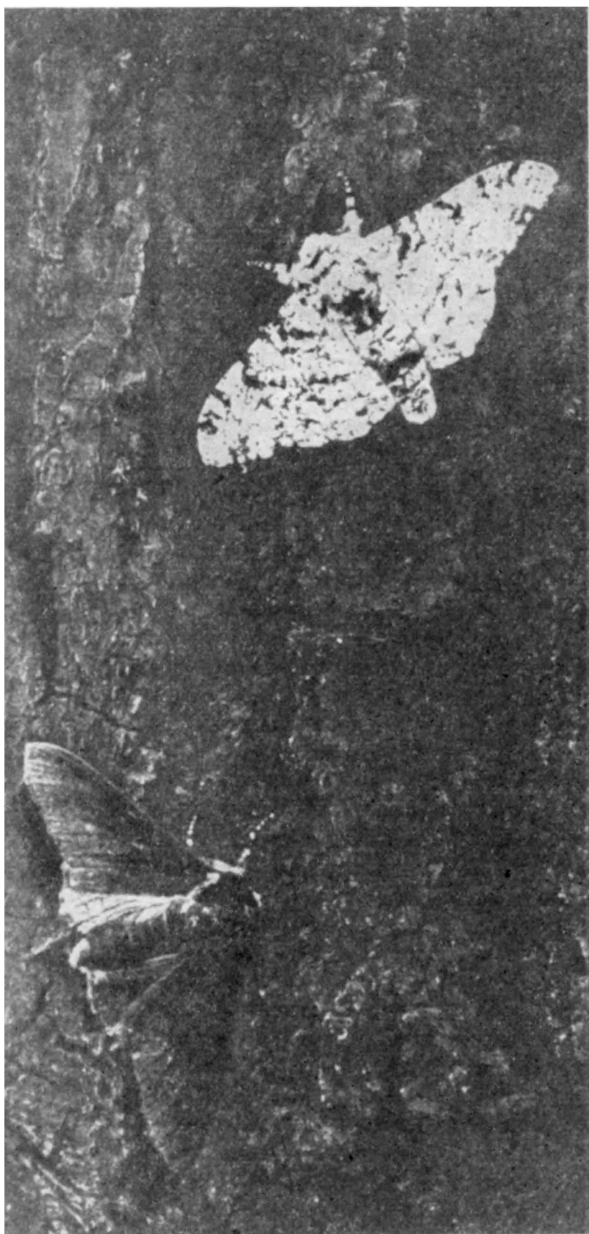
Современное эволюционное учение (современный дарвинизм) — это лишь гениальная схема реального положения вещей в природе. Для того чтобы эту схему превратить в теорию управления эволюционными процессами, необходима громадная целеустремленная работа. Чрезмерный оптимизм («все понятно»), нередко сквозящий в научной, и особенно в научно-популярной литературе, столь же вреден, как и чрезмерный пессимизм. Нельзя забывать, что речь идет о самом сложном явлении природы — развитии жизни.

Каковы же главные пути развертывания гениальной схемы Дарвина? В настоя-

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА И ЭКОЛОГИЯ

Сущность популяционной генетики сводится к изучению законов динамики генетических вариаций (генов и генотипов) в природных и экспериментальных популяциях животных, растений и микроорганизмов. С общебиологической точки зрения эта задача не менее важна, чем центральная проблема общей генетики — изучение структуры наследственных единиц, генов и механизмов их действия. Для того чтобы понять все возрастающую роль этой молодой науки в развитии эволюционного учения, необходимо обратиться к истории.

Рождение современной генетики, связанное с вторичным открытием законов Менделя, было встречено дарвинистами отнюдь не с восторгом. Это понятно. Ведь суть теории Дарвина заключается в творческой роли естественного отбора. Между тем, гене-



Бабочка белесая (*Biston betularia*) окрашена под цвет березовой коры. Однако за последние 100 лет промышленность в Англии настолько задымила белую кору берез, что покровительственная окраска перестала охранять бетуларий от врагов. И постепенно окраска бабочек изменилась, стала темной; возникла новая форма бетуларии. На темной коре дерева светлая форма видна отчетливо, темная заметна гораздо хуже



Те же бабочки на стволе дуба, обросшего лишайми. Здесь, напротив, хорошо видна темная форма, светлая же неразличима

щее время эти пути намечались с достаточной отчетливостью — это синтез популяционной генетики с экологией.

тики утверждали, что единственная известная форма наследственной изменчивости — это мутации. Но возникновение мутаций в отборе не нуждается. Они появляются спонтанно, в готовом виде и, как думали ранние генетики, особенности мутаций выражены достаточно резко. Самое большее, что может сделать отбор, это отсеять явно неблагоприятные мутации. Роль сита — это не очень-то почетная роль для ведущего механизма эволюционного процесса.

Этим и определилась реакция дарвинистов. Они не почувствовали в генетике могучего союзника и отрицали роль мутаций как источника изменчивости живых организмов, на основе которой естественный отбор создал все многообразие живых организмов. Распространению этой точки зрения способствовало и то немаловажное обстоятельство, что почти все известные в то время мутации оказывались вредными, а в теоретических работах генетиков того периода явно проявлялись механистические тенденции. С другой стороны, ранние дарвинисты еще не понимали, что закон расщепления, независимого распределения признаков и относительного постоянства генов снимает ряд трудностей теории Дарвина.

ДАРВИНИЗМ И МЕНДЕЛИЗМ

Само собой понятно, что в трудах разных ученых тенденция противопоставления дарвинизма и менделизма проявлялась в разной степени и в разных формах, но в целом почти 30-летний период начала века можно рассматривать как период самостоятельного развития эволюционного учения и генетики. Решающий шаг к взаимному обогащению этих ведущих разделов естествознания был сделан в 1926 г. С. С. Четвериковым, в его статье «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (Журн. эксп. биологии, т. 2, вып. 1).

В нашу задачу не входит анализ этой замечательной статьи, положившей начало новому направлению и в генетике, и в эволюционном учении. Отметим лишь главное. Четвериков раскрыл роль дискретных наследственных единиц в изменчивости популяций и показал, что на основе мутаций в природных популяциях животных накапливается огромный потенциал изменчивости — «скрытая изменчивость». Этот наследственный потенциал, механизм формирования которого вполне соответствует за-

конам генетики, и есть тот материал, на основе которого работает естественный отбор. Вывод С. С. Четверикова получил подтверждение и развитие в трудах плеяды замечательных генетиков, среди которых видное место занимают русские исследователи — Н. П. Дубинин, Н. В. Тимофеев-Ресовский и др.

Этот интереснейший период в развитии биологии со временем станет предметом специального анализа в истории науки. За какие-нибудь десять лет генетика, рассматривавшаяся до работ С. С. Четверикова лишь как ненадежный спутник дарвинизма, превратилась в его основу, а эволюционные работы, не учитывающие достижений генетики, оказались простым анахронизмом. Стало ясно, что именно мутации и есть тот материал, на котором основывается эволюция, а следовательно, все закономерности, касающиеся цитологических основ наследственности и фенотипического проявления мутаций, имеют прямое отношение к дарвинизму, к теории естественного отбора. Симптоматично само название одной из важнейших работ этого периода: «Генетическая теория естественного отбора» (Р. Фишер, 1930). Возникла новая система идей, суть которой сводится к следующему: источник изменчивости — мутации генов и их рекомбинации. Особо подчеркивается исключительная роль рекомбинаций. Если наследственность животного определяется 1000 генов, каждый из которых может проявляться в 10 формах (10 аллелей), то это значит, что на основе рекомбинаций может возникнуть 10^{1000} генотипов. Это число превышает число электронов в видимой части Вселенной.

Что же определяет распространение в популяции отдельных генов, их сочетание в генотипы, наилучшим образом приспособленные к условиям внешней среды? Какую роль в этом процессе играет мутирование? Ответить на эти вопросы методами классической генетики оказалось невозможно. Возникло новое направление генетики — популяционная генетика. Посмотрим, к каким же выводам пришла эта наука за 30-летний путь своего развития.

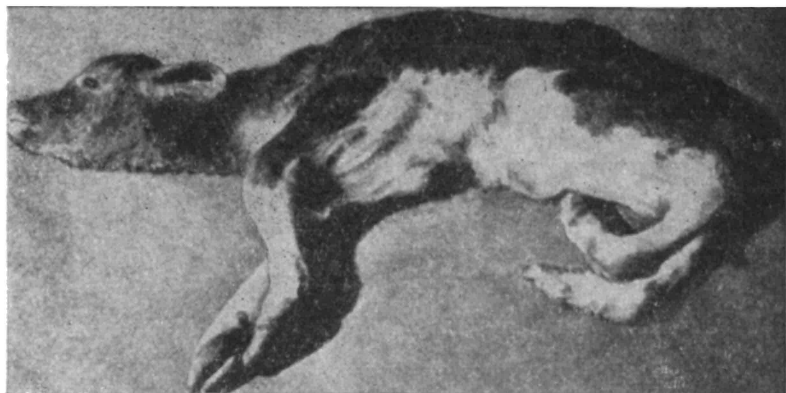
С точки зрения генетики, популяция — это та элементарная совокупность особей одного вида, в пределах которой реализуется свободное скрещивание, осуществляется свободный обмен генами. Таким образом определяется генетическое свое-

образе популяции, ее отличия от других популяций вида.

Однако генетическое единство популяции всегда сочетается с ее генетическим разнообразием. Даже родные братья и сестры бесчисленных растений и животных генетически неидентичны. Это было особенно ярко показано на плодовых животных, например, амфибиях. Потомство от одной пары животных представляет собой популяцию в миниатюре, генетическая разнородность которой остается значительной. Отсюда следует, что любое скрещивание приводит к возникновению новых генетических вариантов.

Это положение существенно отличается от представлений генетиков начала века. Не крупные, бросающиеся в глаза наследственные изменения, макромутации, такие как коротконогость овец, резкие отличия в окраске птиц или млекопитающих, изменение структуры волоса или пера и т. д., определяют различия между особями популяции. Действительно, как правило, макромутации вредны и в природных популяциях проявляются относительно редко. Генетическая индивидуальность животных определяется мелкими, нейтральными мутациями, ничтожными изменениями наследственного аппарата клетки, определяющими такие ничтожные особенности животных, как чуть-чуть более светлую или темную окраску, чуть-чуть большие или меньшие размеры тела, ничтожные различия в уровне метаболизма и т. п.

Изучая внешние проявления подобных малых мутаций, генетики пришли к выводам, имеющим первостепенное значение для познания механизмов эволюционного процесса. Оказалось, что громадное большинство признаков, которыми различаются животные в пределах популяции, определяется не одним геном, а комплексом их (полигенная детерминированность признаков) и



Генетическая индивидуальность животных определяется мелкими мутациями, ничтожными изменениями наследственного аппарата клетки; макромутации, как правило, вредны. Типичный пример — наследственное нарушение нормального развития конечностей. Животные с подобными нарушениями обречены на вымирание

еще большего числа генов-модификаторов. Это страхует организм от случайно вредного изменения генотипа. Если данная особенность организма определяется молекулярной структурой одного из тысяч локусов (локус — место или точка хромосомы, где располагается данный ген), то изменение его в результате мутации или рекомбинации при скрещивании неизбежно вызовет заметное изменение морфо-физиологических особенностей животного. Если же признак определяется структурой многих локусов, тем более, расположенных в разных хромосомах, то возможности случайного нарушения нормального развития сводятся к минимуму. Поэтому понятно, что наиболее важные признаки организма (в особенности

его физиологические особенности) застрахованы указанным путем особенно надежно. Свойства части (гена) определяются свойством целого (генома, а весьма вероятно, и половой клетки в целом).

Таким путем современная генетика преодолевает известный механицизм своих ранних представителей. Эти открытия имеют важные следствия в популяционной генетике. Так как малые мутации в большинстве случаев не оказывают видимого влияния на жизнеспособность животного, то создаются условия для их накопления в общем генофонде популяции. Таким путем в популяции возникает громадный резерв генетических потенций.

ГЕТЕРОЗИС

Другое, не менее существенное открытие популяционной генетики заключается в повышенной жизнеспособности гетерозигот. Сочетание в едином генотипе разных аллельных генов (разных генетических потенций, унаследованных от отца и матери) повышает жизнеспособность организма. Поэтому, даже в том случае, если мутация оказывается вредной, она не исчезает из популяции, так как повышенная гибель гомозигот уравновешивается снижением смертности гетерозигот. Это приводит к тому, что, например, в популяциях человека сохраняются гены, вызывающие в гомозиготном состоянии тяжелые заболевания (в целом их присутствие в популяции оказывается полезным). Естественно, что и это приводит к непрерывному обогащению генофонда популяции.

ПОПУЛЯЦИЯ КАК ЦЕЛОСТНАЯ СИСТЕМА

Третий вывод рассматриваемого направления популяционной генетики имеет, пожалуй, для развития эволюционного учения еще большее значение. Коль скоро важнейшие биологические особенности организма определяются не единичными генами, а их комплексами, и поскольку вредные (в том числе и летальные) мутации могут оказаться полезными в гетерозиготном состоянии, то из этого следует, что ценность любой мутации определяется не ее индивидуальными свойствами, а свойствами генотипа в целом. Но так как скрещивание приводит к постоянному перемещению

генов и постоянному изменению генотипов, то в конечном итоге ценность отдельных мутаций определяется свойствами общего генофонда популяции в целом.

Этот вывод имеет исключительное значение. Он показывает, что популяция — единая, целостная система: изменение отдельных генотипов влияет на общий генофонд популяции, но и изменение генофонда изменяет роль отдельных генотипов и даже отдельных генов в развитии системы. Отсюда единственно возможное заключение: элементарной единицей эволюционного процесса являются не отдельные особи, а популяции. Это положение стало основой современного эволюционного учения, его справедливость ежегодно подтверждается новыми и новыми экспериментальными исследованиями.

С другой стороны, сказанное ранее показывает, почему, несмотря на то, что единичные наследственные изменения — мутации по своей природе дискретны, изменчивость организмов имеет непрерывный характер. Эта непрерывность есть следствие совокупного действия множества генов и их модификаторов. Возникающие на этой основе различия между отдельными особями могут быть не менее резко выражены, чем различия, вызванные макромутациями.

Рассмотренное направление популяционной генетики исследует законы формирования генофонда популяции. Другое направление изучает генетическое преобразование популяции при изменении условий внешней среды (изменение направления отбора). В соответствии с изменением направления отбора происходит изменение частоты встречаемости разных генотипов и изменение средней нормы изменчивости популяции в целом. Этот процесс может быть легче всего понят на конкретном примере.

Стрептомицин в концентрации 25 мг/кг останавливает рост кишечной бактерии *Escherichia coli*. Однако, если несколько миллионов бактерий выращивать на питательной среде, содержащей стрептомицин, то наблюдатель скоро обнаружит, что через несколько поколений рост *E. coli* возобновляется и не прекращается даже при высоких концентрациях антибиотика. Специальный анализ показал, что среди миллионов бактерий (напомним, что популяция бактерий, подобно популяциям любых других существ, генетически разнородна) оказались и такие, которые обладают наслед-

ственной стойкостью к стрептомицину. Естественно, что они не были уничтожены, а дали новые поколения, к стрептомицину невосприимчивые.

Точно таким же путем в условиях эксперимента были созданы и ядостойкие популяции различных насекомых. Точно таким же путем они возникают и в природе при бездумном использовании стандартных ядохимикатов. Это один из примеров, иллюстрирующих значение популяционной генетики для практики (медицина, борьба с вредителями). Экспериментальные исследования этого направления к настоящему времени насчитываются тысячами, общее число работ по популяционной генетике уже давно перевалило за 2000. Их главный итог сводится к нескольким положениям, столь твердо доказанным, что они заслуживали бы возведения в ранг законов популяционной биологии.

ЗАКОНЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

1. Чем больше генетическая разнородность популяции и чем шире и богаче скрытыми мутациями ее генофонд, тем выше ее жизнеспособность, тем выше ее экологическая пластичность, тем быстрее и полнее она преобразуется под влиянием измененной среды и соответственного изменения направления отбора. Экспериментально показано, что в течение 15 поколений отбор изменяет устойчивость некоторых популяций насекомых к ДДТ в 600 раз!

2. Доказано, что в отдельных случаях преобразование популяции вызывается изменением частоты распространения моногенно детерминированных признаков (это иллюстрируется, кстати сказать, и индустриальным меланизмом бабочек). В других, значительно более частых случаях изменение отбора ведет к изменению сочетания производителей, к изменению селекционной ценности различного сочетания совокупно действующих генов. Таким путем на основе исходного генофонда возникают новые генотипы, отсутствовавшие в исходных популяциях.

3. Отбор в течение многих поколений (громадное большинство природных популяций существует сотни и тысячи лет) создал наилучшим образом сбалансированные генотипы и популяционный генофонд. В такой сбалансированной системе жизнеспособ-

ность отдельных генотипов определяется комплексом других. Это значит, что даже если ни темп мутирования, ни его характер не изменяются (зависимость характера мутирования от свойств генотипов — один из сложнейших и еще не решенных вопросов популяционной генетики), то и в этом случае в измененной в результате отбора популяции новые мутации будут иметь уже новое значение, так как они служат основанием для формирования новых генотипов. Это обеспечивает принципиальную безграничность эволюционного прогресса.

Мы видим, что выводы популяционной генетики не противоречат принципам классического дарвинизма. Наоборот, они наполняют конкретным содержанием расплывчатое понятие Дарвина «неопределенная изменчивость», и позволяют вскрыть конкретные механизмы начальных стадий эволюционного процесса. Однако популяционная генетика породила и некоторые теоретические трудности. Экспериментальные исследования позволили определить возможную скорость эволюционных преобразований (с точностью до одного порядка величин) при давлении отбора определенной силы. И вот оказалось, что в ряде случаев реальный темп эволюции резко отклоняется от теоретических ожиданий. Приведем лишь два примера.

Завезенный в Америку воробей за 100 лет изменился в такой степени, что по всем правилам систематики его следовало бы возвести в ранг резко выраженного подвида. Учитывая различия в условиях существования воробья на новой и старой родине подобная скорость формообразования явно не укладывается в рамки теории.

Противоположный пример может быть заимствован из хорошо изученной палеонтологической истории лошади. В ряду ископаемых предков нашей лошади в связи с приспособлением к питанию жесткой пищей происходило неуклонное увеличение диаметра коренных зубов, но шло оно со средней скоростью 0,2 мм за 1 млн. лет. При этом диапазон изменчивости в пределах отдельных популяций достигает 3 мм! Сопоставление этих примеров показывает, что помимо давления естественного отбора, должны быть еще какие-то факторы, определяющие скорость эволюционных преобразований популяций. Гипотезы, рассматривающие эти факторы, уже более 20 лет тому назад оформились в теорию, развитие кото-

рой связано с именами С. С. Четверикова, С. Райта, Н. П. Дубинина, Э. Майра, Д. Д. Ромашова и некоторых других генетиков и зоологов.

ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Сущность этих представлений может быть сведена к следующему. Если какой-нибудь изолированный участок пространства (для наземных животных — остров, а для рыб — озеро и т. п.) заселяется представителями определенного вида, то вселенцы не являются полноценными представителями исходной популяции. Генофонд новой популяции не только обеднен, но и специфичен, так как определяется генотипом особей-основателей. Поскольку заселение новых территорий (или акваторий) происходит случайно, то и генетическая структура новой популяции в значительной степени обязана своим образованием случайности. Само собой понятно, что и на новой родине популяция будет подвергаться силам отбора, но так как отбор всегда работает на основе присутствующего генофонда, то и на результат отбора не может не повлиять исходный состав новой популяции, тем более, что приток новых особей извне прекращен (изоляция!). Быстро возникает новая популяция, изменяющаяся в своеобразном направлении. Так, например, на архипелаге островов возникает группа близких форм (подвидов, видов), обособление и морфологическая дифференциация которых происходит значительно быстрее, чем на сплошном участке ареала. Особенности этих форм трудно объяснить только действием естественного отбора, но они могут быть обоснованы теорией генетико-автоматических процессов.

Легко понять, что вполне аналогичный принцип действует не только в пространстве, но и во времени. После резкого спада численности вида, вызванного каким-нибудь неспецифическим фактором среды — наводнения, бури, весенние снегопады и т. п., популяция восстанавливается за счет немногих оставшихся в живых особей. Их генофонд не совпадает с исходным генофондом популяции, поэтому при восстановлении численности срабатывает тот же самый механизм случайного основателя, что и при пространственной изоляции. Не вдаваясь в детали, полезно указать, что, согласно большинству теоретических представлений,

эволюционные преобразования популяций происходят особенно быстро в тех случаях, когда вид представлен относительно изолированными, средних размеров, популяциями.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

Таким образом, генетики, а следом за ними и многие зоологи и ботаники, пришли к выводу, что эволюционный процесс определяется естественным отбором, изоляцией и динамикой численности (волны жизни)¹. Разные авторы придают этим факторам различное значение, но в целом указанная концепция признается большинством биологов, и на Западе она получила известность как «синтетическая теория эволюции». Как уже указывалось, наиболее крупные эволюционисты отдают себе отчет в том, что в своем современном виде теория эволюции еще далека от совершенства. Но ведь это можно сказать и про любую естественно-научную теорию, и, подобно любой другой теории, она должна развиваться. Каковы же пути дальнейшего развития теории эволюции органического мира? Здесь мы покидаем твердую почву уже давно завоеванных научных фактов и становимся на неизмеримо более зыбкий грунт гипотез.

Несомненно, что в ближайшем будущем значение популяционно-генетических исследований не только не уменьшится, но и значительно возрастет. Об этом свидетельствуют работы последних лет, вскрывшие ряд принципиально новых закономерностей. Так, за последний 10-летний период было показано, что уровень интеграции генотипа в процессе эволюции возрастает; что обогащение популяционного генофонда сопровождается ростом резерва генетических потенций отдельных индивидов и, в соответствии с этим, роль изоляции зависит от того, из каких популяций происходят животные-основатели; что при скрещивании двух популяций, через несколько десятков поколений, возникает новая популяция, новая полигенная система, лучше приспособленная к условиям внешней среды. Трудно переоценить значение подобных исследований для совершенствования теории эволюции. И тем не менее, нам кажется, что любая

¹ Термин «волна жизни» предложен С. С. Четвериковым задолго до появления понятия «генетико-автоматический процесс».

степень их развития не решит поставленной задачи во всей ее невероятной сложности. На чем основывается это утверждение?

СОЮЗ ГЕНЕТИКИ И ЭКОЛОГИИ

Несомненно, что первый шаг эволюционного процесса заключается в преобразовании популяций. Изучение этого первого шага крайне важно, и на этом пути популяционная генетика сделала исключительно много: основные пути процесса вскрыты и могут быть воспроизведены в эксперименте. Однако эволюция не исчерпывается ее первым шагом. Объяснить эволюцию — это значит вскрыть механизмы видообразования с той степенью детальности, которая позволила бы управлять этим процессом. Понять эволюцию — это значит понять конкретные механизмы возникновения не только видов, но и высших таксономических категорий. Решить эти проблемы силами одной популяционной генетики невозможно, но ряд исследований последнего времени (в том числе и проведенные в лаборатории автора) показывают, что это под силу союзу генетики и экологии.

Совершенно очевидно, что крупные филогенетические преобразования происходят в процессе приспособления животных к своеобразным условиям среды. Возникновение амфибий связано с приспособлением к жизни на суше, возникновение рептилий знаменует собой окончательный переход к сухопутному образу жизни, возникновение отдельных групп копытных определилось их приспособлением к существованию на открытых пространствах и т. п. Почти невозможно себе представить, чтобы подобного типа приспособления возникали в условиях изоляции на небольших участках пространства. Наоборот, поистине необозримое число фактов говорит о том, что существенные эволюционные сдвиги, которые в своей совокупности привели к формированию современного нам органического мира, произошли в процессе освоения крупных участков арены жизни и в процессе освоения животными новых экологических ниш. Однако стимулы к этому процессу возникают лишь в сложных, богатых видами, сообществах. Только в этих условиях обостренная конкуренция вынуждает животных занять наиболее выгодную позицию в экологической системе. Не случайно громадное множество фактов показывает, что при столкно-

вании материковых и островных форм, победителями неизменно оказываются первые — они прошли неизмеримо более суровую школу жизни! Не случайно также, что громадное большинство островных форм отличается явно незначительными биологическими признаками. Это скорее монстры эволюции, чем продукты ее генеральных направлений. Буквально все исключения из этого правила легко объясняются специфичностью действия отбора, а не автоматическими процессами.

Лишь на открытых просторах арены жизни, подвластных всем ветрам борьбы за существование, закладываются основы новых приспособительных типов живых организмов, здесь они шлифуются до того изумительного совершенства, которое поражало и не перестает поражать исследователей. Однако ряд фактов говорит о том, что в этих условиях, где роль принципа случайного основателя (во всех его вариантах) не может проявиться с полной силой, процессы преобразования популяций нередко происходят настолько быстро, что приписать их действию индивидуального отбора почти немислимо, для этого пришлось бы допустить такое давление отбора, которое в природе никогда не реализуется. Эти факты наталкивают на мысль, что существуют еще какие-то механизмы, аналогичные механизмам генетико-автоматических процессов, которые, действуя совместно с отбором, резко повышают его эффективность. Ключ к решению этого интересного вопроса обнаруживается при анализе результатов некоторых достижений экологии.

ЭКОЛОГИЯ В РАЗВИТИИ

За последние годы экология развивалась, пожалуй, не менее бурно, чем генетика, и ввела в науку ряд важных закономерностей и понятий. В самой общей форме экология определяется как наука, исследующая законы связи организма со средой его обитания. В решении этой основной задачи экологией был достигнут прогресс, который с полным правом может быть назван принципиальным. Он заключается в следующем.

Оказалось, что приспособление вида к своеобразию его внешней среды не сводится к морфологическим и физиологическим изменениям отдельных особей. Приспособления этого типа хорошо известны, биологи изучают их веками. Оказалось, однако, что

не меньшее значение имеют и приспособления популяции как единого целого. Принципиальное совпадение с выводом генетики очевидно. Популяция — элементарная форма существования вида, специфически приспособленная к конкретным условиям среды, является и элементарной единицей эволюционного процесса. В этом совпадении выводов генетики и экологии чувствуется нечто большее, чем аналогия, в нем отражается приспособительный характер эволюции.

Популяционный тип приспособлений животных изучается немногим более десяти лет, но достигнутые результаты поразительны. Было, например, показано, что в ответ на ухудшение условий существования, снижающее численность животных, популяции (именно популяция как целое) реагирует в высшей степени совершенно: повышается половая активность самцов, возрастает скорость полового созревания, увеличивается плодовитость, соотношение полов в пометах сдвигается в сторону самок, эмбриональная смертность сводится к минимуму, увеличивается способность животных противостоять неблагоприятным факторам среды и т. п. Есть данные, показывающие, что повышается стойкость к некоторым заболеваниям, в том числе и таким, как сердечно-сосудистые (опыты на обезьянах).

Столь же четкую реакцию вызывают у популяции и специфические изменения условий существования: повышение или понижение температуры, изменение количества и качества кормов и др. Естественно, что изучение подобных приспособительных реакций животных представляет очень большой интерес (популяционная экология стала основой рационализации использования биологических природных ресурсов и борьбы с вредителями).

Однако в рамках нашей темы важнее другое. Специальными исследованиями было установлено, что на одни и те же изменения внешней среды животные разных внутрипопуляционных групп (разного пола, возраста, физиологического состояния) реагируют по-разному. Более того, как показали исследования нашей лаборатории, даже животные одного и того же возраста, но разного времени рождения реагируют на одинаковые условия существования различным образом. Другими словами, животные не

только разного возраста, но и разных поколений оказываются биологически специфичными.

Так, например, грызуны, родившиеся осенью, отличаются от весенних поколений замедленным ростом, замедленным половым созреванием, большей способностью создавать в организме резервы питательных веществ, относительной гипофункцией ряда желез внутренней секреции, пониженным уровнем основного обмена, замедленным темпом старения. Естественно поэтому, что, в зависимости от сочетания в популяции различных внутривидовых групп, а также, от характера распределения животных по территории, реакция популяции в целом на изменения условий среды обитания будет различной: реакция популяции определяется прежде всего ее экологической структурой.

Исследования этого направления имеют исключительное значение при решении ряда важнейших вопросов, в том числе одной из центральных проблем современной биологии — проблемы биологической продуктивности сообществ и биосферы в целом (что специально подчеркивается Международной Биологической программой). Правда, эти исследования еще не приводят к непосредственному идейному сближению популяционной генетики с популяционной экологией. Такое сближение происходит при анализе соотношения экологической и генетической структуры популяций.

Оказалось, что структура внутривидовых групп различна. Так как животные разного возраста и разных поколений и т. п. развиваются в разных условиях среды, то, в силу закономерностей, описанных выше, их генетическая разнородность не может не быть различной¹. Поэтому при изменении экологической структуры популяций неизбежно возникают и изменения ее генетической структуры. Это предположение подтвердилось во всех случаях, когда проверка оказалась технически возможной.

Как ясно из сказанного выше, изменение экологической структуры популяций происходит отнюдь не случайно. Наоборот, их с полным правом можно рассматривать как одно из важнейших приспособлений ви-

¹ Затронутые здесь вопросы подробно освещены в «Журнале общей биологии», 1965, № 5 и «Зоологическом журнале», 1965, № 10.

да к изменению среды. Отсюда следует, что изменение численности и структуры популяции неизбежно приводит к закономерным изменениям ее генетического состава. Специальный анализ показал, что характер этих изменений не случаен. Он вызывается предшествующим развитием популяции, определившим генетическую специфику и популяции в целом, и отдельных внутривидовых групп, и характером изменений среды (а также временем года, когда они происходят). В ряде случаев экологические механизмы генетического преобразования популяций могут быть значительно более эффективны, чем индивидуальный отбор классического дарвинизма (естественно, что краткость изложения лишает нас возможности остановиться на этом вопросе с нужной подробностью).

Описанную форму экологических механизмов генетического преобразования популяций мы считаем важнейшей. Другая их форма заключается в межпопуляционном отборе. Сущность этого явления, которому особое внимание уделяет в последнее время Левонтин (R. C. Levontin, 1965), заключается в следующем.

Допустим, что по каким-то причинам данная популяция вымирает. Ее место занимают вселенцы из соседней популяции. Новая, генетически специфичная, популяция в новой среде не копирует старой (формообразовательный процесс в равной степени определяется как природой действующих факторов, так и природой организмов). Возникает иная совокупность особей, своеобразным образом приспособленная к условиям среды. Показано, что и этот процесс в ряде случаев может быть в высшей степени эффективным.

Вряд ли нужно доказывать, что ни один из механизмов микроэволюционного процесса не действует изолированно, ни один из них не может быть обнаружен в природе в чистом виде (в настоящее время трудно назвать ученого, отстаивающего самостоятельное значение генетико-автоматических процессов). Мы полагаем, однако, что экологические механизмы начальных стадий эволюционного процесса заслуживают того, чтобы быть поставленными в один ряд с уже давно завоевавшими признание факторами эволюции — естественным отбором и генетико-автоматическими процессами. Ведущая роль, безусловно, остается за отбором в его классическом понимании, но в

разных конкретных природных ситуациях относительное значение разных факторов может быть различно.

Если же рассматривать вопрос с точки зрения перспектив, то в настоящее время наибольший интерес представляют, по нашему мнению, именно экологические механизмы микроэволюции (в изложенном выше понимании), так как они сохраняют свое значение в любых условиях среды (а не только в условиях изоляции) и по природе своей направлены.

С другой стороны, изучение экологических механизмов преобразования популяций подсказывает пути управления этим процессом. Дело в том, что генетико-автоматическими явлениями управлять принципиально невозможно. Управлять ходом индивидуального отбора в природных популяциях невозможно технически (а во многих случаях и принципиально). Управлять же экологическими механизмами вполне возможно уже в настоящее время. Экологи обладают достаточным арсеналом средств для того, чтобы направленно изменять экологическую структуру популяций, а истребление одной популяции и заселение освободившегося пространства животными из другой популяции — дело относительно простое. Таким путем, используя экологические механизмы, мы уже в настоящее время можем управлять развитием популяции, т. е. микроэволюционным процессом. Нет нужды доказывать практические и теоретические перспективы подобных работ. Для их реализации необходимо с наибольшей тщательностью изучить соотношение между экологической и генетической структурой популяций разных видов в разных условиях среды. Задача эта вполне выполнима.

Мы подробно остановились на одном из вопросов, иллюстрирующих перспективы совместных усилий генетиков и экологов в развитии эволюционного учения, так как на этом пути мы видим реальную возможность экспериментального исследования фундаментальных законов биологии в естественных условиях. Это не значит, конечно, что разобранный вопрос — единственная точка соприкосновения генетики и экологии.

Так как эволюция является, в сущности, процессом приспособления живых организмов к среде, то экологии не может не принадлежать одно из ведущих мест в раскрытии законов филогенеза. Нельзя забывать,

что громадное большинство фактов, доказывающих сам процесс эволюции, основывается на сопоставлении морфофизиологических особенностей организмов с их экологическими особенностями. Работы в этом направлении и в настоящее время имеют непреходящее значение. Неслучайно поэтому, что требования генетиков к экологии чрезвычайно высоки. Симптоматично в этом отношении высказывание одного из наиболее авторитетных генетиков Запада — Т. Добжанского. Степень изученности экологии дрозофилы он называет рудиментарной (Th. Dobzhansky, 1958), несмотря на то, что не только генетику, но и экологию этого классического объекта экспериментальной биологии изучали сотни талантливых исследователей.

Значение общих работ по экологии для развития эволюционного учения настолько очевидно, что подробнее останавливаться на них нет необходимости. Есть, однако, несколько специальных вопросов теоретической экологии, решение которых для развития теории эволюции имело бы особое значение.

Ряд теоретических работ И. И. Шмальгаузена (1964 и др.), а также новейшие экспериментальные исследования Ч. Уоддингтона (С. Н. Waddington, 1956, 1960 и др.) показывают, что эффективность отбора значительно повышается, если его направление совпадает с направлением индивидуальных фенотипических реакций организмов на аналогичные изменения среды. Теория вопроса (в особенности с его генетической стороны) разработана достаточно полно, но как эта важнейшая биологическая закономерность проявляется в реальной природной обстановке — остается практически совершенно неизученным (в особенности, если учесть необходимость не только качественного, но и количественного ее описания). Прогресс в этом направлении задерживается отсутствием надежных методов, позволяющих определить направление отбора в текущий момент истории популяции (первая попытка, сделанная в этом направлении в нашей лаборатории, дала обнадеживающие результаты).

Нетрудно себе представить, что разработка надежных методов решения этой, по существу, экологической задачи, открыла бы возможность экспериментального исследования в естественных условиях такой важной проблемы, как зависимость темпов

эволюционных преобразований от сочетания внешних факторов и генетической структуры популяций. Оказалось бы возможным в естественных условиях исследовать роль прямых (фенотипических) механизмов приспособлений животных к среде в процессе генетических преобразований популяций. То, что эта роль неизмеримо сложнее, чем представляли себе Ламарк и ламаркисты, сейчас очевидно, но нам кажется не менее очевидным, что до сих пор она не оценена по достоинству.

СКОРОСТЬ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ

Еще труднее, но и еще интереснее, пожалуй, другой вопрос. В последнее время накопилось значительное число данных, показывающих, что приспособительное изменение организма совершается в процессе преобразования популяций с различной скоростью. Создается впечатление, подкрепляемое разнообразными фактами, что наиболее простой и легкий для организмов путь адаптации — это путь морфофункциональных изменений (интенсификация функций отдельных органов и их систем). Приспособления на тканевом уровне реализуются в процессе эволюции значительно медленнее (и происходят лишь при определенных условиях). Но изменения на тканевом уровне (биохимические в широком понимании этого слова) оказываются значительно более совершенным типом приспособлений и, как правило, знаменуют собой процесс видообразования (биохимические изменения ведут к наследственной несовместимости).

Остаются, однако, совершенно неизученными генетические причины различий в скорости изменений организма на разных уровнях интеграции. Остается неясным, при каких условиях популяции животных вынуждены пойти по второму, наиболее целесообразному пути развития, при каких условиях процесс видообразования становится неизбежной формой приспособления исходной популяции животных.

Несомненно, что пути решения этого вопроса заключаются в исследовании интимных механизмов взаимосвязи организма со средой. Классический подход экологов к решению подобных задач окажется, вероятно, недостаточным: оценку приспособлений нужно будет проводить не только с точки зрения их функционального совершенства, но и с энергетических позиций (какой це-

ной оплачиваются приспособительные реакции). Вопрос крайне сложен, но его решение сулит в перспективе возможность создания теории управления не только внутривидовой изменчивостью, но и процессом видообразования.

К этой же постановке вопроса приводят и другие данные. С каждым годом накапливаются наблюдения, показывающие, что различные формы животных отличаются не только своими морфофизиологическими особенностями, но и характером реакций на изменение условий среды (взаимосвязь этих явлений очевидна). В процессе видообразования эти различия становятся качественными: даже близкие виды животных на сходные изменения внешней среды реагируют качественно различным образом. Однако для того чтобы обнаружить эти различия, необходим значительный прогресс техники экологических исследований. Сложность вопроса совершенно ясна (она связана с внедрением биохимических, биофизических и математических методов исследования в практику полевых исследований эколога), но и перспективы открываются крайне заманчивые.

Дело в том, что когда специфичность реакций животных принципиальна, то перед ними открываются новые пути освоения среды жизни и соответственно новые перспективы филогенеза. В конечном итоге это приводит к сдвигам макроэволюционного порядка. Намечаются, таким образом, пути точного анализа сложнейшего биологического явления. Появляется возможность установить, при каких условиях микроэволюционные, внутривидовые преобразования готовят почву для преобразований филогенетического масштаба. Для пояснения мы позволим себе воспользоваться одним примером.

У амфибий понижение температуры среды ведет к задержке метаморфоза. Это класси-

ческий пример связи скорости комплексных физиологических реакций с изменением среды, вошедший во все учебники экологии и физиологии. Развитие субарктических популяций лягушек при крайне низкой температуре среды происходит с максимальной скоростью¹. Интересно, что аналогичные результаты дало изучение высокогорных амфибий, проведенное в недавнее время американскими авторами. Легко себе представить, что совершенствование подобной инверсионной реакции амфибий на изменение среды открывает перед нами путь к освоению тундровых пространств Крайнего Севера. Совершенно несомненно, что в новой среде процесс формирования пойдет своеобразно и это не может не привести к возникновению новых родов, семейств... Таким образом, мы приходим к выводу, что совершенствование методов исследования реакций природных популяций животных в их естественной среде обитания позволит оценить внутривидовые преобразования с точки зрения перспектив филогенеза, а это уже позволяет надеяться, что и такая грандиозная проблема, как теория управления эволюцией, уже в ближайшее время может быть поставлена на вполне реальную научную основу.



Естественно, что мы не имели возможности даже упомянуть здесь о всех аспектах союза экологии с популяционной генетикой. Нам казалось наиболее важным показать, что этот союз может быть весьма плодотворным и содействовать прогрессу в разработке центральной проблемы биологии — проблемы эволюции.

УДК 575

¹ Эти исследования описаны нами в статье «Земноводные за Полярным Кругом» («Природа», 1960, № 10).