

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ФИЛОСОФИИ

ВОПРОСЫ
ФИЛОСОФИИ

XXI ГОД ИЗДАНИЯ
ЖУРНАЛ ВЫХОДИТ ЕЖЕМЕСЯЧНО

10

1967

Современные проблемы эволюционной теории

*(Об изменении относительной роли ведущих факторов эволюции
в процессе развития органического мира)*

Член-корр. АН СССР С. С. ШВАРЦ (Свердловск)

Число «модельных объектов», на которых изучаются закономерности эволюционного процесса, ограничено. Поэтому представляет большой интерес исследование вопроса: в какой мере выводы, полученные при работе с ними, могут быть распространены на весь органический мир? Этот вопрос представляет большой интерес именно в настоящее время, когда внедрение экспериментальных методов в эволюционную проблематику еще более сузило круг исследуемых видов.

Как будет показано ниже, основные механизмы эволюционного процесса не могут оставаться неизменными, они сами являются объектом эволюционных преобразований. Анализ этой возможности позволит конкретизировать наиболее общие направления эволюционной проблематики, а во многих случаях — снять кажущиеся противоречия в выводах различных исследователей, имеющих дело с различными объектами. Общенаучное значение этой проблемы очевидно.

Начнем с теоретического обоснования нашей исходной посылки: действительно ли имеются достаточные основания считать, что механизмы (в том числе и элементарные) эволюционного процесса не остаются неизменными?

Если оставить без внимания явно идеалистические построения, то можно считать всеобщим убеждение, что в основе эволюционных преобразований лежат его взаимоотношения со средой обитания (высокая степень опосредованности этих взаимоотношений в данном случае несущественна). Эволюция происходила (и происходит) в процессе приспособления живых организмов к изменяющимся условиям существования или в процессе совершенствования этих приспособлений в относительно стабильной среде. Различные аспекты этой проблемы представляют собой одну из интереснейших задач, которая заслуживает самого тщательного анализа, но в общей форме это положение вряд ли может быть оспариваемо. Отсюда следует весьма важный для нашей темы вывод.

В процессе приспособления организмов к среде обитания происходит изменение взаимосвязи организм — среда. В этом убеждает нас самый беглый взгляд на морфологические особенности животных и растений, стоящих на разных стадиях филогенетического развития. Напомним хотя бы следующие факты.

В процессе эволюции животные включили в среду жизни принципиально новые физические сферы (преодоление водного, осмотического, гравитационного, термического и т. п. барьеров). Они приобрели и непрерывно совершенствуют способность поддерживать постоянство внутренней среды в относительно широком диапазоне внешних условий (гомותרмия и аналогичные явления). Параллельно этому реакция на изменение условий среды делается все более четкой и совершенной. Кажущаяся «автономизация» развития высших животных от колебаний внешних условий и есть результат совершенствования этих реакций.

Совершенствуется и система корреляционных связей в развитии организма. Регуляция не только физиологических функций, но и формообразовательных процессов прогрессирует.

Совершенствуется защита формообразовательных процессов от влияний случайных нарушений не только во внешней среде, но и от случайных изменений генотипа. У высших животных единичные локальные мутации, как правило, оказывают свое директивное действие лишь в отношении относительно третьестепенной важности признаков. Изменение признаков, от которых зависит судьба организма, за очень редкими исключениями определяется комплексным изменением генома в целом. Эти кардинальные отличия высших животных от примитивных форм жизни, естественно, влекут за собой бесчисленное множество других отличий, определяющих специфику их взаимоотношений с внешней средой.

Наряду с этим в последнее десятилетие стало очевидным, что элементарной единицей эволюционного процесса является не вид, не особь, а популяция. Структура популяций высших животных обладает рядом особенностей, влияние которых на конкретный ход эволюционных преобразований не может быть переоценено. Действие естественного отбора опосредуется сложными преобразованиями экологической и генетической структуры популяции.

Установлено также, что совершенная система эпигенетических механизмов приводит у высших животных к исключительной генетической разнородности популяций, которая создает предпосылки для микроэволюционных преобразований в течение немногих поколений. Поступают также все новые и новые данные, показывающие, что колебания средней нормы изменчивости популяций — явление почти столь же обычное, как и колебания численности.

Другой аспект того же вопроса. Эволюция организмов идет параллельно эволюции тех экологических систем (биогеоценозов), членами которых они являются. Взаимосвязь между этими процессами почти не изучена. Получены, однако, интереснейшие данные, показывающие, что в высших звеньях цепей питания коэффициент использования энергии значительно возрастает. Это приводит к значительному возрастанию конкуренции именно в высших звеньях, что должно иметь принципиальное значение не только для темпов эволюционного преобразования, но и для их направления (большая интенсивность тонкой адаптивной радиации; значение биотических факторов среды как агентов отбора резко возрастает). Кажется вероятным, что морфофизиологический прогресс животных и растений оказывает определенное влияние и на характер проявления самых общих закономерностей эволюции.

Прежде всего необходимо отметить, что некоторые частные механизмы формо- и видообразования, имеющие известное значение в эволюции отдельных групп, в других группах организмов не имеют практически ровно никакого значения. Так, например, полиплоидизация играла, вероятно, существенную роль в эволюции некоторых растений, а возможно, и животных (амфибий); у большинства высших животных полиплоидизация половых клеток ведет к летальным последствиям и поэтому должна быть исключена из факторов эволюционного процесса. Отдельные исключения не нарушают правила.

Интересная работа С. И. Макаровой и Н. Н. Зоза «Индукцированные системные мутации у пшеницы». («Генетика», 1965, № 2) показала, что у сортов озимой пшеницы под действием нитрозоэтилмочевины могут быть вызваны системные мутации, копирующие по комплексу признаков природные виды *Triticum sphaerococcum* и *T. aestivum* ssp. *compactum*. Это, по мнению авторов, подтверждает возможность мутационного происхождения этих форм. Вряд ли найдется зоолог, который решится приписать мутациям самостоятель-

ную роль в эволюции животных. Не случайно известная теория Гольдшмидта о роли системных мутаций в эволюции сейчас почти никем не поддерживается. Сказанное справедливо и в отношении гибридизации. Виды растений явно гибридогенного происхождения известны. Известны они и для некоторых относительно примитивных животных. У высших животных с их строгой генетической, экологической и этологической изоляцией виды гибридогенного происхождения представляют собой редкости. Вероятно, к этому же кругу явлений следует отнести и изменение наследственности бактерий под влиянием бактериофагов, мутационное изменение отдельных клонов у агамных организмов и т. п. явления. Уже эти факты показывают, что говорить о тождестве механизмов, управляющих эволюционным процессом всего органического мира, можно лишь условно, с существенными оговорками и ограничениями.

Итак, полиплоидизация, гибридизация, системные мутации при всем их значении в преобразовании отдельных групп организмов не являются основными, ведущими факторами и механизмами эволюционного процесса. Важно поэтому по крайней мере попытаться установить, остается ли в процессе развития органического мира неизменной роль главных закономерностей эволюции.

При анализе этого вопроса трудно удержаться от соблазна обсудить общую проблему об основных движущих силах филогенеза, но это означало бы отклониться от специального аспекта нашей темы¹. Поэтому мы попытаемся оценить относительное значение отдельных факторов эволюции в разных группах организмов, не рассматривая проблему в целом.

Современная биология среди факторов эволюции выделяет прежде всего следующие: естественный отбор, генетико-автоматические процессы, изоляция, непосредственное влияние среды («принцип Ламарка»), ассимиляция приобретенных признаков («принцип Уоддингтона»). Разные авторы придают различным факторам разное значение, но ведущим фактором эволюции почти всеми эволюционистами признается отбор в его классической форме.

Многочисленные наблюдения показывают, что на основе рекомбинаций возможно создание генотипов, обладающих существенно новыми признаками. Многие современные теоретики-эволюционисты приписывают рекомбинациям очень существенную роль в эволюционном процессе, полагая, что естественный отбор способен обеспечить определенный морфофизиологический прогресс даже на основе неизменного обшепопулярного генофонда. Тем не менее нельзя сомневаться в том, что эволюция в целом возможна лишь на основе непрерывного обогащения генофонда, на основе непрерывного накопления новых мутаций, которые служат тем строительным материалом, из которого естественный отбор лепит поражающее нас многообразие органических форм. Новейшие данные, показавшие сложную зависимость действия отдельных генов от свойств генома в целом, не опрокинули, а лишь уточнили этот вывод. Отсюда следует важный вопрос об источниках генетической изменчивости, о причинах мутаций. В соответствии с нашей задачей мы попытаемся ответить на этот вопрос лишь в той мере, в какой это необходимо для понимания эволюции эволюционных механизмов.

Точка зрения ранних генетиков (в том числе и работавших всего лишь несколько десятилетий назад) сводилась к тому, что процесс му-

¹ Этот вопрос детально обсужден нами в монографии «Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных» (Свердловск, 1959). Наши взгляды по принципиальным вопросам не изменились, хотя и подвергались детализации в соответствии с новыми фактами, полученными как в нашей, так и в других лабораториях. См. С. С. Шварц. Эволюционная экология животных и ее задачи. «Журнал общей биологии», М., 1965, т. XXVI, № 5; его же. Возрастная структура популяций животных и проблема микроэволюции. «Зоологический журнал», М., 1965, т. 44, вып. 10 и др.

тирования — это спонтанный процесс (независимый от условий, в которых развивается половая клетка) или результат неспецифических влияний сильных абиологических факторов типа проникающей радиации. Это не давало оснований даже для постановки вопроса о возможных различиях в общих законах изменчивости организмов, стоящих на разных ступенях филогенетической лестницы. Сейчас доминирующие концепции генетиков существенно изменились. Стало ясно, что кажущаяся беспорядочность мутаций ограничивается и в значительной степени определяется исторически сложившейся наследственной основой организма. Существуют требующие проверки предположения, что этот вывод можно распространить даже на популяции одного вида: одни и те же генотипы при прочих равных условиях подвержены различной «спонтанной» изменчивости.

С другой стороны, среди современных цитогенетиков явно начинает господствовать убеждение, согласно которому ядро осуществляет свою функцию хранителя наследственности отнюдь не вне связи с цитоплазмой. Замечательные открытия особой роли нуклеиновых кислот в передаче наследственной информации не противоречат ясно наметившейся тенденции рассматривать механизм наследственности исходя из представлений о целостности клетки. В этом отношении очень интересно определение понятия ген, которое дано Р. Сэджером и Ф. Райном в недавно переведенной на русский язык книге «Цитологические и химические основы наследственности» (изд-во «Мир», 1964). Они пишут: «Что такое ген? Мы определяем ген в самом широком смысле как наследственный детерминат, альтернативные формы которого ответственны за различия в определенном признаке. Мы не указываем ни его локализацию в клетке (хромосомную или внехромосомную), ни его химический состав (ДНК, РНК или белок), так как гибкость и общность определения необходимы ввиду быстрого прогресса в этой области» (стр. 45).

Столь осторожное определение важнейшего генетического понятия явилось следствием хорошо известных работ, выявивших ряд закономерностей принципиального значения (возможность возникновения мутаций под влиянием собственных метаболитов клетки; цитоплазматическая наследственность; специфичность действия мутагенных факторов; специфическое влияние среды и физиологического состояния организмов на действие мутагенов; мутагенное действие столь обычных веществ, как витамины или металлы; самостоятельность действия мутагенов — их действие не суммируется; мутагенный эффект отдельных агентов может быть изменен физиологическими воздействиями на организм и т. п.). Все эти интереснейшие явления стали предметом исследований многих авторов и неоднократно обсуждались на международных конгрессах и симпозиумах (V Международный биохимический конгресс в Москве, 1961; Symposium «Evolution». Cambridge, 1953; Second Conference on Genetic. Michigan, 1962, и др.).

Общий вывод этих исследований может быть сведен к одному: изменение условий среды, вызывающие изменения метаболизма половой клетки, при прочих равных условиях способствуют усилению изменчивости организмов, увеличению мутабельности. Это значит, что если организм попадает в новые условия существования, то это значительно увеличивает вероятность повышения мутабельности — происходит обогащение генофонда, создаются условия для более быстрой приспособительной реакции популяций, их микроэволюционных преобразований¹. Однако для того, чтобы все это действительно могло произойти,

¹ То, что обогащение генофонда действительно влечет за собой резкое увеличение приспособительных способностей популяций, которое реализуется в течение относительно немногих поколений, было недавно доказано экспериментально. В этих исследованиях обогащение генофонда происходило за счет гибридизации.

необходимо, чтобы изменился не только обмен веществ организма, но и обмен веществ половой клетки. Вот здесь-то и обнаруживаются принципиальные различия между организмами разных уровней морфологической организации. У одноклеточных организмов изменение метаболизма неизбежно отражается на размножающейся клетке. У низших многоклеточных изменение общего метаболизма с большой долей вероятности распространяется на все клетки организма, в том числе и на гаметы. Иначе обстоит дело у высших животных. На этом вопросе мы остановимся несколько подробнее, так как ложная его трактовка неоднократно приводила к ошибкам по принципиальным вопросам биологии.

Для высших животных характерны исключительно четкие защитные реакции, которые страхуют наиболее важные органы и физиологические системы от любых нарушений. Это справедливо в отношении любых воздействий внешних условий на организм, но лучше всего может быть проиллюстрировано распределением питательных веществ по клеткам и тканям организма. Животное можно довести до крайней степени голодания (потеря веса до 50%), но его важнейшие органы (сердце, мозг) будут обеспечиваться питательными веществами нормально. Поскольку любые отклонения от нормы воспринимаются организмом как нежелательные, то важнейшие физиологические системы в значительной степени застрахованы от колебаний внешних условий. При этом совершенство этой реакции в процессе филогенеза прогрессирует. Нам удалось показать (см. В. Н. Павлинин и С. С. Шварц. Опыт экологической оценки действия голодания на организм животных. «Зоологический журнал», 1951, т. XXX, вып. 6), что даже между двумя родственными классами наблюдаются в этом отношении существенные различия: у рептилий не наблюдается еще столь четкого распределения питательных веществ между отдельными органами, как у млекопитающих.

Естественно, что еще более резкие различия были бы обнаружены при сравнении далеких классов животных или животных с растениями. Так как генеративная система наряду с мозгом — это важнейшая физиологическая система организма (нарушение нормального функционирования мозга прекращает индивидуальную жизнь животного, генеративной системы — его жизнь в грядущих поколениях), то очевидно, что застрахованность половых клеток высших животных должна быть исключительно совершенной, что и подтверждается многочисленными наблюдениями. Отсюда следует, что у высших животных (в противоположность низшим организмам) изменение условий среды в значительно меньшей степени влияет на частоту мутаций, чем у низших, а адекватность возникающих в половых клетках изменений изменениям обмена организма практически совершенно невероятна. Иное, как известно, наблюдается у бактерий. Эти примитивные организмы легко приспосабливаются к изменениям метаболического процесса, а возникшие адаптации сохраняются в течение сотен поколений после прекращения действия исходного стимула. Факты, иллюстрирующие различные стороны этого явления, были известны уже довольно давно (см., например, материалы симпозиума по эволюции 1953 года, Кембриджский университет: Symposium «Evolution». Univ. Press. Cambridge. 1953).

Отсюда понятно, что многие исследователи, полностью отрицающие возможность наследования приобретенных признаков у высших организмов, тем не менее допускают, что «принцип Ламарка» играет определенную роль в эволюции бактерий, одноклеточных водорослей и простейших (см., например, P. M. Sheppard. Natural Selection and Heredity. London, 1959). Здесь нет возможности входить в детали этого интереснейшего вопроса. Важно подчеркнуть главное: в процессе

эволюции роль прямого влияния среды как фактора эволюции изменяется.

Сказанное не означает, что морфофизиологический прогресс приводит к относительному снижению роли прямого влияния среды на организм в процессе эволюции. Эта роль остается очень значительной, но резко видоизменяется. Нельзя забывать о том, что отбор всегда происходит по фенотипам. Поэтому и результат отбора определяется реакцией отдельных индивидов на изменение внешней среды. С другой стороны, развитие идей Шмальгаузена и Камшилова (см. И. И. Шмальгаузен. Факторы эволюции. Изд. АН СССР. М.-Л., 1946; М. М. Камшилов. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий. «Доклады Академии наук СССР». 1939, т. XXIII, № 4, стр. 361—364) о стабилизирующем отборе привело Уоддингтона к гипотезе об ассимиляции приобретенных признаков. Согласно теории Уоддингтона, которую он подкрепляет рядом экспериментальных и теоретических работ (см. С. Н. Waddington. Epigenetics and Evolution. In: «Evolution», Cambridge Univ. Press. 1953, p. 186—199), в тех случаях, когда направление отбора и фенотипических реакций животных совпадает, эволюционные преобразования популяций происходят значительно быстрее, чем в иной ситуации. Анализ путей приспособления животных к условиям существования на Крайнем Севере позволил нам показать, что «принцип Уоддингтона» действительно помогает понять резкие различия в скорости эволюционных преобразований разных форм в разных условиях среды и хорошо объясняет резкое повышение темпов эволюции на отдельных отрезках филогенеза отдельных групп (см. С. С. Шварц. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. «Труды Института биологии Уральского филиала АН СССР». Свердловск, 1963, вып. 33).

Здесь нет возможности вдаваться в анализ генетических механизмов, определяющих связь эффективности действия отбора с фенотипическими реакциями животных. Необходимо лишь указать, что чем более совершенны гомеостатические и морфогенетические реакции организмов, тем эта связь теснее. Это в значительной мере определяет скорость эволюционных преобразований высших животных.

В заключение необходимо остановиться еще на одном интересном вопросе — об изменчивости разных групп признаков. Нет никаких оснований считать, что мутации генов, определяющие биохимические особенности организмов, происходят менее часто, чем мутации, отражающиеся на их морфологии. Наоборот, прямые наблюдения (проведенные преимущественно на одноклеточных организмах) показывают, что вероятность мутирования генов, определяющих разные группы признаков, одного и того же порядка. Отсюда следовало бы ожидать, что и изменчивость животных и растений на разных уровнях организации (биохимическом, тканевом, организменном) должна быть примерно одинаковой. Это действительно так применительно к низшим организмам. Но иначе обстоит дело с высшими организмами: с повышением организации животных четкость биохимической характеристики отдельных групп резко возрастает. Не только виды, но и отдельные внутривидовые формы рыб нередко отличаются комплексом биохимических особенностей. У млекопитающих же даже виды одного семейства, морфологически резко различные, с биохимической точки зрения дифференцированы очень слабо.

Конечно, и из этого правила есть исключения, но правило в целом выражено четко. В нем отражаются очень важные отличия между сравниваемыми группами животных. Причины этих отличий сводятся к следующему. Мутации изменяют положение (или состав) аминокислот в белковой молекуле, но отбор сохраняет лишь такие варианты белков,

которые стереохимически способны выполнять свою функцию и не противоречат молекулярным ассоциациям других протеинов¹. Чем выше морфофизиологическая организация животного, тем выше его чувствительность к подобным «противоречиям». Отсюда следует, что возникновение мутации, полезной с функциональной точки зрения, не будет подхвачено отбором, если она нарушает биохимическую гармонию организма. Поэтому низшие формы жизни, менее строгие в этом отношении, имеют больше возможностей для приспособления путем биохимической специализации (глубокие биохимические отличия нередко обнаруживаются даже между штаммами бактерий). У высших организмов в пределах относительно родственных групп специализация происходит преимущественно на морфофизиологическом, а не на биохимическом уровне.

Обратим теперь внимание на характер проявления главных движущих сил эволюции в разных группах организмов.

Естественно, что отбор работает на основе общего генофонда популяции. Чем богаче генофонд, тем выше эффективность естественного отбора. Классические исследования Четверикова², посвященные скрытой изменчивости и механизм обогащения популяционного генофонда, сделали это очевидным. Возможности накопления скрытой изменчивости у высших организмов значительно выше, чем у более примитивных. Это ведет к постоянному накоплению в популяции разнообразных генетических потенций при относительной фенотипической однородности популяций³. Важно подчеркнуть, что в процессе филогенеза эта закономерность становится все более резко выраженной. Она имеет в своей основе совершенствование регуляторных механизмов онтогенеза (генетическая емкость не только популяции, но и отдельных особей увеличивается). В популяции резко преобладают гетерозиготы, увеличивается генетическая разнородность популяции, увеличивается роль генов-модификаторов, большинство биологически существенных признаков детерминирована полигенно. Все это привело к возникновению принципиально нового типа приспособления высших организмов к изменениям среды.

У низших организмов большую роль играет отбор по моногенно обусловленным признакам, у них можно говорить об отборе полезных мутаций. У высших животных увеличивается роль рекомбинаций, а значение отдельных мутаций оценивается не только геномом в целом (одна и та же мутация в разной генетической среде может обладать различной ценностью), но и общепопуляционным генофондом, так как свойства отдельных геномов по понятным причинам определяются генетическими особенностями популяций. У высших животных достигает высокого уровня особый тип приспособления, который получил известность как популяционный гомеостаз. Гомеостатическое изменение генетической структуры популяций создает возможность приспособлять

¹ На этом основан один из самых современных методов систематики — так называемая «протеиновая таксономия». Важность вопроса отмечалась на последнем зоологическом конгрессе («Proceedings XVI International Congress of Zoology», vol. 4. Specialized Symposium «New Technics for Systematics». Washington, 1963, pp. 95—143).

² Основная работа Четверикова, заложившая основы популяционной генетики, была опубликована в 1926 году (С. С. Четвериков. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. «Журнал экспериментальной биологии». Серия А, т. II, вып. I). Статья переиздана в 1965 году («Бюллетень Московского общества испытателей природы», т. LXX, вып. 4). См. также Б. Л. Астауров. Две вехи в развитии генетических представлений. К переизданию статьи С. С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926) и статьи Н. К. Кольцова «Наследственные молекулы» (1935). «Бюллетень Московского общества испытателей природы», 1965, т. XX, вып. 4.

³ Это вытекает из теоретических представлений С. С. Четверикова, М. М. Камшилова, И. И. Шмальгаузена. Недавно к этой важной закономерности привлек внимание Майр (см. E. Mayr. Animal species and evolution, Cambridge, 1963).

ся к среде на основе сложившегося генофонда, путем изменения генетической структуры популяций. С другой стороны, полигенная обусловленность большинства признаков приводит к тому, что в результате отбора на основе неизменного генофонда в течение немногих поколений может измениться не только средняя норма изменчивости популяции, но и диапазон изменчивости: появляются животные с новыми признаками. Возможность подобных преобразований доказана экспериментально. Анализ этого явления представляет принципиальный интерес.

У бактерий и других низших организмов популяционный гомеостаз проявляется преимущественно (если не исключительно) в форме генетической перестройки популяции. У высших животных важнейшее значение приобретает преобразование ее экологической структуры (изменение соотношения животных разного пола и возраста, изменение распределения по территории и т. п.). Это увеличивает стойкость популяций высших организмов по отношению к изменению внешней среды, но вместе с тем создает условия для непрерывного накопления генетической разнородности. Так как экологически различные внутрипопуляционные группы животных подвергаются разным силам отбора, то случайное обеднение их генофонда в одном направлении немыслимо. При воссоединении внутрипопуляционных групп в единое целое общепопуляционный генофонд обогащается, его случайное нарушение практически исключено. Можно было бы показать, что многие биологические законы всеобщего значения (в том числе и разделение почти всего живого мира на два пола) используются как своеобразные механизмы поддержания высокой генетической разнородности популяций. Как мы увидим дальше, это имеет первостепенное значение для понимания различий в эволюционных преобразованиях разных групп организмов.

Сложная экологическая структура популяций приводит и к более существенным следствиям, она коренным образом изменяет характер действия естественного отбора. Так как разные внутрипопуляционные группы животных биологически различны, то даже в одинаковых условиях среды они подвергаются разным силам отбора, и поэтому их генетический состав будет неизбежно различен. Это легко демонстрируется при сравнении генетического состава животных разного пола и возраста, разных микропопуляций и т. п. Как указывалось, подобное различие в генетическом составе страхует популяцию от случайного обеднения генофонда, но этот же механизм приводит к быстрой перестройке генетической структуры популяции при изменении ее структуры экологической. Если, например, условия среды приводят к выпадению одной из возрастных групп, то это с неизбежностью закона приведет к резкому изменению генетической структуры популяции в целом. Этот механизм позволяет быстро мобилизовать скрытую изменчивость для приспособительного преобразования популяционной структуры.

Более того, этот же механизм превращает и факторы неизбежной элиминации в причину направленного изменения генетического состава популяции в целом. У низших организмов, с их простой экологической структурой, мощный фактор элиминации, противостоят которому организмы не могут, действует как фактор неизбежной элиминации: остаются в живых лишь отдельные особи, случайно избежавшие гибели (это создает предпосылки для действия генетико-автоматических процессов). У высших животных дело обстоит иначе. Так как биологические особенности внутрипопуляционных групп различны, то любой фактор неизбежной элиминации оказывает более сильное воздействие на одни группы, чем на другие. Простейший пример: наводнение погубит весь несамостоятельный молодняк животных, но только большую часть взрослых; экологическая структура популяции неизбежно изменится, соответственно изменится и ее генетический состав. Специальный анализ показал, что повторение катастрофических

ситуаций в жизни животных приводит к быстрым и направленным изменениям генетического состава популяций, к быстрым и неслучайным эволюционным изменениям.

Наконец, сложная экологическая структура популяций высших животных имеет следствием временное разделение популяции на самостоятельно развивающиеся субпопуляции. Последующее их воссоединение приводит или к усилению их особенностей (в случае аддитивного действия генов), или к интеграции их генофонда на новом уровне, что в конечном счете приводит к совершенствованию приспособлений.

Здесь нет возможности вдаваться в конкретные детали тех интереснейших процессов, которые объединяются понятием «естественный отбор» у высших животных. Важно лишь показать, что параллельно морфофизиологическому и экологическому прогрессу организмов изменяется и форма проявления важнейшей движущей силы эволюции, естественный отбор делается более эффективным, а роль случайностей снижается. Отсюда следует, что с эволюцией изменяется и относительная роль второго важнейшего фактора эволюции — генетико-автоматических процессов.

Предельно кратко сущность генетико-автоматических процессов может быть сведена к следующему. При резком снижении численности популяций случайно происходит относительное увеличение числа одних генотипов и снижение других. Это может привести к быстрым генетическим изменениям популяции в целом и направить ее эволюционную судьбу по новому пути. Ее определяет случайность¹. Пространственный аспект той же проблемы: заселение новых участков ареала вида всегда происходит за счет случайной группы особей, генетическая структура которой по понятным причинам не может быть точной копией исходной популяции. И в этой ситуации судьбу популяции (ее эволюционные изменения) определяет случай!

Как мы пытались показать выше, снижение численности даже в результате неизбежной элиминации у высших животных не приводит к случайным результатам, а может явиться фактором быстрой приспособительной эволюции. Сложная пространственная структура популяций высших организмов снижает вероятную роль и пространственного варианта генетико-автоматических процессов, «принципа основателя». Характер проявления этого принципа определяется также и уровнем развития систем морфо-генетической регуляции.

У низших организмов с их относительно простой структурой популяции и менее совершенной регуляцией формообразовательных процессов «принцип основателя» может иметь и, вероятно, действительно имеет очень большое значение. Случайный перенос группы особей на неосвоенную видом территорию может дать начало популяции с существенно новыми генетическими особенностями. Это кажется справедливым и в отношении высших животных. Однако здесь сразу же приходится на ум важное ограничение «принципа основателя». Специальные эксперименты, проведенные на насекомых и на млекопитающих, показали, что в процветающих популяциях генетическая емкость отдельных особей столь велика, что даже небольшая группа животных отнюдь не теряет своей эволюционной пластичности, и возникающая на ее основе популяция быстро создает структуру, соответствующую условиям существования. Если новое поселение животных развивается в условиях, не отличающихся от условий существования предковой популяции, то дочернее поселение через несколько поколений не будет от нее отличаться. Случай оказывается бессильным определить судьбу популяции.

¹ Каждое случайное изменение структуры популяций имеет свою конкретную причину, но оно не контролируется отбором и не зависит от эколого-физиологических особенностей отдельных особей.

Имеются, однако, многочисленные наблюдения, проведенные и на высших животных (птицы), которые показывают, что распространение в ареале вида отдельных простейших признаков (окраска, рисунок) имеет характер своеобразной мозаики, возникновение которой естественно объясняется случайным дрейфом генов. Это предположение находит себе подтверждение в том, что отдельные признаки распределены в системе ареала вида независимо, нередко без особой системы, чего не могло бы быть, если бы морфологические особенности отдельных географических форм явились следствием реакции популяций на специфические условия среды, но что хорошо объясняется генетико-автоматическими процессами.

На первый взгляд кажется, что исследование этого процесса представляет лишь специальный зоологический интерес, в действительности же оно имеет общетеоретическое значение. Рассуждают так: те признаки, которые мы изучаем (окраска, рисунок), имеют, конечно, биологически второстепенное значение (хотя они отнюдь не нейтральны), и не они определяют морфофизиологическую специфику отдельных популяций вида, но они удобная модель распространения в ареале вида отдельных признаков вообще и показывают, следовательно, как происходят начальные стадии эволюционного процесса. Современные достижения генетики и физиологии развития заставляют сомневаться в безупречности подобной точки зрения. Генетическая природа различных групп признаков различна. В своей посмертно изданной работе («Регуляция формообразования в индивидуальном развитии». М., изд-во «Наука», 1964) И. И. Шмальгаузен неоднократно подчеркивает, что у высших организмов большинство мутаций вообще не проявляется (совершенные морфогенетические реакции страхуют развитие организма не только от внешних, но и от генетических помех) и только их значительное накопление вызывает видимый эффект. У высших организмов изменение биологически наиболее важных свойств имеет в своей основе комплексное изменение генома в целом. Свойство же отдельных геномов определяется общим генофондом панмиксического целого.

Отсюда следует, что если отвлечься от тех условий, в которые попадает новая популяция, то ее эволюционная судьба определяется не генетическими особенностями отдельных особей, а их сочетанием. Случайное же своеобразие сочетания особей кажется столь маловероятным, что серьезного значения в эволюционном процессе оно иметь не может. Анализ затронутого здесь вопроса иллюстрирует весьма важную в методологическом отношении закономерность. Неудачно выбранная модель (распределение в ареале вида биологически второстепенных признаков) может привести к ошибкам по принципиальным вопросам.

Мы приходим к выводу, что роль генетико-автоматических процессов в эволюции высших и низших животных различна. Отсюда без дополнительных пояснений становится ясно, что и роль изоляции как фактора эволюции в процессе морфофизиологического прогресса животных не остается постоянной.

Затронутая в этой статье тема до настоящего времени почти не привлекала внимания исследователей. Автор далек от мысли, что принятая попытка проанализировать возможные пути изменения относительной роли разных движущих сил эволюции в процессе развития органического мира исчерпывает проблему. Наша главная цель заключалась в том, чтобы доказать правомерность постановки заинтересовавшего нас вопроса. Мы надеемся, что основное положение (механизмы эволюционного процесса не остаются неизменными) подтверждается достаточной фактической аргументацией. Вместе с тем нам кажется возможным несколько уточнить этот вывод и попытаться показать, в чем конкретно проявляются изменения эволюционных механизмов. При этом мы сравниваем две группы организмов: «высшие» и «низшие». Совер-

шенно ясно, что это подразделение предельно грубо: от бактерий к человеку ведет труднообозримый ряд переходов. Однако прием этот представляется нам законным, так как он помогает понять главное: то, что эволюция эволюционных механизмов — реальность.

В процессе эволюции низших организмов большую роль играет повышение изменчивости под прямым влиянием внешней среды, а в отдельных случаях и прямое приспособление, сохраняющееся в течение многих поколений после прекращения действия исходного стимула. Случайные события (неизбирательная элиминация, резкие колебания численности, случайное выселение отдельных индивидов за пределы ареала вида и т. п.) играют большую роль на начальных этапах дивергенции популяций и нередко определяют направление их дальнейших эволюционных преобразований. Естественный отбор проявляется преимущественно в своей классической форме (индивидуальный отбор). Ведущие агенты отбора — абиотические факторы среды. Дивергенция популяций одинаково легко происходит на любом уровне биологической интеграции; это обеспечивает быструю биохимическую дивергенцию близких форм.

У высших организмов взаимосвязь между изменчивостью (в указанном понимании) и условиями существования значительно менее тесная. Значение прямых приспособлений резко ограничивается и видоизменяется. Роль генетико-автоматических процессов в эволюции резко снижается, соответственно снижается и роль случая в процессе дивергенции близких форм. Естественный отбор осуществляется в своеобразных формах, его действие опосредуется изменением структуры популяций животных. Мобилизационная подвижность общепопуляционного генофонда резко повышается. Повышается относительная роль рекомбинаций. Популяционный гомеостаз становится ведущей формой приспособлений животных к изменению условий среды. В целом эффективность действия естественного отбора повышается, ведущими агентами отбора становятся факторы биотические. Соответственно с этим темпы эволюционных преобразований возрастают, специализация делается более полной и тонкой, но начальные стадии дивергенции популяций основаны преимущественно на изменении морфофизиологических, а не биохимических особенностей организма.

Можно надеяться, что уточнение общих законов, управляющих преобразованием разных групп организмов, окажется полезным при решении ряда вопросов, касающихся темпов и форм эволюции животных и растений, находящихся на разных уровнях филогенетического развития. Несомненно также, что раскрытие закономерностей изменения механизмов эволюции в процессе исторического развития органического мира будет способствовать углублению диалектической концепции развития.
