

ВЕСТНИК

АКАДЕМИИ НАУК

СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА • 1968 • МАЙ

5

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Член-корреспондент АН СССР
С. С. ШВАРЦ

Исследование эволюционного процесса непосредственно в природе до сих пор сопряжено со значительными трудностями. Даже простая демонстрация реальности естественного отбора в природе расценивается в наше время как выдающееся научное достижение. Не случайно на международной выставке в Брюсселе (1958) демонстрировались результаты наблюдений, свидетельствующие, что задымленность коры деревьев в Англии вызвала отбор темных мутантов бабочек («промышленный меланизм»). Между тем изучение экологических механизмов эволюционного процесса приобретает ныне, помимо теоретического, важнейшее практическое значение.

Эволюционное учение, пользующееся в настоящее время наибольшим признанием, основано на синтезе идей дарвинизма и генетики. Этот синтез стал возможным после работ С. С. Четверикова, установившего, что в любой популяции организмов накапливается резерв скрытой изменчивости, который мобилизуется при изменении условий среды и ведет к преобразованию популяций. Развитие этих представлений привело современную эволюционную теорию к важнейшему выводу: элементарной единицей эволюционного процесса является не вид в целом, не отдельный индивид, а популяция, и элементарный эволюционный акт заключается в преобразовании популяции. Этот вывод подтверждается новейшими открытиями генетики, показывающими, что ценность гена определяется не только его собственными свойствами, но и свойствами генотипической среды, а следовательно, той совокупности особей вида, в пределах которой осуществляется обмен генами. Подобные совокупности особей и есть популяции.

Однако популяция — не только генетическое, но и экологическое понятие. Это не только взаимоскрепляющееся единство, но и элементарная форма существования вида, обладающая всеми условиями для поддержания численности в течение необозримого отрезка времени. Популяция характеризуется определенной экологической структурой. Важнейшие элементы этой структуры: тип освоения территории, возрастной и половой состав, тип динамики численности, характер внутривидовых контактов, экологические механизмы изоляции. Изучение этих элементов подняло экологию до положения науки, исследующей взаимоотношения организма со средой на уровне популяций.

Современная эволюционная теория учитывает некоторые экологические особенности популяций (тип динамики численности, «волны жизни» С. С. Четверикова), но учитывает недостаточно. Исследования лаборатории популяционной экологии животных Института экологии растений и животных Уральского филиала Академии наук СССР показали, что синтез дарвинизма не только с популяционной генетикой, но и с популяционной экологией может способствовать развитию эволюционной теории. Общий вывод этих исследований: генетическая структура популяции определяется ее экологической структурой.

На рис. 1 графически изображена динамика возрастной структуры популяции одного из самых обычных видов грызунов — полевых мышей. Отчетливо видно, что изменения численности популяции протекают на фоне постоянного появления и отмирания возрастных генераций животных. Каждый вид животного характеризуется определенной динамикой струк-

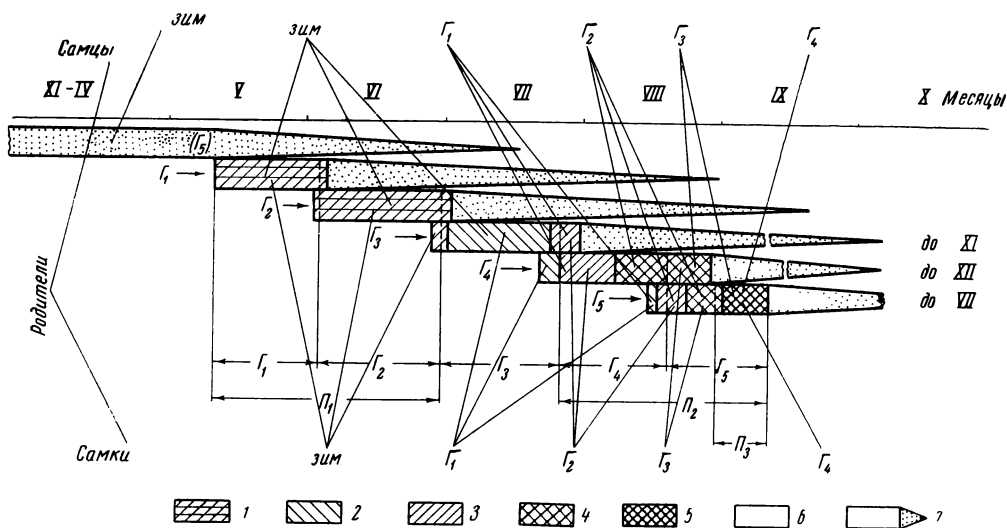


Рис. 1. Структура популяции и происхождение поколений полевых мышей

1 — потомство от перезимовавших самок, 2 — потомство от самок 1-й генерации, 3 — потомство от самок 2-й генерации, 4 — потомство от самок 3-й генерации, 5 — потомство от самок 4-й генерации, 6 — время появления очередного помета, 7 — продолжительность жизни генерации
 зим — перезимовавшие, г — генерация (g₁ — 1-я генерация, g₂ — 2-я генерация и т. п.),
 n — поколение (n₁ — 1-е поколение, n₂ — 2-е поколение и т. п.)

туры популяции, которая не менее специфична, чем физиологические или морфологические признаки. Это проследжено на сотнях видов всех классов позвоночных.

Каждая возрастная группа (генерация) обладает своими биологическими особенностями. Возрастные генерации одной популяции отличаются буквально по всем признакам: скорость роста и развития, пропорции тела и черепа, размеры важнейших внутренних органов, развитие эндокринной системы, реакция на температуру и влажность и т. д. Так как возрастные генерации биологически существенно различны, то они подвергаются разным силам отбора, и поэтому их генетический состав не может не быть различным¹.

Генетическое своеобразие разных возрастных групп животных изучалось нами на формах, генетическая разнородность которых проявляется в виде бросающегося в глаза полиморфизма. Объектами исследований служили представители разных классов: насекомые, амфибии, птицы, млекопитающие. Поскольку общие закономерности, отражающие генетическое своеобразие животных,

¹ Это предположение вытекает также из известных работ по сезонному полиморфизму насекомых: у животных-эфемеров генетический состав весенних и осенних генераций различен.

едины, то для иллюстрации достаточно воспользоваться лишь несколькими простейшими примерами.

В табл. 1 приведены данные, характеризующие специфику генетического состава генераций лягушки *Rana terrestris*. Популяции этого вида на громадном ареале представлены двумя генетическими вариантами: *striata* и *maculata*. Признаки детерминированы моногенно, *striata* — доминант.

Таблица 2

Генетическая структура тогодинской популяции белок
(по материалам Б. К. Павлова)

Возрастная группа	% разных генетических вариантов		
	чернохвостки	бурохвостки	краснохвостки
0 + (сеголетки)	85,5 ± 2,93	12,4 ± 2,74	2,2 ± 1,2
1 +	65,8 ± 4,75	27,6 ± 4,46	6,6 ± 2,48
2 +	14,8 ± 9,9	71,4 ± 12,5	14,8 ± 9,9

Сходная картина наблюдается и у белок (табл. 2). Здесь различие в генетическом составе генераций выражено особенно резко.

Еще более интересные закономерности были обнаружены, когда показателем генетической структуры популяций служили признаки более сложные, явно полигенной природы, отражающиеся в изменении пропорций тела и черепа (аллометрические зависимости): возрастные группы в пределах популяций отличались между собой сильнее, чем наиболее резко дифференцированные внутривидовые формы, самостоятельно развивающиеся в течение десятков тысяч лет.

В отдельных случаях можно установить конкретные причины, вызывающие изменение частоты встречаемости разных вариантов. Однако нам хотелось бы подчеркнуть главное: генетическая структура возрастных групп животных различна. Отсюда следует, что изменение возрастной структуры с неизбежностью закона ведет к изменению генетического состава популяции в целом.

Динамика возрастной структуры популяций животных в природе колоссальна. Рис. 2 показывает, что, как ни значительны колебания численности псаца, изменения доли молодых животных в популяции еще более существенны. В относительно стабильных условиях среды подобные изменения могут и не иметь микроэволюционных следствий, происходит колебание «качества» популяции вокруг некоторого среднемноголетнего уровня. Однако изменение условий существования выводит популяцию из этого равновесия, вызывает необратимые изменения возрастной структуры и, как следствие этого, микроэволюционные сдвиги. Согласно расчетам, микроэволюционный процесс, основанный на подобном механизме, способен привести к эволюционным следствиям в сотни раз быстрее, чем классическая форма отбора — индивидуальный отбор. Этот процесс, который условно можно назвать возрастным отбором, приводит иногда и к парадоксальным результатам. В частности, он изменяет характер действия так называемой неизбирательной элиминации — одного из важных факторов эволюции, которому справедливо уделяется большое внимание. Мощный отрицательный фактор среды, противостоять которому животные не могут, оставляет в живых лишь случайных особей, в связи с чем такой тип элиминации называют неизбирательным. В действительности это не так. Например, наводнение может погубить весь несамостоятельный молодняк,

но лишь большую часть взрослых животных. Генетическая структура популяции неизбежно изменится, и элиминация окажется избирательной, направленно преобразующей генетический состав популяции.

Преобразование возрастной структуры популяции можно рассматривать в качестве важного фактора эволюции, который должна учитывать эволюционная теория. Однако главный интерес этого вопроса заключается, пожалуй, в другом. В настоящее время мы не можем влиять на ход естественного отбора в природе, а следовательно, не можем управлять даже

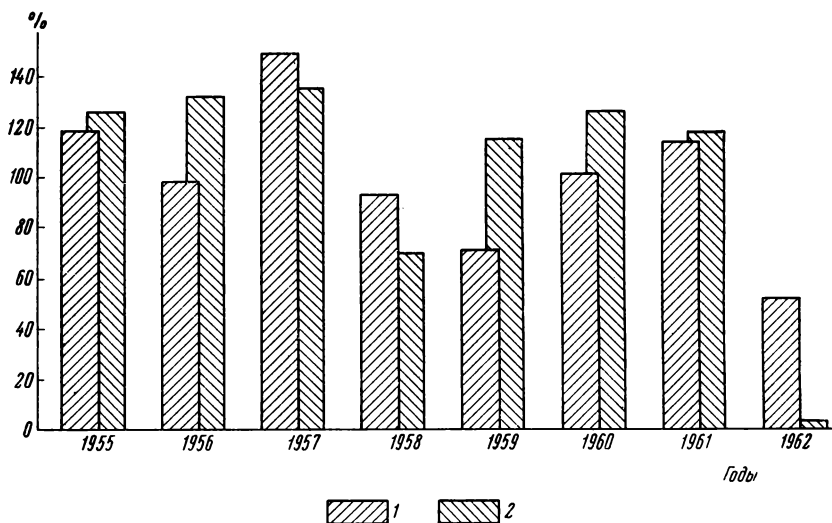


Рис. 2. Изменения численности и возрастной структуры популяции песка (в % от среднего многолетнего уровня)

1 — численность популяции, 2 — количество молодняка в популяции

начальными стадиями эволюции. Но изменить возрастную структуру популяции мы можем: для этого имеются хорошо разработанные средства. Что же касается генетической структуры популяций, то ее преобразование становится уже вопросом техники, если соотношение между нею и возрастной структурой популяции установлено. Следует подчеркнуть, что управление процессами микроэволюции в настоящее время становится проблемой практической. С полным правом можно назвать микроэволюционными те преобразования генетической структуры популяций животных, которые привели к созданию ядостойких форм вредителей и возбудителей болезней (результат естественного отбора на повышенную резистентность к ядам). Хорошо известно, какие возникли в связи с этим поистине грандиозные проблемы. Впервые в своей истории человек столкнулся на практике с вопросами эволюции, и к их решению надо быть готовым.

Остается добавить, что к аналогичным выводам приводит и изучение динамики не возрастного, а полового состава популяций. Разный образ жизни самцов и самок и разная скорость их созревания имеют следствием изменение генетического состава популяции при изменении соотношения полов. Достаточно упомянуть, что после депрессии численности наблюдается не только повышение плодовитости популяции, но и преимущественное рождение самок, а в некоторых случаях — и появление генетически своеобразных самок, которые рожают только самок. Эти наблюдения подтверждены на ракообразных, птицах, млекопитающих, что позволяет считать их всеобщими.

*

Перехожу к рассмотрению экологических механизмов эволюционного процесса, основанных на преобразовании не возрастной, а пространственной структуры популяций. В природе популяции представлены относительно мелкими структурными единицами (я называю их микропопуляциями), которые существуют самостоятельно в течение непродолжительного периода, а затем объединяются в единую крупную популяцию. Хо-

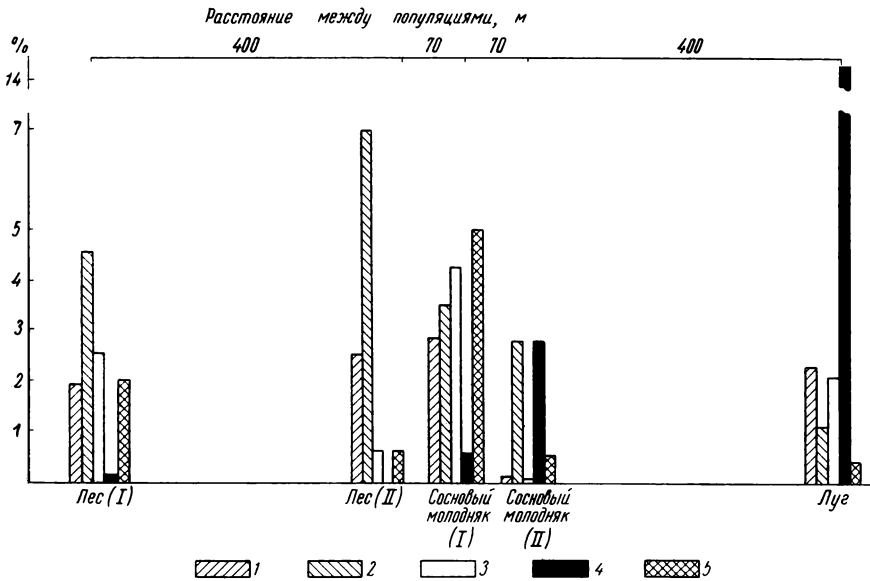


Рис. 3. Генетический состав популяции пенницы (*Phlaenus spumarius*)
 1 — *leucophthalma*, 2 — *leucocephala*, 3 — *trilineata*, 4 — *lateralis*, 5 — *marginella*

рошо изученные механизмы, основанные преимущественно на поведенческих реакциях животных, временно изолируют внутрипопуляционные группы особей даже в тех случаях, когда никаких физических преград между ними нет. Достаточно сказать, что мыши подвала и чердака двухэтажного дома или двух соседних домов представляют собой временно изолированные поселения. Это приводит к возникновению генетических различий между соседними поселениями животных. В нашей лаборатории существование таких различий было доказано с помощью метода морфо-физиологических индикаторов и реакции трансплантационного иммунитета. Некоторое представление о характере различий между микропопуляциями дает рис. 3.

При объединении соседних поселений в единую популяцию происходят явления, которые с полным правом могут быть названы революцией генофонда. Установлено, что во многих случаях сходный морфо-физиологический эффект, возникающий в популяциях под влиянием сходных сил отбора, может быть основан на разном генетическом механизме. При скрещивании «завоевания» отдельных микропопуляций могут суммироваться. Это произойдет в том случае, если гены работают по принципу аддитивного действия. Более обычный случай: гибридизация ведет к появлению животных с новыми свойствами. С точки зрения генетики здесь все обычно и хорошо понятно. С эволюционной точки зрения эти явления

заслуживают большого внимания. Исследования показывают, что такое важнейшее понятие популяционной генетики, как поток генов, это — не спокойное течение по слегка наклонной плоскости. Именно экологические наблюдения сделали очевидным, что временами оно замирает, становится едва заметным. При изменении экологической ситуации преграды между микропопуляциями и популяциями оказываются сломленными, и движение генов действительно приобретает характер бурного потока, происходит смешение поселений, отличающихся генетической структурой. Гибридизационные опыты, которые проводились в виварии нашего института на многих видах грызунов, показали, что последствия этого смещения могут быть эволюционно существенными. Как видно из рис. 4, гибридизация двух форм, различающихся закономерностями аллометрического роста, дала новую, резко отличную форму, особенности которой, однако, совпадают с общим направлением эволюции рассматриваемой группы. Период изолированного развития родительских форм измеряется по крайней мере несколькими десятками тысячелетий, гибридизация привела к аналогичным сдвигам в течение одного сезона.

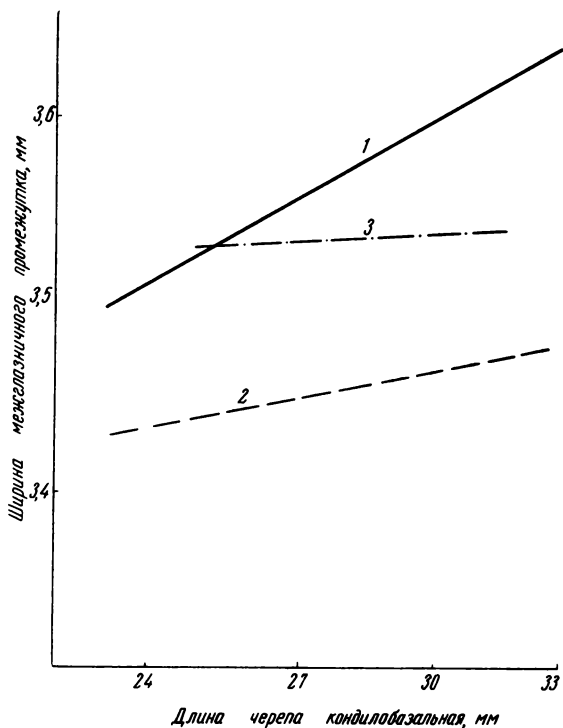


Рис. 4. Ширина межглазничного промежутка у северного и южного подвидов полевки экономки и их гибридов

1 — северный подвид, 2 — южный подвид, 3 — гибриды

Различия между популяциями могут быть крайне разнообразными. Этот вопрос изучался нами на разных, как принято сейчас говорить, уровнях интеграции жизни. Исследовались морфо-физиологические особенности животных, содержание различных витаминов в тканях, эндокринологические различия, активность ферментов, газообмен и тканевое дыхание, термостабильность белков, иммунологические реакции, подвижность белковых фракций в электрофорезе и т. п. На всех этих уровнях

между популяциями могут быть обнаружены существенные различия. Например, у всех пойкилотермных животных понижение температуры среды ведет к резкому замедлению темпов индивидуального развития и сопровождается очень резким снижением активности ферментов. Тундровые популяции лягушек отличаются максимальной скоростью развития при минимальной температуре, а активность их ферментов выше, чем у южных популяций в условиях температурного оптимума. Кажется, трудно подобрать пример, более четко иллюстрирующий существенность межпопуляционных различий и более убедительно доказывающий справедливость мнения, что межпопуляционная гибридизация может привести к революции в генофонде.

Развиваемые представления позволяют по-новому рассматривать и некоторые проблемы биоценологии — науки, которая создает основу управления биологической продуктивностью Земли. Одним из частных вопросов этой громадной проблемы являются взаимоотношения хищник — жертва. В пределах своего охотничьего участка хищник создает экологический вакуум в популяции жертвы. Этот вакуум заполняется из соседних поселений. При этом в соответствии с действующими в природе законами (интенсивность размножения обратно пропорциональна плотности популяций) общая численность животных не только не падает, а возрастает. Исследования, проведенные нами в условиях тундры, показали, что даже неодно-

Т а б л и ц а 3

Изменение аллометрического экспонента в экспериментальной популяции белок
(по Б. К. Павлову, 1967)

Признаки	Показатели (по отношению к кондило- базальной длине черепа)	
	до промысла	после промысла
Ширина межглазничного промежутка:		
самцы	$-0,066 \pm 0,019$	$+0,926 \pm 0,085$
самки	$+0,265 \pm 0,0019$	$-0,175 \pm 0,021$
Длина зубного ряда:		
самцы	$-0,022 \pm 0,017$	$+0,375 \pm 0,014$
самки	$-0,252 \pm 0,012$	$-0,165 \pm 0,015$
Расстояние между верхними коренными зубами:		
самцы	$+0,002 \pm 0,25$	$+0,531 \pm 0,09$
самки	$-0,386 \pm 0,06$	$+0,151 \pm 0,002$

кратное в течение лета полное уничтожение жертвы на больших площадях не снижало ее численности, так как экологический вакуум заполнялся животными соседних участков. Более того, поскольку, животные-мигранты представляют собой своеобразную экологическую группу, то в соответствии со сказанным выше хищник увеличивает генетическую разнородность популяции жертвы и тем самым повышает ее биологическую ценность.

Как следует из табл. 3, усиленный промысел белок в течение 10 дней приводит к таким изменениям генетических свойств популяции, которые соизмеримы с различиями между резко выраженными подвидами.

Изучение популяций некоторых вредителей сельского хозяйства до и после химических обработок позволило установить, что истребительные меры нарушают структуру популяции и соответственно ее генетический состав. При этом возможны ситуации, когда следствием борьбы с вредителем оказывается повышение сопротивляемости и плодовитости популяции. Сейчас появляется возможность учитывать эволюционный эффект истребительных мероприятий. Теоретические соображения, вытекающие из представлений об экологических механизмах эволюционного процесса, позволяют полагать, что для полного уничтожения наиболее опасных вредителей или переносчиков заболеваний требуются два этапа — изменение качества популяции (снижение популяционной устойчивости) и уже затем полное истребление вида.

Само собой разумеется, что экологические механизмы преобразования популяций нельзя противопоставить естественному отбору. Отбор создает

между генерациями и микропопуляциями отличия, которые мобилизуются экологическими механизмами в процессе микроэволюционных преобразований. Экологические механизмы преобразования популяций осуществляют, так сказать, быструю, но грубую наводку, которая корректируется индивидуальным отбором, что и приводит к высокому совершенству популяций, наблюдаемому в природе.

*

Вопросы, рассматриваемые в данной статье, тесно связаны с проблемой видообразования. Вид — центральное понятие биологии. Основное его свойство — замкнутость как генетической системы. Любые внутривидовые

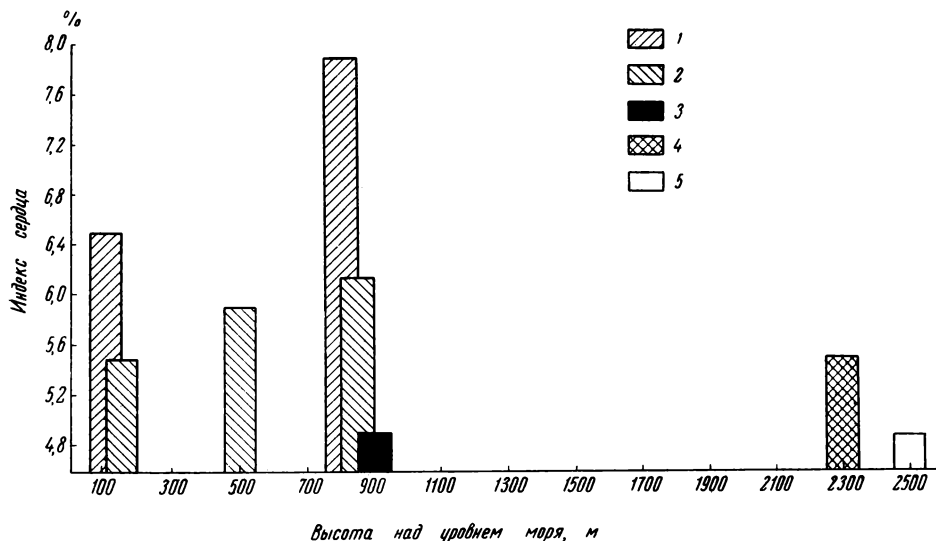


Рис. 5. Изменение индекса сердца полевок в горных условиях

1 — *Cl. rutilus*, 2 — *Cl. glareolus*, 3 — *Cl. rufocanus*, 4 — *Cl. frater*, 5 — *A. argentatus*

формы животных, сколь бы резко они ни отличались, дают плодовитое потомство, межвидовые гибриды, как правило, бесплодны или дают потомство пониженной жизнеспособности. Видообразование — сложнейшая биологическая проблема, далекая от своего решения. Наши исследования, как нам представляется, освещают некоторые ее стороны.

Если экологический подход к решению вопросов внутривидового формообразования заключается в изучении взаимосвязи между экологической и генетической структурой популяций, то к анализу видообразования мы подходим путем сравнительной оценки функциональной и энергетической ценности адаптаций.

Как уже указывалось, в нашей лаборатории обследовались сотни видов по комплексу показателей, отражающих особенности животных на разных уровнях интеграции. При этом выяснилась одна закономерность, которой мы придаем общее значение: когда сравнивались внутривидовые формы любых рангов, то во всех без исключения случаях условия, вызывающие увеличение энергетических затрат, вызывали и резко выраженные морфофункциональные приспособления; в тех же случаях, когда в совершенно аналогичных ситуациях сравнивались разные виды, эти приспособления были или не выражены или выражены очень слабо. Суть дела может быть пояснена конкретным примером. В пределах вида, как показано на рис. 5,

продвижение в горы связано с резким увеличением размеров сердца животных, но у типичных горных видов (*Cl. frater*, *A. argentatus*) сердце даже меньше, чем у равнинных (*Cl. rufocanus* — менее специализированный горный вид). Если составить графики, отражающие приспособления видов и внутривидовых форм к разной двигательной активности, к обитанию в Арктике, к длительному пребыванию под водой, к интенсификации размножения, к изменению общих размеров тела и т. п., и использовать при этом любые морфо-физиологические показатели (размеры органов, гематологические показатели, потребность в витаминах, развитие желез внутренней секреции и др.), то эти графики будут похожи друг на друга как близнецы, они будут отличаться лишь в деталях. Анализ приводит к заключению, что видовые приспособления не связаны с резкими морфо-функциональными сдвигами. Процесс видообразования связан с изменением типа приспособлений: морфо-физиологические адаптации заменяются тканевыми.

С чисто функциональной точки зрения морфо-физиологические адаптации могут быть и не менее совершенными, чем тканевые (биохимические), но они невыгодны, так как требуют добавочных трат энергии. Поэтому, когда в результате естественного отбора популяция достигает функционального совершенства, отбор начинает работать на новой основе. Преимущество получают особи, решающие определенную функциональную задачу с наименьшими затратами энергии. Уже сейчас мы можем сказать (конечно, пока в отдельных случаях), какие конкретно биохимические адаптации способны сменить морфо-физиологические приспособления (повышение содержания миоглобина в тканях, сдвиг кривой диссоциации кислорода, снижение потребности в кислороде в тканях, изменение реактивности тканей к гормональным воздействиям, способности поддерживать нормальную жизнедеятельность организма при нарушении гомеостатических реакций и т. п.). Однако и в данном случае хотелось бы подчеркнуть наиболее общую сторону вопроса: в процессе видообразования происходит смена типов адаптаций, в результате которой специализированные виды решают функциональные задачи более экономно, чем специализированные внутривидовые формы.

Почему же смена типов адаптаций (в указанном понимании) обуславливает замкнутость генетической системы, видообразование в собственном смысле слова? Как можно предполагать, распространение дивергенции внутривидовых форм на тканевый уровень ведет к созданию настолько совершенно сбалансированной генетической системы, что скрещивание с другими формами вида вызывает не обогащение генофонда, а нарушение генетического баланса. Любая степень понижения жизнеспособности гибридов будет иметь следствием отбор на генетическую изоляцию и обособление нового вида, чьи особенности будут совершенствоваться уже в условиях полной генетической изоляции. Не имея возможности подробнее останавливаться на этом важнейшем вопросе, отмечу лишь, что развиваемая точка зрения находит подтверждение в опытах по гибридизации близких форм амфибий и в исследованиях внутривидовой изменчивости термостабильности тканевых белков.

Естественно, что это утверждение нельзя абсолютизировать. Можно было бы назвать немалое число внутривидовых форм, характеризующихся видовым типом приспособлений. Это понятно, так как любой вид проходит в своем развитии стадию резко выраженного подвида. Важно, однако, подчеркнуть, что развиваемые взгляды создают теоретическую основу для сознательного проведения отбора на новый вид. Искусственный отбор, основывающийся не только на функциональной, но и на энергетической оценке селекционируемых животных, — это и есть отбор на новый вид. Поскольку специализированные виды отличаются более экономным режимом

физиологической работы, то затронутый здесь вопрос может иметь принципиальное практическое значение.

Другое практическое следствие развиваемых представлений, как мы думаем, связано с биогеоэкологическим уровнем интеграции жизни. Одно из важнейших положений, характеризующих биологическую продуктивность живых систем, гласит: в суровых климатических условиях животные тратят больше энергии на гомеостатические реакции, продуктивность системы падает и поэтому, например, производительность (общая биологическая продукция) тропических лесов выше производительности тундры. Наши исследования показывают, что это не так. Многие годы работы на Крайнем Севере убедили нас в том, что специализированные полярные виды осваивают Арктику без добавочных затрат энергии на поддержание гомеостаза. Отсюда следует, что и на Крайнем Севере можно создать биологические системы, по продуктивности не уступающие тропическим.

*

Так как действие экологических механизмов эволюционного процесса определяется популяционной структурой вида, а структура популяций высших и низших организмов существенно различна, то сказанное выше приводит к еще одному выводу, который кажется нам заслуживающим внимания: в процессе эволюции живых существ происходит изменение относительной роли основных ее факторов.

У высших организмов, с их сложной популяционной структурой, естественный отбор осуществляется в своеобразных формах, его действие опосредуется изменением структуры популяций животных. Роль случайных процессов резко снижается. Мобилизационная подвижность общепопуляционного генофонда резко повышается, повышается и относительная роль рекомбинаций. В целом эффективность действия отбора повышается. Соответственно с этим темпы эволюционных преобразований возрастают, специализация становится более тонкой и полной, но начальные стадии дивергенции основаны преимущественно на изменении морфо-физиологических, а не биохимических особенностей организма.

У низших организмов случайные события («неизбирательная» элиминация, резкие колебания численности, случайное выселение отдельных индивидов за пределы видового ареала 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. Дивергенция популяций легко происходит на любом уровне биологической интеграции, что обеспечивает быструю биохимическую дивергенцию близких форм.

*

В данной статье затронута лишь часть вопросов, объединяемых общей проблемой «Экологические механизмы эволюционного процесса», но, надеюсь, они позволяют понять характер исследований в данной области. Представления об экологических механизмах эволюционного процесса хорошо вписываются в современное эволюционное учение и, как мне кажется, существенно его дополняют, поскольку синтезируют данные современной экологии с классическим дарвинизмом. В то же время изучение этих механизмов — рычаг, который может быть использован для разработки теории управления качественным составом популяций в природе, теории управления начальными стадиями эволюционного процесса.