

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА СССР
МОСКОВСКАЯ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ВЕТЕРИНАРНАЯ АКАДЕМИЯ имени К. И. СКРЯБИНА

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
АСПЕКТЫ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ
И ОХОТОВЕДЕНИЯ**

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Том 84

Москва — 1976

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

ДАНИЛЕВСКИЙ В. М., профессор, ректор (ответственный редактор)
БЕЛОВ А. Д., профессор, проректор по НИР (зам. ответственного редактора)
ЦЕРЕВИТИНОВ Б. Ф., профессор
НЕПОКЛОННОВА М. И., доцент (ответственный за выпуск)
ПИВОВАРОВА Е. П., доцент (ответственный за выпуск)
КАСПАРЬЯНЦ С. А., доцент
ФАНДЕЕВ А. А., доцент

АННОТАЦИЯ

Сборник «Теоретические и прикладные аспекты охраны природы и охотоведения» включает статьи, посвященные вопросам рационального использования промысловой фауны и охраны редких видов позвоночных животных.

В нем рассматриваются важнейшие теоретические проблемы экологии и зоогеографии, такие как экологические подходы к исследованию макроэволюционного процесса, значение заповедных и непреобразованных территорий в зоогеографических исследованиях, экологическая и зоогеографическая характеристика различных ландшафтных зон. В статьях обсуждаются особенности распространения и экология редких видов позвоночных животных, а также вопросы охраны природы.

Особое внимание в сборнике удалено состоянию популяций различных копытных и вопросам их акклиматизации и охраны. Приведены материалы по экологии редких видов копытных (бухарский и пятнистый олени и др.) и мероприятия по восстановлению их поголовья.

Большое практическое значение имеют статьи о путях совершенствования трофеиного дела в СССР и о влиянии различных лесохозяйственных мероприятий на охотхозяйственную ценность угодий.

Дан ценный материал для разработки научных основ организации охотничьего хозяйства и повышения его продуктивности.

Сборник рассчитан на широкий круг специалистов охотничьего хозяйства, зоологов, деятелей охраны природы, заповедников и других специалистов.

К МЕТОДОЛОГИИ ИССЛЕДОВАНИЯ МАКРОЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

С. С. ШВАРЦ

В последние десятилетия резко увеличилось число исследований микроэволюционного процесса: зоологи и ботаники использовали открывшуюся возможность для изучения эволюции экспериментальным путем. По понятным причинам изучение процессов макроэволюции экспериментальными средствами ограничено. Это привело к определенному разрыву в степени изученности и, более того, в направлении изучения элементарных эволюционных актов (внутривидовое формообразование) и путей становления надвидовых таксонов. Микро- и макроэволюция стали рассматриваться как два различных процесса.

Вместе с тем, все большее число исследователей склоняется к убеждению, что ни одна теория микроэволюции не может быть признана удовлетворительной, если она не дает разумной интерпретации соотношения макро- и микроэволюционных процессов. Противоположная точка зрения с логической неизбежностью ведет к почти мистическому противопоставлению видообразования и эволюции.

В конкретной форме вопрос звучит так: при каких условиях происходит «зарождение» новых родов, какими свойствами должен обладать вид, чтобы стать потенциальным родоначальником? Как и во многих других случаях, ответ может быть чисто формальным: род — это группа видов, объединяемых наибольшим взаимным сходством. При такой постановке вопроса род рассматривается в качестве чисто условного, искусственного объединения. Многие авторы, стоящие в целом на позиции филогенетической систематики, придерживаются подобной точки зрения (Huxley, 1940; Mayr, Linseley, Usinger, 1953; Simpson, 1961 и др.). Тем не менее, она нам представляется ошибочной, так как закрывает путь к решению центрального вопроса эволюционного учения — о соотношении макро- и микроэволюции.

Мы исходим из следующих соображений. Вид — объективная реальность. Об этом говорят поистине бесчисленное количество фактов и многие глубокие теоретические исследования. Мы ограничимся одним замечанием. Если бы окружающий нас живой мир не состоял бы из видов, ограничивающих половое размножение относи-

тельно узким кругом гармонически развитых живых систем, эволюция остановилась бы, вероятно, на уровне бактерий, так как всеобщая панмиксия, основанная на случайных встречах особей, привела бы к массовому вымиранию случайно совместившихся несовместимых генотипов. Поэтому сомневаться в объективной реальности видов — это значит сомневаться в объективной реальности эволюции.

Любой вид организмов своеобразен не только на генетическом и морфофизиологическом уровне, но и на уровне экологическом. Он характеризуется определенным типом связи с внешней средой, определенным комплексом биохимических, морфофизиологических и экологических особенностей, позволяющих ему осваивать определенную среду обитания, в пределах которой он способен поддерживать свою численность неограниченно длительное время, несмотря на неизбежные периодические и непериодические колебания условий существования. Пределы возможного существования вида могут быть очень широкими или очень узкими. В соответствии с этим различны и эволюционные потенции разных видов.

В тех случаях, когда новый вид может дать начало новому типу адаптивной радиации, мы имеем право говорить о зарождении нового рода. Этот процесс относительно легко зафиксировать *post factum*. При ближайшем рассмотрении большинство современных родов материализуют определенный тип адаптивной радиации, но обнаружить его *in statu nascendi* можно, по-видимому, лишь с помощью новых методов исследования, которые позволили бы с единой меркой подойти к анализу межвидовых, но еще внутриродовых и межродовых взаимоотношений. К числу этих методов прежде всего относятся методы изучения биохимической специфики организмов.

Хорошим показателем биохимических различий между сравниваемыми формами является подвижность белковых фракций разных тканей в электрическом поле (электрофорез). В этом направлении накоплен значительный материал, характеризующий различные группы животных. К сожалению, ни одна из групп животных не изучена с исчерпывающей полнотой, а единый метод сравнения полученных данных разработан не был.

Чтобы подойти к решению затронутого вопроса, мы избрали один из наиболее «компактных» родов полевок — *Clethrionomys*. Для сравнения были изучены электрофоретические особенности белков плазмы крови представителей близкого (*Alticola*) и не очень близкого (*Microtus*) родов. Различие между сравниваемыми формами выражается «суммарным показателем электрофоретической дистанции», который был разработан В. С. Смирновым (подробное описание этого показателя приведено в работе ученика В. С. Смирнова М. В. Михалева — 1970).

Различия между изученными видами по суммарному показателю следующие:

<i>Clethrionomys glareolus</i> — Cl. rutilus	— 16
Cl. glareolus — Cl. frater	— 18
Cl. glareolus — Cl. rufocanus	— 24
Cl. rutilus — Cl. frater	— 25
Cl. rutilus — Cl. rufocanus	— 27
Cl. frater — Cl. rufocanus	— 28
<i>Micromys oeconomus</i> — M. arvalis	— 21
M. oeconomus — M. gregalis	— 32
<i>Alticola strelzovi</i> — A. argentatus	— 22
<i>M. juldaschi</i> — M. carruthersi	— 6
M. g. gregalis — M. g. major	— 8
Cl. glareolus — A. strelzovi	— 22
Cl. frater — A. argentatus	— 23
Cl. glareolus — A. argentatus	— 26
A. argentatus — M. oeconomus	— 28
A. argentatus — M. arvalis	— 42
A. argentatus — M. gregalis	— 39
Cl. glareolus — M. gregalis	— 42

Не трудно увидеть, что линия *Clethrionomys glareolus* — Cl. frater — Cl. rutilus — Cl. rufocanus, построенная на основе электрофоретических данных, удовлетворительно соответствует филогенетическим представлениям, основанным на классических морфологических данных. Но из этого же перечня хорошо видно, что при сравнении видов разных родов это соответствие резко нарушается.

Сравнительный показатель сходства четырех видов полевок по отношению к другому виду своего рода и виду, несомненно относящемуся к другому роду.

Cl. frater — Cl. rufocanus	— 28
Cl. frater — A. argentatus	— 22
Cl. frater — Cl. rufocanus	— 28
Cl. frater — A. strelzovi	— 22
M. o. oeconomus — M. gregalis	— 32
M. o. oeconomus — A. argentatus	— 28

При таком методе сравнения биохимические показатели не соответствуют ни степени морфологических различий между сравниваемыми видами, ни представлению о «биохимических часах». «Биохимические часы» работают с недостаточной точностью. Об этом свидетельствуют исследования, проведенные на хорошо изученных в рассматриваемом отношении группах, в частности на приматах (Goodman a. all., 1971, Uzzella, Pilbeam, 1971 и др.). Это говорит о том, что и биохимическая эволюция, в том числе и изменения «нейтральных» участков биологически активных макромолекул, не идет с постоянной скоростью*. Однако грубых ошибок «биологические часы» все же не делают, так как различия в скорости морфологической эволюции** в разных группах по понятным причинам

* Возможные причины этого явления обсуждались ранее (Шварц, 1973).

** Выражение чисто условное. Нет, конечно, ни морфологической, ни биохимической и т. п. эволюции, а есть эволюция организмов. Говоря о «морфологической эволюции», имейте в виду морфологические изменения, которые происходят в процессе эволюции определенной группы.

неизмеримо больше, чем различия в скорости эволюции биохимической (в указанном понимании).

Это заставляет нас с особым вниманием отнести к фактам, свидетельствующим о том, что основанное на «биохимических частях» время обособления нескольких видов рода и время обособления близких родов практически совпадают. Даже если ориентироваться на порядок различий (на большее биологические часы, видимо, претендовать не могут), то и в этом случае мы не имеем права просто отмахнуться от данных, подобных представленным.

Очевидно, что при грубом измерении продолжительность самостоятельного развития видов одного рода и двух близких родов может совпасть лишь в том случае, если немедленно (в геологическом масштабе времени) после обособления двух родов (двух филогенетических линий) в каждом из них (или в одном из них) начинается энергичный процесс видеообразования. Это предположение хорошо соответствует тем общим теоретическим предпосылкам, о которых говорилось выше. Как указывалось, большинство родов может быть четко охарактеризовано экологически. Можно предположить, что завоевание принципиально новой экологической ниши приводит к всплеску адаптивной радиации. Это заставляет нас считать, что микрэволюция может быть адекватно отражена не в схеме филогенетического дерева, а филогенетического куста. Период адаптивной дивергенции вида с новыми родовыми свойствами должен быть неизмеримо малым по сравнению с периодом самостоятельного существования и эволюции вида в пределах рода; период интенсивного видеообразования в пределах нового рода неизмеримо меньше времени существования видов данного рода*. При этом допущении противоречия между данными протеиновой таксономии и классическими морфологическими представлениями становятся несущественными. Для иллюстрации приводим схему вероятных филогенетических отношений в пределах рода *Clethrionomys* (рис. 1).

Интересно и очень важно, что к аналогичным выводам приходит и А. С. Антонов (1973) на основании опытов по изучению гибридизации ДНК. Приводя различные схемы современного понимания эволюционного процесса, он установил что лишь схема, в основе которой представлен «филогенетический куст», хорошо согласуется с результатами, полученными при изучении физико-химических свойств ДНК исследуемых групп животных.

* Эта мысль была впервые сформулирована Дарвином, считавшим, что периоды видеообразования «вероятно были очень коротки по сравнению с периодами, в течение которых виды сохраняли одну и ту же форму» (Дарвин, соч., т. 3, 1939, стр. 647). Дарвиновская идея о неравномерности темпов эволюционных преобразований отдельных групп была поддержана и развита Т. Гексли, который ввел понятие «персикирование»—длительное (даже в геологическом масштабе времени) сохранение типичных признаков таксонов разных рангов.

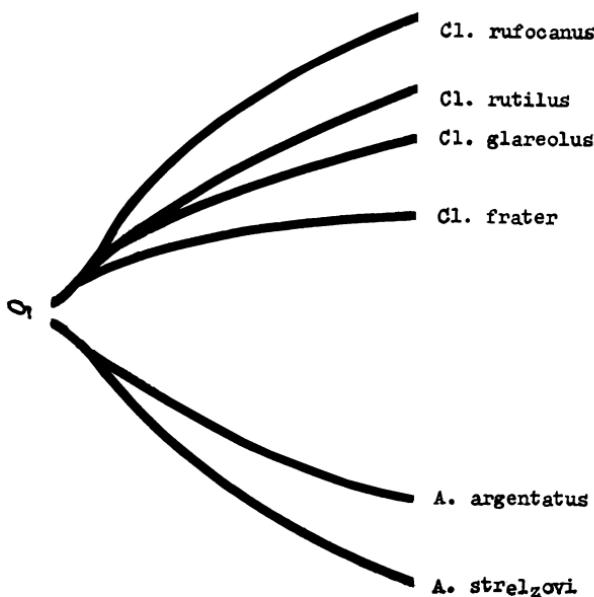
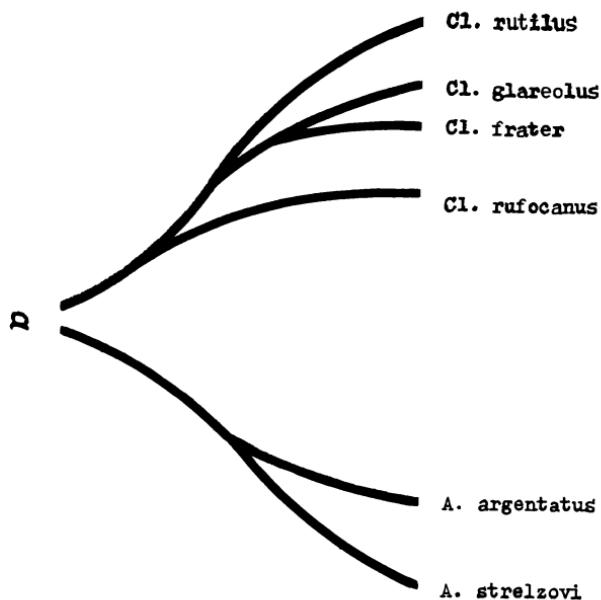


Рис. 1. Схема возможных филогенетических взаимоотношений в пределах рода Clethrionomys, основанная на морфологических (а). и биохимических (б) данных.

Интересные уточнения этих выводов дает анализ иммунологических различий между разными видами и группами полевок, которые были изучены в нашей лаборатории Л. М. Сюзюмовой (1973) и ее учеником В. В. Жуковым (1973). Иммунологические различия между изученными видами, выраженные широко используемым показателем иммунологической дистанции (Immunologica distances, Mainardi, 1963), сводятся к следующему:

<i>Microtus o. oeconomus</i> — <i>M. o. chahlovi</i>	— 2,4
<i>M. o. oeconomus</i> — <i>M. arvalis</i>	— 3,8
<i>M. arvalis</i> — <i>M. gregalis</i>	— 7,6
<i>M. oeconomus</i> — <i>M. gregalis</i>	— 9,8
<i>M. arvalis</i> — <i>Clethrionomys frater</i>	— 14,0
<i>M. oeconomus</i> — <i>Cl. frater</i>	— 14,1
<i>M. greralis</i> — <i>Cl. frater</i>	— 21,0
<i>M. greralis</i> — <i>Ondatra</i>	— 22,7
<i>M. greralis</i> — <i>Arvicola terrestris</i>	— 28,5
<i>M. arvalis</i> — <i>A. terrestris</i>	— 23,5
<i>M. oeconomus</i> — <i>A. terrestris</i>	— 15,9
<i>Ondatra</i> — <i>A. terrestris</i>	— 17,6

Как и следовало ожидать, иммунологический метод дает хороший результат лишь при сравнении близких форм. Родство видов, относящихся к филогенетически далеким родам, иммунологическими методами не может быть установлено. Представленные данные интересны в том отношении, что они ясно показывают, что период самостоятельной эволюции отдельных видов в пределах рода по крайней мере соизмерим с периодом дивергенции не очень близких родов. Обратим внимание, что иммунологическая дистанция между *Microtus gregalis* — *M. oeconomus* соизмерима с дистанцией *M. oeconomus* — *Cl. frater*. Из представленных данных может быть извлечено значительно больше информации. Нам же кажется важным подчеркнуть, что и иммунологические исследования говорят о том, что внутриродовая дивергенция происходила уже в первый период обособления рода — возникновения вида, который обладал признаками потенциального родоначальника. Однако в громадном роде *Microtus* взаимоотношения между видами оказываются более сложными, чем внутри маленького рода *Clethrionomys*. «Кущение» филогенетического пути в пределах рода *Microtus* происходило, видимо, неоднократно: если возраст первого «кушения», отражающего внутриродовую радиацию, соизмерим с возрастом рода, то возраст последнего (из констатируемых нами), «кушения» соизмерим с возрастом внутривидовых таксонов. При всей условности иммунологических показателей нельзя не обратить внимания на то, что различия в иммунологической дистанции между двумя подвидами *M. oeconomus*, с одной стороны, и *M. oeconomus* — *chahlovi* с другой стороны, несомненно, реальны.

Mus — *M. arvalis*, с другой, меньше, чем между *M. oeconomus* — *M. arvalis* и *M. oeconomus* — *M. gregalis**.

Сопоставив данные, полученные разными методами, с различных сторон характеризующие «молекулярную эволюцию» полевок, мы получили схему развития рода. В процессе эволюции предковой группы один из видов приобрел особенности, позволяющие ему эффективно использовать новые условия жизни, освоить новую среду обитания. Это приводит к быстрой (в эволюционном масштабе времени) адаптивной радиации, энергичному видообразованию, связанному с приспособлением разных форм к разным условиям существования в пределах родовой нормы изменчивости. Отражение этого процесса дает себя знать в любой таксономической системе.

Род «серые полевки» (*Microtus*) населяет все ландшафтные зоны нашей планеты. Там не менее, роду может быть дана достаточно четкая экологическая характеристика. Это мелкие, способные к подземному образу жизни полевки, обладающие комплексом морфофункциональных приспособлений, обеспечивающих использование в качестве основного источника жизни корма низкой калорийности; с развитой химической терморегуляцией, допускающей приспособления в широком диапазоне температур, обладающие совершенной системой регуляции интенсивности размножения, позволяющей быстро восстанавливать численность после ее депрессии. Морфофункциональная характеристика рода не включает в себя признаки, которые можно было бы оценить как приспособления к конкретной среде обитания.

Эта экологическая характеристика полевок рода *Microtus* распространяется на любых ее представителей. Естественно, однако, что в зависимости от приспособления к той или иной ландшафтной зоне эта характеристика делается более конкретной, отражающей пути адаптивной радиации рода. Эта радиация оказывается столь широкой, что 45—50 видов (разные авторы включают в систему рода разное число видов) объединяются в 9—10 четко характеризуемых подродов.

Представленные выше материалы дают основания полагать, что адаптивная радиация в пределах нового рода, отраженная в системе подродов, происходила практически немедленно вслед за возникновением вида — родоначальника. Большинство подродов эколо-

* После того, как настоящая работа была полностью подготовлена к печати, автор имел возможность ознакомиться с интересным исследованием Вильсона, Максона и Сарига (Wilson, Maxson, Sarich, Two Types of Molecular Evolution. Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 71, 7, 1974). Их работа заслуживала бы в рамках настоящей статьи специального обсуждения. Здесь мы ограничиваемся одним замечанием. Используя весьма совершенную методику, авторы подтвердили, что иммунологическая дистанция «работает» в качестве «биохимических часов». Из большого числа данных приведем лишь один пример: иммунологическая дистанция между вапити и европейским благородным оленем оказалась вдвое большей, чем между бизоном и крупным рогатым скотом. И в данном случае «возраст» внутриродовой и внутривидовой радиации оказался соизмеримым.

гически характеризуется еще более четко, чем род в целом, и включает в себя небольшое число видов. Исключение представляет подрод *Microtus*, и виды именно этого подрода воплощают признаки рода в наиболее полной степени. Биохимические исследования и, что особенно важно, исследования на уровне генома говорят о том, что дифференциация видов этого подрода произошла относительно недавно. В нашей схеме — это второй этап «кущения» филогенетического пути (рис. 2). Несмотря на то, что виды этого рода «новые», у них отсутствуют выраженные признаки специализации, они могут быть названы «примитивными», поскольку признаки рода, оформившегося еще в плиоцене, не нарушаются «прогрессивной» специализацией.

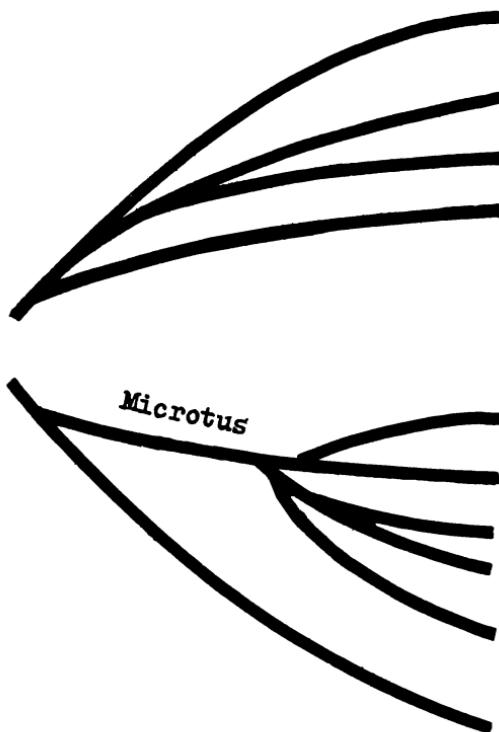


Рис. 2. Фаза дифференциации подрода *Microtus* — следующий узел разветвления эволюционного пути.

Для дальнейшего анализа затронутого вопроса большой интерес представляют результаты исследования филогенетически «параллельной» группы — мышей. Монографическое исследование эволюционных тенденций в сем. Muridae (Misonne, 1969) приводит автора

к выводу о существовании двух направлений эволюционного процесса. Процветающие группы (*Rattus*, *Praomys*, *Mus* и др.) отличаются от предковых форм незначительными морфологическими особенностями. *Rattus rattus* отличается от примитивных *Muridae* лишь морфологическими деталями. Виды и группы, для которых биологический прогресс менее характерен, которые населяют менее благоприятные биотопы (*Hapalomys*, *Thamnomys venustus* и др.) и занимают окраины ареала рода, характеризуются морфологической специализацией, резкими различиями от архаических форм. Автор (совершенно, на наш взгляд, справедливо) считает, что эти данные противоречат широко распространенным взглядам, энергично развивающимся Майром (Mayr, 1963), согласно которым «новые эволюционные возможности» возникают в процессе видообразования в условиях изоляции. Автор полагает, что последовательное развитие этой точки зрения неминуемо должно привести к заключению, что большинство эволюционных изменений достигается на «боковых путях», благодаря развитию изолятов в маргинальных биотопах. Автор цитирует Бриггса (Briggs, 1966), который писал: «... Так как основные зоогеографические особенности свидетельствуют о том, что доминирующие, прогрессивные виды происходят в некоторых благоприятных центрах, и поскольку мы также знаем, что бурное видообразование происходит по периферии от этих центров, мы должны признать существование двух типов эволюционных изменений: один имеющий филогенетическое будущее, другой — бесперспективный».

Весьма сходные мысли были высказаны и мною примерно в это же время. «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, что подобного типа приспособления возникали в условиях изоляции на небольших участках пространства. Наоборот, поистине неизбримое 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 факторов показывает, что при столкновении материковых и островных форм победителями неизменно оказываются первые — они прошли неизмеримо более суровую школу жизни! Не случайно также, что громадное большин-

ство 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» (Шварц, 1966). Длинная цитата из собственной работы отнюдь не определяется стремлением уточнить «приоритет идей».

Представление о двух эволюционных путях, которые условно можно назвать «перспективным» и «локальным», в конечном итоге восходит к учению А. Н. Северцова об идеоадаптациях и ароморфозах и неоднократно использовалось при анализе конкретных филогенезов (напр., Tate, 1936). Важно другое. Эволюция — это процесс, который в конечном итоге привел к развитию из амебы человека. Естественно, что путем специализированной адаптации к локальным условиям существования этот процесс идти не мог. Однако эффективность действия тех закономерностей, которые управляют эволюционным преобразованием отдельных популяций и видов легче всего проанализировать на примере «уклоняющихся форм», развивающихся в специфических условиях среды (маргинальные биотопы, островные формы и т. п.). В научно-популярной литературе, а также в учебниках важно не только проанализировать, но и продемонстрировать действие эволюционных закономерностей. Это наиболее удобно сделать на примере уклоняющихся форм. Но относительная роль разных факторов эволюции (естественный отбор, генетико-автоматические процессы, изоляция) в филогенезе эволюционно прогрессивных и специализированных видов существенно различна. Поэтому некритическое распространение тех выводов, которые были сделаны на основе анализа, например, островных форм, на магистральный эволюционный процесс может привести к принципиальным ошибкам. В условиях полной или относительной изоляции своеобразно протекают не только микроэволюционные, но и макроэволюционные процессы.

Наилучший пример в этом отношении — ихтиофауна озера Ланао на острове Минданао (Филиппины). Озеро вулканического происхождения. Его возраст определен с редкой точностью — около 10 000 лет. Предковый вид, давший начало всем, населяющим озеро Cyprinidae, — *Barbus binotatus*. Его потомки — 18 эндемичных видов и 4 эндемичных рода (Myers, 1960). Заслуживает особого внимания, что по некоторым морфологическим особенностям (строение нижней челюсти) представители родов *Mandibularis* и *Spatellicypris* выходят за рамки всего промадного семейства карловых. Автор называет подобные случаи «запредельной специализацией» и отмечает, что она характерна и для эндемичных форм других озер (лишенная чешуи карловая *Sabwa* из одного из озер Бирмы, многие Cichlidae из Ньяса и Танганьики, бычки Байкала и др.). Своебразные двувершинные зубы *Perissodus* или листовидные зубы *Plecodus* (Танганьика) выходят за пределы мо-

дификаций зубной системы не только семейства цихлид и отряда окунеобразных, но и всего класса костистых рыб.

Рыбы Ланао представляют особый интерес, так как точно известен их эволюционный возраст. Но то же по существу явление «запредельной специализации» демонстрируют хорошо известные дарвиновы выюрки Галапагосских островов или гавайские *Dgeraniidae*, а также эндемичные подсемейства сем. *Muridae* Австралии или Новой Гвинеи (Simpson, 1961). Австралийские *Pseudomyinae* дают несколько эндемичных родов, «имитирующих» адаптивные типы мышей и крыс (*Pseudomys*), полевок (*Mastacomys*), тушканчиков (*Notomys*), белок (*Mesembriomys*), кроликов (*Conilurus*), а род *Leporillus* (крупные, колониальные, строящие гигантские гнезда) не имеет экологических аналогов в отряде грызунов. Заслуживает внимания, что молодые *Conilurus penicillatus* рождаются более зрелыми, чем у других *Muridae* (Walker, 1968).

Сходный процесс адаптивной радиации наблюдается в подсем. *Hydromyinae* (9 из 11 родов эндемики Новой Гвинеи). Единственный вид рода *Crossomys* приспособлен к водному образу жизни: мех обладает водоотталкивающими свойствами, задние конечности напоминают лапы ондатры, хвост — как у куторы. Морфологические приспособления к жизни в воде характерны и для *Hydromys*, питающихся рыбой, ракообразными, моллюсками. *Neohydromys* имеет морфологический хабитус небольшой мыши, обитающей в горных дождевых лесах Новой Гвинеи. *Baiuyankamus* по внешнему облику напоминает небольшую водяную крысу, но отличается не только от всех *Hydromyinae*, но и от всех *Muridae* своеобразием зубной системы: в верхней челюсти 2 моляра, в нижней — 3. Еще более своеобразна *Mauegmys*: она отличается от всех млекопитающих наличием и в верхней и нижней челюсти по одному моляру.

Между результатами биохимического изучения филогенетических взаимоотношений близких форм и анализом морфологических особенностей «уклоняющихся» видов и групп существует глубокая внутренняя связь. Возникновение нового таксона в условиях жесткой конкуренции (в нашем примере — рода) возможно лишь на основе освоения предковым видом обширной экологической ниши, допускающей широкую адаптивную радиацию. Эволюционное значение этого процесса даже более существенно, чем выражено в этом утверждении. В действительности вид не «осваивает» новую экологическую нишу, а создает ее. Пока не возникли полевки морфофизиологического типа *Microtus**, необозримые пространства лугово-степных ассоциаций были лишены доминирующего консумента. Экологическая ниша мелкого гомотермного травоядного консумента, характеризующегося способностью потреблять до 10—15% доступного корма, ассимилировать до 80% потребленной энергии, из которых для поддержания нормальной жизнедеятель-

* Слово «тип» употребляется здесь, конечно, не в таксономическом смысле.

ности используется свыше 95, а лишь 2—5% для создания собственной биомассы*, до возникновения серых полевок не существовала. Ее создали полевки рода *Microtus*.

Естественно, это потребовало комплексного преобразования всех систем органов, ароморфного характера, на основе чего оказалась возможной широкая адаптивная радиация. Именно в этот момент был сделан решающий шаг истинного и биологического и морфофизиологического прогресса группы. Ее отдельные представители, осваивая своеобразные места обитания («маргинальные биотопы»), приобрели своеобразные морфологические особенности, отличающие их от «родового типа» и воспринимаемые систематиком-практиком как «прогрессивные». «Примитивными» же кажутся виды, характеризующиеся высокой экологической валентностью. Истинный эволюционный прогресс заключается в создании новой экологической ниши, создающей предпосылки широкой адаптивной радиации. В этом отношении выводы биохимических и морфобиологических исследований полностью совпадают.

Остается, однако, в тени весьма важный вопрос, который, насколько нам известно, до сих пор не привлекал специального внимания ни систематиков, ни эволюционистов: почему в условиях изоляции или явно ослабленной борьбы за существование в неразвитых или обедненных биогеоценозах возникновение новых (для данной группы) адаптивных типов, которые нередко заслуживают наименования своеобразных жизненных форм, возможно в относительно узких таксономических рамках? В пределах рода возникают виды, аналогичные адаптивным типам семейств, а в пределах семейства или подсемейства морфологическая дифференциация соответствует рангу отряда или даже класса (вспомним о зубной системе *Maugeltius* — представителя одного из подсемейств полевок). Внешним выражением этих процессов является «запредельная специализация».

Сопоставление приведенных в этой статье данных позволяет нам попытаться ответить на этот вопрос. Нам представляется, что феномен «запредельной эволюции» отражает различные пути филогенетических преобразований организмов: магистральный (перспективный) и локальный. Ход наших рассуждений может быть пояснен следующим примером.

Чтобы из группы полевок мог выделиться создатель экологической ниши ондатры, необходима комплексная перестройка морфофизиологических особенностей исходной наземной формы. В условиях зрелых, хорошо сбалансированных биоценозов «праондатра» не могла создать свою экологическую нишу только за счет приспособлений, позволяющих ей быстро плавать и обогащать рацион водной растительностью. Потребовались изменения содержания в крови гемоглобина и миоглобина в мышцах, весьма совершенные

* Копытные используют до 60% доступного корма, но ассимилируют менее 10% потребленной энергии.

преобразования физиологии кровообращения, обеспечивающие возможность длительного пребывания под водой, серьезные изменения в механизме кормодобывания (изоляции резцов от ротовой полости), не говоря уже об изменениях в строении мехового покрова, хвоста и конечностей, являющихся прямым приспособлением к полуводному образу жизни.

«Ондратра» — это хорошо интегрированный адаптивный комплекс. Его создание — процесс не только сложный, но и длительный, так как каждый новый ген, определяющий развитие нового признака (точнее, каждая новая система генетической детерминации новых морфофункциональных особенностей животного), должен пройти апробацию не только по фенотипу, но и на геномном уровне. В противном случае приспособление к своеобразным условиям среды будет сопровождаться падением морфофункционального совершенства организма или во всяком случае не будет сопровождаться его повышением. Интереснейшие исследования Коссвига (Kosswig, 1974) показали, что селекционная ценность гена определяется не только значением детерминируемого фенотипа, но и способностью «вписаться» в генотип. Коссвиг делает антидарвиновские выводы, полагая, что отбор идет не по фенотипам, а лишь по генотипам. Ошибочность подобной точки зрения очевидна. Если ген не «впишется» в генотип, то это снизит жизнеспособность организма и «отбор по фенотипам» отсечет неудачный генотип.

Однако чем острее борьба за существование, тем строже наказывает отбор малейшие снижения общей жизнеспособности. В обедненных островных и им аналогичных системах узкая специализация (тем более весьма совершенная) обеспечивает возможность существования и процветания вида. Подобная специализация возможна на общей морфофункциональной основе, характеризующей узкую таксономическую группу. Виды, характеризующиеся этими особенностями, в рамках этой группы, естественно, рассматриваются как прогрессивные. При сравнении же с аналогичными адаптивными типами, эволюция которых имела следствием возникновение новых таксонов более высокого ранга, они должны рассматриваться как примитивные. Выражение «виды, имитирующие адаптивные типы других групп» оказывается не слишком вольным. Это действительно «имитация» на иной общей базе*.

* То, что конкретные морфологические изменения сходного масштаба могут сопутствовать совершенно различным эволюционным сдвигам, доказывается не только приведенными выше примерами (число которых можно было бы резко умножить), но и возникновением морфологических изменений «макроэволюционного масштаба» на внутривидовом уровне. Среди африканских представителей рода *Mus* (секция *Minutoides*) различают «примитивные» и «прогрессивные» виды. Как правило, «прогрессивные» формы характеризуются крупным M^1 и слабым развитием M^3 . Однако разные популяции одного вида нередко отличаются именно по этим признакам. Известны случаи, когда в пределах одной популяции встречались зверьки с «прогрессивной» и «примитивной» зубной системой. Сходные явления наблюдались также у видов родов *Mastomys*, *Hylomyscus*, *Praomys* (Misonne, 1969).

Справедливость подобной точки зрения подтверждается характером распространения «примитивных» и «прогрессивных» видов отдельных групп. «Примитивная» *Rattus rattus* оказалась способной распространяться по всему миру, приспособиться к любым условиям существования, внедриться в биотопы самых различных типов. Виды и роды, резко отличающиеся от своих архаичных предков, давших начало новому типу адаптивной радиации, не способны выйти за пределы узкой области своего распространения и при столкновении с «примитивными» формами неизбежно оказываются побежденными. Это значит, что для того, чтобы дать начало новому типу адаптивной радиации, виду недостаточно, приспособившись к новым (для данной группы) условиям среды, создать новую экологическую нишу. Специализация должна быть основана на морфофизиологических особенностях, обеспечивающих возможность приспособления к изменению условий среды в широких пределах. Эта закономерность отражает два типа эволюционных преобразований (ведущий и специальный) и проявляется в резкой асимметрии таксонов. Потентные виды обеспечивают вспышку адаптивной радиации и дают начало новому роду, объединяющему множество видов; виды узкой специализации приобретают морфологические отличия родового или более высокого ранга и дают начало монотипическим таксонам.

Основная стратегия эволюционного процесса — специализация, основанная на ароморфных преобразованиях. До последнего времени эволюция рассматривалась как процесс преобразования населяющих Землю организмов. Пристальное внимание к проблемам глобальной экологии заставляет нас подойти к теоретическому анализу общих проблем эволюции с иной точки зрения. Эволюция не сводится к филогенезу отдельных таксонов. Имеется достаточно оснований рассматривать эволюцию как процесс прогрессивной экспансии жизни на нашей планете, совершающийся на основе создания в ходе филогенеза отдельных групп новых экологических ниш. Таким путем в круговорот биосферы вовлекаются все новые и новые потенциальные среды жизни, повышается продуктивность и стабильность отдельных биогеоценозов и биогеоценотического покрова Земли в целом и создаются предпосылки создания всех новых экологических ниш. Это гарантирует бесконечность эволюции в пространстве и во времени. Но первооснова этого глобально-го по своей сути процесса заключается в ароморфной специализации отдельных видов и групп животных. Истоки этого процесса отчетливо просматриваются уже на внутривидовом уровне. Связь микро- и макроэволюционного процесса делается, таким образом, очевидной.

ЛИТЕРАТУРА

Антонов А. С. Экспериментальное обоснование некоторых концепций геносистематики. Автореф. докт. дисс., М., МГУ, 1973.

Жуков В. В. Иммунологические взаимоотношения некоторых форм в подсемействе *Microtinae*. В сб. трудов ин-та экологии растений и животных: «Экспериментальные исследования проблемы вида», вып. 86, Свердловск, 1973.

Михалев М. В. Анализ таксономических взаимоотношений в группе *Microtinae* на основе электрофоретических исследований. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1970.

Сюзюмова Л. М. Внутривидовые особенности реакции тканевой несовместимости у полевок. В сб. научн. трудов ин-та экологии растений и животных: «Экспериментальные исследования проблемы вида», вып. 86. Свердловск, 1973.

Шварц С. С. Популяционная генетика, экология и эволюционное учение. Природа, 1966, № 7.

Шварц С. С. Проблемы вида и новые методы систематики. В сб. научн. трудов ин-та экологии растений и животных: «Экспериментальные исследования проблемы вида», вып. 86. Свердловск, 1973.

Mayr E. *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press, 1963.

Mayr E., Linseley E. G., Usinger R. L. *Methods and principles of systematic zoology*, 1953, № 5.

Misonne X. African and Indo-Australian Muridae. *Musee Royal de l'Afrique central*, ser. 8, № 172, Bruxelles, 1969.

Myers G. S. The endemic fish fauna of lake Lanao and the Evolution of higher taxonomic categories. *Evolution*, v. 14, 1960, № 2.

Simpson G. G. *Historical Zoogeography of Australian Mammals*, *Evolution*, v. 15, 1961, № 4.

Simpson G. G. *Principles of animal taxonomy* Columbia Press. Columbia, 1961.

Tate G. H. Some Muridae in the Indo-Australian region. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, v. LXXII, 1936.

Uzzell T. and D. Pillbeam. Phyletic divergence dates of hominoid primates: a comparison of fossil and molecular data. *Evolution*, 25, 615, 1971.

Walker E. P. *Mammals of the world*, v. II. The Johns Hopkins Press, Baltimore, 1968.

Griggs I. C. *Zoogeography and evolution*. *Evolution*, v. 20, 1966, № 2.

Goodman M. and Barnabas J. Molecular Evolution in the Descent of Man. *Nature*, v. 233, 1971.

Huxley I. (ed.) *The New Systematics*, Oxford, 1940.

Kosswig C. Form und vermeindlische Systematik u. Evolutionsforschung, Bd. 12, 1974, № 2.

Mainardi D. Immunological distances and phylogenetic relationship in birds Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr., 1963, v. 2.