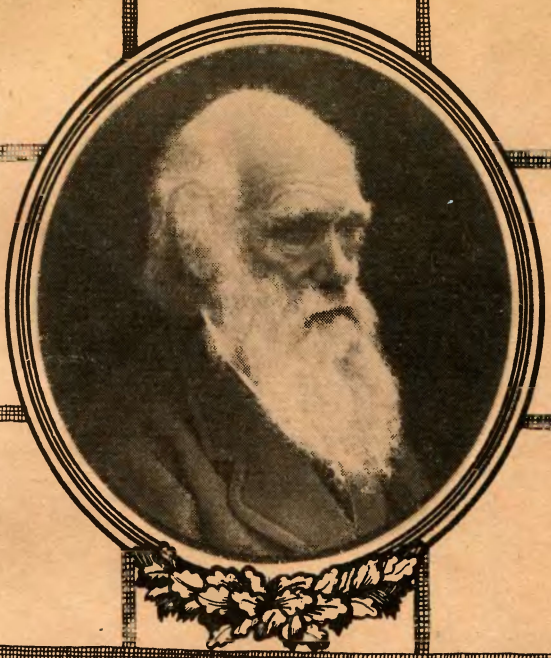


ДАРВИНИЗМ:
история и современность

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ

ДАРВИНИЗМ:
история и современность

Ответственные редакторы:
Э. И. КОЛЧИНСКИЙ, Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

УДК 576.12

Дарвинизм: история и современность. — Л.; Наука, 1988. — 232 с.

В сборник включены статьи по истории основных проблем эволюционной теории и современным дискуссиям вокруг них. Исследуется роль дарвинизма в формировании и развитии отдельных направлений эволюционной биологии. Рассматриваются проблемы факторов, движущих сил и закономерностей эволюции.

Для биологов, специалистов в области истории и методологии науки.

Редакционная коллегия:

Я. М. Галл, А. Б. Георгиевский, А. В. Иванов, С. Г. Инге-Вечтомов, Э. И. Колчинский (отв. редактор), *Е. М. Крепс, С. Р. Микулинский, С. А. Орлов* (отв. секретарь), *Ю. И. Полянский* (отв. редактор), *В. Л. Свидерский, О. А. Скарлато, А. М. Уголев*

Рецензенты:

Д. В. Лебедев, А. Л. Юдин

ДАРВИНИЗМ:

ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОСТЬ

Утверждено к печати
Институтом истории естествознания и техники Академии наук СССР

Редактор издательства *Ф. И. Кричевская.* Художник *Е. В. Кудина*
Технический редактор *Е. М. Черножукова*
Корректоры *Г. Д. Адейкина* и *С. И. Семиглазова*

ИБ № 33022

Сдано в набор 01.10.87. Подписано к печати 04.04.88. М-38103. Формат $60\times90\,^1/_{16}$. Бумага офсетная № 1. Гарнитура литературная. Фотонабор. Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.5. Усл. кр.-отт. 14.62. Уч.-изд. л. 17.88. Тираж 4300. Тип. зак. № 2058. Цена 2 р. 20 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука». Ленинградское отделение. 199034. Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука». 199034. Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

Д $\frac{2001000000\text{-}593}{042\,(02)\text{-}88}$ 208-88 — *I*

© Издательство «Наука», 1988 г.

ISBN 5-02-026532-2

ПРЕДИСЛОВИЕ

24 ноября 1984 года исполнилось 125 лет со дня выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождение видов», вызвавшей подлинную революцию в естествознании XIX века. Переворот в науке, совершенный Дарвином, заключается не только в создании теории эволюции. Его книга решающим образом повлияла на формирование современного научного мировоззрения. Идея развития живой природы из философской абстракции превратилась в исходный пункт многих конкретных биологических исследований. Победа дарвинизма означала крах креационистских представлений в биологии.

В нашей стране, где идеи дарвинизма сразу же нашли признание и где они успешно развивались, нынешний юбилей Дарвина был отмечен несколькими конференциями. К их числу относится и конференция «Дарвинизм: история и современность», проведенная 19—21 ноября 1984 года в Ленинграде по инициативе Института истории естествознания и техники АН СССР и при активном участии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Зоологического института АН СССР, Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР, Института цитологии АН СССР, Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова, Всесоюзного ботанического общества, Ленинградского отделения Советского национального объединения истории и философии естествознания и техники, Ленинградского общества естествоиспытателей, Ленинградского отделения Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. В работе конференции принимали участие около 400 биологов-эволюционистов, историков и методологов науки из Киева, Ленинграда, Махачкалы, Минска, Москвы, Харькова, Тарту и других городов.

На конференции был обсужден широкий круг вопросов истории и теории эволюционного учения (проблемы факторов и движущих сил эволюции, филогенетических закономерностей эволюции, соотношения микро- и макроэволюции и др.). Особое внимание было уделено анализу развития идей Дарвина в физиологии

растений и животных, биохимии, палеонтологии, экологии, молекулярной биологии и некоторых других отраслях биологии. Доклады, прочитанные на конференции, составили основу настоящего сборника. Весьма широк диапазон его участников. Среди них историки науки, зоологи, протистологи, ботаники, генетики, палеонтологи, философы, физиологи, биохимики. И это не случайно. Развитие эволюционной теории в значительной степени зависит от полноты синтеза данных и обобщений всех наук, связанных с изучением органической эволюции.

Особая роль в этом синтезе принадлежит истории науки. Сама специфика основных проблем эволюционной теории такова, что обращение к ее истории имеет большое значение при выборе направлений современных исследований и для понимания тенденций развития ее проблем в будущем. Таким образом, история науки является не самоцелью, а одним из действенных средств для решения самих проблем эволюционной теории.

Сплав исторического и теоретического при рассмотрении той или иной проблемы дарвинизма определяется прежде всего уровнем ее разработанности и исследованности. При обсуждении тех из них, история которых насчитывает многие десятилетия, основное внимание уделено закономерностям и этапам развития самой проблемы. Другие — сравнительно недавно стали объектом эволюционно-биологических исследований. Поэтому авторы, ограничившись кратким историческим введением, основное внимание уделили анализу современного состояния проблемы. Часть статей посвящена мало исследованным страницам истории современного дарвинизма. В них сделана попытка оценить вклад отдельных ученых и научных школ в познание причин и закономерностей эволюции. На разнообразие стилей оказала влияние и специальность авторов. Наряду с профессиональными историками науки, здесь участвуют экспериментаторы, полевые исследователи и теоретики эволюционного учения.

При разных сочетаниях историко-научных и теоретико-биологических аспектов сборник в целом призван показать, что история науки — это не прогулка по кладбищу забытых идей, а путь к правильному пониманию и постановке современных проблем.

Э. И. Колчинский

Ю. И. Полянский

ДАРВИНИЗМ: ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОСТЬ

Наша конференция посвящена двум знаменательным в истории биологии датам — 175-летию со дня рождения Чарлза Дарвина и 125-летию со дня опубликования его произведения: «Происхождение видов путем естественного отбора». 75 лет тому назад наш соотечественник, выдающийся борец за идеи дарвинизма, Климент Аркадьевич Тимирязев писал: «Прошло еще полвека и можно сказать, что, несмотря на непрерывные попытки умалить значение этой книги, она и теперь, как и в момент появления, является единственной „философией биологии", остается единственным ключом для понимания общего строя органической природы, продолжает служить путеводной звездой современного биолога каждый раз, когда, отрывая свой взгляд от ближайших, узких задач своего ежедневного труда, он пожелает окинуть взором всю совокупность биологического целого» (1949, с. 236).

В наши дни один из всемирно известных биологов-эволюционистов Э. Майр в книге «Развитие биологической мысли» (Мауг, 1982) следующими словами характеризует значение дарвиновской теории для современной биологии: «Синтез отчетливо подтвердил исключительную важность естественного отбора, градуализма и двойной природы эволюции (адаптация и многообразие), популяционной структуры вида, эволюционного значения вида и наследственности» (р. 570). Очень по-разному звучат эти цитаты, разделенные почти 75-летним промежутком времени, но сущность их едина: учение Дарвина раскрывает основные законы исторического развития органического мира.

Часто можно услышать вопрос (особенно в студенческой аудитории) — в чем же сущность дарвинизма, в чем причина того, что «Происхождение видов» явилось поворотным пунктом в развитии биологии и связанных с нею наук? На этот вопрос нередко отвечают, что значение работы Дарвина состоит в том, что им доказано историческое развитие органического мира. Что же касается причин эволюции, ее движущих сил, то они носят у Дарвина гипотетический характер, и естественный отбор необяза-

тельно должен быть связан с эволюцией органического мира. Эта точка зрения, которой придерживаются многие биологи, глубоко ошибочна. Значение и сущность дарвинизма именно в том и заключаются, что Дарвином, наряду с доказательством факта эволюции, вскрыты движущие силы эволюционного процесса. Как известно, К. Маркс, Ф. Энгельс, В. И. Ленин высоко ценили именно эту сторону учения Дарвина. Многочисленные высказывания основоположников марксизма-ленинизма хорошо известны, и мы не будем их здесь повторять и цитировать. Однако одно из высказываний Энгельса необходимо напомнить: «Подобно тому, как Дарвин открыл закон развития органической природы, Маркс открыл закон развития человеческой истории» (Маркс, Энгельс. Соч., т. 19, с. 348). Это сопоставление имен Маркса и Дарвина удивительно точно определяет значение дарвинизма в развитии человеческой культуры и наук о природе. Да! Величие и вместе с тем бессмертие дарвинизма и заключается в том, что Дарвин открыл основной закон исторического развития органического мира, а не просто привел большое число фактов, доказывающих эволюцию. Для живой природы дарвинизм имеет такое же значение, как периодический закон химических элементов Д. И. Менделеева, как закон всемирного тяготения И. Ньютона и другие основные законы природы.

В биологии намного дольше, чем в других разделах наук о природе, сохранялась метафизическая концепция о неизменности природы. Причина тому — поразительная приспособленность организмов к условиям жизни, то, что принято называть (с нашей точки зрения не очень удачно) органической целесообразностью. Перед этой величайшей загадкой многие столетия человеческий разум оказывался бессильным. Крупнейший биолог и мыслитель первой половины XIX века Ж. Б. Ламарк, четко и ясно сформулировавший еще в 1809 году идею органической эволюции, не мог преодолеть этого барьера «органической целесообразности» и раскрыть законы исторического развития организмов. В методологическом, философском отношении учение Ламарка остается такой же идеалистической концепцией, как креационизм К. Линнея и его современников.

Законы материального мира, открываемые в процессе познания природы, всегда являются мощным стимулом дальнейшего развития науки и не менее мощным орудием управления человеком явлениями материального мира. Это в полной мере относится к теории Дарвина, появление которой явилось подлинной революцией в биологии, открывшей новые пути управления живой природой.

Дарвин решил две основные задачи: раскрыл основной движущий фактор эволюции организмов — естественный отбор — и показал, что материалом для отбора служит ненаправленная наследственная изменчивость. Интенсивность отбора определяется процессом, который Дарвин назвал борьбою за существование (в широком метафорическом смысле), которая включает в себя

разнообразные формы взаимоотношений между организмами и средою обитания. Приспособленность организмов к среде — неизбежный результат естественного отбора. Вместе с тем эта приспособленность носит относительный характер.

Теория Дарвина смело утверждала материализм в биологии — науке, которая столетиями являлась прибежищем и основой множества идеалистических концепций. Очевидно, что широкая биологическая теория, такая как учение о развитии органического мира, не может быть чисто эмпирической и лежать вне философии. Рожденный дарвиновской теорией материалистический путь решения проблем органической эволюции с самого своего появления вызвал, с одной стороны, положительный прием большого числа биологов, а с другой — острую, а временами и злобную, критику. Эта критика носила и продолжает носить по сей день двоякий характер.

Часть биологов критиковала и критикует чисто фактическую сторону учения Дарвина, указывает на несостоятельность тех или иных положений дарвинизма. Характер этих возражений, разумеется, по мере развития науки меняется, и в 60-х годах XIX века они носили иной характер, чем в наши дни. В качестве примера таких возражений можно привести известные замечания Ф. Дженкина о нивелирующем влиянии скрещивания, ниспровергающими самые основы дарвинизма (их именовали иногда «кошмар Дженкина»).

Другой характер носили возражения, направленные против теоретических, философских основ учения, возражения, пытающиеся ликвидировать материалистическую сущность теории Дарвина. После выхода в свет «Происхождения видов» отрицать факт эволюции органического мира стало невозможным. Возражения против дарвинизма принимают другой характер. Отрицается (целиком или полностью) роль в эволюции естественного отбора и ненаправленной наследственной изменчивости и в той или иной форме принимается внутренне обусловленная направленность эволюции. По существу происходит возрождение ламарковского принципа градаций в усложнении организации. Отдельные варианты различного рода автогенетических эволюционных теорий весьма многообразны. Бóльшую часть их можно объединить под понятием «финализма» в эволюционном учении, как это предлагает сделать в недавно вышедшей книге В. И. Назаров (1984). Характерными чертами финализма является признание внутренней программы, детерминирующей направленность эволюции. Часто защитникам финалистических (телеологических) взглядов процесс эволюции (филогенез) уподобляется онтогенезу — движению к неизбежному финалу.

Неоднократно приходится слышать призывы к «синтезу» финалистических концепций эволюции с «классическим» дарвинизмом. Такой синтез никогда не может быть осуществлен, ибо в основе этих двух концепций лежат противоположные мировоззрения. Вся история науки и философии учит, что из эклекти-

ческого объединения взаимоисключающих концепций ничего ценного получиться не может.

Разумеется, в науке установление той или иной теории может происходить только на основе свободной дискуссии, объективного сопоставления взглядов, в основе которых лежит конкретный экспериментальный материал. В настоящее время дискуссия между современным дарвинизмом и финалистическими-телеологическими теориями как в нашей стране, так и за рубежом далеко не завершена. Один из наиболее ярких представителей антидарвинизма, ученый широкой эрудиции, внесший значительный вклад в разработку ряда специальных вопросов биологии, А. А. Любищев недавно писал (1982, с. 196): «Вселенная не хаос, а Космос (Вейль); эволюция основана не на борьбе хаотически возникающих изменений, а на имманентном законе эволюции и на наличии подобного сознанию творческого начала. Шаги в этом направлении делали К. Э. фон Бэр, С. Майварт, А. Келликер, С. И. Коржинский, Э. Коп, К. К. Шнайдер, А. Бергсон, Л. С. Берг, П. Тейяр де Шарден, О. Шиндевольф и мн. др.; рать антидарвинистов не так мала, как думают, и это неудивительно». И несколько далее: «Наивные восторженные дарвинисты пытаются сравнивать Дарвина с Коперником или даже с Ньютоном». В приведенных словах с замечательной четкостью изложена телеологическая концепция автора и вместе с тем столь же отчетливо сформулировано полное непонимание того, что дарвинизм основывается на единстве случайности и необходимости, которые для А. А. Любищева есть лишь «борьба хаотически возникающих изменений». Автор этих строк предпочитает отнести себя к популяции «наивных восторженных дарвинистов», которые видят в естественном отборе (вопреки финалистам) ведущий фактор эволюции и полагают, что Дарвин действительно открыл закон развития органического мира.

Дарвинизм — это творческое, развивающееся учение. Поскольку идеи развития пронизывают в большей или меньшей степени все биологические науки от молекулярного до биосферного уровня, то и эволюционная теория органически связана со всеми разветвлениями науки о жизни. Благотворное влияние теории эволюции испытывают все биологические науки — это истина, не требующая доказательств. Вместе с тем эволюционная теория имеет собственный объект и собственные методы исследования. Объектом изучения ее являются факторы, движущие силы и закономерности эволюции. Основные законы этой теории раскрыты Дарвином, что дает основание называть ее дарвинизмом.

Современная эволюционная теория по сравнению с дарвинизмом 60—70-х годов прошлого века проделала огромный путь. На этом пути происходил синтез дарвинизма с новыми возникавшими направлениями биологии. Были моменты, когда казалось, что они разрушают основные исходные положения «классического дарвинизма». Возникали ситуации, которые можно было назвать кризисными. Наиболее яркий пример дает в этом плане развитие

генетики, новые направления которой — учение о гене, хромосомная теория наследственности, развитие мутационной теории — не оставляли, казалось, «камня на камне» от основных представлений дарвиновской теории. Естественному отбору отводилась скромная роль сита, отметающего неблагоприятные для организма мутации.

Этот, казалось, глубокий кризис разрешился синтезом дарвинизма и генетики, который следует расценивать как крупнейший этап прогрессивного развития биологии. Созданию синтетической теории эволюции (СТЭ) (термин этот принадлежит Дж. Гексли, Huxley, 1942) предшествовал ряд классических работ по популяционной генетике, по приложению математических методов к познанию механизма действия естественного отбора в популяциях, по моделированию элементарных эволюционных процессов в эксперименте и др. В создание СТЭ свою лепту внесли исследователи многих стран мира. Основные работы были выполнены в Англии, Германии, СССР, США, Франции.[1]

В «золотой фонд» исследований этого периода создания СТЭ входят работы Н. И. Вавилова, Ф. Добржанского и его школы, Ф. Леретье и Ж. Тесье, С. С. Четверикова, И. И. Шмальгаузена и целой плеяды других исследователей. Особенно следует подчеркнуть значение для развития эволюционной теории работ И. И. Шмальгаузена (1968, 1969) по естественному отбору, создание учения о стабилизирующем отборе и роли его в эволюции. Представление С. М. Гершензона и И. И. Шмальгаузена о мобилизационном резерве наследственной изменчивости, таящемся в недрах популяций, наметило путь к решению одного из важнейших вопросов эволюционной теории, вопроса об источниках наследственной изменчивости при изменении направлений естественного отбора. С популяционно-генетическими работами тесно связаны исследования по генетической и пространственной структуре вида. Работы эти породили огромную литературу, преимущественно посвященную высшим растениям и животным (К. М. Завадский, Э. Майр и др.). Наряду с описательными осуществляются экспериментальные исследования по видообразованию и возникает принципиально новый подход к проблемам видообразования. Единицей элементарных эволюционных изменений принимается популяция, а не отдельная особь.

Этот переход от организменноцентрического к популяционному пониманию начальных эволюционных преобразований — характерная черта становления СТЭ. В этот же период возникают новые понятия, которых не было во времена Дарвина — понятия микроэволюции и макроэволюции. Микроэволюционные процессы в значительной части доступны непосредственному наблюдению и эксперименту. Макроэволюционные изменения мы можем изучать лишь косвенными методами — сравнительноана-

[1] Подробный анализ становления СТЭ см. в кн.: Развитие эволюционной теории в СССР: 1917—1970-е гг. Л., 1983, с. 8—43, 62—78.

томическим, палеонтологическим, биогеографическим, биохимическим и другими. Огромные успехи в изучении макроэволюции в последарвиновский период хорошо известны. Установленные Э. Копом, В. А. Догелем, Л. Долло, Б. Реншем, А. Н. Северцовым, И. И. Шмальгаузеном и множеством других исследователей морфофизиологические закономерности макроэволюции излагаются во всех учебниках и сводках по эволюционной теории.

Перед нами встают вопросы, имеющие принципиальное значение, об отношении современной эволюционной теории к учению Дарвина: насколько оправданно употребляем мы сам термин «дарвинизм»?

Относится ли это понятие к определенному этапу истории науки, переступив который, она пошла по новому пути, лишь исторически связанном с учением великого английского естествоиспытателя, или же современная эволюционная теория есть дальнейшее развитие тех идей и той методологии, которые были сформулированы в учении Дарвина. Это отнюдь не формальный вопрос номенклатурного порядка, а вопрос о сущности современного учения об историческом развитии в биологии. В начале настоящей статьи мы привели высказывания Тимирязева и Майра, относящиеся к началу и к 80-м годам текущего столетия. Нам представляется, что эти высказывания правильно освещают существо вопроса. Разумеется, наши современные знания по каждому из элементов дарвинизма неизмеримо глубже и шире, чем 130 лет тому назад. Грандиозное здание современной биологии — генетика, во всех ее разделах, экология, систематика, биохимия, молекулярная биология и т. п. ассимилируются дарвинизмом.

В настоящее время происходит сложный процесс взаимодействия эволюционной теории с новой «царицей» биологии — молекулярной биологией.

Изложенное выше понимание и оценка соотношения учения Дарвина с современной эволюционной теорией разделяются не всеми эволюционистами, считающими себя представителями материалистической концепции эволюции. Чтобы не быть голословным, остановимся на конкретном примере. Всем интересующимся закономерностями эволюции хорошо известны работы профессора А. С. Северцова. Его перу принадлежат вышедшая в 1981 году интересная книга «Введение в теорию эволюции», ряд ценных теоретических и экспериментальных работ по эволюции онтогенезов в их соотношении с филогенезом и другие исследования. А. С. Северцов руководит единственной в СССР университетской кафедрой теории эволюции. В статье, опубликованной в 1984 году и посвященной соотношению между дарвинизмом и эволюционной теорией, Северцов пишет: «. . .и по объему и по содержанию в 60-е годы XX века теория эволюции сформировалась на качественно новом уровне. К ней так же трудно применить название „дарвинизм", как к современной генетике название

„менделизм" (Bateson, 1914) или „вейсманизм-морганизм" (Лысенко, 1948). В современной материалистической теории эволюции от дарвиновской теории осталась только основная ее идея: возникновение приспособлений, а, следовательно, вся эволюция является результатом естественного отбора наследственных изменений фенотипов особей, составляющих популяцию» (с. 9). Мне представляется, что в цитированных словах много неверного и они полны противоречий. Неверно считать, что теория эволюции XX века «оформилась на качественно новом уровне». Конечно, нет! Ибо основной закон органической эволюции — естественный отбор на основе ненаправленной наследственной изменчивости сохраняет полную силу, следовательно, и учение Дарвина столь же современно сейчас, как и 130 лет тому назад, но, разумеется, весь материал, на котором оно основано, неизмеримо богаче и многообразнее, чем в 60-х годах XIX века! И, что особенно важно, современный дарвинизм зиждется на той же философской основе, что и в момент своего зарождения. Любопытно, что конец цитированной фразы Северцова противоречит ее началу. Автор, сдав сначала дарвинизм в «архив истории», затем пишет, что «вся эволюция является результатом естественного отбора наследственных изменений». Но ведь это же и есть дарвинизм! Действительно, даже в пределах одной фразы «концы с концами не сходятся». Такой характер носит и вся статья Северцова. Прочтя ее, остаешься в недоумении: учение Дарвина — это исторический эпизод или генеральная линия развития теории эволюции.

Мы столь подробно остановились на разборе статьи Северцова, потому что его позиция довольно характерна и с нею нередко приходится встречаться. Между тем наличие четкой теоретической позиции по основным проблемам дарвинизма представляется очень существенным при оценке многих положений бурно развивающейся биологии в ее соотношении с эволюционной теорией. Сказанное отнюдь не означает, что, стоя на дарвиновских позициях, следует сразу же отметать все явления и частные закономерности, которые не укладываются в «классическую» схему, Именно в этом нас часто обвиняют представители номогенетических концепций.

В последние годы и некоторые сторонники дарвинизма пишут о том, что вне магистральной линии развития эволюционной теории от классического дарвинизма к СТЭ получены факты и созданы концепции, которые не укладываются в рамки существующей теории. С такими утверждениями согласиться нельзя. Напротив, приводимые в качестве примеров закон гомологической изменчивости, симбиогенез, «внезапное видообразование путем изменения хромосомных комплексов», неравномерность темпов эволюции и преобразований органов, экспериментальные работы по синтезу и ресинтезу видов и т. д. не только хорошо известны дарвинистам, но именно благодаря им вошли в арсенал эволюционной биологии. Все они получили объяснение с позиций дарвинизма, учения

о естественном отборе. Для того чтобы в этом убедиться, доста точно раскрыть труды Б. Л. Астаурова, Н. И. Вавилова Н. Н. Воронцова, Г. Д. Карпеченко, Л. Маргелис, Е. И. Лукина Дж. Симпсона, А. Л. Тахтаджяна и многих других.

Обвинения дарвинизма в догматизме и отсталости беспочвенны. Все обстоит как раз наоборот. Дарвинизм — живое развивающееся учение, и все новые факты лишь укрепляют его, что можно иллюстрировать многими примерами. По «классической» схеме видообразование должно идти путем накопления мелких наследственных изменений под действием естественного отбора. Но пути видообразования разнообразны. Часто (особенно у цветковых растений) появление нового вида может происходить внезапно путем полиплоидии. Источником видообразования может явиться отдаленная гибридизация с последующим восстановлением фертильности путем удвоения хромосом. Именно полиплоидия в эволюции высших растений сыграла важную роль, как, вероятно, и в эволюции некоторых групп одноклеточных эукариотных организмов — простейших. Существенную роль играют хромосомные перестройки и в эволюции некоторых млекопитающих, как показано Н. Н. Воронцовым на грызунах (1984). Существуют и многие другие пути видообразования, которые значительно расширяют ту первоначальную схему, которая была предложена Дарвином, который почти не обладал экспериментальным материалом. Но это есть расширение и развитие дарвинизма, ибо это не отменяет основные принципиальные положения теории.

Второй пример, на котором мы кратко остановимся, касается принципа моно- или полифилии. Да, ведущим путем эволюции является вытекающая из дарвиновского учения о естественном отборе и дивергенции монофилия. Для основных крупных таксонов животного мира это еще раз недавно убедительно подтвердил А. В. Иванов (1968, 1976). Однако та элементарная схема монофилии, которую предложил не столько Дарвин, сколько Э. Геккель, и которая сводится к представлению о том, что новый крупный таксон берет начало от одного вида на основе дивергенции, применима далеко не во всех случаях. Конкретные филогенетические исследования показали, что во многих крупных таксонах прогрессивные филогенетические преобразования (типа ароморфозов) происходят «широким фронтом», захватывая множество близкородственных групп. Так, палеонтологические исследования Л. П. Татаринова (1983) и его школы показывают, что признаки «маммализации» захватывают большое число групп рептилий. Многолетние работы Ю. В. Мамкаева (1984) над ресничными червями показывают, что на этом решающем этапе становления организации многоклеточных ароморфная эволюция шла «широким фронтом». Мамкаев специально обсуждает вопрос, не проявляется ли здесь номогенетический принцип имманентного усложнения организации. Глубокий анализ фактов, в рассмотрение которых мы не можем углубляться в настоящей статье, заставляет его решительно отказаться от номогенетической трактовки мате-

риала и исходить из дарвиновских принципов адаптивного характера глубоких организационных преобразований.

Характеризуя современный этап развития эволюционной теории, следует отметить еще одно, очень важное, с нашей точки зрения, направление, а именно, изучение качественного своеобразия как микро-, так и макроэволюционных процессов на разных этапах, на разных «этажах» органической эволюции. Общие закономерности эволюционного процесса проявляются не однозначно, скажем, у прокариот и у млекопитающих. Наряду с изучением общих законов эволюции настоятельно необходимы конкретные исследования действия их на определенных этапах эволюционного развития (например, форм борьбы за существование, ее соотношения с отбором, форм поведения, форм макроэволюционных преобразований и т. п.). Одной из актуальных задач современной эволюционной теории является исследование «эволюции эволюции». На эту важную сторону современного дарвинизма обращали внимание многие исследователи, в особенности И. И. Шмальгаузен. Проблема «эволюции эволюции» разрабатывается рядом исследователей и в нашей стране (Завадский, Колчинский, 1977). Наиболее подробно она изучается в отношении одноклеточных эукариотных организмов (Догель, 1929; Полянский, 1981). Это направление современного дарвинизма находится еще на начальной стадии разработки. Можно полагать, что дальнейшая разработка «частных теорий эволюции» (т. е. закономерностей эволюции отдельных крупных таксонов) значительно обогатит и общую теорию эволюции.

Знакомясь с новейшей историей эволюционной теории, в том числе и в нашей стране, обращаешь внимание на следующую характерную черту. Как только становятся известными какие-либо факты, не встречавшиеся ранее в дарвиновской теории, последняя объявляется устаревшей, дарвинизм ниспровергнутым, а эволюция — протекающей по другим законам (обычно непонятно, по каким же?). Хороший пример — нейтральные молекулярные мутации и полиморфизм белков. Широкое применение методов электофореза белков позволило раскрыть решительно во всех группах микроорганизмов, растений, животных широкий полиморфизм почти всех белков ферментов. Казалось, что эти различия, сохраняющиеся в популяции, не имеют никакого адаптивного значения. В результате работ М. Кимура (Kimura, 1983, и др.) наследственную изменчивость стали рассматривать как случайные изменения ДНК, происходящие вне всякой связи с их адаптивным значением. В литературе появились высказывания о кризисе и даже конце дарвинизма (в который раз? — *Ю. П.*). Как и в других случаях,«крушение» дарвинизма оказывается несостоятельным и преждевременным. Экспериментальное доказательство адаптивного значения полиморфизма белков дело, разумеется, очень сложное. Тем не менее, некоторый материал в этом плане уже начинает накапливаться, он говорит против представления о полной «нейтральности» белкового полиморфизма. В этом плане

особенно интересны и значительны данные В. С. Кирпичникова, полученные на некоторых ферментах лососевых рыб побережья Камчатки, где удалось выяснить адаптивное значение полиморфизма некоторых дегидрогеназ.[2] Если позволительно заниматься прогнозами, то можно высказать убеждение, что молекулярная биология включится в общую систему дарвинизма так же, как это произошло в 30—40-е годы с генетикой в период становления СТЭ.

Мы уже говорили о наличии довольно мощного течения концепций номогенетического толка. Но наряду с таким, так сказать, «осознанным» антидарвинизмом, имеющим определенный философский аспект, существуют и другие формы его, которые характеризуются, я бы сказал, крайним легкомыслием, недостаточной фактической обоснованностью и просто непониманием сущности современной дарвиновской эволюционной теории. В качестве примера можно назвать В. А. Кордюма, который в книге «Эволюция и биосфера» (1982) ниспровергает дарвинизм, отводя естественному отбору в эволюции более чем скромное место, и пытается заменить его «информационной концепцией», сущность которой сводится к переносу чужеродной ДНК от других, подчас очень далеких в систематическом отношении видов. Книга Кордюма получила заслуженную отповедь в целом ряде рецензий, и мы не будем повторять здесь эту справедливую критику.

Подводя итоги, еще раз подчеркнем, что дарвинизм и в прошлом, и в настоящем — это материалистическая теория исторического развития органического мира, неразрывно связанная со всеми биологическими науками, но имеющая вместе с тем свой собственный предмет и методы исследования. Именно потому, что дарвинизм современен и актуален и имеет четкую методологическую философскую основу, его развитие должно неизбежно осуществляться через борьбу, научные дискуссии, обмен мнениями на основе того богатейшего экспериментального материала, который дает современная наука. Этой цели и была посвящена конференция, основные доклады которой представлены в настоящем сборнике.

Литература

Воронцов Н. Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. М., 1984. 64 с.

(*Догель В. А.*) Dogiel V. A. Polymerisation als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoen // Biol. Zbl. 1929. Bd 49. S. 451—469.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л., 1977. 234 с.

Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Л., 1968. 287 с.

Иванов А. В. Соотношение между *Protostomia* и *Deuterostomia* // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 8. С. 1125—1131.

Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев, 1982. 212 с.

Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М., 1982. 212 с.

[2] См. статью В. С. Кирпичникова в этом сборнике.

Мамкаев Ю. В. Морфология ресничных червей и становление организации многоклеточных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1984. 42 с.

Назаров В. И. Финализм в современном эволюционном учении. М., 1984. 283 с.

Полянский Ю. И. О специфике эволюционного процесса в крупных таксонах (на примере эволюции простейших) // Проблемы новейшей истории эволюционного учения Л., 1981 С. 156—169.

Северцов А. С. Дарвинизм и эволюционная теория // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 5. С. 3—16.

Татаринов Л. П. Эволюционные исследования на палеонтологическом материале // Основные проблемы палеонтологических исследований в СССР. М., 1983. С. 5—28.

Тимирязев К. А. Чарлз Дарвин и полувековые итоги дарвинизма // Избр. соч. В 4-х т. М., 1949. Т. 4. С. 235—253.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. 2-е изд., перераб. и доп. М., 1968. 451 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд., перераб. и доп. Л., 1969. 493 с.

Энгельс Ф. Похороны К. Маркса // Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 19. С. 346—349.

Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London, 1942. 642 p.

Kimura M. The neutral theorie of molecular evolution. London; New York, 1983. 330 p.

Mayr E. The growth of biological thought. Diversity, evolution, inheritance. Cambridge (Mass.), 1982. 974 p.

Я. М. Галл

ДАРВИН И ЗАРОЖДЕНИЕ ТЕОРИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Жизнь и научная деятельность Чарлза Дарвина документирована многочисленными и самыми разнообразными материалами (записные книжки, дневники, воспоминания, письма, рукописи, пометки). Его творчеству посвящено необозримое число публикаций. Особенно за последние 10—15 лет резко возрос интерес к феномену Дарвина со стороны историков, философов, психологов и социологов научного творчества. Исследователей волнуют казалось бы, традиционные вопросы о превращении Дарвина в эволюциониста и об открытии им естественного отбора.[1] При этом возрастание внимания к историко-научным исследованиям сказалось и на прогрессе дарвиновской историографии (см. Микулинский, 1977).

Дарвин в разное время и много раз высказывался о своем творчестве. Личные воспоминания приобрели новое значение, когда стали рассматриваться не изолированно, а в сопоставлении с другими материалами. Такой взаимный «контроль» повышает надежность и достоверность выводов, позволяет вскрыть генезис эволюционизма Дарвина и пути, какими он шел к открытию, а потом и к созданию теории естественного отбора.

Широко распространена версия, что Дарвин стал эволюционистом во время кругосветного путешествия на корабле «Бигль» (1831—1836 гг.). Особенно важным считалось прибывание его в течение пяти недель 1835 года на Галапагосском архипелаге, представляющем собой природную лабораторию эволюции. Морфологическая дифференциация гигантских наземных черепах и в особенности вьюрков вызвала у Дарвина шок, и на островах он внезапно превратился в эволюциониста (Barlow, 1935; de Beer, 1962). Возвратившись в Англию, он начал собирать разнообразные факты, включая и данные об образовании сортов и пород в усло-

[1] Когда была завершена работа над статьей, появился обширный обзор историко-научной литературы по данной теме (Oldroyd, 1984).

виях доместикации. Преимущественно индуктивным путем Дарвин приступил к созданию теории. Затем в конце сентября 1838 года, по его словам, «ради развлечения прочитал книгу Мальтуса. . .» Это сразу привело к тому, что «я обладал теорией, при помощи которой можно было работать. . .» (Дарвин, 1959в, с. 228).

Конечно, в таком объяснении содержатся элементы истины. Однако сейчас, более чем когда-либо, видны и многие неточности, вкравшиеся в традиционное объяснение научного открытия. Дарвин выглядит как интеллектуально изолированный путешественник, некий герой-одиночка, отказавшийся от предубеждений английского общества и сумевший увидеть природу такой, какова она есть. Во многих трудах о творчестве Дарвина отмечаются романтика путешествия, одиночество, эмпиризм (увидел — открыл), внезапность открытия и быстрая смена взглядов.

Изучение записных книжек, писем, рукописей, анализ читательских интересов Дарвина периода 1837—1839 годов, учет характера общения с ведущими специалистами — все это позволяет показать более сложный и более интересный творческий путь.

Оказывается, что нет убедительных доказательств о превращении Дарвина в эволюциониста во время путешествия. Более того, имеются данные о том, что в рассматриваемый период времени Дарвин еще оставался креационистом. Среди 130 томов архива Дарвина находится небольшая рукопись «Геологические заметки», написанная в 1835 году. Рукопись хорошо отражает его теоретические взгляды в период путешествия (Kohn, 1980). Из заметок видно прямое влияние «Принципов геологии» Лайеля, которые Дарвин тщательно изучил. Объясняя причины вымирания млекопитающих Южной Америки, Дарвин отвергал катастрофизм. Как и Лайель, он черпал аргументацию против катастрофизма в концепциях баланса природы и абсолютного совершенства адаптаций. Вымирание видов происходит постепенно. Виды постоянны. Признавались локальное вымирание и творение видов.

Основным источником «Галапагосской легенды» служили «Орнитологические заметки» Дарвина. Считалось, что заметки относятся ко времени пребывания на Галапагосе. Наиболее интересные выдержки из заметок впервые были опубликованы в 1935 году, в связи со столетием пребывания Дарвина на островах (Barlow, 1935). С той поры и стало бытовать мнение, что «эволюционный фермент начал работать у Дарвина на Галапагосе» (Ibid., p. 391). Сейчас установлена более точная датировка «Орнитологических заметок». Записи производились значительно позднее, летом 1836 года, когда «Бигль» двигался от мыса Доброй Надежды к острову Св. Елены. В это время Дарвин обрабатывал зоологические коллекции (Herbert, 1977; Sulloway, 1984). Касаясь пересмешников Галапагоса, он записал, что «они являются лишь вариететами» (Darwin, 1963, p. 2). Этот абзац заканчивается рассуждением, что «зоология архипелага подрывает стабильность видов» (Ibid.). Концовку дарвиновской фразы можно оценить как попытку порассуждать об эволюции. Наблюдениям над пересмеш-

никами легче всего было придать эволюционную трактовку, так как Дарвин знал, что различные формы заселяют разные острова

И все же трактовка изменчивости видов, данная в «Орнитологических заметках» Дарвина, вполне укладывается в представлении об их постоянстве. Креационистское понимание вида допускает изменчивость по ряду признаков, при его расселении в необычные условия существования (острова, архипелаги). Такие локальные расы назывались вариететами. Но изменения никогда не достигают видового ранга. Карл Линней и Чарлз Лайель допускали «ограниченную эволюцию», в то же время оставались креационистами. Дж. Ходж (Hodge, 1983) единственный из современных исследователей, придерживается мнения, что в 1836 году Дарвин думал о вариететах как о зарождающихся видах. Однако не пересмешники, а вьюрки Галапагоса чаще всего рассматриваются в качестве объекта, изучение которого сразу же превратило Дарвина в эволюциониста во время пребывания на островах (см.: Sulloway, 1984). Без преувеличения можно сказать, что вьюрки напоминают историю с падающим яблоком Ньютона. К сожалению, версия с вьюрками сейчас выглядит совершенно несостоятельной.

Дарвиновская коллекция вьюрков насчитывала 31 экземпляр. На островах обитало 13 видов, и сбор фактически включал по два экземпляра (самец и самка) каждого вида. Не обозначались четко места сборов экземпляров. Виды были разделены на две далеко стоящие группы в пределах семейства (тонко- и толстоклювые). Дарвин думал, что все виды вьюрков питаются сходной пищей, имеют одинаковые привычки, и такое понимание сохранилось во втором издании «Дневника изысканий» (Дарвин, 1935, с. 333). При такой системе взглядов никаких эволюционных реконструкций нельзя было сделать.

Систематика вьюрков Дарвином была выполнена по правилам того времени. Виды классифицировались по внешним признакам (оперение), а размеры и форма клюва использовались в качестве «ключевых» признаков для выделения надвидовых таксонов. В эволюционном аспекте выражение «ключевой признак иерархии таксонов» не имеет смысла. Признаки, определяющие род в одной группе организмов и в одной ситуации, могут широко варьировать на видовом уровне в другой группе и в другой ситуации. Размер и форма клюва у птиц определяют тип питания, а по типам питания на континентах обычно различаются рода. На архипелаге же все по-иному. В случае, когда несколько представителей одного вида достигают океанического архипелага и дают широкий спектр адаптивной радиации, осваивая новые трофические ниши, обычно критерий рода будет вести себя как изменчивый видовой признак.

Дарвин открыл эндемичную группу птиц — вьюрков Галапагоса. Именно изучение этой группы птиц привело к представлениям о видообразовании как процессе, включающем стадию инвазии, географической изоляции, за которой следует дифференциация

пространственно-трофических ниш в зонах вторичных контактов популяций в результате конкуренции и естественного отбора. Такие современные воззрения на эволюцию вьюрков Галапагоса впервые были изложены в 1947 году в книге Д. Лэка «Дарвиновы вьюрки» (подробнее см.: Галл, 1984). Сам же Дарвин нигде не высказывал подобных взглядов. После публикации книги Лэка многие стали думать, что Лэк лишь «переоткрыл» Дарвина (Diamond, 1978).

Мало обращалось внимания на то, что Дарвин в августе 1838 года предельно ясно писал о времени, когда он превратился в эволюциониста. К этим высказываниям следует отнестись особенно внимательно, так как события были очень близкими. «В июле начал первую записную книжку о „Трансмутации видов". — Начиная приблизительно с прошедшего марта (т. е. с марта 1837 года. — *Я. Г.*) был сильно поражен характером южно-американских ископаемых и видов Галапагосского архипелага. Эти факты (особенно последний) положили начало всем моим воззрениям» (Дарвин, 1959б, с. 131). Дарвин не только указал временной период своего становления как эволюциониста, но и назвал источники (палеонтология и биогеография), сыгравшие решающую роль.

В январе—марте 1837 года у Дарвина были научные контакты с палеонтологом Р. Оуэном, который обрабатывал его коллекции южно-американских вымерших животных. Оуэн сообщил, что ископаемые гигантские неполнозубые из раннечетвертичных отложений Патагонии являются представителями существующих групп. Самая ранняя ссылка на идентификацию южно-американских ископаемых млекопитающих из коллекции Дарвина Р. Оуэном известна из его письма к Ч. Лайелю, датированному 23 января 1837 года. Использование этой информации Лайелем сразу же стало известно Дарвину. В Президентский адрес, направленный Геологическому обществу Лондона 17 февраля 1837 года, были включены результаты исследований Оуэна. Значение этих исследований Лайель сформулировал таким образом: «Благодаря изучению этих ископаемых установлен факт, что тип организации, характерный для млекопитающих Южной Америки, развился на континенте в течение длительного периода времени. Причем времени было достаточно для того, чтобы многие из больших видов четвероногих могли вымереть... Семейство броненосцев ограничено сейчас исключительно Южной Америкой, имеются *Megatherium* и два других гигантских представителя того же самого семейства...» (Lyell, 1838, p. 510—511). Такое заключение могло способствовать поиску генетической связи между вымершими и современными животными.

В марте 1837 года Дарвин принимал участие в заседаниях Зоологического общества Лондона. На этих заседаниях орнитолог Дж. Гулд докладывал результаты исследований по коллекциям Дарвина. Гулд установил, что 26 видов наземных птиц Галапагоса родственны птицам Южной Америки. Он предположил, что

три формы пересмешников, обитающие на разных островах, являются самостоятельными видами. Гулд первым использовал размер и форму клюва у вьюрков Галапагоса в качестве видового признака систематики. 13 видов-эндемиков в классификации Гулда составили близкородственную группу, которую он назвал родом (*Geospiza*) с тремя подродами (Gould, 1837а, 1837б).

Можно лишь догадываться об использовании Дарвином информации о птицах Галапагоса. Пересмешники могли помочь ему перейти от ограниченного внутривидового эволюционизма к идее мутабильности видов. Классификация Гулда могла помочь ему увидеть связь между эволюцией видов и эволюцией надвидовых таксонов. Биогеографическая и систематическая информация приобрела особенно важный смысл в комбинации с ранее добытыми палеонтологическими данными.

Таким образом, путешествие лишь ретроспективно стало важным фактом в превращении Дарвина в эволюциониста. Первое исключительно плодотворное осмысление научных результатов путешествия происходило в период, когда Дарвин принимал участие в жизни научных обществ Англии, имея обширные контакты с ведущими учеными и философами. Изучение особенности фауны и флоры Галапагосского архипелага скорее всего сыграло решающую роль и было связано с ростом теоретического понимания биоты островов в целом. Уместно напомнить слова Дарвина, которыми выражается особенность его мышления. Он писал о характерном для него свойстве удерживать некоторое общее или неопределенное воспоминание о многих фактах (Дарвин, 1959г, с. 245). На протяжении 22 лет Дарвин постоянно расширял и углублял теоретическое понимание фауны и флоры Галапагоса, начатое в 1837 году и завершившееся публикацией «Происхождения видов».

Долгое время считалось, что первая записная книжка о трансмутации видов, начатая Дарвином в июле 1837 года, — единственный источник знаний о его ранних эволюционных взглядах. До этого времени Дарвин никаких записей не вел, и новая тема не стала еще предметом специальных изысканий (Чайковский, 1982, с. 89). Настоящим историко-научным открытием стала публикация Красной записной книжки Дарвина (Darwin, 1980). Она состоит из двух частей. Первая часть писалась во время путешествия с начала мая по конец сентября 1836 года и посвящена проблемам геологии. Труднее установить точные даты для второй части. Скорее всего она была написана в конце марта 1837 года, поскольку принятая в ней классификация вымерших и современных животных дается Дарвином в той форме, в какой она сложилась после консультаций со специалистами. Красная записная книжка может рассматриваться в качестве «переходной» между «морскими» и «сухопутными» записями Дарвина. Она представляет хорошую комбинацию геологических, зоологических и ботанических данных. Красная записная книжка — общий предок будущих основных интересов и исследовательских линий

Дарвина. Эта книжка стоит в начале цепи явлений, которые идут от зарождения веры в мутабильность видов через его замечания об естественном отборе и затем спустя 20 лет к публикации «Происхождения видов» (Herbert, 1980, p. 16).

Из анализа Красной записной книжки можно сконструировать вполне определенную первую модель эволюции Дарвина. Эта модель не подтверждает широко принятого мнения, что эволюционная идея в геологии дала ключ к построению первоначального варианта теории биологической эволюции (Ghiselin, 1969; Gruber, 1974). Напротив, весной 1837 года Дарвин начал двигаться в антилайелевском направлении (Kohn, 1980). Одновременно он нанес удар и по Ламарку. Основной механизм эволюции виделся в сальтациях, которые сами по себе носят адаптивный характер. Сальтации создаются в результате полового размножения. Асексуальное воспроизведение лишь копирует родителей. «Если вид изменяется в другой, то это должно происходить посредством сальтации (per saltum) — или же вид может погибнуть» (Darwin, 1980, p. 66).

Обращает внимание тот факт, что сальтационистские воззрения Дарвина на механизм эволюции обосновывались палеонтологическими и биогеографическими данными, добытыми при изучении фауны Южной Америки: резкие различия в размерах тела у симпатрических видов страусов; различия по этому признаку между вымершими и современными неполнозубыми. Из аналогии между индивидом и видом вытекали представления о постепенном старении и вымирании видов в результате действия внутренних причин. «Меня соблазняет мысль, что виды животных сотворены на определенный срок» (Darwin, 1980, p. 66). Эта мысль Дарвина находилась в противоречии с концепцией вымирания видов Лайеля, в которой внешним причинам отводилась ведущая роль. Внезапное симпатрическое появление видов путем сальтаций и постепенное вымирание — характерные черты первой модели эволюции Дарвина.

Четыре месяца спустя Дарвин начал первую записную книжку по трансмутации видов (июль 1837—февраль 1838).[2] Мысли, изложенные в этой книжке, чрезвычайно трудны для анализа. Представляется, что важно учесть сомнения, терзавшие Дарвина после путешествия, которые сорок лет спустя он описал в письме (от 26 ноября 1878 г.) к Карлу Земперу. «Хотя это и было давно, но я хорошо помню, что, когда я думал о фауне и флоре Галапагосских островов, то большую роль отводил изоляции, когда я думал об Южной Америке, то больше сомневался» (Darwin, 1980, p. 160). В самом деле, вера во внезапное симпатрическое видообразование достаточно громко звучит и в этой книжке (Дарвин, 1959а, с. 92, 127).

---

[2] Первая записная книжка Дарвина по трансмутации видов уже анализировалась в отечественной литературе (Соболь, 1959; Рубайлова, 1981; Чайковский, 1982).

Вполне четко вырисовываются и контуры первой градуальной модели эволюции Дарвина. В ней отмечена важность географической изоляции (там же, с. 92, 94). «Согласно этой точке зрения, животные на изолированных островах должны стать различными, если достаточно долго содержать их раздельно в слегка различных условиях. Таковы, например, галапагосские черепахи, пересмешники, фолклендская лисица, лисица с острова Чилоэ» (там же, с. 92). Градуалистические тенденции проявились и в поисках аргументов против идеи неизменности адаптаций. Медленно изменяющаяся среда ведет к смене адаптаций и эволюции видов. В представлениях о смене адаптаций начала складываться аргументация, приведшая в будущем к полному разрыву Дарвина с креационизмом, а также с собственными ранними сальтационистскими воззрениями.

Итак, в первой записной книжке по трансмутации видов Дарвин колебался между альтернативными моделями. Однако в обеих моделях эволюции половое размножение осталось основной предпосылкой эволюции. Новшество коснулось поисков причин изменчивости: часть изменений могут вызываться внешней средой, что и придает им адаптивный характер. Однако коренное новшество связано со взглядами на эволюционную роль географической изоляции. Последняя совмещалась с представлениями как о постепенном, так и быстром происхождении видов. В концепции географической изоляции Дарвин нашел натуралистический аргумент в пользу быстрого видообразования.

С середины 1837 до августа 1838 года Дарвин постоянно обращается к анализу причин наследственной изменчивости. Он, очевидно, полагал, что освещение этих вопросов существенно для объяснения механизма эволюции. Именно изучение проблем изменчивости привело Дарвина к широкому использованию материалов по гибридизации, селекции и доместикации. Во второй записной книжке (февраль—июль 1838 г.) возражения против эволюционной роли сальтаций и монстров все шире черпались Дарвином из материалов по селекции и доместикации. Из этих же источников формировался набор аргументов против взглядов на универсальную роль гибридизации в эволюции (Darwin, 1960b). Вместе с тем, вплоть до открытия естественного отбора и даже позднее, элементы сальтационизма встречаются в записных книжках и других рукописях Дарвина.

Во второй записной книжке Дарвина важна и линия рассуждений о роли поведения в эволюции. Он все более настаивал на том, что структурным изменениям часто предшествовали изменения в привычках. Для этих целей также широко использовался материал по доместикации животных.

К июлю 1838 года Дарвин принципиально изменил взгляды на наследственную изменчивость. Он думал, что наследственные изменения не обязательно должны быть адаптивными. Лишь часть мелких индивидуальных изменений, причем случайных по отношению к организму, может быть полезной для выживания, — другие

могут быть вредными или нейтральными. Изменения идут в разных направлениях. Такой строй мышления вел к избавлению от ламаркизма. Все более вырисовывалась недостаточность одной изменчивости для объяснения причин эволюции.

Э. Майр подметил, что из исследований животноводов Дарвин приобрел ряд ценных концепций, «наиболее важной среди них было подчеркивание индивидуальности каждого члена стада. Это было важнее чем практика искусственного отбора» (Mayr, 1982, p. 486). Под воздействием этих исследований Дарвин, по мнению Майра, начал переходить от эссенсиализма к популяционному мышлению. В середине 1838 года Дарвин ознакомился с брошюрами по разведению животных, написанными Дж. Себрайтом и Дж. Уилкинсом (Ruse, 1975). Оба автора писали о действии искусственного отбора по аналогии с гибелью животных в природе. Ссылки Дарвина на упомянутые труды во второй записной книжке (Darwin, 1960a, p. 90) могут служить основанием для предположения о наличии у него ограниченной концепции естественного отбора.

Дарвин читал литературу не только по биологии, селекции и доместикации. Круг его чтения в 1837—1839 годах был необычайно широк. Дарвин читал также труды по философии, политэкономии, социологии (У. Уэвелл, Дж. Гершель, Д. Брэстер, О. Конт) и статистике (А. Кэтле). В августе 1838 года он прочитал обзор Д. Брэстера «Курс позитивной философии Конта», где имелись ссылки на исследования А. Кэтле (см.: Herbert, 1977). Такого рода материалы могли способствовать концентрации внимания Дарвина на количественных закономерностях в популяциях. «Чтение обзора работ Кэтле помогло Дарвину понять популяционный рост по Мальтусу» (Schweber, 1977, p. 236). Идеи Кэтле были хорошо известны в Англии. Кэтле вел активную переписку с У. Уэвеллом. Уэвелл и Дарвин часто встречались в 1837—1839 годах на заседаниях Геологического общества. Деятельность Геологического общества существенно отличалась от работы других научных обществ. На его заседаниях всячески поощрялась дискуссия по теоретическим и философским проблемам (см.: Rudwick, 1963, p. 336).

В трудах английских философов и социологов идея индивидуальной конкуренции в капиталистическом обществе получила широкое признание и часто излагалась в виде количественной закономерности. Идея о конкуренции среди индивидов была ближе к мыслям Дарвина, чем типологические идеи биологов, геологов и теологов о межвидовой конкуренции, поддерживающей баланс и гармонию природы (Ghiselin, 1969, 1982; Limoge, 1970; Gale, 1972; Schweber, 1980; Mayr, 1982).

Итак, к началу осени 1838 года Дарвин постепенно приобрел все необходимые элементы для своей будущей теории естественного отбора (ненаправленная индивидуальная изменчивость, борьба за существование, искусственный отбор, смена адаптаций). Следующий шаг вполне логично должен быть связан с проведе-

нием аналогии между образованием сортов и пород и эволюцией в дикой природе. Но как раз этот решающий творческий шаг Дарвина труднее всего поддается однозначной реконструкции, несмотря на обилие источников и документов, дающих возможность подневно проследить деятельность Дарвина. Это обусловлено тесно связанными причинами методологического и исторического порядка.

Теория естественного отбора слишком сложна, чтобы ее возникновение можно было свести к какому-либо одному фактору, например изучению практики животноводов, прочтению книги Мальтуса или исследованиям по островной биогеографии Галапагоса. Она не была создана в один прием и в один день. Майр показал, что теория естественного отбора Дарвина включает по меньшей мере восемь компонентов (факты, логические следствия). И когда речь идет о создании такой теории, то на первое место выдвигается понимание взаимодействия между компонентами (Мауг, 1982).

Что же могло дать Дарвину чтение книги Мальтуса 28 сентября 1838 года? Представление об экспоненциальном росте численности популяции в идеальных условиях (при отсутствии лимитирующих факторов) могло способствовать количественной оценке интенсивности внутривидовой конкуренции. Соединение же факта индивидуальной изменчивости с принципом конкуренции за ограниченные ресурсы как раз и могло вести к открытию естественного отбора. Таким путем скорее всего была обнаружена связь между случайными процессами индивидуальной изменчивости и направленными процессами эволюции, зафиксированными в межвидовых различиях. Понимание эволюции как популяционного процесса требовало революционного сдвига в трактовке многих биологических явлений. Такие старые понятия, как вид, конкуренция, отбор, адаптация, приобрели совершенно иной смысл. Вот почему хорошо знакомые идеи о сверхплодовитости организмов осенью 1938 года Дарвин также оценил по-новому.

Теория естественного отбора была создана дедуктивным путем. У Дарвина не было прямых данных о действии естественного отбора. Он искал способы проверки теории. Аналогия между естественным и искусственным отбором в какой-то мере компенсировала отсутствие прямых данных. Искусственный отбор, как и вся деятельность в области доместикации, выполнял роль полигона, на котором широко шла проверка следствий теории естественного отбора. Первое письменное утверждение Дарвина об аналогии между сорто-породообразованием и эволюцией в дикой природе датируется 16 декабря 1838 года. Порядок изложения идей в цитате скорее всего отражает последовательность их формирования. «Самая замечательная часть в моей теории состоит в том, что доместицированные расы созданы точно так же, как и виды, но последние более совершенны и процесс создания шел гораздо медленнее» (Darwin, 1960b, p. 167). В «Происхождении видов» порядок изложения идей — противопо-

ложный. Новая последовательность изложения идей, по мнению Дарвина, позволит лучше понять теорию.

В середине 1839 года Дарвин читал «Садоводственные труды» (1959, соч., т. 9, с. 133). Пометки на полях свидетельствуют о том, что он уже с одинаковым интересом обращал внимание как на изменчивость в условиях доместикации, так и на искусственный отбор (Richardson, 1981, p. 32). Использование Дарвином искусственного отбора в качестве модели естественного отбора свидетельствует о значимости селекционно-доместикационных исследований в формировании эволюционной биологии. Таким путем удалось начать использование эксперимента в эволюционной биологии и тем самым как бы подвергнуть естественную историю экспериментальному диалогу (Rheinberger, McLaughlin, 1984).

Подведем некоторые итоги. Весну 1837 года следует считать кульминационным моментом в переходе Дарвина от креационизма к эволюционизму. Из теоретического освоения научных результатов путешествия Дарвин прежде всего формировал нестандартные эволюционные доказательства. Нет надежных данных о том, что его путь к идее эволюции был связан с изучением какой-то одной или нескольких конкретных групп животных во время путешествия или позднее. Так, например, Дарвин не знал об адаптивной природе различий в размерах клюва у вьюрков. Без таких знаний невозможно реконструировать направления адаптивной эволюции группы, показать эволюционную роль естественного отбора.

От принятия идеи эволюции Дарвином до открытия эволюционной роли естественного отбора прошло 13—14 месяцев. Этот короткий период характеризуется высокой творческой активностью. Путь к открытию естественного отбора не был прямолинейным и не совпадает с порядком изложения этой концепции в «Происхождении видов» или в современных монографиях и учебниках. Дарвин шел трудной дорогой смены альтернативных концепций. Прежде, чем стать селекционистом, он прошел путь сальтационista и механоламаркиста. На самом же деле смена концепций была еще более сложной, и каждая из них включала идеи, которые сейчас кажутся логически несовместимыми. Лишь к лету—осени 1838 года Дарвин развил аргументированную критику сальтационизма и ламаркизма и как бы остался без какой-либо руководящей идеи. Ситуация не выглядела безнадежной, так как он накопил элементы будущей теории. Разочарование ранними идеями в итоге завершилось пониманием важнейшей роли естественного отбора. Процесс шел постепенно, с ускорением темпов.

В целом же современные историко-научные исследования во многом помогли отделить реальность от домыслов и легенд. Создалась почва для роста исследований по психологии и социологии научного творчества. Эволюционизм Дарвина развивался в период тесных научных контактов с Оуэном и Гулдом, которые всю жизнь оставались креационистами. Дарвин опирался на доказательства, которые были хорошо известны его современникам. Оуэн, Гулд и другие систематики превосходили его как специалисты, но

решающие шаги сделал Дарвин, который превосходил специа стов в области теоретических обобщений.

Природа гения действительно сложна и зависит от мно культурологических, социологических и национальных традиц Для Дарвина было характерно уникальное сочетание энц лопедизма, оригинальности теоретического мышления и глубок эмпиризма. Именно эти качества были необходимы для изложе идеи эволюции в виде естественно-научной теории. Дарвин не б интеллектуально изолированным одиночкой. Он поглощал сам разнообразную литературу и действовал как член научного со щества. Тем не менее на протяжении всей жизни он сохра оригинальность и самобытность мышления. Будучи окружен кр нейшими учеными с традиционными взглядами, Дарвин остава «интеллектуально независимым».

От возникновения идем об естественном отборе как причи эволюции до систематического изложения селекционистск теории эволюции прошло более двадцати лет (1839—1859). Э лишний раз подтверждает то, что теория создавалась постепен и эволюировала. В эволюции его взглядов не было сальтаци но были периоды застоя и периоды быстрых изменений (1842, 184 1854—1859 гг.). Дарвин все время продолжал теоретически осмы ливать результаты путешествий, подбирая биогеографические а гументы в пользу теории естественного отбора и постепенно видообразования. Важны были и его исследования по систематик усоногих раков, позволившие обнаружить большую изменчивос природных популяций, сложную структуру вида. В 50-е год деятельность Дарвина как натуралиста завершилась открытие или, по меньшей мере, обоснованием принципа дивергенци Новые научные работы повлияли на идейную структуру теори эволюции. Вот почему последующая двадцатилетняя деятельност Дарвина также представляет огромный историко-научный интере

Литература

Галл Я. М. Популяционная экология и эволюционная теория: историко-мето дологические проблемы // Экология и эволюционная теория. Л., 1984. С. 109—152

Дарвин Ч. Дневник изысканий // Собр. соч. В 9-ти т. М.; Л., 1935. Т. 1. С. 305-337.

Дарвин Ч. Записная книжка о трансмутации видов // Собр. соч. В 9-ти т М.; Л., 1959а. Т. 9. С. 90—127.

Дарвин Ч. Дневник 1838—1881 годов // Собр. соч. В 9-ти т. М.; Л., 1959б Т. 9. С. 129—150.

Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера. Автобиография // Собр. соч. В 9-ти т. М.; Л., 1959в. Т. 9. С. 166—242.

Дарвин Ч. Две анкеты // Собр. соч. В 9-ти т. М.; Л., 1959 г. Т. 9. С. 243—246.

Микулинский С. Р. Контраверза: ингернализм-экстернализм — мнимая проблема. М., 1977. 35 с.

Рубайлова Н. Г. Формирование и развитие теории естественного отбора. М., 1981. 196 с.

Соболь С. Л. Эволюционная концепция Чарлза Дарвина на первых этапах ее формирования // Анналы биологии. М., 1959. Т. 1. С. 13—34.

Чайковский Ю. В. Истоки открытия Ч. Дарвина. Опыт методологического анализа // Природа. 1982. № 6. С. 87—93.

Barlow N. Darwin and Galapagos Islands // Nature. 1935. Vol. 136, N 3436. P. 391.

Beer de G. The wilkins lecture. The origins of Darwin's ideas on evolution and natural selection // Proc. Roy. Soc. London. B. 1962. Vol. 155, N 960. P. 321—338.

Darwin Ch. Notebooks on transmutation of species. Second notebook (February to July 1838) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1960a. Vol. 2, N 3. P. 76—117.

Darwin Ch. Notebooks on transmutation of species. Fourth notebook (October 1838—July 1839) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1960b. Vol. 2, N 5. P. 153—183.

Darwin Ch. Ornitological notes // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1963. Vol. 2, N 7. P. 203—278.

Darwin Ch. The Red notebook // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1980. Vol. 7. 164 p.

Diamond J. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition // Amer. Sci. 1978. Vol. 66, N 3. P. 322—331.

Gale B. Darwin and the concept of a struggle for existence: a study in extra scientific origin of scientific ideas // ISIS. 1972. Vol. 63, N 218. P. 321—344.

Ghiselin M. The triumph of the Darwinian method. Berkeley; Los Angelos, 1969. 287 p.

Ghiselin M. The intellectual path to Natural selection // New Sci. 1982. Vol. 94, N 1301. P. 156—159.

Gould J. Remarks on a group of ground finches from Mr. Darwins collection with characters of the new species // Proc. Zool. Soc. 1837a. Pt. 5. P. 4—7.

Gould J. A collection and characters of the new species orphiens // Proc. Zool. Soc. 1837b. Pt. 5. P. 28.

Gruber H. Darwin on man. A psychological study of scientific creativity. New York, 1974. 495 p.

Herbert S. The place of man in the development of Darwin's theory of transmutation. Pt II // J. Hist. Biol. 1977. Vol. 10, N 2. P. 155—228.

Herbert S. Introduction to Red notebook of Ch. Darwin // Ch. Darwin. The Red notebook // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1980. Vol. 7. P. 5—29.

Hodge M. Darwin and the laws of the animate part of the terrestrial system (1835—1837): On the Lyellian origins of his zoonomical explanatory program // Stud. Hist. Biol. 1983. Vol. 7. P. 1—106.

Kohn D. Theories to work by: Rejected theories, reproduction, and Darwins path to natural selection // Stud. Hist. Biol. 1980. Vol. 4. P. 67—170.

Limoge C. La sélection naturelle. Paris, 1970. 184 p.

Lyell Ch. Address to the Geological society // Proc. Geol. Soc. London. 1838. Vol. 2. P. 479—523.

Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Camridge (Mass.). 1982. 974 p.

Oldroyd D. How did Darwin arrive at his theory? The secondary literature to 1982 // Hist. Sci. 1984. Vol. 22, pt. 4. P. 325—374.

Rheinberger H.-J., McLaughlin P. Darwin's experimental Natural history // J. Hist. Biol. 1984. Vol. 17, N 3. P. 345—368.

Richardson R. Biogeography and the genesis of Darwin's ideas on transmutation // J. Hist. Biol. 1981. Vol. 14, N 1. P. 1—42.

Rudwick M. The foundation of the Geological society of London: its scheme for cooperative research and its struggle for independence // Brit. J. Hist, Sci. 1963. Vol. 4, N 4. P. 325—356.

Ruse M. Charles Darwin and the artificial selection // J. Hist. Ideas. 1975. Vol. 36, N 2. P. 339—350.

Schweber S. The origin of the origin revisited // J. Hist. Biol. 1977. Vol. 10, N 2. P. 229—316.

Schweber S. Darwin and the political economist: divergence of character // J. Hist. Biol. 1980. Vol 13, N 2. P. 195—290.

Sulloway F. Darwin and the Galapagos // Biol. J. Lin. 1984. Vol. 21, N 1. P. 29—59.

В. С. Кирпичников

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ЕСТЕСТВЕННОМ ОТБОРЕ

Естественный отбор по Ч. Дарвину. Понятие об естественном отборе занимает центральное место в учении Дарвина. Дарвин пишет: «Сохранение благоприятных индивидуальных отличий и вариаций и уничтожение тех, которые неблагоприятны, я называю *Естественным Отбором, или Выживанием Наиболее Приспособленных*» (Darwin, 1882, p. 63). Далее Дарвин разъясняет: «Естественный отбор ежедневно и ежечасно проверяет все мельчайшие вариации, отбрасывая плохие, сохраняя благоприятные, молчаливо, но интенсивно работая, где и когда только возникает возможность, в направлении *приспособления всего живого к органическим и неорганическим условиям жизни*» (там же, p. 66).

В приведенных мною цитатах из Дарвина подчеркнуты те места, где он непосредственно говорит о роли отбора в возникновении приспособлений организма к условиям существования. Именно это является центральным пунктом всего учения Дарвина об естественном отборе. Он понимал, что наличие в природе естественного отбора позволяет объяснить, не прибегая ни к каким мистическим или религиозным представлениям, возникновение органической целесообразности и весь ход прогрессивной эволюции живых существ на Земле.

При этом Дарвин отнюдь не отрицал наличия в популяциях животных и растений нейтральных изменений, не подхватываемых отбором. Эти изменения служат материалом для случайных флуктуаций и для внутривидового полиморфизма. Допускалось им и неселективное вымирание особей, вызванное какими-либо неблагоприятными факторами, но при этом среди случайно выживших экземпляров должен снова действовать естественный отбор.

Согласно Дарвину, естественный отбор идет как по отдельным морфолого-анатомическим признакам, так и по их совокупности — по фенотипу в целом. В равной степени отбор затрагивает и физиологические признаки и особенности поведения животных, включая инстинкт, которому Дарвин всегда уделял много внимания.

Проблему изменения в процессе отбора наследственных зачатков Дарвин в своей книге почти совершенно не рассматривает.

Развитие популяционной генетики и ранние представления об отборе по генам и генотипам. Начиная с классической статьи С. С. Четверикова (1926) и работ Н. П. Дубинина, С. Райта, Д. Д. Ромашова, Р. Фишера, Дж. Холдейна и других генетиков-популяционистов, понятие об естественном отборе стало прилагаться к отдельным генам и генотипам. Обширные генетические исследования популяций дрозофилы показали, что природные популяции насыщены рецессивными мутациями многих генов, в большинстве случаев снижающими жизнеспособность особей, когда эти мутации переходят в гомозиготное состояние. Отсюда возникло представление об естественном отборе, отсекающем вредные варианты генов.

В популяционную генетику было введено понятие «относительная приспособленность», или «племенная ценность» (fitness), генотипа (w); эта величина математически оценивает способность данного генотипа к воспроизведению в следующем поколении. Поскольку бóльшую часть мутаций, входящих в генофонд любого перекрестно размножающегося вида, генетики считали вредными рецессивами, преобладающим соотношением приспособленностей генотипов по двухаллельному локусу было признано следующее:

Генотипы:	AA	Aa	aa
Относительная приспособленность, w:	1	1	$1-s$

Буквой s здесь обозначен коэффициент отбора, показывающий, на какую относительную величину снижена приспособленность (т. е. способность оставить жизнестойкое потомство) у гомозиготных по мутантному рецессивному гену особей. При $s=0.1$ приспособленность генотипа aa равна 0.9, т. е. уменьшена на 10 %. В случае летальных мутаций $s=1$ и летальный ген может сохраняться длительное время в популяции только при небольшом преимуществе гетерозигот:

Генотипы:	AA	Aa	aa
w:	1	$1+a$	0

Таким образом, селекционный коэффициент s пропорционален интенсивности отрицательного отбора, снижающего частоту вредных мутаций. Мутации по этой концепции (в основном рецессивные) сохраняются в скрытом виде в популяциях либо благодаря повторному возникновению и случайному генетическому дрейфу, либо в результате повышенной относительной приспособленности гетерозигот.

В 30-е годы возникло и представление о «генетическом грузе» (Haldane, 1937). Чем больше в генофонде популяции накоплено

снижающих жизнеспособность рецессивных генов, тем большая часть особей будет погибать в результате выщепления гомозигот. Отсюда следует, что гетерогенность популяций может повышаться только до строго определенного предела. Популяционисты-генетики 30—50-х годов оказались перед трудно разрешимым противоречием. Популяции большинства видов содержат в своем генофонде много мутаций (в гетерозиготном состоянии), но подавляющее большинство этих мутаций снижает жизнеспособность своих носителей, когда переходят в гомозиготное состояние. Отбор по генотипам несомненно идет во всех популяциях, но он носит характер стабилизирующего отбора, лишь охраняя норму. Только в немногих случаях удавалось обнаружить прямое действие отбора — замену одного аллеля другим. Одним из таких случаев является распространение меланистической мутации у хомяка, детально прослеженное С. М. Гершензоном (1946). Стало господствовать представление о мутациях в генофонде популяций как о «скрытом мобилизационном резерве генетической изменчивости». Этот резерв может быть использован в эволюционном процессе лишь при резком изменении условий существования вида и соответственно изменении относительной приспособленности различных мутантных генотипов.

Открытие биохимического полиморфизма популяций и естественный отбор по аллелям белковых локусов. Работы Левонтина и Хабби (Lewontin, Hubby, 1966) и Харриса (Harris, 1966) сделали очевидным, что популяции дрозофилы и человека содержат множество мутаций белковых локусов в гетерозиготном состоянии. Вскоре это было установлено и в отношении большинства других таксонов животных, а также растений и микроорганизмов. Согласно последней, наиболее полной сводке, охватывающей более 1000 видов, уровень генетической белковой изменчивости достигает очень больших величин. Так, у позвоночных животных доля полиморфных белковых локусов (P) превышает в среднем 22 %, у беспозвоночных — 37 %, у растений она составляет почти 30 %. Относительное число гетерозиготных локусов у каждой особи (H) равняется соответственно 5.4, 10.0 и 7.5 % (Nevo et al., 1984).

Если даже учесть, что эти показатели могут быть несколько завышены, следует признать, что уровень генетической изменчивости у подавляющего большинства живых существ чрезвычайно высок, каждый индивид гетерозиготен не менее, чем по нескольким десяткам, а возможно, и по сотням генов. Эта гетерогенность не приносит ощутимого вреда ни самим особям, ни популяциям.

Имеются различные взгляды на механизмы поддержания высокого уровня белкового полиморфизма в популяциях. Некоторые ученые склонны считать белковый полиморфизм результатом постепенного, чисто случайного, накопления нейтральных мутаций (Kimura. 1983; и др.). Другие утверждают, что он имеет приспособительный характер и поддерживается балансовой селекцией (Ayala, 1977; Кирпичников, 1981; Nevo, 1983). Не останавливаясь здесь на дискуссии между нейтралистами и селекционистами,

укажу лишь, что разработка и быстрое совершенствование методов электрофоретического разделения изозимов и аллозимов ферментов позволили подойти к проблеме естественного отбора с совершенно новых позиций. Оказалось возможным безошибочно идентифицировать гомо- и гетерозиготные генотипы по многим десяткам полиморфных локусов у большого числа видов. Кодоминантность в проявлении большинства генов, а именно наличие у гетерозигот продуктов обоих аллелей, обеспечивает точность такой идентификации и дает возможность проследить за изменениями частот аллелей в ходе естественного и искусственного отбора.

Приведем несколько примеров действия естественного отбора по аллельным вариантам белковых локусов непосредственно в природе, ограничиваясь в основном ближе мне знакомыми рыбами.

У живородящей бельдюги *Zoarces viviparus* по аллелям локуса *Est-III* (эстераза) идет отбор против гетерозигот. Он, очевидно, происходит еще до рождения мальков. Были определены относительные приспособленности всех трех генотипов; они оказались равными следующим величинам (Christiansen et al., 1974, 1977):

Генотипы по *Est-III*:	1/1	1/2	2/2
w:	1.07	1.00	1.04

У тихоокеанского лосося-нерки *Oncorhynchus nerka* отбор идет в пользу гетерозигот по аллелям локуса *Pgm-1* (фосфоглюкомутаза). В популяции Азабачьего озера (Камчатка) относительные приспособленности рыб с генотипами *AA*, *AB* и *BB* составляли соответственно 0.92, 1.00 и 0.82 (Алтухов и др., 1975). Еще большим оказалось преимущество гетерозигот у карликовых самцов нерки Дальнего озера (Кирпичников, Муске, 1981).

У рыб, попадающих в зону сброса теплых вод электростанций, закономерно меняется частота аллелей ряда белковых локусов или изменяется общий уровень гетерозиготности. Это было показано в отношении частот аллелей нескольких локусов при изучении популяций большеротого черного окуня *Micropterus salmoides* (Yardley et al., 1974), в отношении частот аллелей локуса *Est* у ерша *Acerina (Gymnocephalus) cernua* (Nyman, 1975) и локуса *Mdh-1* у гамбузии *Gambusia affinis* (Smith et al., 1983). Смит и сотрудники показали также, что прекращение сброса подогретых вод приводит к быстрому восстановлению исходных частот аллелей локуса *Mdh-1* — отбор начинает действовать в обратном направлении с очень высокой интенсивностью.

На гамбузии проведена и другая исключительно интересная работа: была вычислена средняя гетерозиготность рыб по семи полиморфным локусам в различных по температурному режиму водоемах при электростанции. Гетерозиготность достоверно повышается при увеличении температуры воды и по мере роста рыб (Feder et al., 1984, табл. 1).

Таблица 1

Средняя гетерозиготность ($\bar{H}$) по локусам *Ada-1, Gpi-1* и *2, Mpi-1, Pgm-1, 2* и *3* у гамбузии *Gambusia affinis* в зоне выхода подогретых сбросных вод электростанции (по: Feder et al., 1984)

Возраст рыб	$\bar{H}$				n
	холодные воды	умеренно теплые воды	горячие воды	Σ	
Молодь	0.251	0.287	0.287	0.271	2930
Половозрелые (самки и самцы)	0.289	0.291	0.326	0.301	4650

Опыты, проведенные нами на нерке, показали, что рост молоди сопровождается дифференциацией генотипов — отстающие по скорости роста мальки отличаются генетически от своих более быстро растущих сверстников (табл. 2). Достоверные различия наблюдаются по локусам *Ldh-Bl* и *Est-2*.

Можно было бы привести еще ряд примеров, ограничимся только двумя наиболее интересными. У гуппи *Poecilia reticulata* за 60 недель выращивания мальков увеличилась суммарная гетерозиготность рыб по четырем локусам — *Est-2, Mdh-1, Pgm* и *Sod*. Гетерозиготность оказалась максимальной у рыбок со средним значением одного из морфологических признаков — числа чешуй по боковой линии. К концу опыта крайние варианты по этому признаку (и одновременно наименее гетерозиготные особи) вымерли (Shami, Beardmore, 1978). У радужной форели степень гетерозиготности по 8 полиморфным локусам оказалась отрица-

Таблица 2

Частоты генов (*Ldh-B1* и *Pgm-1*) и фенотипов (*Est-2*) у быстро и медленно растущих мальков нерки *Oncorhynchus nerka*

№ опыта	Год	Материал	Локус	Весовые показатели мальков, г	Частоты быстрых аллелей
1	1978—1979	Массовый	*Ldh-B1*	$\bar{x}=0.23$	0.020 ± 0.014 *
				$\bar{x}=0.55$	0.097 ± 0.030 *
				$\bar{x}=1.22$	$0.100 \div 0.028$
2	1978—1979	»	*Rgm-1*	$\bar{x}=0.55$	0.296
				$x=1.22$	0.335
3	1979—1980	Индивидуальное скрещивание	*Ldh-B1*	$x=1.85$	0.49
				$x=2.65$	0.53
				$x=3.85$	0.60
				$\bar{x}=6.05$	0.62
4	1983—1984	То же	*Est-2*		Частоты «медленных» фенотипов
				0.2—0.6	0.345 ± 0.053 **
				0.6—1.2	0.134 ± 0.038 **

Примечание. 1-й опыт - по: Кирпичников, Муске, 1981; 2–4-й опыты - новые данные. * и ** — различия достоверны при уровнях значимости $p<0.05$ и $p<0.001$.

тельно коррелированной со степенью билатеральной асимметрии по 5 морфологическим признакам (Leary et al., 1983).

Результаты обеих этих работ говорят о том, что в популяциях рыб повышенная гетерозиготность связана с увеличенным гомеостазом развития и эта связь, возможно, объясняет если не все, то многие случаи отбора в пользу гетерозигот, выявленные в течение последнего десятилетия. Преимущество гетерозигот лежит в основе генетического гомеостаза популяций, постулированного еще Лернером (Lerner, 1954).

Много примеров действия естественного отбора по аллелям белковых локусов собрано и при изучении популяций других животных, а также растений и микроорганизмов. Особенно показательны результаты исследования полиморфных белковых систем у ряда моллюсков, в частности у устриц *Crasostrea virginica* и *C. gigas*, у различных видов *Drosophila*, у ячменя и нескольких видов сосны. Нет сомнения, что изменение частот аллелей белковых локусов в результате естественного отбора происходит в природе очень часто. Отбор, по-видимому, усиливается под влиянием стрессовых воздействий — повышения температуры (гамбузия и другие виды рыб), добавки в корм крахмала и алкоголя (дрозофила) и т. д. В опытах с дрозофилой удалось установить прямую связь между функциональными особенностями (в частности, ферментативной активностью) аллельных вариантов одного и того же фермента и изменениями частот аллелей в ходе отбора. Такие же результаты получены при изучении ряда полиморфных белковых систем у рыб (сводку см.: Кирпичников, 1981).

Как показывают рассмотренные нами исследования, очень распространенной формой естественного отбора в природных популяциях является отбор в пользу гетерозигот. Очевидно, он надежнее всего обеспечивает длительное сохранение полиморфных белковых систем в природе. Это, однако, далеко не единственная форма отбора; существенное значение имеет отбор в пользу какого-либо одного аллеля, так называемая «сменная адаптация» — отбор, меняющий свое направление в зависимости от условий существования, стадии развития организма и генотипической среды, а также частотно-зависимый отбор и другие формы балансовой селекции.

Таким образом, быстрое развитие биохимической генетики позволило получить к настоящему времени много неопровержимых доказательств действия интенсивного естественного отбора в природе. Этот отбор направлен на сохранение оптимального для данного вида, обычно очень высокого уровня генетического полиморфизма и на приспособление локальных субпопуляций к весьма различным, изменчивым условиям существования. Наличие в природе большой внутривидовой и внутрипопуляционной генетической изменчивости делает возможной быструю перестройку вида и его адаптацию к изменившимся условиям существования.

Проблема генетического груза. Обнаружение в популяциях генетического полиморфизма, охватывающего сотни, даже тысячи

генов, говорит о том, что представления о генетическом грузе, ограничивающем изменчивость популяций, были явно ошибочными. Вместе с тем во всех популяциях, очевидно, действует отбор по отдельным генам, и этот отбор, как мы видели, нередко достигает значительной интенсивности. Учитывая большое число полиморфных генетических (белковых) систем в популяциях и соответственно большое число генов, по которым может идти в каждой популяции естественный отбор, мы сталкиваемся опять с проблемой генетического груза. Как примирить высокий уровень внутрипопуляционного биохимического полиморфизма с интенсивной деятельностью отбора и, следовательно, казалось бы, с неизбежным вымиранием большого числа особей?

Разрешение этого противоречия связано с двумя особенностями генетического строения популяций. Одна из них заключается в том, что отбор идет не по отдельным генам, а по их блокам-супергенам, включающим, очевидно, многие сцепленные друг с другом локусы. Инверсии и некоторые другие хромосомные перестройки способствуют прекращению обмена между парными хромосомами (кроссинговера) и образованию тесно сцепленных генных комплексов. При этом нередко возникает и так называемое «неравновесие сцепления», выражающееся в преимуществе гетерозигот по двум или большему числу генов. Отбор должен одновременно затрагивать и гены, расположенные в разных хромосомах, если продукты этих генов включены в единые функциональные системы. Применительно к рыбам хорошим примером может служить физиологическая корреляция между работой гемоглобина и лактатдегидрогеназы у фундулюса (Powers et al., 1979). Результатом тесного сцепления многих генов и возникновения межхромосомных генных комплексов должно быть значительное снижение величины генетического груза. Изменение приспособленностей генотипов при сцеплении большого числа полиморфных локусов было подробно рассмотрено Левонтином (Lewontin, 1974).

Вторая особенность генетической структуры популяций состоит в том, что каждый вид характеризуется своим оптимумом гетерозиготности, чаще всего высоким, но даже в очень обширных популяциях не превышающим определенный предел. Вопрос о том, почему увеличение гетерозиготности до этих предельных значений не сопровождается быстрым нарастанием генетического груза, был предметом обсуждения целого ряда популяционистов (King, 1967; Milkman, 1967; Sved et al., 1967). Согласно этим исследователям, по мере приближения к верхнему пределу гетерозиготности (точнее, к оптимальному ее уровню) вклад отдельных расщепляющихся локусов в приспособленность будет все меньшим и меньшим, соответственно будет уменьшаться и давление отбора. С увеличением числа полиморфных локусов кривая общей приспособленности популяций как бы выходит на плато. Гипотезы Сведа, Кинга и других были подвергнуты острой критике (Lewontin, 1974), но возражения Левонтина кажутся мне неубедительными. Снижение интенсивности отбора при приближении к оптимуму

гетерозиготности неизбежно должно способствовать уменьшению отрицательной роли генетического груза.

Так или иначе, но высокий уровень генетической изменчивости популяций, по-видимому, имеет такое большое приспособительное значение, что давление генетического груза не может сколько-нибудь значительно снизить изменчивость. В большинстве случаев естественный отбор в природных популяциях проходит в сравнительно мягких формах, затрагивает одновременно множество генов и не приводит к гибели излишне большого количества особей. Полиморфизм популяций вместе с тем не может быть следствием накопления нейтральных мутаций, так как по отдельным вариантам (аллелям) полиморфных локусов в популяциях наблюдается отбор большей или меньшей интенсивности.

До середины 20-х годов нашего столетия действие естественного отбора рассматривалось, как и самим Дарвином, только на фенотипическом уровне. В период между 1924 и 1966 годами была разработана математическая теория естественного отбора, основанная на анализе изменений частот генов и генотипов и изменений их приспособленностей (воспроизводимости в потомстве). В это время генетическую изменчивость популяций сводили почти целиком к накопленным в них, вредным в гомозиготе, рецессивным мутациям. После 1966 года материалом для изучения действия отбора стали кодоминантные аллели полиморфных белковых локусов. Совершенствование методов электрофоретического разделения белков позволило получить много новых точных данных о работе естественного отбора по отдельным генам и их комплексам у различных видов. Установлено, что в перестройках генетической структуры популяций естественный отбор играет весьма существенную роль. Отбор идет по блокам сцепленных генов, затрагивает одновременно гены, находящиеся в разных хромосомах, и снижает свою интенсивность при приближении к оптимальному для данной популяции уровню гетерозиготности. Эти особенности снимают проблему генетического груза — гибели при отборе большого числа особей с пониженной приспособленностью.

Литература

Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Коновалов С. М., Пудовкин А. И. Стационарность распределений частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в системе субпопуляций локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka* Walb.) // Генетика. 1975. Т. 11, № 4. С. 54—62.

Гершензон С. М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus*) // Журн. общ. биологии. 1946. Т. 7, № 2. С. 97—130.

(*Кирпичников В. С.*) *Kirpichnikov V. S.* Genetic bases of fish selection. Berlin; Heidelberg; New York. 1981. 411 p.

многоплановый и мало изученный процесс, который невозможно свести ни к истории эволюционного учения Дарвина, ни к истории СТЭ. Ближе к действительности мне представляется следующая модель генезиса эволюционной мысли, которая была апробирована многолетней практикой историко-биологических исследований. Отправной точкой генезиса принимается эволюционное учение Дарвина. Представляя собой сложную, нестандартную теоретическую конструкцию, это учение не укладывается в «нормальную» схему структуры и генезиса научной теории. Учение Дарвина прошло сложный путь развития, выступая и как теория эволюции, и как исторический метод в биологии, и, наконец, как теоретическая основа всего фронта биологических наук.

Развитие учения Дарвина как теории эволюции шло по нескольким основным направлениям. Изучение закономерностей эволюции средствами морфологии привело к созданию теории макроэволюции, наиболее систематично и полно развитой первоначально А. Н. Северцовым. Процессы, ведущие к преобразованию популяций и к возникновению новых видов, были изучены средствами генетики и обобщены Ф. Добржанским в теории микроэволюции. Закономерности преобразования онтогенеза в ходе эволюции были изучены средствами эволюционной морфологии, механики развития и генетики, что нашло отражение в учении И. И. Шмальгаузена об организме как целом в индивидуальном и историческом развитии. Теория микроэволюции составила основу СТЭ. Учение об организме как целом открыло путь к синтезу теоретических положений и эмпирических данных эволюционной морфологии, механики развития, генетики и экологии. Матрицей для этого синтеза, осуществленного Шмальгаузеном, послужил дарвинизм. Под влиянием дарвинизма возникает эволюционное направление в биохимии. Изучение эволюционного процесса средствами химии и биохимии позволило А. И. Опарину создать новую главу эволюционного учения — теорию происхождения жизни.

Развитие дарвинизма как исторического метода было сопряжено с прогрессом собственно теории эволюции, с проникновением исторического метода в отдельные биологические дисциплины, а также с изучением специфических закономерностей различных уровней организации живого. Арсенал методов изучения эволюционного процесса благодаря этому заметно обогатился. В сферу эволюционного учения вовлекаются специальные методы биологических дисциплин, в том числе — экспериментальные. В исследовательской практике решается нетривиальная задача сочетания методов, принятых в отдельных дисциплинах, со сравнительным и историческим методами, а также задача подыскания экспериментальных методов и приемов, позволяющих проникать в пути и закономерности эволюции данной структуры, процесса или функции. Как свидетельствует опыт механики развития (Мирзоян, 1974), эволюционной гистологии (Мирзоян, 1980), эволюционной биохимии (Мирзоян, 1984в), синтез методов совершался в обстановке творческих исканий и дискуссий.

Развитие дарвинизма в качестве теоретической основы всей биологии стимулировало взаимодействие теории эволюции и отдельных биологических дисциплин, что приводило к формированию в них эволюционных направлений. В пределах этих направлений отдельные положения дарвинизма, исторический метод проходят всестороннюю проверку в практике исследовательской работы. Благодаря этому накапливаются новые данные в пользу дарвинизма и появляются новые эволюционные обобщения, дополняющие и углубляющие концепцию Дарвина. Под влиянием эволюционных направлений преобразуются теоретические основы специальных биологических дисциплин, обогащается предмет их исследования, расширяются их цели и задачи. В ряде случаев осознание конструктивной роли эволюционного направления для судеб данной дисциплины послужило стимулом для выдвижения программ построения самостоятельных эволюционных дисциплин — эволюционной биохимии, эволюционной гистологии, эволюционной физиологии, эволюционной генетики, эволюционной экологии и т. д. Можно дискутировать о том, оправданно ли существование подобных дисциплин, но одно несомненно: эволюционные направления выполняют в системе биологического знания определенную функцию, связывая теорию эволюции со всем фронтом биологических дисциплин и с каждой из них в отдельности. Через эволюционные направления осуществляется обратная связь между биологией и теорией эволюции.

Многоплановое развитие эволюционной мысли за прошедшие 125 лет привело к возникновению новой области знания — эволюционной биологии. По своему генезису, структуре и научной программе эволюционная биология представляет собой сложное междисциплинарное формирование. В генезисе эволюционной биологии находят выражение устойчивые тенденции развития как всего фронта биологических наук, так и отдельных дисциплин (Мирзоян, 1978). Прежде всего эволюционная биология способствует интеграции знаний о живой природе и преодолению нежелательных последствий дифференциации биологических наук и узкой профессиональной специализации. Появление эволюционной биологии свидетельствует о том, что историзм превратился в неотъемлемый элемент биологического познания, что понимание и объяснение любой биологической структуры, химизма или функции предполагает знание происхождения и последующего эволюционного развития данного объекта исследования. Вне эволюционной биологии невозможно построение теории эволюции биосферы и создание на этой основе рациональных способов воздействия на окружающую человека среду (Мирзоян, 1984б).

Прочной тенденцией развития биологии является усиливающееся ее взаимодействие с физикой, химией, математикой, кибернетикой и астрономией. Связь биологии с остальным естествознанием осуществляется не только через комплексные дисциплины — биогеохимию, биофизику, биохимию, молекулярную биологию, космическую биологию. Одним из звеньев, соединяющих

Кирпичников В. С., Муске Г. А. Популяционная генетика камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. // Генетика и размножение морских животных. Владивосток, 1981. С. 59—71.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксп. биол. 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3—54.

Ayala F. Protein evolution in different species: is it a random process? // Molecular evolution and polymorphism. Mishima (Japan), 1977. P. 73—102.

Christiansen F. B., Frydenberg O., Gyldenholm A. O., Simonsen V. Genetics of *Zoarces* populations. VI Further evidence based on age group samples of a heterozygote deficit in the *Est-III* polymorphism // Hereditas. 1974. Vol. 77, N 2. P. 225—236.

Christiansen F. B., Frydenberg O., Simonsen V. Genetics of *Zoarces* populations. X Selection component analysis of *Est III* polymorphism using samples of successive cohort // Hereditas. 1977. Vol. 87, N 2. P. 129—150.

Darwin Ch. The origin of species by means of natural selection. 6th ed. London, 1882. 458 p.

Feder J. L., Smith M. H., Chesser R. K. et al. Biochemical genetics of mosquitofish // Copeia. 1984. N 1. P. 109—119.

Haldane J. B. S. The effect of variation on fitness // Amer. Natur. 1937. Vol. 71, N 3. P. 337—349.

Harris H. Enzyme polymorphisms in man // Proc. Roy. Soc. London. 1966. Ser. 8. Vol. 164, N 2. P. 298—310.

Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge; London; New York, 1983. 330 p.

King J. L. Continously distributed factors affecting fitness // Genetics. 1967. Vol. 55, N 2. P. 483—492.

Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L. Development stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // Nature. 1983. Vol. 301, N 5895. P. 71—72.

Lerner I. M. Genetic homeostasis. New York, 1954. 134 p.

Lewontin R. C. The genetic of evolutionary change. New York, 1974. 346 p.

Lewontin R. C., Hubby J. L. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations // Genetics. 1966. Vol. 54, N 2. P. 595—609.

Milkman R. D. Heterosis as major cause of heterozygosity in nature // Genetics. 1967. Vol. 55, N 2. P. 493—508.

Nevo E. Adaptive significance of protein variation // Adaptation and taxonomic significance of protein variation. London, 1983. P. 239—282.

Nevo E., Beiles A., Ben-Salomo R. The evolutionary significance of genetic diversity ecological demographic and life history correlates // Evolutionary dynamics of genetic diversity. Haifa, 1984. P. 13—213.

Nyman L. Allelic selection in a fish (*Gymnocephalus cernua* L.) subjected to hotwater effluents // Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 1975. Vol. 54. P. 75—82.

Powers D. A., Greaney G. S., Place A. R. Physiological correlation between lactate dehydrogenase genotype and haemoglobin function in killifish // Nature. 1979. Vol. 277, N 5693. P. 240—242.

Shami S. A., Beardmore J. A. Stabilizing selection and parental age affects on lateral line scale number in the guppi *Poecilia reticulata* (Peters) // Pakistan. J. Zool. 1978. Vol. 10, N 1. P. 1—15.

Smith M. H., Smith M. W., Scott S. L. et al. Rapid evolution in a postthermal environment // Copeia. 1983. N 1. P. 193—197.

Sved J. A., Reed T. E., Bodmer W. F. The number of balansed polymorphisms that can be maintained in a natural population // Genetics. 1967. Vol. 55, N 2. P. 469—481.

Yardley D., Avise J. S., Gibbons J. W., Smith M. H. Biochemical genetics of sunfish. III. Genetic subdivision of fish population inhabiting heated waters // Thermal Ecology. AES Symp. Ser. New York, 1974. P. 255—263.

М. Б. Конашев

ПРЕДПОСЫЛКИ СТАНОВЛЕНИЯ ТЕОРИИ МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Становление теории микроэволюции охватывает период с 1901 по 1951 год и распадается на три фазы: 1) образование предпосылок теории микроэволюции (первые два десятилетия XX века), 2) формирование теории микроэволюции (20—30-е годы) и 3) признание ее как ядра современной эволюционной теории в целом (40-е годы). В данной статье на основе выполненного ранее исследования (Конашев, 1984) рассматривается только первая фаза процесса.

Исходным пунктом становления теории микроэволюции является так называемый кризис дарвинизма (1901—1920-е годы), когда положение дарвинизма представлялось тяжелым даже многим его сторонникам. Предвестием кризиса было то, что к началу XX века борьба между неоламаркизмом и неодарвинизмом по существу потеряла актуальность. В то время как некоторые разделы биологии, такие как цитология, эмбриология и морфология, овладев экспериментальными методами исследования, за сравнительно короткий срок добились впечатляющих успехов (Завадский, 1973, с. 229—230; Allen, 1975, p. 21—39), эволюционисты — как неоламаркисты, так и неодарвинисты, — казалось, топтались на месте, тратя время в бесплодных дискуссиях. Используя описательные методы, они не могли решить ни одной из дискутировавшихся тогда проблем эволюции. Теория Дарвина, логика которой по существу предполагала развитие исследований популяционно-экспериментального характера, так и не получив экспериментального обоснования, оказалась для многих биологов спекулятивной концепцией. В то же время большинство исследователей эволюции в XX веке унаследовало присущий классическим эволюционистам типологический подход к пониманию эволюции, согласно которому реальным объектом эволюции (а значит и экспериментальным объектом) является отдельный индивид. Они исходили также из принципов механицизма, ориентируясь в целом на методологические нормы и установки физики и химии (Allen, 1979a, p. 175). Была взята на вооружение особая конкретно-историческая форма экспериментального метода, соединявшая типологическое понимание экспериментального объекта с принципами экспериментирования, заимствованными из физики.

Выдающиеся менделисты начала века, в первую очередь У. Бэтсон и Г. де Фриз, были сторонниками «прерывистой эволюции», т. е. ведущего значения в эволюции прерывистой изменчивости. Они увидели в менделизме экспериментальное подтверждение своих взглядов. В результате противники «прерывистой эволюции» также стали рассматривать менделизм в качестве доктрины, враждебной дарвинизму (Provine, 1971, p. 69). Представление о ведущей роли прерывистой изменчивости, казалось, под-

утверждалось также мутационной теорией Г. де Фриза (Vries de, 1901—1903) и концепцией чистых линий В. Иоганнсена (Johannsen, 1903). Решающее значение имело то, что менделизм, мутационная теория и концепция чистых линий не только выглядели взаимосвязанными и взаимодополняющими, но были таковыми некоторое время.

Согласно мутационной теории, виды систематиков (и культурные формы), названные позднее Лотси линнеонами, являются чисто искусственными категориями, необходимыми для работы систематиков, а в действительности есть смеси константных типов, или «элементарных видов», по терминологии де Фриза. Последние появляются в природе не постепенно под влиянием среды и отбора, а сразу, посредством мутаций, т. е. внезапных наследственных изменений признаков. Такое представление о виде совпадало с выводами Иоганнсена о том, что любая популяция состоит из совокупности наследственно неизменных форм («чистых линий»).

Совпадали и выводы относительно роли изменчивости и отбора. По де Фризу, «элементарные виды» различаются прерывистыми признаками, возникающими мутационно. Непрерывная или «флюктуирующая» изменчивость является лишь временным явлением, непосредственным ответом организма на воздействие среды. Поскольку она ненаследственна, отбор не может привести на ее основе к результатам, предполагавшимся Дарвином. Тоже в концепции Иоганнсена: чистые линии различаются по прерывистым признакам, отбор неэффективен в пределах чистых линий и при воздействии на непрерывную (флюктуирующую) изменчивость. Напрашивался, подсказываемый мутационной теорией, вывод, что изменение чистых линий возможно только в результате мутаций. Следовательно, эволюционное значение опять-таки имеет только прерывистая изменчивость.

Как прерывистые признаки «элементарных видов», так и те, по которым различались чистые линии, наследовались менделевским образом. Развитое де Фризом еще в учении о пангенезисе (Vries de, 1889) представление о том, что наследственные признаки детерминируются особыми материальными частицами в клетках (пангенами), хотя и было спекулятивным, не только отвечало тем требованиям, которые предъявлялись к понятию наследственного фактора законами Менделя, но и совпадало со стремлением ряда менделистов видеть в факторах наследственности не гипотетические, а вполне материальные дискретные образования.

Наконец, все три концепции (менделизм, мутационная теория и концепция чистых линий) опирались на сходные по своему характеру экспериментальные исследования. Так экспериментальный подход оказался временно, но закономерно, теоретически связанным с принятием идеи «прерывистой эволюции» и в целом стал оружием и знаменем сторонников недарвиновских концепций эволюции.

В итоге мутационная теория оттеснила в первом десятилетии XX века другие эволюционные теории (Allen, 1969). В этой теории

эволюционный приоритет был отдан прерывистой (теперь — мутационной) изменчивости, так как якобы только эта изменчивость наследственна и видообразовательна. В ней опровергалась дарвиновская роль отбора, за которым сохранялась лишь негативная функция отбраковщика уже готовых «элементарных видов». Наконец, в ней доказывалось, что только «элементарный вид» является реальным явлением, а виды систематиков и Дарвина — условные понятия.

В каждом из перечисленных случаев абсолютизировался один из реальных моментов эволюционного процесса. Однако эта абсолютизация выступала как логически необходимый и закономерный момент общего развития эволюционной мысли, и уже тем самым являлась относительной, поскольку содержала в себе элементы уже иных, новых понятий. Противопоставляя мутационную изменчивость неопределенной индивидуальной изменчивости Дарвина, де Фриз сохранил в понятии мутации ряд моментов, присущих последней: а) мутации случайны, они возникают спонтанно, безотносительно к требованиям среды, во всех возможных направлениях, б) они наследственны, в) некоторые из них адаптивны и сохраняются отбором. Эти элементы послужили впоследствии основой уже для дарвинистской трактовки мутаций. Противопоставляя мутации отбору, принижая роль отбора, мутационная теория способствовала развитию теории Дарвина, поскольку указывала на то, что отбор может сохранить за собой эволюционную роль, только если требуемая для его действия изменчивость действительно возникает мутационным образом и имеет ряд черт, зафиксированных в понятии «мутации». Наконец, ставя под сомнение реальность вида, она показывала, что единство вида не может быть таковым без единства его наследственной структуры. Другими словами, в мутационной теории были скрыты предпосылки для разрешения кризиса дарвинизма. Их развитие привело в конечном итоге к ее краху.

Противники мутационной теории экспериментально доказали (см., например: Davis, 1916; Jeffrey, 1916; Muller, 1917), что энотера и ее «мутанты» представляют собой не результат мутаций, а сложные гибридные формы, и, следовательно, экспериментальное обоснование концепции «прерывистой эволюции» таковым не является. В то же время рядом авторов (Ortmann, 1907; Spillman, 1910; East, 1911), исходившим из результатов дальнейших экспериментов по концепции чистых линий, было показано, что понятие мутации вполне совместимо с понятием дарвиновской неопределенной изменчивости, если принять, что мутации могут быть не только сальтациями, но и «малыми» мутациями. Этот вывод «неожиданно» получил прямое экспериментальное подтверждение в исследованиях сторонников де Фриза.

Их усилия главным образом были направлены на поиск мутаций у разных организмов (см. обзор: Harris, 1907), т. е. на доказательство того, что они так же распространены в природе, как и дарвиновская неопределенная изменчивость (так же всеобщи,

как она). Т. Г. Морган, один из наиболее ярых сторонников мутационной теории (Allen, 1974, p. 519), поставил с этой целью эксперименты на дрозофиле и в 1910 г. обнаружил мутанта с отклонением от «типа», соответствующим де фризовскому понятию мутации: самца дрозофилы с белыми вместо красных глазами. Затем Морган и его сотрудники обнаружили значительное количество мутаций практически всех степеней фенотипического проявления, часть которых несомненно являлась «малыми» мутациями. Их изучение привело Моргана к признанию менделизма и созданию хромосомной теории наследственности. Более того, в «Критике эволюционной теории» (Morgan, 1916) он предпринял первую попытку теоретического соединения менделизма и дарвинизма. Книга Моргана получила широкое признание, т. к. выражала понимание эволюции генетиками и экспериментаторами-биологами в целом. Но ее воздействие было двояким.

В интерпретации Моргана, так же как и в интерпретации де Фриза, отбор действовал как сито, сохраняя редкие полезные мутации и элиминируя все остальные. Разница была лишь в величине отбраковываемых мутантов: по де Фризу отбор выбирает между мутантами-сальтациями, которые сразу претендуют на видовой статус, тогда как по Моргану бóльшую часть мутаций составляют все-таки малые мутации. Такая трактовка противоречила представлениям натуралистов об эволюционной роли отбора: аккумуляции незначительных изменений — основы внутривидовых и межвидовых различий. Все трудности, связанные с проблемой вида и видообразования, как она понималась натуралистами, игнорировались Морганом, поскольку если вид — в отличие от индивида — есть лишь условное понятие, то никакой проблемы вида не существует вовсе.

Дарвинистская трактовка мутаций, которая в принципе могла быть развита из концепции Моргана, затруднялась тем, что аргументы против этой трактовки (например: East, Hayes, 1914, p. 46), перешедшие, так сказать, по наследству от мутационной теории, а именно: редкость и неадаптивность мутаций, их возникновение лишь в искусственных условиях, подтверждались экспериментальными данными, в том числе самого Моргана (Morgan, Bridges, 1916, p. 10, 14). Морган не провел разграничения между новым содержанием термина «мутация» и тем более узким антидарвиновским по своей направленности значением, которое придавалось этому термину вначале, в том числе им самим. Для него как для типолога такое разграничение представлялось неважным. Свое понимание эволюции даже в 20-е годы Морган называл не иначе как «мутационной теорией эволюции» (Morgan, 1925, p. 37). В результате в представлении большинства биологов за понятием «мутация» закрепилось именно исходное «сальтационное» значение.

Концепция отбора Моргана опиралась на данные экспериментальных исследований. После появления теории Иоганнсена рядом исследователей на нескольких объектах (Jennings, 1909;

Pearl, 1911) были подтверждены выводы, следовавшие из этой теории: отбор не эффективен в пределах генотипически однородного материала и при действии на флюктуирующую изменчивость и эффективен в генетически неоднородной популяции, но до определенного предела — выделения чистых линий. Правда, как и в случае с понятием мутации, продолжение экспериментов в выбранном исследователями направлении привело затем к противоположному заключению. В самый разгар антиселекционистских настроений было высказано предположение (Spillman, 1910, p. 214, 217; Jennings, 1911, p. 87—89), что отбор все же может действовать эффективно в дарвиновском смысле в том случае, если в пределах генетически однородного материала возникают спонтанные наследственные изменения, в том числе малого фенотипического проявления. Но лишь к началу 20-х годов в серии экспериментов по отбору на окраску меха у капюшонных крыс (Castle, 1919) и в некоторых других исследованиях это предположение было доказано. Причем непосредственно было доказано лишь то, что отбор действовал на основе фенотипически малых наследственных изменений, а поскольку кроме мутаций никакого иного источника таких изменений не было известно, то и оставалось предположить, что материалом для отбора была мутационная изменчивость.

Аналогичный, противоположный исходной антидарвиновской посылке результат получился и при развитии исследований менделистов. Они (см. например: Jennings, 1911; Shull, 1911) пришли к важному для понимания популяционного характера микроэволюционных процессов выводу о том, что наибольшую часть наследственной изменчивости (и материала для действия отбора) составляет рекомбинационная изменчивость менделевских признаков. Не менее важным был вывод о том, что фенотипически непрерывные признаки имеют количественную (полифакториальную) менделевскую природу. Следовательно, противопоставление прерывистой и непрерывной изменчивости ошибочно. Объяснив же наследование непрерывной изменчивости, менделизм утратил связь с концепцией «прерывистой эволюции» и освободился от своей исходной антидарвиновской формы.

Таким образом, уже к 20-м годам некоторые противоречия эволюционной теории были разрешены в результате экспериментальных исследований, которые первоначально задумывались как опровержение дарвинизма. Но достигнутое разрешение затронуло, так сказать, лишь уровень индивидуальной изменчивости. Перед эволюционной теорией стояли многочисленные трудности, связанные с проблемой вида и видообразования, означавшей в первом десятилетии XX века в первую очередь проблему реальности вида. Противостояли две концепции: одна (таксономическая или систематическая), по которой понятие вида является более или менее условной категорией, приспособленной к нуждам классификации, и другая (физиологическая или репродуктивная), рассматривавшая виды как реальные явления. Причем конфликт

между ними достиг такой степени, что представлялось оправданным введение двух самостоятельных терминов для обозначения вида (Bailey, 1903, p. 444).

Основа конфликта была заложена еще Ч. Дарвином в «Происхождении видов» (Мауг, 1982, p. 267—269) и сводилась к тому, что когда Дарвин писал о виде в эволюционном смысле, то подразумевал под видом популяцию (систему популяций), а когда он обращался к эмпирическим примерам, т. е. тем или иным видам систематиков, то вынужден был употреблять морфологическое понятие вида. В результате главным, а подчас и единственным критерием определения вида не только в систематике, но и в эволюционной теории оставался морфологический. Потенциально это вело к отрицанию дарвиновского объяснения происхождения видов, поскольку не всегда и не все морфологические различия имеют и могут иметь адаптивное значение.

В первом десятилетии XX века представление о несовпадении адаптивных и видовых признаков резко усилилось и было дополнено точкой зрения, что те и другие не являются менделирующими признаками. Эксперименты показывали, что любая популяция и вид состоят из смеси неизменных, наследственно неразложимых форм (чистых линий Иоганнсена, элементарных видов де Фриза, или жорданонов Лотси), различающихся по прерывистым признакам, которые, как представлялось натуралистам, не являются ни видовыми, ни адаптивными и не имеют значения в борьбе за существование. Эти признаки хотя и менделировали, но были не «линнеевского», а более низкого уровня. Продолжение тех же самых экспериментов показало, что внутрипопуляционные и межпопуляционные различия относятся к разряду менделевских признаков и в принципе могут быть основаны на малых мутациях. Это, однако, еще не было доказательством того, что реальные различия, наблюдаемые в природе между географическими популяциями, тоже таковы. Генетики считали свою задачу уже выполненной, а натуралисты свою проблему еще не решенной.

Не получила должного признания и развития с учетом последующих достижений генетики концепция изоляции как необходимого фактора дарвиновского видообразования (Gulick, 1905; Jordan, 1905). До середины 30-х годов она не рассматривалась многими биологами в качестве необходимого элемента решения проблемы вида.

Указанная разница в понимании проблемы вида была зафиксирована историками науки как один из элементов общего и длительного противостояния экспериментаторов и натуралистов (см., например: Allen, 1979b). Поскольку теоретические установки исследователей, например типологизм, обусловливали планирование и постановку экспериментов, постольку они в определенной степени «предопределяли» и их результаты и интерпретацию этих результатов. Последняя в свою очередь задавала соответствующее направление последующим экспериментам. Получался замкнутый круг.

«Прорыв» мог призойти и действительно произошел только в одном звене — в самом экспериментальном исследовании. Исследователи в конечном итоге приходили, а подчас буквально вынуждены были прийти к признанию справедливости прямо противоположной точки зрения. Но признавалась эта точка зрения не в старой, а уже в новой форме, включающей элементы, взятые из противостоявшей концепции и ставшие необходимыми для нового, более глубокого понятия. Так, первоначально понятие мутации у Моргана включало только крупное прерывистое наследственное изменение (сальтацию). В результате экспериментального исследования мутаций у дрозофилы и проблемы наследственности в целом оно изменилось, стало означать любое, как прерывистое, так и непрерывное, наследственное изменение, т. е. соединило в себе элементы как понятия мутации де Фриза, так и понятия дарвиновской неопределенной изменчивости. Таким образом, уже на этапе формирования предпосылок теории микроэволюции те понятия, которые вошли затем в ее арсенал, были понятиями, возникшими в результате синтеза противоположных моментов развития эволюционной мысли.

Для типологически настроенных экспериментаторов популяционный характер объекта их исследований первоначально выступал как случайный по отношению к цели исследования и тем эволюционным понятиям, из которых они исходили. Так, чтобы доказать менделевский характер наследования, менделистам нужно было исследовать энное количество особей в энном количестве поколений, т. е. фактически исследовать популяцию. Учет популяционного характера объекта становился необходимым и даже единственно возможным при теоретической интерпретации экспериментальных данных. Менделевское объяснение наследования неизбежно вело к тому, что явление наследования и наследственности есть явление популяционное, т. е. к возникновению и развитию понятия популяции как генетической системы. Первым теоретическим шагом на этом пути был принцип Харди—Вайнберга (Hardy, 1908), в нематематической форме сформулированный уже Каслем (Castle, 1903).

Таким образом, предпосылки теории микроэволюции состояли в образовании необходимых для ее становления: 1) новых научных фактов (экспериментальное доказательство корпускулярной природы наследственности, спонтанного возникновения генных и хромосомных мутаций, единой менделевской природы прерывистой и непрерывной индивидуальной изменчивости и эффективности действия отбора на ее основе), 2) новых исходных понятий (ген, мутация, фенотип, рекомбинационная изменчивость и т. д.) и 3) новой, популяционно-генетической формы эксперимента.

Литература

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920-е годы). Л., 1973. 424 с.

Конашев М. Б. Развитие в США учения о микроэволюции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 29 с.

Allen G. E. Hugo de Vries and the reception of the mutation theory // J. Hist. Biol. 1969. Vol. 2, N 1. P. 55—87.

Allen G. E. Morgan, Thomas Hunt. // Dict. Sci. Biography. 1974. Vol. 9. P. 515—526.

Allen G. E. Life science in the twentieth century. New York; London. 1975. 258 p.

Allen G. E. The Transformation of a science: T. H. Morgan and the emergence of a new american biology // The organization of knowledge in modern America, 1860—1920. Baltimore; London. 1979a. P. 173—210.

Allen G. E. Naturalists and experimentalists: the genotype and the phenotype // Stud. Hist. Biol. 1979b. Vol. 3. P. 179—209.

Bailey L. H. Some recent ideas on the evolution of plants // Science. 1903. Vol. 17, N 429. P. 441—454.

Castle W. E. The laws of heredity of Galton and Mendel, and some laws govering improvement by selection // Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. 1903. Vol. 39, N 8. P. 243—345.

Castle W. E. Studies of heredity in rabbits, rats, and mice // Publ. Carnegie Inst. Washington. 1919. N 288. 56 p.

Davis B. M. Oenothera neo-Lamarckiana, hybrid of *O. franciscana bartlett* × ×*O. biennis linnaeus* // Amer. Natur. 1916. Vol. 50. N 599. P. 688—696.

East E. M. The genotype hypothesis and hybridization // Amer. Natur. 1911. Vol. 45, N 531. P. 160—174.

East E. M., Hayes H. K A genetic of the changes produced by selection in experiments with Tobacco // Amer. Natur. 1914. Vol. 48, N 565. P. 5—48.

Gulick J. T. Evolution, racial and habitudinal // Publ. Carnegie Inst. Washington. 1905. N 25. 269 p.

Hardy G. H. Mendelian proportions in a mixed population // Science. 1908. Vol. 28, N 706. P. 49—50.

Harris J. A. The search for mutations // Amer. Natur. 1907. Vol. 41, N 487. P. 470—473.

Jeffrey E. C. Hybridism and the rate of evolution in Angiosperms // Amer. Natur. 1916. Vol. 50, N 591. P. 129—143.

Jennings H. S. Heredity and variation in the simplest organisms // Amer. Natur. 1909. Vol. 43, N 510. P. 321—337.

Jennings H. S. Pure lines in the study of genetics in lower organisms // Amer. Natur. 1911. Vol. 45, N 529. P. 79—89.

Johannsen W. L. Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena, 1903. 64 S.

Jordan D. S. The origin of species through isolation // Science. 1905. Vol. 22, N 566. P. 545—562.

Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance. Cambridge (Mass.); London, 1982. 974 p.

Morgan T. H. A critique of the theory of evolution. Princeton, 1916. 197 p.

Morgan T. H. Evolution and genetics. Princeton, 1925. 211 p.

Morgan T. H., Bridges C. B. Sex-linked inheritance in *Drosophila*. Publ. Carnegie Inst. Washington, 1916. N 237. 88 p.

Muller H. J. An Oenothera-like case in *Drosophila* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1917. Vol. 3, N 10, P. 619—626.

Ortmann A. E. Facts and interpretation in the mutation theory // Science. 1907. Vol. 25, N 631. P. 185—190.

Pearl R. Inheritance of fecundity in the domestic fowl // Amer. Natur. 1911. Vol. 45, N 534. P. 321—345.

Provine W. B. The origins of theoretical population genetics. Chicago; London, 1971. 201 p.

Shull G. H. The genotype of maize // Amer. Natur. 1911. Vol. 45, N 532. P. 234—252.
Spillman W. J. Mendelian phenomena without de Vriesian theory // Amer. Natur. 1910. Vol. 44, N 520. P. 214—228.
Vries H. de. Intracellulare pangenesis. Jena, 1889. 212 S.
Vries H. de. Die Mutationstheorie. Leipzig, 1901. Bd 1 648 S; 1903. Bd 2. 752 S.

Н. В. Глотов

НЕОБХОДИМОСТЬ ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО СИНТЕЗА В ТЕОРИИ МИКРОЭВОЛЮЦИИ

В последние годы теория эволюции переживает несомненное оживление. Создана мощная и, как мы сегодня знаем, не противоречащая фундаментальным дарвиновским представлениям теория нейтральной эволюции. На новой основе обсуждается старая идея об эволюционной роли макромутаций. Обсуждается эволюционное значение новых типов наследственной изменчивости: это и мобильные генетические элементы; и амплификация генов, возникающая как ответ на отбор; и соматоклональная изменчивость по комплексу признаков у растений.

Смысл новых эволюционных взглядов не в том, что они дают какие-то принципиально новые решения, но в том, что они показывают ограниченность наших сегодняшних знаний и необходимость разработки теоретически и экспериментально крайне трудных проблем. Цель настоящей работы — показать, что новый «новый синтез» должен быть эколого-генетическим по существу, отражающим целостность популяции как «природного тела», в том смысле, как этот термин употреблял В. И. Вернадский (1977).

Теория Ч. Дарвина. Если попытаться сжато сформулировать, что́ биология получила от Дарвина, то нужно назвать ясную формулировку собственно идеи происхождения видов, а не просто эволюции, и указание на естественный отбор неопределенной изменчивости, приводящий путем постепенного накопления мелких изменений к эволюционным преобразованиям. С именем Дарвина связано и представление о том, что эволюционируют не отдельные особи, а совокупности особей — популяции.

Чем определяется долговечность теории Дарвина? Во-первых, постановкой в явном виде глобальной проблемы происхождения видов. Во-вторых, материалистическим подходом к ее решению. Материалистическим в том смысле, что указаны явления и факторы, наличествующие в природе, а не придуманные, не привнесенные в нее извне. Общенаучное значение дарвинизма, скорее, в этом, чем в конкретном указании на естественный отбор как

фактор эволюции (Левонтин, 1978). Именно поэтому Дарвин, как и Г. Мендель, может быть причислен к «вечным спутникам человечества» (Тимофеев-Ресовский, 1965).

Взаимодействие факторов микроэволюции. Синтетическая теория эволюции (СТЭ) является результатом приложения генетической методологии к классическому дарвинизму (The new systematics. . ., 1940). Основной метод генетики — гибридологический анализ в пределах вида. Естественно, в СТЭ проводится четкое разграничение между микро- и макроэволюцией. В тех случаях, в основном в ботанике, как только обращаются к межвидовым скрещиваниям, тотчас появляется идея интрогрессивной гибридизации. Это — своего рода предтеча идеи горизонтального переноса генетической информации, достигаемого уже молекулярно-биохимическими по существу механизмами.

Развитие генетики раскрыло содержание довольно абстрактной «неопределенной изменчивости» Дарвина и позволило интерпретировать ее как внутривидовую наследственную изменчивость. Параллельное, а подчас опережающее развитие популяционной генетики привело к формулировке понятия естественного отбора как дифференциального вклада разных генотипов в следующее поколение. Это позволяет ввести количественную меру давления отбора — коэффициент отбора или его дополнение до единицы — приспособленность генотипа. Принципиально важно, что это определение в отличие от дарвиновского является операционным, т. е. оно содержит указание на операцию, с помощью которой можно измерить давление отбора. Такой подход снимает упреки в тавтологичности дарвиновского определения отбора как выживания наиболее приспособленных: «Кто выживает? Наиболее приспособленные». — «Кто наиболее приспособлен? Тот, кто выживает». В то же время он не противоречит дарвиновскому определению, конкретизируя его.

Популяционно-генетические исследования показали, что естественный отбор не является единственным фактором микроэволюции. (Заметим, Дарвин никогда не утверждал, что отбор — единственный фактор эволюции). Помимо отбора, факторами микроэволюции являются мутационный процесс, случайные процессы, изоляция (включая систему внутрипопуляционных скрещиваний и межпопуляционные миграции). Здесь важно подчеркнуть два момента.

1. Фундаментальным свойством природных популяций является их огромная генетическая гетерогенность по морфологическим, физиологическим, биохимическим, этологическим и вообще любым признакам (Четвериков, 1926, 1982; современные данные см.: Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Сегодня также известно, что в пределах одной популяции гетерогенна среда обитания. В реальных природных популяциях постоянно действуют все названные факторы микроэволюции. Спонтанный мутационный процесс протекает непрерывно во времени с частотой мутаций не менее процента на гамету на поколение. Численность популяций любых

видов, как бы велика она ни была, всегда конечна, поэтому случайные процессы не могут не происходить, в том числе и при реализации давлений отбора. Свободное случайное скрещивание (панмиксия) в генетически гетерогенной, подразделенной на ниши природной популяции не может реализоваться идеально, как в статистической модели. На достаточно длительных, эволюционно значимых промежутках времени вряд ли возможно существование популяции, абсолютно изолированной от других популяций своего вида. В генетически гетерогенной, подразделенной на ниши популяции естественный отбор не может не действовать, вне зависимости от того, приводит ли он в данный конкретный момент к микроэволюционным последствиям. Таким образом, действие всех факторов микроэволюции одинаково важно, поскольку давление ни одного из них в реальных природных условиях не равно нулю.

2. В процессе становления популяционной генетики и СТЭ доказательства действия каждого из факторов микроэволюции собирались и приближенно количественно оценивались, и это имело смысл с точки зрения выявления перечня этих факторов. В настоящее время, однако, очевидно, что все названные факторы не только действуют, но и *взаимодействуют*, т. е. что совместные их эффекты не описываются простым суммированием эффектов отдельных факторов. Если, например, концентрации каких-то редко возникающих мутаций случайно возросли в нёбольшой по численности популяции, а при повышении в этой ситуации вероятности скрещивания между особями, находящимися в родстве, эти мутации выщепились в гомозиготное состояние и на исторически сложившемся определенном генотипическом фоне в данный момент времени оказались адаптивными, то как выделить и отдельно оценить влияние мутационного процесса, случайных процессов, инбридинга и естественного отбора? Да, определенные генотипы (вновь возникшие мутации на определенном генотипическом фоне) приобрели эволюционную значимость потому, что эти генотипы оказались адаптивными, т. е. им благоприятствовал отбор. В этом смысле несомненна финальная определяющая роль отбора. Но можно ли сказать, что в едином *историческом процессе* естественный отбор был единственным или хотя бы решающим фактором микроэволюции? Вряд ли. Такое заключение означало бы отказ от анализа *исторической судьбы* целостной эволюционирующей системы, попытку искусственного разрушения этой системы на составляющие ее элементы в угоду удобству анализа и простоте описания.

Сказанное позволяет понять неправомочность как «чистого нейтрализма», так и «чистого селекционизма». Обратимся к простейшей статистической модели. При подбрасывании идеально симметричной, изготовленной из однородного материала монеты вероятность выпадения как герба, так и цифры равна $p=0.5$. И многочисленные эксперименты, в которых производилось n-кратное подбрасывание монеты, хорошо согласуются с этими

априорными вероятностями. Говорят, что рассматриваемая ситуация *описывается* случайной величиной, имеющей биномиальное распределение с параметрами p и n. Однако при однократном подбрасывании монеты выпадение герба или цифры вовсе не является случайным, «беспричинным». Исход определяется здесь влиянием и взаимодействием огромного числа разнонаправленных факторов, учесть которые невозможно. Точно так же поведение очень сложных по своей структуре и функционированию эволюционирующих систем может достаточно хорошо описываться подчас аппаратом теории вероятностей и математической статистики. Как сейчас говорят, сложное похоже на случайное. Однако это вовсе не означает случайного характера конкретных эволюционных событий. В то же время нельзя описать все многообразие эволюционных преобразований, исходя из действия отбора как единственного фактора.

Чего мы не знаем об отборе? Приведенное выше операционное определение понятия отбор является, конечно, крайне упрощенным, пригодным практически для описания лишь достаточно простых, олигогенных систем в однородной стационарной среде. Однако даже в этих случаях приходится сталкиваться с рядом экспериментальных и теоретических трудностей; с этим связана, в частности, сложность и тяжеловесность описания и интерпретации экспериментальных данных (см., например: Prout, 1971). Многолетние исследования естественного отбора в природных условиях и на модельных системах приводят к необходимости анализа ряда общих проблем, без решения которых невозможно достаточно глубоко понять механизмы микроэволюции.

1. *Оценка общей приспособленности и ее компонентов.* Это — балансовая задача: каким образом количественно из разных частных компонентов формируется общая приспособленность? Задача очень важная, поскольку известны примеры изменения рангов генотипов по разным компонентам приспособленности. Подходы к решению этой задачи возможны пока лишь на генетически удобных объектах в экспериментальных условиях. Для дрозофилы, по-видимому, достаточно эффективным методом оценки общей приспособленности является характеристика конкурентоспособности определенных линий и популяций по отношению к тестерной линии, имеющей компаунд-аутосомы (Haymer, Hartl, 1982). Однако выявление отдельных компонентов приспособленности, обусловливающих различия по общей приспособленности, возможно при этом только в других экспериментальных условиях. Недавно сделан первый шаг к снятию этого ограничения путем использования тестерной линии, маркированной на всех стадиях онтогенеза — яйцо, личинка, куколка, имаго (Кузнецова с соавт., 1983).

2. *Приспособленность: константа или случайная величина?* Обычно приспособленность генотипа в популяции (генеральной совокупности) рассматривается как константа (параметр). Выборочные значения приспособленности, полученные в эксперименте,

рассматриваются как реализации случайной величины, так что оценка ее среднего дает значение искомого параметра. Такой подход плохо соответствует действительности. Во-первых, приспособленность разных генотипов может существенно изменяться в течение онтогенеза особи, особенно если изменяется среда обитания. Изменения физиологической реактивности организма могут при этом сводить давление направляющего отбора до нуля (Ушаков, 1984). Во-вторых, в подразделенной на ниши популяции приспособленность генотипа, как правило, будет меняться от ниши к нише. Например, корреляция приспособленности по нишам для разных локусов создает иллюзию наличия в популяции коадаптированных генных комплексов (Gillespie, Langley, 1976). Предположение о том, что приспособленность генотипа в популяции есть не константа, а случайная величина, позволяет объяснить наличие больших серий множественных аллелей в популяциях (Lewontin et al., 1978).

3. *Генотип как целостная система.* Микроэволюционные представления сложились в значительной степени в результате изучения внутрипопуляционного генетического полиморфизма (Ford, 1964). Наследственная детерминация полиморфных систем обычно проста; различия между формами обусловлены или моногенно, или блоками тесно сцепленных генов (супергенами), или наличием инверсий. Также по-своему простую структуру представляют полигены К. Мазера. В этом случае предполагается, что непрерывная изменчивость количественного признака в популяции обсуловлена равным аддитивным вкладом многих локусов (Mather, 1949). Изменчивость, обусловленная как моногенно, так и полигенно, является удобной для генетических исследований моделью, но вряд ли полно отражает реальную популяционную изменчивость, прежде всего в отношении оценки эффективности естественного отбора.

Еще на рубеже 40-х годов С. М. Гершензон (1941) показал, что в природных популяциях дрозофилы лишь примерно половина изменчивости по морфологическим признакам обусловлена чисто моногенными рецессивными эффектами, в то время как другая половина — полудоминантными генами с сильно варьирующими проявлением и выражением, зависящими от генотипического фона и условий среды обитания. По-видимому, именно этот тип изменчивости играет важную эволюционную роль. Это не противоречит результатам популяционно-генетических работ, выполненных школой С. С. Четверикова (см. обзор: Глотов, 1981). По сути дела ту же феноменологию описывает Н. П. Дубинин (1948), очень подробно исследовавший систему аномалий жилкования крыла у дрозофилы. Интерпретация этих результатов дается, однако, другая: генетическая изменчивость в популяциях обусловлена эффектами нескольких главных генов и множества генов-модификаторов. Различить экспериментально эти два варианта довольно трудно, если возможно. Пример тому — попытка оценить относительный вклад главного гена и генетического фона в эффект

доминирования меланистической окраски у березовой пяденицы (Mikkola, 1984). Любопытно, что оба указанных механизма снимают популяционно-генетический запрет с эволюционного продвижения «счастливых монстров». Действительно, очень слабая выраженность этих резких отклонений, обусловленная либо свойствами гена, либо сложностью генетической системы, позволит им сохраниться в популяции в течение ряда поколений в ожидании изменения вектора отбора соответственно в непроявленном или «разобранном на части» виде. Высокая эффективность отбора в отношении генов-модификаторов показана экспериментально (Митрофанов, 1977) и на реалистической машинной модели (Аренс, Беллман, 1969). Следует ли, однако, в таком случае говорить о *макромутациях*?

Сложность генетической детерминации признака в популяции — лишь один из аргументов в пользу отрицательного решения вопроса, является ли ген единицей отбора (Левонтин, 1978; Sober, Lewontin, 1982). Другой и, пожалуй, более важный аргумент — генетическая интегрированность популяции по совокупности признаков (Животовский, 1984) и наличие гибких связей полиморфных систем с изменчивостью количественных признаков (Глотов, Арнаутова, 1981; Глотов, Пешева, 1984).

По-видимому, главная проблема популяционной генетики — описание генетической структуры популяции следующего поколения на основе знания генетической структуры предыдущего, давлений факторов микроэволюции и законов наследования (Левонтин, 1978). Эти законы просты для олигогенных и классических полигенных систем, однако они могут оказаться крайне сложными для описанных выше ситуаций. М. А. Шишкин (1984) справедливо отмечает, что в природных популяциях при сложности генетической детерминации признака и обилии генов-модификаторов стирается резкая грань между понятиями модификация и мутация, употребляемыми в классическом смысле.

4. *Распределение норм реагирования генотипов в природной популяции.* Под нормой реакции генотипа понимают разнообразие значений признака, определяемое данным генотипом во всех возможных условиях среды. Обычно генетики изучают нормы реакции генотипа как особенности проявления признака в разных условиях у отдельных, относительно гомозиготных линий и штаммов. В генетически гетерогенной природной популяции ситуация оказывается качественно иной: множество генотипов характеризуется своеобразием своих норм реагирования. Это было показано еще Й. Клаузеном с сотрудниками, проводившими клонирование растений в разных экологических условиях: «Взаимодействие между растениями и средой их обитания является очень сложным. Нет двух растений, которые бы точно походили друг на друга в этом отношении» (Clausen et al., 1940, p. 426). Своеобразие реагирования разных генотипов в популяции на изменения условий обозначают термином взаимодействие генотип—среда. Тестируя особей *Drosophila pseudoobscura*, гомозиготных по одной из боль-

ших аутосом, в разных температурных условиях, А. Гупта и Р. Левонтин показали с помощью дисперсионного анализа наличие статистически значимых эффектов взаимодействия генотип—среда по признаку «число абдоминальных щетинок» (Gupta, Lewontin, 1982).

Количественная оценка вклада разных источников в общую изменчивость была получена для *D. melanogaster* в нашей работе (Глотов, Тараканов, 1985). Оплодотворенных в природе самок дрозофилы индивидуально помещали последовательно на три среды, различающиеся по питательности, и измеряли затем пять количественных морфологических признаков у нескольких потомков в каждой семье на каждой среде. Общую изменчивость, таким образом, можно разложить на следующие компоненты: экологический (между средами), генотипический (между семьями), взаимодействие генотип—среда (семья—среда) и остаточный (неконтролируемый). В жестких экологических условиях (доля влияния среды по разным признакам составляла 50—80 % от общей изменчивости) генотипическая дисперсия и дисперсия взаимодействия генотип—среда примерно равны. При этом доля семей, создающих популяционный эффект взаимодействия генотип—среда хотя бы по одному признаку, составляет не менее 75 %. Взаимодействие генотип—среда, близкое по величине собственно генотипическим эффектам, удалось выявить и в экспресс-тесте при посемейном проращивании семян овсяницы Воронова (*Festuca woronowii* Hack.) в разных условиях (Глотов, Гриценко, 1983). Анализ экспериментов И. Н. Дрегольской по клонированию гидры (*Hydra oligactis* Pall.) в разных температурных режимах показал, что величина взаимодействия генотип—среда тем больше, чем резче экологические условия отклоняются от оптимальных (Глотов, 1983).

Таким образом, на старый вопрос генетики: чем обусловлены в популяции различия между особями, генотипом или средой? — нельзя получить ответ. Существует третья «сила» — взаимодействие генотип—среда, смысл ее — в разной реакции разных генотипов на изменения условий среды. Популяция должна характеризоваться поэтому распределением норм реагирования генотипов. Скорее всего, при резком изменении векторов отбора именно новые соотношения между приспособленностями генотипов будут играть определяющую эволюционную роль.

5. *Что измерять в качестве признаков приспособленности?* Рассуждения о приспособительном значении популяционной изменчивости того или иного признака требуют крайней осторожности. С одной стороны, отсутствие данных об отборном значении признака просто ни о чем не говорит. Что, например, можно сказать о приспособительном значении у сосны толщины слоя корки в базальной части ствола и о приспособительном значении неполного высвобождения из шишек части семян? Однако недавно показано, что лесной пожар, являющийся важным экологическим фактором в жизни хвойных, приводит к монопольному господству

в древостое деревьев сосны с толщиной слоя корки более 1.5 см и стимулирует быстрое и полное высвобождение из шишек оставшихся в них семян, обеспечивая дополнительное обсеменение подготовленного огнем субстрата (Санников, 1981). С другой стороны, очевидность отборного значения признака может быть иной раз подвергнута сомнению или ограничена какими-то конкретными экологическими ситуациями. Например, естественно считать, что плодовитость и скорость развития являются важными компонентами приспособленности: чем выше плодовитость и скорость развития, тем больше вклад особей соответствующих генотипов в следующее поколение. Однако даже относительно малая плодовитость у насекомых более чем достаточна, если только потомки обеспечены пищевыми ресурсами и оказываются в подходящих условиях развития; напротив, даже большая плодовитость бессмысленна, если потомки оказываются в неблагоприятных условиях. В таком случае изменчивость по плодовитости будет безразличной с точки зрения приспособленности, а на первый план выступит изменчивость по способности находить подходящие места для яйцекладки (Parsons, 1978; Richmond, Gerking, 1979). Самки американской лягушки-быка (*Rana catesbeiana*), имеющие разные размеры тела, могут откладывать от 6 до 20 тысяч яиц. Однако число потомков в значительной мере зависит от того, насколько удачно выбрано самкой место для икрометания и насколько четко очерчен индивидуальный участок самцом, вступающим в скрещивание (Howard, 1978). Широко распространено представление об отборном значении брачных хоров у лягушек. Однако для малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis) роль брачных хоров ничтожна, если формирование брачных пар происходит на зимовке (Ищенко, 1980).

Изменчивость приспособительного значения признака в разных экологических ситуациях может быть описана в общем виде в рамках концепции витальных и сигнальных факторов (Тыщенко, 1980). Следует, наконец, подчеркнуть, что необходимость учета экологической структуры популяции, в частности взаимоотношений между особями в пределах семьи, между разными группами в социальной иерархии и т. п., приводит к появлению серьезных методологических трудностей в определении самого понятия приспособленность (Brown, 1980; Sade, 1980; Sober, Lewontin, 1982).

Новый «новый синтез» будет эколого-генетическим. И теория Дарвина, и классическая СТЭ рассматривают общие принципы, ключевые проблемы эволюции живых организмов. Исследования конкретных вопросов, проводимые на определенных видах и популяциях морфологами и физиологами, генетиками и экологами, иллюстрируют и обосновывают справедливость общих принципов или в массе дают материалы для их формулировки. В этом смысле и теория Дарвина, и СТЭ являются достаточно абстрактными обобщениями, своего рода формализациями. Формализация, особенно в биологии, не обязательно должна означать матема-

тизацию (Тимофеев-Ресовский, 1980). Обсуждение микроэволюционных представлений в настоящей работе и проводится в рамках такого рода формализации.

Через 125 лет после публикации «Происхождения видов» выявляются два круга проблем, от решения которых будет зависеть, по-видимому, дальнейшее развитие эволюционной теории. Во-первых, это — дальнейшая расшифровка понятия «неопределенная изменчивость», ведущая к уточнению феноменологии необычных типов изменчивости и выяснению их молекулярных механизмов. Во-вторых, необходима экологогенетическая разработка проблемы естественного отбора и механизмов взаимодействия факторов микроэволюции.

В популяционной генетике и теории микроэволюции термином отбор обозначают и процесс, и результат. В экологии обычно процесс обозначают термином «борьба за существование», а результат — термином «отбор». (Нельзя не отметить, что в экологии отбор как дифференциальный вклад разных генотипов в следующее поколение нередко подменяется общей элиминацией и общим изменением плодовитости, что делает невозможными какие бы то ни было генетические рассуждения). Разделение процесса и результата, если не по форме, то по существу, представляется необходимым, поскольку именно при исследовании процесса отбора возможно установление точек приложения экологических факторов, а также выявление и оценка конкретных компонентов приспособленности. Таким образом, на пути популяционно-генетического изучения процесса отбора и возможно осуществление эколого-генетического синтеза. Речь идет об эколого-генетическом синтезе, а не о простом совмещении экологических и генетических подходов. Именно в таком духе рассматривал эту задачу С. М. Гершензон (1941) более 45 лет назад. Э. Форд подчеркивал это обстоятельство, говоря о том, что экологическая генетика — это не популяционная генетика (Ford, 1964).

Эколого-генетический синтез возможен только на основе изучения популяций и биогеоценотического окружения, в которое они вписаны, как биохорологических структур (Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966).

До сих пор в генетике превалировало стремление поиска и отработки модельных систем, удобных для решения собственно генетических задач. В качестве таких модельных объектов особое значение приобретали то дрозофила, то бактерии, то вирусы. В современной разработке проблем микроэволюции идеология «генетической модели» неприемлема, да в ней и нет необходимости. Неприемлема потому, что популяция представляет целостное природное тело, и «удобства» генетического анализа могут сопровождаться существенными «неудобствами» для наблюдения и количественных оценок разных особенностей жизни вида, т. е. экологическими «неудобствами». Особой необходимости в поисках «генетической модели» для разработки проблем микроэволюции не возникает потому, что генетика располагает достаточным

арсеналом методов, чтобы исследовать, пусть приближенно, любые задачи из жизни природных популяций. Важнее для генетика другое: умение найти общий язык с биологами других специальностей, умение смотреть в конкретных ситуациях на популяцию как на природное тело. Это необходимо подчеркнуть, потому что генетике, как одной из наиболее точных и математизированных биологических дисциплин, несомненно будет принадлежать ведущая роль в организации комплексных, междисциплинарных эколого-генетических исследований.

Несмотря на то что Ч. Дарвин имел прямых предшественников, что основные результаты были получены им практически одновременно с А. Уоллесом, исторически сложилось так, что с именем Дарвина связана целая эпоха развития теории эволюции; этап классического дарвинизма удается четко приурочить и к достаточно определенному историческому отрезку времени. Иначе обстоит дело с СТЭ, в основном сформировавшейся к 40-м годам (The new systematics. . ., 1940), но несомненно развивавшейся далее и давшей в последующие годы важные и интересные результаты (Майр, 1974; Левонтин, 1978; Грант, 1984). С нашей точки зрения, современные исследования следует рассматривать как очередной, новый этап в рамках СТЭ.

Литература

Аренс Х., Беллман К. Кибернетические методы в количественной генетике // Генетика. 1969. Т. 5, № 10. С. 154—168.

Вернадский В. И. Размышления натуралиста. Кн. 2. Научная мысль как планетное явление. М., 1977. 191 с.

Гершензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2, № 1. С. 85—107.

Глотов Н. В. Очерк развития отечественной популяционной генетики // Исследования по генетике. Л., 1981. Вып. 9. С. 85—105.

Глотов Н. В. Количественный анализ взаимодействия генотип—среда в природной популяции // Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. Ереван, 1983. С. 187—199.

Глотов Н. В., Арнаутова Г. И. Полиморфизм по окраске цветка в природных популяциях *Primula sibthorpii* Hoffm. // Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана. Махачкала, 1981. С. 81—89.

Глотов Н. В., Гриценко В. В. Эколого-генетическое исследование овсяницы Воронова (*Festuca woronowii* Hack.) в Дагестане // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 6. С. 823—830.

Глотов Н. В., Пешева М. Г. Аномалии жилкования крыла и количественные морфологические признаки в природной популяции *Drosophila melanogaster* // Вестн. ЛГУ. Биология. 1984. № 9, вып. 2. С. 101—104.

Глотов Н. В., Тараканов В. В. Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип—среда в природной популяции // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 6. С. 760—770.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции биологических систем в процессах эволюции популяций // Журн. общ. биологии. 1948. Т. 9, № 3. С. 203—244.

Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М., 1984. 183 с.

Ищенко В. Г. Экологическая структура популяции и эффективность брачных хоров у малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск, 1980. С. 27—30.

Кузнецова О. В., Тишкин В. В., Иванченко И. В., Глотов Н. В. Линия *Drosophila melanogaster*, предназначенная для оценки приспособленности популяций // Цитология и генетика. 1984. № 4. С. 290—294.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978. 351 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.

Митрофанов В. Г. Физиологические основы и эволюция доминантности // Проблемы экспериментальной биологии. М., 1977. С. 21—31.

Санников С. Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология. 1981. № 6. С. 23—33.

Тимофеев-Ресовский Н. В. О Менделе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, № 4. С. 14—21.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Генетика, эволюция и теоретическая биология // Природа. 1980. № 9. С. 62—65.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Тюрюканов А. Н. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, № 1. С. 123—132.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973. 277 с.

Тыщенко В. П. Сигнальное действие экологических факторов // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 5. С. 655—667.

Ушаков Б. П. Физиологический анализ изменений приспособленности особей в онтогенезе и селективного преимущества гетерозигот // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45, № 5. С. 602—614.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1926. Т. 2, № 1. С. 3—54; № 4. С. 237—240.

Четвериков С. С. «О некоторых моментах...» (1926). Глава V. «Экспериментальное исследование геновариаций» (1929). Публикация Бабкова В. В. // Генетика. 1982. Т. 18, № 3. 341—348.

Шишкин М. А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (Еще раз об эволюционной роли модификаций) // Экология и эволюционная теория. Л., 1984. С. 196—216.

Brown J. Fitness in complex avian social systems // Life Science Research Reports. 1980. Vol. 18. P. 115—128.

Clausen J., Keck D. D., Hiesey W. M. Experimental studies on the nature of species. 1. Effect of varied environments on Western north American plants // Carnegie Institute of Washington Publication. 1940. N 520. 452 p.

Ford E. B. Ecological genetics. London, 1964. 335 p.

Gillespie J., Langley C. Multilocus behavior in random environments. 1. Random Levene models // Genetics. 1976. Vol. 82, N 1. P. 123—137.

Gupta A. P., Lewontin R. C. A study of reaction norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura* // Evolution. 1982. Vol. 36, N 5. P. 934—948.

Haymer D. S., Hartl D. L. The experimental assessment of fitness in *Drosophila*. 1. Comparative measures of competitive reproductive success // Genetics. 1982. Vol. 102, N 3. P. 455—466.

Howard R. D. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs // Ecology. 1978. Vol. 59, N 4. P. 789—798.

Lewontin r. C., Ginzburg L. R., Tuijapirkar S. D. Heterosis as an explanation for large amoints of genic polymorphism // Genetics. 1978. Vol. 88, N 1. P. 149—170.

Mather K. Biometric genetics. New York, 1949. 158 p.

Mikkola K. Dominance relations among the melanic forms of *Biston betularius* and *Odontopera bidentata* (*Lepidoptera, Geometrida*) // Heredity. 1984. Vol. 52, N 1. P. 9—16.

Parsons P. A. Habitat selection and evolutionary strategies in *Drosophila*: an invited address // Behavioral Genetics. 1978. Vol. 8, N 6. P. 511—526.

Prout T. The relation between fitness components and population prediction in *Drosophila* // Genetics. 1971. Vol. 68, N 1. P. 127—167.

Richmond R. C., Gerking J. L. Oviposition site preference in Drosophila // Behavioral Genetics. 1979. Vol. 9, N 3. P. 233—241.
Sade D. S. Can «fitness» be measured in Primate populations? // Life Science Research Reports. 1980. Vol. 18. P. 97—114.
Sober E., Lewontin R. C. Artifact, cause and genic selection // Philosophic Science. 1982. Vol. 49, N 2. P. 157—180.
The new systematics. Oxford, 1940. 583 p.

Л. З. Кайданов

НАПРАВЛЕННОСТЬ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИ ОТБОРЕ ПО АДАПТИВНО ВАЖНЫМ ПРИЗНАКАМ

Проблема наследственной изменчивости находится в центре внимания популяционной генетики с момента ее возникновения. Разработка ее осуществляется в двух основных направлениях: 1) выявление наследственного разнообразия внутри популяции и механизмов его поддержания; 2) раскрытие источников и темпов наследственных изменений. Коротко остановимся на некоторых итогах изучения данной проблемы.

Генетическая гетерогенность популяций

В основополагающих исследованиях С. С. Четверикова, его учеников и последователей (Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. П. Дубинин, Ф. Добржанский и др.) установлена насыщенность природных популяций морфологическими, а затем и физиологическими мутациями, влияющими на жизнеспособность.[1] Их работы дали доказательства роли мутаций как материала для действия отбора. Было сформулировано представление о том, что мутационный процесс создает огромный резерв наследственной изменчивости в популяции, который может быть вскрыт и мобилизован при изменении условий существования (И. И. Шмальгаузен, С. М. Гершензон). Распределение классов мутаций в популяциях, по-разному влияющих на жизнеспособность, носит, как оказалось, вполне закономерный характер (Г. Д. Муретов, С. М. Гершензон, Ф. Добржанский).

На рис. 1 представлены частоты встречаемости хромосом 2, по-разному влияющих на жизнеспособность, в природной популяции *Drosophila pseudoobscura*. Видно, что значительную часть от общего числа составляют хромосомы, несущие вредные мутации.

---

[1] Библиографию этих и ниженазванных классических работ см.: Развитие эволюционной теории в СССР. Л., 1983, с. 521—594.

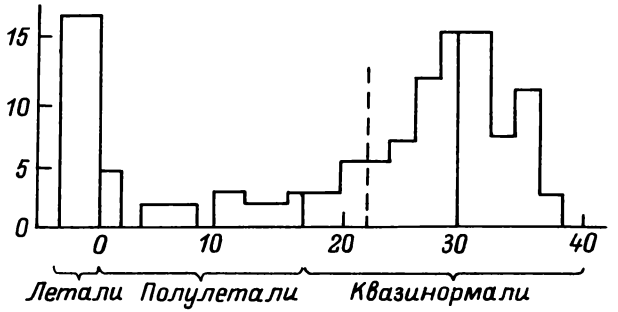


Рис. 1. Распределение хромосом 2, по-разному влияющих на жизнеспособность, в природной популяции *Drosophila pseudoobscura* (по: Меттлер, Грегг, 1972).

По оси обсцисс — классы хромосом; *по оси ординат* — частота (%) встречаемости хромосом разных классов. *Пунктирная линия* — средняя жизнеспособность особей всех классов; *сплошная линия* — средняя жизнеспособность класса квазинормальных гомозигот.

Подобную в принципе картину выявляют каждый раз, когда обращаются к анализу распределения мутаций жизнеспособности в естественных популяциях. Такое распределение служит важной характеристикой наследственной гетерогенности популяции в целом. Можно полагать, что в экстремальных условиях, которые создаются, например, при резком сокращении численности популяции в результате перезимовки или на краю ареала, соотношение классов хромосом, по-разному влияющих на жизнеспособность, существенно меняется. Еще в 30-х годах были предприняты исследования, в которых прослеживали динамику во времени отдельных фенотипически различающихся классов особей в популяции. Изучали генетически детерминированные различия по окраске у насекомых (Н. В. Тимофеев-Ресовский, Е. Форд), у грызунов (С. М. Гершензон), а также структурные перестройки хромосом типа инверсий у дрозофил (Н. П. Дубинин, Ф. Добржанский, Л. Стертевант, Г. Г. Тиняков). Именно эти работы в значительной мере определили формирование представлений о полиморфизме как фундаментальном свойстве популяции и о роли отбора в поддержании полиморфной структуры. Тогда же, в 30-х годах, началось систематическое изучение состава мутаций в одних и тех же популяциях на протяжении ряда лет. Обнаружение эффекта гетерозиса на популяционном уровне привело к возникновению балансовой концепции, которая со второй половины 50-х годов приобрела доминирующее положение при рассмотрении проблемы наследственной изменчивости популяций (И. Лернер, Н. П. Дубинин, Ф. Добржанский, Б. Уоллес). Эта концепция была противопоставлена классической, отрицавшей ведущую роль гетерозиса в поддержании генетической гетерогенности популяции.

Открытие в середине 60-х годов полиморфизма по белкам вызвало пересмотр прежних представлений об уровнях наследственной изменчивости в популяциях (Левонтин, 1978; Кирпични-

ков, 1979; Алтухов, 1983; Кимура, 1985). В итоге многолетней дискуссии между селекционистами и нейтралистами о механизмах поддержания биохимического полиморфизма синтетическая теория эволюции, отстаивающая примат естественного отбора, не утратила своих позиций. Напротив, произошло углубление и обогащение отдельных ее постулатов. Получили дальнейшее развитие представления о дифференциации структуры популяций, о поливариантности адаптивной нормы, о ведущей роли взаимодействий типа генотип—среда, об интеграции полигенных систем в популяциях (Алтухов, 1983; Глотов, 1983; Животовский, 1984).

Как отмечает Ю. П. Алтухов, на современном этапе развития популяционной биологии необходим переход «от анализа случайных выборок к систематическому изучению нативных популяций. . ., сохранивших свою исторически сложившуюся субпопуляционную структуру» (1983, с. 129). В популяционной генетике имеются примеры систематического изучения генотипической структуры одних и тех же природных популяций. К ним относятся уже упоминавшиеся исследования инверсионного полиморфизма у дрозофил (Dobzhansky, 1970), полиморфизма по окраске шерсти у грызунов (Гершензон, 1974), состава рецессивных летальных мутаций у дрозофил (Голубовский, 1980), полиморфизма по белкам в популяциях разных видов животных (Левонтин, 1978; Кирпичников, 1979; Алтухов, 1983). Так, М. Д. Голубовским (1980) было показано постоянное присутствие в популяциях *D. melanogaster* в высокой концентрации рецессивной летальной мутации l (2) *gl*. Эта мутация, как оказалось, придает гетерозиготным носителям очень важное свойство — повышенную устойчивость к экстремальным, низким температурам. Однако таких исследований, вскрывающих причины поддержания отдельных наследственных изменений в популяции, относительно немного. Особенно велик дефицит работ, в которых систематическое изучение генотипической структуры популяций производилось бы не только в оптимальных, но и в экстремальных условиях (например, см.: Ушаков, 1984). Вместе с тем исследования такого плана смогут в первую очередь вскрыть, как мы полагаем, адаптивный характер генотипических изменений под влиянием отбора.

Источники наследственной изменчивости в популяциях

Исследование вопроса о генетическом контроле мутирования, начатое еще в конце 20-х годов, привело к доказательству существования в популяциях генов-мутаторов, способных в десятки и сотни раз увеличивать частоту возникновения мутаций в других генах (Demerec, 1937; Rhoades, 1938; Тиняков, 1939). Опираясь на эти и другие работы, ряд авторов выдвинул предположение, что уровень спонтанного мутирования контролируется отбором и служит популяционной характеристикой (Дубинин, 1940; Берг, 1942). Однако убедительных доказательств межпопуляционных

различий по мутабильности получено не было. Впоследствии были найдены свидетельства синхронных и параллельных изменений концентрации отдельных мутаций в изолированных друг от друга популяциях дрозофил (Голубовский и др., 1974). Эти данные были интерпретированы как результат воздействия на мух инфицирующего фактора, скорее всего вирусной природы.

Во второй половине 70-х годов наметился качественный перелом в представлениях об источниках и темпах наследственных изменений в популяциях. Были открыты подвижные генетические элементы, обусловливающие высокую изменчивость и нестабильность генетического материала. Факты, указывающие на возможность существования подвижных генетических элементов, были получены значительно раньше, в замечательных исследованиях на кукурузе Б. Мак-Клинток (McClintock, 1951, 1965). В работах на бактериях на рубеже 60—70-х годов был обнаружен новый класс мутационных изменений, связанных со способностью особых отрезков ДНК, инсерций, встраиваться в бактериальную хромосому (Malamy, 1970; Starlinger, Saedler, 1972). За короткий срок изучения инсерционного мутагенеза у бактерий удалось собрать обширный экспериментальный материал (Смирнов, Ильина, 1977; Хесин, 1984). Накопленные к этому времени данные о нестабильности генома у эукариотических организмов получили истолкование на основе механизма перемещения инсерционных последовательностей или транспозонов (Rasmuson et al.,1974; Голубовский, 1977; Голубовский и др., 1977).

Открытие с помощью методов генетической инженерии мобильных диспергированных генов (мдг) сначала у дрозофилы, а затем и у других эукариот в новом свете представило проблему организации и функционирования генетического материала (Ильин и др., 1978; Георгиев и др., 1981). Вслед за открытием мдг-, или copia-подобных элементов были обнаружены и другие классы мобильных генетических элементов (Potter et al., 1980; Ильин, 1982). Стало ясно, что транспозиции мобильных элементов служат мощным источником наследственной изменчивости и в значительной степени определяют закономерности спонтанного мутагенеза (Хесин, 1984). В обычных условиях скорость перемещения подвижных генетических элементов относительно низка и составляет по приближенным оценкам $1 \cdot 10^{-4}$—$1 \cdot 10^{-5}$ (Ананьев и др., 1979; Георгиев и др., 1981). Однако возникают ситуации, когда частоты транспозиций резко возрастают. Наиболее известный случай — явление гибридного дисгенеза, впервые открытое на дрозофиле. Молекулярные механизмы гибридного дисгенеза, связанные с активными перемещениями Р-элемента, к настоящему времени исследованы достаточно подробно (Bingham et al., 1982; Rubin, 1983; Герасимова, 1985).

Эволюционная роль подвижных генетических элементов заключается, согласно утвердившейся точке зрения, в их способности резко усиливать темпы спонтанного мутагенеза. ДНК, входящая в состав таких элементов, какого-либо иного приспособительного

значения не имеет и должна рассматриваться как «эгоистическая» (Orgel, Crick, 1980; Хесин, 1984). Выдвинуто, однако, иное представление о роли транспозиций мобильных генетических элементов (Беляева и др., 1982; Пасюкова и др., 1984; Гвоздев, Кайданов, 1986). Подробнее об этом будет сказано ниже.

Направленный характер наследственных изменений при селекции по адаптивно важным признакам

Выявление направленности изменений генотипической структуры природных популяций представляет, как было отмечено выше, значительные трудности. Поэтому исследователи уже давно обратились к анализу генетических процессов в модельных популяциях, помещаемых в контролируемые условия. Полученные при этом результаты имеют существенное значение для понимания процессов, протекающих в естественных популяциях.

Замысел нашего селекционно-генетического эксперимента, начатого в 1966 году и продолжающегося по настоящее время, заключался в том, чтобы раскрыть генетические последствия жесткого отбора по адаптивно важным признакам в замкнутых инбредных линиях *Drosophila melanogaster* с помощью некоторых методов, применяемых в популяционной генетике. Селектируемый признак — уровень половой активности самцов.

Из природной популяции повели путем отбора в минус-направлении низкоактивную линию НА. Из этой линии и ее отводок впоследствии была получена серия родственных линий, резко различающихся по половой активности (рис. 2). Все они прошли около пятисот поколений тесного инбридинга.

Отбор на различия по одному признаку — половой активности — привел, как и следовало ожидать, к межлинейным разли-

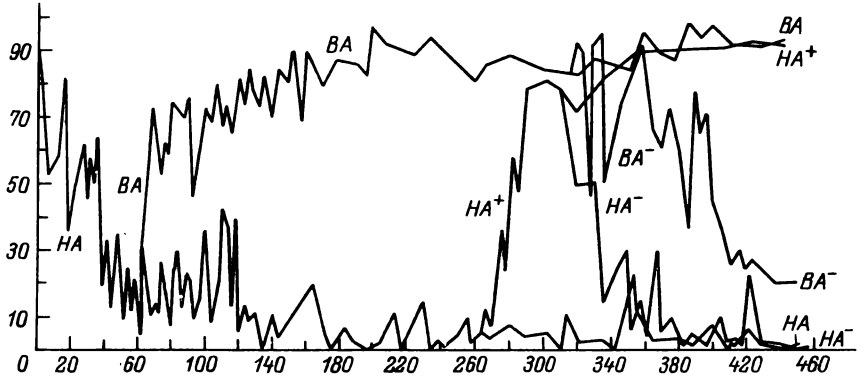


Рис. 2. Ход отбора линий *Drosophila melanogaster* на различия по половой активности самцов (п. а. с.).

По оси абсцисс — поколения отбора; *по оси ординат* — % высокоактивных самцов в каждом поколении. *HA*, *HA*⁻ и *BA*⁻ — линии, селектируемые на низкую п. а. с., *BA* и *HA*⁺ — линии, селектируемые на высокую п. а. с.

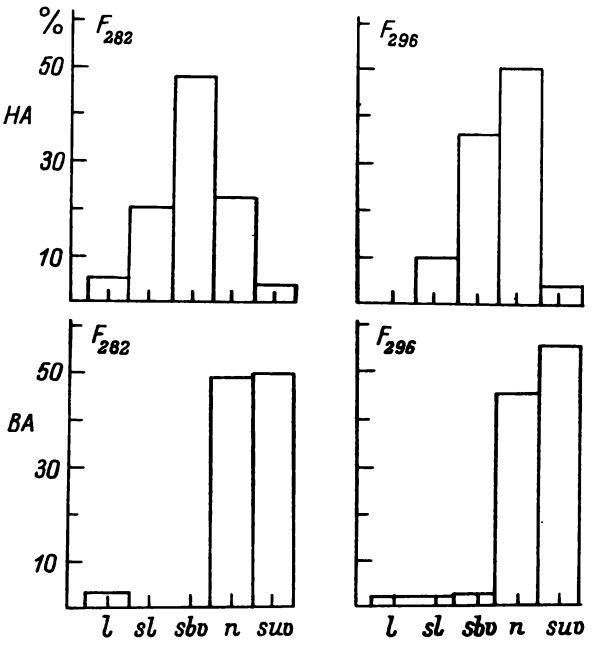


Рис. 3. Распределение хромосом 2, по-разному влияющих на жизнеспособность, в линиях НА и ВА *Drosophila melanogaster*.

По оси абсцисс — классы хромосом: летальных (*l*), полулетальных (*sl*), субвитальных (*sbv*), нормальных (*n*) и супервитальных (*suv*); *по оси ординат* — частота (%) встречаемости хромосом каждого класса. F_{282} и F_{296} — поколения отбора.

чиям по комплексу морфологических, физиологических, биохимических и поведенческих признаков (Кайданов, 1980, 1981; Гвоздев, Кайданов, 1986). Наследственную гетерогенность линий характеризовали по соотношению классов мутаций, по-разному влияющих на жизнеспособность. Мутации жизнеспособности были выбраны потому, что они в наиболее интегральном виде проявляются в фенотипе, будь то мутации структурных или регуляторных генов. Оценку гетерогенности линий осуществляли на протяжении десятков и сотен поколений (Кирпичникова, Кайданов, 1973; Кайданов, 1979).

На рис. 3 представлено распределение хромосом 2, различающихся по влиянию на жизнеспособность, в низкоактивной линии НА и полученной из нее возвратным отбором высокоактивной линии ВА. Видно, что линия НА содержит огромный груз вредных мутаций. Половина или даже большая часть хромосом в ней обусловливает в гомозиготном состоянии летальный, полулетальный или субвитальный эффект. Качественно иное распределение характерно для линии ВА. В этой линии генетический груз мутаций сведен до минимума, зато не менее половины хромосом 2 содержат супервитальные мутации, повышающие жизнеспособность.

Вполне очевидно, что состав мутаций жизнеспособности в селектируемых линиях непосредственно отражает направление искусственного отбора по адаптивно важным признакам. Отбор в минус-направлении сопровождается накоплением груза вредных мутаций, тогда как отбор в плюс-направлении приводит к очищению от вредных мутаций и накоплению мутаций противоположного действия. В результате отбора происходит перестройка генотипической структуры линий, которая носит адаптивный характер. Супервитальные мутации в анализируемых линиях по большей части проявляют полное или неполное доминирование и обладают к тому же супрессорным действием — способностью подавлять вредные мутации. Можно полагать, что и в природных популяциях, особенно в критических ситуациях, будет воспроизводиться картина распределения хромосом не только такая, какая изображена на рис. 1, но и та, которая представлена на рис. 3. Однако сведения подобного рода нам не известны.

Селектируемые нами линии отличаются исключительно высокой скоростью спонтанного мутирования (Горбунова, Кайданов, 1976; Кайданов, 1981; Рязанова, Гладков, 1984). Они содержат высокомутабильные локусы, неравномерно распределенные по геному. На основании полученных данных можно говорить о взрывной мутабильности, характерной для этих линий. Такой необычный характер возникновения наследственных изменений обеспечивается, по всей видимости, механизмом транспозиций мобильных диспергированных генов (мдг).

Изучение процесса перемещений копий мдг на материале наших линий производилось В. А. Гвоздевым с сотрудниками с 1979 г. Особенно тщательно изучены семейства мдг-1 и мдг-3 (Гвоздев и др., 1981; Беляева и др., 1982; Пасюкова и др., 1984). Главный результат исследований заключается в обнаружении системы адаптивных транспозиций (САТ) мдг (Гвоздев, Кайданов, 1986). Суть этого явления состоит в том, что при отборе по адаптивно важным признакам происходит не случайное перемещение копий мдг по геному. В геноме *D. melanogaster* существует, как оказалось, набор мишеней — точек локализации, куда с высокой вероятностью перемещаются копии мдг при переходе от инадаптивного состояния к адаптивному в результате искусственного или естественного отбора. При противоположном направлении отбора от адаптивного состояния к инадаптивному копии мдг из этих горячих точек-мишеней исчезают. Транспозиции осуществляются не по отдельным элементам — копиям мдг, а одновременно захватыьают целый комплекс таких элементов, что влечет за собой перестройку генома. Таким образом, можно констатировать существование координированных программ транспозиций мдг, которые, очевидно, отрабатываются в процессе эволюции и имеют важное приспособительное значение.

Приспособительный смысл системы адаптивных транспозиций мдг состоит, по всей вероятности, в том, что с ее помощью генерируются новые промоторные последовательности ДНК или комби-

нации таких последовательностей, которые усиливают транскрипцию соседних генов. При этом создается единая система регуляции целого комплекса генов (Errede et al., 1981; Гвоздев, Кайданов, 1986).

Итак, результаты изучения генетических последствий жесткого отбора по адаптивно важным признакам в инбредных линиях дрозофил дают основания постулировать возможность направленных наследственных изменений. Такая направленность выражается, с одной стороны, в закономерных изменениях под влиянием отбора концентрации мутаций, по-разному влияющих на жизнеспособность. При этом может происходить полное замещение груза вредных мутаций мутациями противоположного действия, повышающими жизнеспособность. С другой стороны, сам процесс возникновения новых наследственных изменений может быть запрограммирован и ограничен таким образом, чтобы обеспечивать приспособительный характер этих изменений.

Сделанное нами заключение основывается на результатах изучения весьма специализированных и во многом уникальных линий дрозофил. Вместе с тем мы полагаем, что итоги нашей работы помогут с новых позиций подойти к исследованию генетических процессов в популяциях и будут способствовать поискам новых путей в селекции.

Литература

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 1983. 279 с.

Ананьев Е. В., Беляева Е. С., Гвоздев В. А. и др. Множественные рассеянные по хромосомам гены *Drosophila melanogaster* с варьирующей локализацией. Сообщение II. Локализация генов *Dm225* и *Dm234* в районах интеркалярного гетерохроматина // Генетика. 1979. Т. 15. № 12. С. 785—798.

(*Беляева Е. С., Пасюкова Е. Г., Гвоздев В. А.* и др.) *Belyaeva E. S., Pasyukova E. G., Gvozdev V. A.* et al. Transpositions of mobile dispersed genes in *Drosophila melanogaster* and fitness of stocks // J. Mol. Gen. 1982. Vol. 185. P. 324—328.

Берг Р. Л. Частота мутирования в популяциях *Drosophila melanogaster*, населяющих пограничные районы расселения вида // Докл. АН СССР. 1942. Т. 36, № 2. С. 154—159.

(*Гвоздев В. А., Беляева Е. С., Ильин Ю. В.* и др.) *Gvozdev V. A., Belyaeva E. S., Ilyin Yu. V.* et al. Selection and transposition of mobile dispersed genes in *Drosophila melanogaster* // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1981. Vol. 45. P. 673—685.

Гвоздев В. А., Кайданов Л. З. Геномная изменчивость, обусловленная транспозициями мобильных элементов, и приспособленность особей *Drosophila melanogaster* // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47, N 1. С. 51—63.

Георгиев Г. П., Ильин Ю. В., Рысков А. П., Крамеров Д. А. Мобильные диспергированные генетические элементы эукариот и их возможное отношение к канцерогенезу // Генетика. 1981. Т. 17, № 2. С. 222—232.

Герасимова Т. И. Молекулярные основы гибридного дисгенеза // Генетика. 1985. Т. 21, № 1. С. 5—14.

Гершензон С. М. Генетический полиморфизм в популяциях животных и его эволюционное значение // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, № 5. С. 678—684.

Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3—10.

Голубовский М. Д. Нестабильный аллель локуса singed у дрозофилы и его дериваты, мутирующие в разных направлениях // Генетика. 1977. Т. 13, № 6. С. 1030—1041.

Голубовский М. Д. Мутационный процесс и нестабильность генов в природных популяциях дрозофил: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 1980. 32 с.

Голубовский М. Д., Иванов Ю. Н., Захаров И. К., Берг Р. Л. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях дрозофил // Генетика. 1974. Т. 10, № 4. С. 72—83.

(Голубовский М. Д., Иванов Ю. Н., Грин М. М.) Golubovsky M. D., Ivanov Yu. N., Green M. M. Genetic instability *Drosophila melanogaster:* putative multiple insertion mutants at the singed bristle locus // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1977. Vol. 74, N 7. P. 2973—2975.

Горбунова В. Н., Кайданов Л. З. Аллелизм спонтанных понижающих жизнеспособность мутаций во вторых хромосомах линии НА *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1976. Т. 12, № 5. С. 113—118.

Дубинин Н. П. Дарвинизм и генетика популяций // Успехи соврем. биологии. 1940. Т. 13, № 2. С. 276—305.

Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М., 1984. 183 с.

Ильин Ю. В. Мобильные диспергированные гены эукариот // Итоги науки и техники. Сер. молекуляр. биологии. 1982. Т. 18. С. 5—48.

(Ильин Ю. В., Чуриков Н. А., Ананьев Е. В. и др.) *Ilyin Yu. V., Tchurikov N. A., Ananiev E. V.* et al. Studies on the DNA fragments of mammals and *Drosophila* containing structural genes and adjacent sequences // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1978. Vol. 42. P. 959—969.

Кайданов Л. З. Анализ генетических последствий отбора и инбридинга у *Drosophila melanogaster* // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 6. С. 834—850.

(Кайданов Л. З.) Kaidanov L. Z. The analysis of genetic consequences of selection and inbreeding in *Drosophila melanogaster* // Genetica (Ned.). 1980. Vol. 52/53. P. 165—181.

Кайданов Л. З. Об адаптивном значении скорости мутационного процесса // Исследования по генетике. Л., 1981. Вып. 9. С. 105—112.

Кимура М. Молекулярная эволюция: Теория нейтральности. М., 1985. 398 с.

Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб. Л., 1979. 391 с.

Кирпичникова Е. В., Кайданов Л. З. Концентрация хромосом с летальными и полулетальными мутациями в высокоинбредных селектируемых линиях НА и ВА *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1973. Т. 9, № 4. С. 162—164.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978. 351 с.

Пасюкова Е. Г., Беляева Е. С., Коган Г. Л. и др. Транспозиции мобильных диспергированных генов, коррелирующие с изменением приспособленности, у *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1984. Т. 20, № 11. С. 1772—1782.

Рязанова Л. А., Гладков А. В. Частота спонтанного возникновения мутаций, влияющих на жизнеспособность, в хромосоме 2 длительно селектируемых инбредных линий *Drosophila melanogaster* // Вестн. ЛГУ. Биология. 1984. № 21. С. 95—96.

Смирнов Г. Б., Ильина Т. С. IS-элементы и их роль в генетической рекомбинации // Генетика. 1977. Т. 13, № 4. С. 696—712.

Тиняков Г. Г. Высокомутабильная линия из дикой популяции *Drosophila melanogaster* // Докл. АН СССР. 1939. Т. 22, № 9. С. 615—621.

Ушаков Б. П. Физиологический анализ изменений приспособленности особей в онтогенезе и селективного преимущества гетерозигот // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45, № 5. С. 602—614.

Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М., 1984. 472 с.

Bingham P. M., Kidwell M. G., Rubin G. M. The molecular basis of P-M hybrid dysgenesis: the role of the P-element, a P-strain — specific transposon family // Cell, 1982. Vol. 29. P. 995—1004.

Demerec M. Frequency of spontaneous mutations in certain stocks of *Drosophila melanogaster* // Genetics, 1937. Vol. 22, N 4. P. 469—478.

Dobzhansky Th. G. Genetics of the evolutionary process. New York, 1970. 505 p.

Errede B., Cardillo T. S., Weber G., Sherman F. Studies on transposable elements in yeast // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1981. Vol. 45. P. 593--597.

Malamy M. H. Some properties of insertion mutation in the lac operon // The lactose operon. New York, 1970. P. 359–373.

McClintock B. Chromosome organization and genetic expression // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1951. Vol. 16. P. 13—47.

McClintock B. The control of gene action in maize // Brookhaven Symp. Biol. 1965. Vol. 18. P. 162—184.

Orgel L. E., Crick F. H. C. Selfish DNA: the ultimate parasite // Nature. 1980. Vol. 284. P. 604—607.

Potter S., Truett M., Phillips M., Maher M. Eucaryotic transposable genetic elements with inverted terminal repeats // Cell. 1980. Vol. 20. P. 639—648.

Rasmuson B., Green M. M., Karlsson B. M. Genetic instability in *Drosophila melanogaster*: evidence for insertion mutations // Mol. Gen. Genet. 1974. Vol. 133. P. 237—247.

Rhoades M. M. Effect of the Dt gene on the mutability of the allele in maize // Genetics. 1938. Vol. 23. P. 377—397.

Rubin G. M. Dispersed repetitive DNAs in *Drosophila* // Mobile genetic elements. New York; London, 1983. P. 329—361.

Starlinger P., Saedler H. Insertion mutations in microorganisms // Biochemie. 1972. Vol. 54. P. 177—185.

А. С. Мальчевский

ДИСПЕРСИЯ ОСОБЕЙ И КОНТАКТ ПОКОЛЕНИЙ КАК ФАКТОР И ДВИЖУЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ (НА ПРИМЕРЕ ПТИЦ)

У высших позвоночных, в основном у птиц и млекопитающих, благодаря контакту поколений, наиболее быстрыми темпами может достигаться адаптивный эффект и происходить распространение приспособительных форм поведения. Молодая особь, попадая впервые в новые для нее условия, но туда, где есть особи ее вида, очень скоро начинает вести себя так, как того требует местная обстановка. На значение изменений поведения животных в процессе эволюции и приспособления их к изменениям в среде в свое время обратил внимание А. Н. Северцов (1922). Непосредственное отношение к рассматриваемому вопросу имеет также понятие «сигнальная наследственность», выдвинутое М. Е. Лобашевым (1961).

В настоящей статье способность высших животных к изменению повадок и быстрому их распространению связывается с другим фактором, существенно влияющим на ход эволюции, а именно с явлением дисперсии (dispersal), т. е. с процессом расселения особей от мест их рождения. Этот процесс происходит перманентно. В него ежегодно включается большое число особей, глав-

ным образом молодых (Мальчевский, 1969). Отметим, что термин «контакт поколений» близок понятию «сигнальная наследственность». Понимать его надо в самом широком смысле. Это далеко не только результат взаимоотношений «родители—дети». В основном это отношения, в которые, в процессе дисперсии, вступают молодые особи с представителями вида старших поколений, встречающимися на их жизненном пути после распада выводка. Таким образом, речь идет о подвижных животных, способных к оценке обстановки, заимствованию опыта и передаче его от поколения к поколению, т. е. о животных, у которых существует, если можно так выразиться, негенетическая «память» вида и наблюдаются местные адаптивные «традиции».

Птицы в этом отношении особенно показательны. Они подвижны и часто попадают в районы, удаленные от мест рождения. Стремление подражать и следовать за уверенно ведущими себя (старшими) особями выражено у них очень сильно. Путем подражания они часто находят благоприятные места гнездования и кормежки, осваивают новые виды пищи. Они способны перенимать способы охоты и кормодобывания, дистанцию вспугивания (степень осторожности) и другие повадки. К тому же большинству птиц свойственна дальняя голосовая связь, играющая первостепенную роль в контакте поколений, особенно при так называемом «ситуативном типе общения», который обслуживает большинство жизненных ситуаций. Звуковое общение и взаимопонимание при этом осуществляются не по прямому каналу «звук—ответная реакция», как полагали раньше, а через оценку ситуации по схеме: «сигнал—ситуация—ответ» (Мальчевский, 1982), что способствует приобретению и быстрому распространению опыта. Среди животных именно птицы наиболее удобны для изучения явления дисперсии и выяснения скорости распространения адаптивных поведенческих реакций. Птицы заметны на расстоянии и легко поддаются индивидуальной маркировке. Это позволяет длительное время наблюдать за отдельными особями и их потомками.

Многие черты экологии и поведения птиц могут видоизменяться в зависимости от обстоятельств и местных условий. Благодаря контакту поколений местные экологические «традиции» могут сохраняться длительное время. У воробьиных птиц, например, локальные особенности видовой песни существуют десятилетиями и поддерживаются путем подражания молодых птиц старым, не обязательно родителям. Подобного рода местным особенностям поведения птиц часто придают значение признаков, якобы характеризующих «местные популяции». На самом же деле они создают лишь видимость так называемых популяций (Мальчевский, 1968). В этой связи большой интерес представляет процесс урбанизации некоторых видов птиц, идущий в настоящее время весьма быстрыми темпами. У птиц, живущих в городах, новые адаптивные повадки возникают и распространяются буквально на глазах. Озерные чайки (*Larus ridibundus* L.) и кряковые утки (*Anas platyrhynhos* L.) в Ленинграде, например, ведут себя сейчас так, как

еще 10—15 лет назад орнитологи не могли даже предполагать. Обычно осторожную крякву горожане теперь кормят чуть ли не с рук. Чайки, помимо выхватывания добычи с поверхности воды (исходный способ питания), кормятся теперь стаями на газонах в центре города, посещают помойки. Их можно увидеть охотящимися за майскими и июньскими хрущами, ивовыми волнянками и другими насекомыми, которых они схватывают во время массового лета над вершинами деревьев, растущих в городских скверах. Такого никто раньше не наблюдал. Теперь это — массовое явление. Столь же быстро озерные чайки выработали привычку, при отыскании корма, стаей ходить за трактором, а в Прибалтике некоторые виды чаек теперь гнездятся даже на крышах городских домов.

Сизые голуби (*Columba livia*) когда-то считались сугубо оседлыми птицами. Полагали, что так называемый уличный голубь будто бы всю жизнь живет на той улице, на которой родился. Однако специальные наблюдения и работы по кольцеванию показали, что даже у домашних голубей существует широкий обмен особями между населениями разных городов. В Софии неоднократно отлавливались сизые голуби, окольцованные в Берлине, Бухаресте, Будапеште, Праге и Белграде (Нанкинов, 1982).

В период блокады Ленинграда голуби, как известно, полностью исчезли из города. Первый, явно залетный, голубь был встречен нами здесь 29 марта 1947 года. В течение же последующих двух-трех десятилетий сизые голуби не только наводнили все районы Ленинграда, но и заселили практически все города и поселки Северо-Запада РСФСР. Стаи перемещающихся голубей можно постоянно наблюдать на всей территории Ленинградской области, даже за 10—15 км от ближайших деревень (Мальчевский, Пукинский, 1983). Это свидетельствует о том, что даже такому, казалось бы, строго оседлому виду, как домашний сизый голубь, свойственна широкая дисперсия — выселение части особей из родных мест. В. В. Алпатов (1980) указывает на то, что в 50-х годах голуби в разных городах отличались по степени доверчивости, способности сидеть на деревьях и другим признакам, которыми можно якобы характеризовать отдельные популяции этих птиц. Однако считать эти особенности поведения голубей признаками, имеющими популяционный характер, с нашей точки зрения нельзя. Сейчас голуби ведут себя сходно во многих городах. Доверчивость по отношению к людям, способность сидеть на ветвях деревьев, привычка рыться в отходных бачках, питаться на улицах отбросами — все это признаки благоприобретаемые и быстро распространяющиеся благодаря контакту поколений и дисперсии особей. Лишь бы были к тому соответствующие условия. Если на шоссе или железнодорожной насыпи бывает просыпано зерно, то голуби, в ожидании возможности подлета к нему, сидят даже на проводах, чего раньше никогда не наблюдалось.

Таким образом, о потенциальных возможностях поведения представителей того или иного вида трудно судить по наблюде-

ниям в одном месте, они всегда шире их реальных проявлений и определяются широтой «нормы реакции» вида и местными обстоятельствами. Зоологи же, наблюдая за отдельными поселениями птиц, чаще всего имеют дело с их местными чертами поведения, создающими, повторяем, лишь видимость локальных популяций.

Широта видовой нормы реакции и дисперсия особей — явления взаимосвязанные. У видов с широким размахом дисперсии особей, благодаря постоянному контакту поколений, обмен генной информацией происходит на значительных пространствах ареала. Эволюция таких видов идет в основном в направлении расширения нормы реакции и возрастания экологической пластичности, а не по пути внутривидовой дифференциации, эволюционное значение которой, с нашей точки зрения, часто преувеличивается. Норма реакции особей у таких (сильных) видов стремится к уровню нормы реакции вида. Понятие же «популяция» у них имеет обычно ранг географической расы, подвида или даже вида.

У большинства певчих птиц, которые в течение нескольких десятилетий (1951—1984 гг.) являлись объектами специального изучения автора и орнитологов кафедры зоологии позвоночных ЛГУ, размах дисперсии весьма значителен. При стационарных многолетних наблюдениях и массовом кольцевании птиц во всех случаях местное население ежегодно оказывалось обновленным на 70—80 (и более) процентов за счет притока со стороны молодых и некоторой части старых птиц. Модельными объектами служили самые различные виды, как перелетные, так и оседлые — дрозды, славки, пеночки, мухоловки, синицы, воробьи, ласточки. Общая картина степени постоянства и подвижности территориальных связей оказывалась сходной: большинство молодых птиц первогодков разлеталось от места рождения, старые же в основном возвращались на прежнее гнездование (см. работы: А. Р. Гагинской, В. И. Головань, Н. В. Лапшина, В. М. Музаева, Д. Н. Нанкинова, Г. А. Носкова, С. П. Резвого, Р. Б. Савинич, С. А. Фетисова, и др.). Говоря о степени постоянства местного населения, нельзя забывать, что старые птицы, будучи молодыми, тоже прилетали в район своего первого гнездования со стороны. Консерватизм по отношению к месту размножения вырабатывается у них обычно после первого (удачного) гнездования. Большинство же молодых певчих птиц в первый год своей жизни разлетается. Таким образом, в жизни местного населения птиц следует различать две тенденции — гнездовой консерватизм, закрепляющий за видом уже освоенные места, и дисперсию особей, в результате которой происходит перераспределение птиц по благоприятным для размножения угодьям, а иногда открываются и новые для вида территории.

Судить о полном размахе дисперсии очень трудно. Из-за широкого разлета птиц в первый год их жизни установить все места их поселений практически невозможно. Хотя в литературе и накопилось довольно много сведений о случаях размножения молодых птиц-первогодков в местах, удаленных за сотни и более километров

от района их рождения, тем не менее общая картина ежегодной дисперсии всегда остается до конца неизвестной. Приходится использовать косвенные показатели. Основные из них следующие.

1. Как было сказано выше, данные кольцевания самых различных видов воробьиных птиц свидетельствуют о ежегодном обновлении местного населения, что указывает на постоянно происходящий в природе интенсивный обмен особями, родившимися в разных местах. Надо полагать, что происходящее на малых площадях должно отражать процессы, протекающие на более широких территориях. Дисперсия особей идет ежегодными «шагами», от поколения к поколению. Обычно она имеет ненаправленный характер и приводит к панмиксии, охватывающей значительную часть ареала. В случае же ее направленности может произойти быстрое смещение границ видовых ареалов, что недавно и было зафиксировано нами на Северо-Западе РСФСР для 17 видов птиц (Мальчевский, Пукинский, 1983).

2. У перелетных птиц веер разлета особей, родившихся в одном районе, при следовании на зимовку очень широк. В этом отношении показателен пример с дроздом-белобровиком (*Turdus iliacus* L.). Многолетнее кольцевание этих дроздов показало, что птицы, появившиеся на свет под Ленинградом, рассредоточиваются на зимовке в южной Европе на расстояниях до 1500 км (от Португалии до Болгарии). Здесь белобровики смешиваются с птицами, прилетающими из других районов, в частности из Прибалтики. Образуя общие стаи и увлекая друг друга (контакт поколений), птицы могут приводить с собой на зимовку и на места размножения особей, родившихся в разных, подчас удаленных один от другого районах. Вполне законно предположить, что угол разлета молодых птиц от мест рождения равен углу их разлета с мест зимовки. В таком случае, особенно если учесть многолетние «шаги» дисперсии, область, охватываемая панмиксией у дрозда-белобровика, может простираться практически на всю европейскую часть его ареала.

3. У многих так называемых «оседлых» видов размах дисперсии бывает не менее широким, чем у перелетных. Как показали исследования Г. А. Носкова, А. Р. Гагинской, О. П. Смирнова, С. А. Фетисова, Е. В. Шутенко и др., проводивших систематическое кольцевание полевых воробьев (*Passer montanus* L.), больших синиц (*Parus major* L.) и серых ворон (*Corvus corni* L.), молодые птицы этих видов до наступления половозрелости предпринимают очень широкие кочевки. Как правило, они не возвращаются обратно, а оседают в разных местах, благоприятных в кормовом отношении, иногда за 1000—1500 км от мест их рождения. Наоборот, старые особи, ранее уже гнездившиеся, проявляют иногда очень стойкий консерватизм по отношению к месту гнездования. У серой вороны, например, одна и та же территория может сохраняться десятилетиями. По данным кольцевания (Шутенко, 1983), постоянство места гнездования поддерживается поочередной заменой партнеров, в случае гибели одного из них, т. е. контактным путем. При

сохранении благоприятных условий колониальные поселения грачей (*Corvus frugilegus* L.) существуют иногда в течение столетий. Это не означает, однако, того, что такие колонии представляют собой поселения родственных семей.

Термин «местная популяция», которым пестрят экологические работы, чаще всего не соответствует понятию «популяция» в его микроэволюционном значении. Этот термин стал уже терять свой первоначальный генетический смысл, что приводит вообще к большой путанице в понятиях. В экологических работах этот термин означает по существу «местное население», которое, как это было показано выше, у большинства видов птиц находится в состоянии постоянного обновления. Дробление на популяции для многих широко распространенных видов не характерно. Этот процесс (образование изолированных популяций) обычно происходит у видов, у которых внутренняя потенция к дисперсии ослаблена и возможность широкого контакта поколений ограничена. Чтобы восстановить, например, численность глухаря (*Tetrao urogallus* L.), некогда распространенного в Англии, потребовался его завоз из Швеции. Для кряквы (сильно дисперсирующий вид) такого завоза не потребовалось бы. Она, не образуя даже подвидов, населяет всю Евразию, половину Северной Америки, Исландию и даже проникла в южную Гренландию. У сильно дисперсирующих птиц эволюция видов идёт широким фронтом в направлении расширения нормы реакции. Преобладание же консервативной стороны поведения, при изменении условий, легко может привести к распаду вида на отдельные изолированные популяции, т. е. к островным его поселениям. Это повлечет за собой прекращение обмена генофондом и сужение видовой нормы реакции. Такой процесс может означать начало деградации вида и при определенных условиях привести к его вымиранию. Недаром существует образное выражение Э. Майра: «Острова — ловушки видов». Такие «ловушки» существуют и на континентах.

При изучении территориального поведения птиц с помощью кольцевания прежде всего улавливаются их возвраты в те районы, где за птицами ведутся постоянные наблюдения. Дальние разлеты практически не поддаются полному контролю. И, сбрасывая со счета оставшийся неизвестным общий размах дисперсии, орнитологи первоначально пришли к выводу, что птиц, которые не вернулись в родные места, следует считать погибшими. Гнездовой консерватизм птиц был таким образом возведен в абсолют. Очень большое влияние на такие представления оказала книга Х. Говарда (Howard, 1920), а также более поздние высказывания Э. Майра и Д. Лэка, которые подчеркивали, что птицы пользуются крыльями для того, чтобы возвращаться домой, и что поэтому популяции у них более изолированны, чем это можно было бы ожидать. Эта точка зрения доминировала более полувека и признается многими сейчас. Она повлияла на формирование у орнитологов представления о том, что в пределах ареала вида будто бы существует множество локальных изолированных популяций. В дейст-

вительности же орнитологи, работая в поле, имеют дело в основном с ежегодно обновляющимися «местными поселениями» птиц, которые генетически не изолированы или изолированы в гораздо меньшей степени, чем это было принято считать. На наш взгляд, у большинства широкораспространенных видов вообще нет местных популяций в строгом понимании этого термина. Внутривидовая дифференциация у них проявляется в основном на уровне географических форм или подвидов.

Распад видов на изолированные популяции лишь ослабляет их. Этот процесс обычно происходит на так называемой «консервативной» стадии эволюции вида (Мальчевский, 1974), когда территориальный консерватизм начинает доминировать над дисперсией особей. При ухудшении условий существования и разобщенности популяций это может привести к постепенному сокращению ареала, а в конечном счете к угасанию вида. Многие из таких видов уже занесены в Красную книгу.

Итак, дисперсия особей — прогрессивный фактор эволюции, способствующий расширению нормы реакции вида и повышению уровня экологической пластичности особей. Понимать дисперсию только как выселение особей, вследствие перенаселения и борьбы птиц за территорию, как это принято считать, нельзя. Она обусловлена внутренними причинами — стремлением к расселению в период подвижной стадии онтогенеза на первом году жизни и присущей высшим позвоночным, в том числе птицам, потребностью в контакте поколений.

Литература

Алпатов В. В. Значение наблюдений над городскими голубями для общей биологии // Докл. Моск. о-ва испытателей природы. Общая биология. 2-е полугодие 1978 года. М., 1980. С. 73—74.

Лобашев М. Е. Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. Л., 1961. Вып. 1. С. 3—11.

Мальчевский А. С. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц // Вестн. ЛГУ. Биология. 1957. № 9. С. 58—70.

Мальчевский А. С. Местные напевы и географическая изменчивость песни у птиц // Вестн. ЛГУ. Биология. 1958. № 8. С. 110—119.

Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., 1959. 279 с.

Мальчевский А. С. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 6. С. 833—842.

Мальчевский А. С. Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц) // Вестн. ЛГУ. Биология. 1974. № 3. С. 5—15.

Мальчевский А. С. Биологические основы звуковой коммуникации птиц // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 7. С. 1000—1008.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий (история, биология, охрана). Л., 1983. Т. 1. 480 с.; Т. 2. 502 с.

Нанкинов Д. Н. Птиците на град София // Орнитологически информационен бюлетин. № 12. София, 1982. 386 с.

Северцов А. Н. Эволюция и психика. М., 1922. 54 с.

Шутенко Е. В. Серая ворона — *Corvus cornic* L. // Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий (история, биология, охрана). Л., 1963. С. 439—449.

Howard H. Territory in the bird life. London, 1920. 208 p.

З. М. Рубцова

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ У АПОМИКТИЧЕСКИХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Частичная или полная утрата полового размножения рядом покрытосеменных при переходе их на апомиксис ведет к резкому сокращению у них наследственной изменчивости. Оно происходит за счет ослабления рекомбинационного процесса. Обеднение запаса наследственной изменчивости должно оказывать отрицательное влияние на эволюционную судьбу апомиктов. Однако с потерей полового размножения апомикты не обнаруживают ясных черт деградации или близкого вымирания. Напротив, большинство из них сохраняет сложную гетерозиготность, высокую пластичность; они проявляют лучшую конкурентоспособность в отношении родственных амфимиктов. Для апомиктических таксонов характерен сильный полиморфизм по хромосомным числам и фенотипическим признакам. Многие апомиктические виды выступают доминантами в растительных сообществах.

Проблема изменчивости у апомиктов заключалась не только в том, чтобы вскрыть генетические механизмы и пути возникновения разнообразия у этих организмов, но и установить, в какой степени они способны компенсировать недостающий объем рекомбинаций. Экспериментальное изучение изменчивости у апомиктов началось несколько позже, чем разработка ряда других аспектов проблемы апомиксиса. Внимание исследователей долгое время было сосредоточено преимущественно на изучении разнообразия форм апомиксиса у покрытосеменных, их цитоэмбриологической основы, выяснении причин апомиктического размножения и др. (Clausen, 1954).

Исключением явились экспериментальные скрещивания апомиктических видов *Hieracium*, проведенные К. Остенфельдом, и видов *Rubus* — Б. Лидфорсом. Остенфельд (Ostenfeld, 1910, 1921) указал на источники изменчивости у апомиктических видов ястребинок — гибридизацию и мутационный процесс. Возникшие такими путями новые формы поддерживают свое существование благодаря бесполому размножению, обусловливая известный полиморфизм. Важность сочетания апомиксиса и гибридизации для полиморфизма и изменчивости апомиктических таксонов подтвердилась в дальнейших исследованиях многих экспериментаторов. Но значение мутаций для изменчивости и полиморфизма апомиктов он переоценил. Лидфорс (Lidforss, 1914) изучал последствия самоопыления у ежевик; в потомстве возникли аберранты, отличающиеся от родительской формы рядом признаков. Он первым обратил внимание на значение для изменчивости неполного (факультативного) апомиксиса.

Долгое время трудности в решении вопроса изменчивости коренились в противоречивости теоретических заключений и фак-

тически наблюдаемого существования апомиктических видов в природе. Сложившееся общее мнение о том, что апомиксис уменьшает и в конечном счете кладет конец изменчивости (Gustafsson, 1947), только отчасти можно было признать правильным, если адресовать его к абсолютно замкнутым системам (Grant, 1958). Невозможно дать правильный ответ о степени, источниках, механизмах наследственной изменчивости апомиктов без учета конкретных форм проявления этого способа размножения в том или ином таксоне. Особенности формирования зародышевого мешка и развития яйцеклетки при гаметофитном апомиксисе, способы образования эмбрионов, наличие псевдогамии и целый ряд других признаков разных типов апомиксиса оказались весьма существенными для образования разнообразия потомства. Игнорирование этого неизбежно вело к противоположным точкам зрения.

В 30—40-е годы были развернуты обширные экспериментальные исследования механизмов изменчивости и полиморфизма в родах, характеризующихся сильным распространением апомиксиса: *Potentilla, Taraxacum, Crepis, Rubus, Poa, Alchemilla, Parthenium, Calamagrostis* (Müntzing, 1928, 1931; Gustafsson, 1932; Babcock, Stebbins, 1938; Akerberg, 1939; Rutishauser, 1943; A. a. G. Müntzing, 1945; Nygren, 1948, и др.).

Они показали, что по уровню изменчивости существуют большие различия между видами с факультативным и облигатным апомиксисом. Первые гораздо богаче как по разнообразию источников, обусловливающих возникновение аберрантов, так и по степени полиморфизма самих таксонов. Наиболее мощным источником изменчивости у факультативных апомиктов служит способность их к гибридизации, которая сохраняется у них довольно долго. Поскольку апомиктическое размножение возникает на базе полового и, кроме того, вероятно, узко локально, т. е. первоначально у единичных организмов, приобретающих необходимый комплекс генов, способных контролировать весь апомиктический цикл, оно более или менее длительное время продолжает сосуществовать с половым размножением. Постепенно апомиксис будет распространяться по популяции, однако присутствие способности к половому размножению даже в небольшой степени обеспечивает некоторое количество скрещиваний, а следовательно, способствует и возникновению изменчивости.

У самих апомиктических форм в течение длительного времени сохраняются морфофизиологические и цитоэмбриологические предпосылки для полового размножения (например, возможность оплодотворения нередуцированных яйцеклеток). Особенно часто это наблюдается у псевдогамных форм, производящих большое количество полноценной пыльцы.

Таким образом, было доказано, что одна из причин изменчивости у апомиктических покрытосеменных связана с сохранением у них частичной сексуальности. Факультативность апомиксиса обусловливает возможность скрещиваний между сексуальными и апомиктическими формами и дальнейшее размножение потомства

через беккроссы и аутокроссы. В результате образуется чрезвычайно сложный комплекс, представители которого характеризуются различными числами хромосом, отличаются друг от друга фенотипическими особенностями (Gustafsson, 1947).

На другой источник изменчивости у апомиктов, который может действовать не только у факультативных, но и у облигатных апомиктов, указал К. Дарлингтон (Darlington, 1932, 1958). Опираясь на достижения генетики и цитологии, особенно в области изучения тонкостей редукционного деления при гаметогенезе, он высказал предположение, что отсутствие редукции в первом делении мейоза не обязательно должно вести к отсутствию расщепления. В случае сохранения кроссинговера будут иметь место ограниченная рекомбинация и расщепление, что может способствовать появлению аберрантов. Дарлингтон назвал этот процесс субсексуальной репродукцией. А. Густафсон отнес его к так называемой аутосегрегации, под которой он объединил все неясные случаи возникновения аберрантов у апомиктических покрытосеменных (Gustafsson, 1942, 1943). Аутосегрегации Густофсон придавал большое значение, считая ее единственным способом изменчивости у апомиктов со всецело исчезнувшей сексуальностью. Согласно его указаниям в более поздней работе (Gustafsson, 1947), аутосегрегация имеет настолько большое распространение, что делает недействительной теорию полной агамоспермии как препятствие к образованию новых форм.

Г. Стеббинс (Stebbins, 1941) среди способов, способствующих возникновению полиморфизма у апомиктов, наряду с гибридизацией и полиплоидией назвал процесс возникновения апогамных мутаций, к которым отнес и случаи появления аберрантов в результате субсексуального процесса.

К концу 40-х годов, суммируя данные по исследованию изменчивости у апомиктов, Густафсон (Gustafsson, 1947) называет четыре главных ее источника: гибридизацию и расщепление, полиплоидизацию, мутации, аутосегрегацию. Последние два процесса, считает Густафсон, важны потому, что могут иметь место в замкнутых системах, в которых полностью отсутствует оплодотворение.

Стеббинс наряду с гибридизацией отмечает хромосомные и генные мутации, в разряд которых относит и аутосегрегацию (Stebbins, 1950). Кроме того, он называет в качестве самостоятельного источника изменчивости соматические мутации (они могут иметь значение при вегетативном размножении, которое Стеббинс включает в апомиксис). Следует заметить, что к аутосегрегации Стеббинс долгое время относился весьма осторожно из-за отсутствия ясных цитологических доказательств.

В 50-е годы начался новый этап в изучении изменчивости у апомиктов. В методику экспериментальных исследований стали включать радиационные облучения и другие сильно действующие мутагенные агенты (Julen, 1954; Grazi et al., 1961; Hanson, Juska, 1962; Asker, 1967, и др.). После таких обработок наблюдался

широкий размах мутационных изменений уже в первом поколении. Сильно возрастало число аберрантных и химерных форм. Изменения передавались потомству, т. е. они представляли собой генные мутации. При работе с факультативными и облигатными апомиктами выявилась интересная особенность: у факультативных апомиктов в первом поколении наблюдалось усиление сексуальности, а в последующих генерациях имели место возврат и даже увеличение апомиксиса (например, у *Poa pratensis*), у облигатных — изменения способа размножения не происходило (виды *Paspalum, Potentilla*) (Гришина, 1968).

Большой размах мутационной изменчивости, возникающий после обработки материала мутагенами, Е. В. Гришина связывает со своеобразием организации ядра у апомиктов. Опираясь на представления об униплоидной структуре ядра у форм с бесполым размножением, Гришина высказывает предположение, что по строению хромосомного аппарата апомикты не могут быть признаны ни диплоидами, ни полиплоидами. Они представляют собой в этом отношении униплоиды, т. е. такие организмы, у которых в ядерном аппарате частично или полностью отсутствует гомологичность хромосом, способных к конъюгации. В униплоидной структуре ядра апомиктов Гришина видит возможность разрешения противоречия между теоретически ожидаемым сокращением и даже утратой изменчивости у бесполосеменных форм и практически наблюдаемым их морфологическим разнообразием.

В своих взглядах об униплоидности ядер Гришина не одинока. Такую точку зрения высказывал и С. С. Хохлов (1967), и некоторые зоологи. Хотя фактических доказательств на этот счет пока нет, но как рабочая гипотеза такое предположение вполне допустимо.

Возрастание сексуализации у иррадиированных факультативных апомиктов Е. Я. Мирошниченко (1982) рассматривает как своего рода подстраховку воспроизведения особей половыми механизмами при разрушении механизмов апомиктических. Она придает важный эволюционный смысл таким перестройкам. Когда имеет место воздействие разного рода стрессовых ситуаций в природе и появляется необходимость приспособления к быстро меняющимся условиям среды, мутации и скрещивания с последующим расщеплением обеспечивают увеличение резерва форм с новыми качествами, возрастает материал для естественного отбора. Это, считает автор, можно расценивать как своего рода активацию защитных сил организма. Однако при большей эволюционной отдаленности, т. е. при достижении облигатного уровня апомиктического размножения, генетические механизмы оказываются настолько устойчивыми, что амфимиксис не может играть подстраховывающую роль. Защитную функцию в этом случае выполняют генетические мутации, которые обеспечивают некоторое количество изменчивости.

После 40-х годов в широком масштабе продолжались исследования изменчивости у природных и экспериментальных популяций

разных апомиктических видов. Изучались характер и особенности проявления изменчивости в разных таксонах, ее генетические механизмы, факторы, обусловливающие ее специфичность, и др. У различных апомиктических групп была подтверждена генетическая неоднородность популяций, например у *Poa irrigata* (Löve, 1952), у сибирских популяций *Poa pratensis* (Мирошниченко, Фоменко, 1968; Мирошниченко, Аврасина, 1975), у *Taraxacum megalorhizon* и *Parthenium argentatum* (Купцов, 1970), у *Hieracium aurantiacum* (Skalinska, 1971), у ряда видов *Potentilla* (Rutishauser et al., 1969; Asker, 1970, и др.). Особенно подчеркивалось наблюдаемое в большой степени варьирование хромосомных чисел, что связывалось с гибридизацией и оплодотворением нередуцированных яйцеклеток.

Было установлено важное значение вариабельности способов размножения (Clausen, 1954) и связанного с ней балансированного соотношения между апомиксисом и сексуальностью в сложных системах диплоидно-полиплоидных комплексов (Wet de, 1968; Wet de, Harlan, 1970; Asker, 1976, 1977, и др.). Изучение псевдогамного апомиксиса позволило допустить возможное воздействие на изменчивость образования гибридного эндосперма, названного «псевдогамным гетерозисом» (Haskell, 1960; Соболев, 1968). В ряде работ обнаружилось регулирующее влияние факторов среды как на соотношение сексуального и апомиктического способов размножения (Nygren, 1951; Knox, 1967, и др.), так и на фенотипическое разнообразие апомиктического потомства (Арендт, 1964; Мирошниченко, 1964, 1967).

Несмотря на сильно ограниченную, а у некоторых апомиктов сведенную до минимума рекомбинационную изменчивость, относительно малую мощность других источников разнообразия, эти растения, как уже отмечалось, обладают высокой пластичностью, большой конкурентоспособностью и другими чертами, важными для адаптивной эволюции. Основную роль здесь следует приписать особенностям самого способа апомиктического размножения, тем преимуществам, которые он имеет по сравнению с амфимиксисом. Прежде всего это автономность апомиксиса от ряда факторов, уязвимых для амфимиксиса (стерильность, расщепление, условия скрещивания и др.). Все, что теряется при амфимиксисе в результате расщепления или стерильности, апомиксис сохраняет и воспроизводит.

Апомикты способны очень рационально использовать небольшое количество рекомбинационной изменчивости. Все удачные комбинации очень быстро и в большом числе воспроизводятся в потомстве. Среди них нередки и такие, которые при облигатном амфимиксисе неизбежно обречены на гибель (например, неуравновешенные полиплоиды, гибриды), хотя они могут обладать высокой адаптивной ценностью. Положительные свойства апомиксиса обусловливают довольно длительные и устойчивые преимущества их популяциям, особенно при относительно постоянных условиях обитания.

Литература

Арендт Н. К. Селекция инжира в Крыму // 150 лет Гос. Никитскому ботаническому саду. М., 1964. С. 190—213.

Гришина Е. В. Проблема изменчивости апомиктических форм растений и радиационно-генетические исследования // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1968. С. 31—39.

Купцов А. И. Опыт селекционной работы с агамоспермическими растениями // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 33—46.

Мирошниченко Е. Я. О некоторых биологических особенностях мятликов // Цитология и селекция культурных растений. Новосибирск, 1964. С. 49—58.

Мирошниченко Е. Я. Изменчивость псевдогамных апомиктов из рода *Poa* L. в связи с составом пыльцы // Полезные растения природной флоры Сибири. Новосибирск, 1967. С. 263—272.

Мирошниченко Е. Я. Изменчивость при псевдогамном апомиксисе у мятлика // Отдаленная гибридизация и апомиксис. Новосибирск, 1982. С. 119—140.

Мирошниченко Е. Я., Аврасина И. В. Кариологический полиморфизм сибирских биотипов мятлика лугового *Poa pratensis* // Генетика. 1975. Т. 11, № 3. С. 45—49.

Мирошниченко Е. Я., Фоменко К. А. Внутривидовое разнообразие рода *Poa* L. // Интродукция декоративных растений для цветников и газонов Сибири. Новосибирск, 1968. С. 66—73.

Соболев Н. А. Пути создания гетерозиготности у покрытосеменных растений // Тр. Орлов. обл. опытн. станции. Вып. 4. Орел, 1968. С. 225—234.

Хохлов С. С. Апомиксис. Классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. М., 1967. Вып. 1. С. 43—105.

Akerberg E. Apomictic and sexual seed formation in *Poa pratensis* // Hereditas. 1939. Bd 25, H. 3. S. 359—370.

Asker S. Induced sexuality after chromosome doubling in an apomictic *Potentilla argentea-byotype* // Hereditas. 1967. Bd 57, H. 3 S. 339—342.

Asker S. Apomixis and sexuality in the *Potentilla argentea* complex. I. Crosses with other species // Hereditas. 1970. Bd 66, H. 1. S. 127—143.

Asker S. Apomixis and sexuality in diploid and trisomic *Potentilla argentea* L. // Hereditas. 1976. Bd 83, H. 1. S. 35—38.

Asker S. Pseudogamy, hybridization and evolution in *Polentilla* // Hereditas. 1977. Bd 87, H. 2. S. 179—184.

Babcock E. B., Stebbins G. L. The American species of *Crepis* // Publ. Carn. Inst. Wash. 1938. N 504. 199 p.

Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // Caryologia. 1954. Vol. 6, N 1—3. P. 469—479.

Darlington C. D. Recent advances in cytology. London, 1932. 559 p.

Darlington C. D. The evolution of genetic systems. Edinburgh, 1958. 265 p.

Dobzhansky Th. Genetics and origin of species. New York, 1941. 446 p.

Grant V. The regulation of recombination in plants // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1958. Vol. 23. P. 337—363.

Grazi F., Unaerus M., Akerberg E. Observations on the mode of reproduction and the embryology of *Poa pratensis* // Hereditas. 1961. Bd 47, H. 3- 4. S. 489—541.

Gustafsson A. Zytologische und experimentelle Studien in der gattung *Taraxacum* // Hereditas. 1932. Bd 16, H. 1. S. 41—62.

Gustafsson A. The origin and properties of the European blackberry flora // Hereditas. 1942. Bd 28, H. 3—4. S. 249—273.

Gustafsson A. The genesis of the European blackberry flora // Lunds Univ. Arsskrift N. F. 1943. Bd 39, N 6. S. 1—200.

Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt III. Biotype and species formation // Lunds Univ. Arsskr. 1947. N. F. Avd 2. Bd 43, N 12. P. 181—362.

Hanson A. A., Juska F. V. Induced mutations in Kentucky bluegrass // Crop Sci. 1962. Vol. 2, N 6. P. 495—497.

Haskell G. Role of male parent in crosses in volving apomictic *Rubus species* // Heredity. 1960. Vol. 14, N 1—2. P. 101—113.

Julén G. Observations on X-rayed *Poa pratensis* // Acta Agr. Scand. 1954. N 4. P. 585—593.

Knox R. B. Apomixis. Seasonal and population differences in a grass // Science. 1967. Vol. 157, N 3786. P. 325—326.

Lidforss B. Resume seiner Arbeiten über *Rubus* // Ztschr. Ind. Abst.-u. Vererbungslehre. 1914. Bd 12. S. 1—13.

Löve A. Preparatory studies for breeding Icelandic *Poa irrigata* // Hereditas. 1952. Bd 38, H. 1. S. 11—32.

Müntzing A. Pseudogamie in der Gattung *Potentilla* // Hereditas. 1928. Bd 11, H 2—3. S. 267—283.

Müntzing A. Note on the cytology of some apomictic *Potentilla* species // Hereditas. 1931. Bd 15, H 2. S. 166—178.

Müntzing A., Müntzing G. The mode of reproduction of hybrids between sexual and apomictic *Potentilla argentea* // *Bot. Notis.* (Lund). 1945. P. 49—71.

Nygren A. Further studies in spontaneous and synthetic *Calamagrostis purpurea* // Hereditas. 1948. Bd 34. H. 1. S. 113—134.

Nygren A. Form and biotype formation in *Calamagrostis purpurea* // Hereditas. 1951. Bd 37, H. 4. S. 519—532.

Ostenfeld C. H. Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia* // Ztschr. Ind. Abst.- u. Vererbungslehre. 1910. Bd 3. S. 241—285.

Ostenfeld C. H. Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium* sub-genus *Archieracium* // J. Gen. 1921. Vol. 11. P. 117—122.

Rutishauser A. Konstante Art- und Rassenbastarde in der Gattung *Potentilla* // Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen. 1943. Bd 18. S. 111—134.

Rutishauser A., Nogler G. A., Schwendener J. Apomixis as a cause of polyploidy and polymorphism // Chromosomes Today. 1969. Vol. 2. P. 202—205.

Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum* L. // Acta biol. crac. Ser. bot. 1971. T. 14, N 2. S. 139—152.

Stebbins G. L. Apomixis in the angiosperms // Bot. Rev. 1941. Vol. 7. N 10. P. 507—542.

Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.

Wet J. M. J. de. Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium agamospecies* // Evolution. 1968. Vol. 22, N 2. P. 394—397.

Wet J. M. J. de, Harlan J. R. Apomixis, polyploidy and speciation in *Dichanthium* // Evolution. 1970. Vol. 24, N 2. P. 270—277.

Козулина А. В.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗГЛЯДЫ Н. И. ВАВИЛОВА

В ноябре 1987 года исполнилось 100 лет со дня рождения Николая Ивановича Вавилова, одного из биологов-энциклопедистов XX века. В круг его интересов входили научные проблемы генетики, селекции, растениеводства, биогеографии, систематики, истории земледелия, организации сельского хозяйства, истории науки, философии и т. д. Все они цементировались стремлением создать, как говорил Вавилов, «философию бытия», под которой им подразумевались теоретические представления об эволюции живого в тесной связи с культурой человека. Именно в рамках этой общей концепции Вавилов разрабатывал представления о гомологических рядах изменчивости, о центрах происхождения

культурных растений и о структуре вида, ставшие важными источниками в формировании современного дарвинизма.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Идея параллельной изменчивости была, как известно, не нова (Медников, 1983). Еще в «Происхождении видов» Ч. Дарвин подчеркивал, что у видов аналогичные изменения появляются таким образом, что один вид приобретает признак другого рода или возвращается к признакам раннего предка. Он привел многочисленные факты параллельной изменчивости у домашних животных и культурных растений. Сам Вавилов в числе своих прямых предшественников называл генетика Г. де Фриза, палеонтологов Э. Копа и Г. Осборна, ботаников Ж. Дюваль-Жува и А. И. Мальцева, и мн. др. Но только начатые в 1917 году Вавиловым поиски аналогичных форм среди различных злаков завершились обобщением, получившим с момента первого его изложения в 1920 году название закона гомологических рядов наследственной изменчивости. «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство» (Вавилов, 1965, с. 203). Закон гомологических рядов изменчивости получил широкое признание, он позволял расположить в стройную систему большое разнообразие органических форм и объяснить имеющееся между ними сходство прежде всего генетическим единством близкородственных таксонов. Тем самым раскрывалось эволюционное значение параллельной изменчивости у родственных видов как результат наследования сходных генов от общих предков.

Уже в своих первых публикациях закона гомологических рядов Вавилов хорошо понимал различие фенотипической и генотипической, гомологичной и аналогичной изменчивости. Он отмечал, что его таблица параллельных рядов изменчивости построена на материале, относящемся к фенотипам. В английском издании 1922 года Вавилов пояснял: «До сих пор мы говорили по существу о фенотипических различиях. Жорданоны, линнеоны, роды, ботанические семейства в смысле Иоганнсена являются фенотипами. Весьма вероятно, что до некоторой степени те же правильности применимы и к генотипической изменчивости», — хотя тут же добавлял, что «под одинаковой внешностью и в одинаковых условиях могут скрываться иногда разные генотипы, как это показано исследованиями современной генетики» (там же, с. 205).

К 30-м годам накопился довольно обширный материал по видам дрозофилы, грецкого ореха и др., показывающий, что мутации в близких видах и родах идут, как правило, в одном и том же направлении. Опираясь на эти факты, Вавилов в издании 1935 года

сделал более определенный вывод о вероятной приложимости закона гомологичных рядов и к генотипам. В это время его внимание привлекло исследование Ю. А. Филипченко (1927) явлений параллелизма, который выделял генотипический, экотипический и морфологический параллелизмы. Причем он считал, что в законе гомологических рядов Вавилов якобы описывал только генотипический параллелизм. Частично соглашаясь с такой точкой зрения, Вавилов все же распространял эту закономерность на семейства и даже классы, т. е. понимал закон намного шире.

В 30-х годах Вавилов ряд выступлений и статей посвятил генетике, критическому рассмотрению ее истории, достижений и перспектив развития. Тема эта была навязана развертывающейся дискуссией в биологии, но она дала ему возможность проанализировать свои работы, сопоставить их выводы с новым экспериментальным материалом. Отвечая в 1936 году в работе «Пути советской селекции» на критику Т. Д. Лысенко закона гомологических рядов, Вавилов показал, как менялись его взгляды на наследственную изменчивость под влиянием новейших открытий в генетике. И если изменчивость генов еще недостаточно учитывалась в первых редакциях закона гомологических рядов, то объясняется это прежде всего тем, что тогда в генетике всецело господствовали представление о неизменности генов и концепция присутствия-отсутствия генов У. Бэтсона. До классических работ Г. Меллера, поколебавших представления о значительной стабильности генов, оставалось еще несколько лет.

Вот почему закон гомологических рядов «... в первой своей формулировке, может быть, был излишне категорическим. Таково было тогда состояние генетики, ибо мы в то время думали, что гены идентичны у близких видов; в настоящее время мы знаем, что это далеко не всегда так, что и близкие виды могут при наличии сходных внешне признаков характеризоваться многими различными генами. Мы мало уделили внимания роли отбора, сосредоточив внимание на самой изменчивости... В позднейших изданиях мы вносили необходимые коррективы и дополнения» (там же, с. 365).

И действительно, эти изменения очень заметны при сравнении разных изданий. Если в издании 1922 года Вавилов примеры мимикрии у некоторых культурных и сорных растений расценивал только как прекрасную иллюстрацию закона гомологических рядов, то в 1939 году в статье «Учение о происхождении культурных растений после Дарвина» он сделал некоторые дополнения по этому вопросу: «Сущность такого рода параллелизмов, природа их объясняются, с одной стороны, филогенетическим единством, когда оно проявляется в особенности у близких видов и родов; с другой стороны, параллелизмы и сходства являются результатом воздействия одних и тех же условий, одной и той же направленности отбора, и в этом случае могут проявляться и на далеких филогенетических видах, родах и даже семействах» (там же, с. 172—173).

Такая поправка была вызвана получением материала, раскрывающего роль бессознательного отбора в формировании наследственной изменчивости. Вавилов подробно останавливается на этом материале, предварительно вспомнив работу Н. В. Цингера о специализированных сорняках льна, которые по своим вегетативным, биологическим и морфологическим признакам соответствуют основной культуре. Подобные факты уподобления одного вида другому в результате действия естественного и искусственного отборов были обнаружены и Вавиловым — засорение эндемичных абиссинских твердых пшениц мало отличимыми от них мягкими пшеницами; произрастание двух эндемичных видов: пшеницы маха и двузернянки в смеси в некоторых районах Западной Грузии.

Неизменной оставалась дарвинистская трактовка закона гомологических рядов изменчивости: «Никаких виталистических элементов в опубликованном нами в 1920 г. законе гомологических рядов не было и не могло быть, ибо он прежде всего представлял формулу точных фактов, основанных всецело на эволюционном учении» (там же, с. 366), — писал Вавилов в ответ на попытки использовать его работы для обоснования номогенеза. Во-первых, он считал гомологичную изменчивость неопределенной в отношении ее приспособительного значения. Во-вторых, так как мутации возникают объективно случайно и идут в разных направлениях, Вавилов оставлял за отбором все то значение, которое было обосновано Дарвиным в создании приспособительности органических форм. В 1932 году он ясно заявлял, что его закон подтверждает и развивает дарвинизм.

Вавилов неоднократно повторял, что закон гомологических рядов не «прокрустово ложе», ограничивающее изменчивость. «Если имеется кажущееся ограничение в рядах изменчивости, то оно есть результат известных физических пределов. Так, форма плодов варьирует от сферической до плоской, цилиндрической, овальной, грушевидной, обратногрушевидной, т. е., в сущности, охватывает все основные геометрические фигуры» (там же, с. 219).

В 30-е годы Вавилов, понимая, что формулировка закона гомологических рядов в первоначальном виде была неточна, в ответ на предложения некоторых авторов заменить термин «гомологические ряды» названием более подходящим — «гомоклинические ряды», «геноидентичные» или «аналогичные мутации», полагал целесообразным сохранить принятый ранее термин, так как «...дело не только в параллелизме, во внешнем сходстве, а в более глубокой эволюционной сущности сходства наследственной изменчивости у родственных организмов. Всеобщность этого явления прежде всего определяется генетическим единством эволюционного процесса и происхождения, родством» (там же, с. 213).

Именно эту сторону закона высоко оценивают современные генетики. Н. П. Дубинин (1969), в частности, пишет, что главным зерном закона гомологических рядов явился новый подход к пониманию причин мутаций в природе. Процесс наследственной

зменчивости, представлявшийся ранее как явление чисто статитическое, оказался программированным в каждом виде со стоюны его исторически сложившегося генотипа. Годы, прошедшие о времени опубликования закона гомологических рядов, лишь одтвердили прозорливость современников Вавилова, оценивших го обобщение как один из основных законов генетики и эволюционной теории.

Центры происхождения культурных растений. Исследование ормового разнообразия привело к открытию еще одной закономерности — выявлению неравномерности распределения внутривидового разнообразия форм по ареалу вида. Вырисовывались области с резкой концентрацией разнообразия форм. В 1926 г. Вавилов сделал вывод, что центры разнообразия форм являются очагами видообразования, центрами происхождения того или иного вида культурных растений. Учение Вавилова о центрах происхождения было подкреплено целой серией конкретных исследований по отдельным культурным растениям: К. А. Флаксбергера и Е. Ф. Пальмовой по пшеницам, А. И. Мальцева по овсам, Е. И. Барулиной по чечевице, Л. И. Говорова по гороху, Х. В. Юзепчука и С. М. Букасова по картофелю, и др.

В основу работ по выявлению областей начального видообразования была положена идея Дарвина о единых географических центрах происхождения. Тем не менее на первый взгляд теория центров происхождения казалась современникам конкретизацией концепции Бэтсона об эволюции как процессе обеднения первичных генотипов путем выпадения доминантных генов. При этом игнорировались идеи Вавилова о существовании первичных и вторичных культур, отличающихся различными процессами вхождения в культуру, и о тесном взаимодействии материальной культуры человека и эволюции культурных растений. Еще в 1926 году Вавилов подчеркивал, что «центры ботанического многообразия для данной группы растений не всегда будут первичными очагами формообразования. Можно представить себе случаи, когда современный максимум сортового разнообразия будет результатом схождения разных видов и их скрещивания между собою» (там же, с. 19).

Здесь Вавилов еще ничего не писал о мутациях как причине появления вторичных центров многообразия. Но уже в 1927 году в статье «Географические закономерности в распределении генов культурных растений» он уточнил свою теорию: основные центры формообразования характеризуются не просто наличием большого числа форм, но наличием большого числа доминирующих форм. Наоборот, вторичные центры формообразования характеризуются преимущественно разнообразием рецессивных признаков.

В 1930 году в работе «Линнеевский вид как система» он снова возвращается к этому вопросу: «Центры происхождения не всегда являются центрами внутривидового полиморфизма... Необходимо различать первичные и вторичные центры многообразия... Нам известны, хотя и редкие, факты образования на периферии

ареалов новых доминантных форм, неизвестных в основном центре происхождения» (там же, с. 244). И наконец, в 1936 году, выступая с докладом «Пути советской селекции» на сессии ВАСХНИЛ, Вавилов в ответ на критику теории центров происхождения культурных растений отмечал: «Мы полагали вначале, что действительно в центрах обнаружится большинство генов, различающих современные культурные растения, допуская, что расы и разновидности рассеялись из определенных областей, так же как и целые виды. Гены нам представлялись, так же как и генетикам первых десятилетий нашего века, более стабильными, чем это обнаружилось впоследствии. Фактически мы нашли в очагах огромное число генов, даже большее, чем предполагалось вначале, но в то же время во вторичных районах, на периферии и на пространстве между периферией и центрами обнаружилось новообразование новых генов, притом нередко чрезвычайно ценных. Исследования проф. Меллера, разрушившие представление о консерватизме генов, внесли много нового в наши представления» (там же, с. 367—368).

Таким образом, обвинения Вавилова в бэтсонианстве не имели серьезного основания. Введя понятие вторичных очагов видообразования, связав разнообразие древних культурных растений с очагами земледельческой культуры и признав возможность появления новых мутаций и на их базе новых генетических комплексов, Вавилов дал последовательное дарвиновское объяснение неравномерности распределения внутривидового разнообразия по ареалу вида. Существование центров генетического разнообразия и богатства форм культурных растений связывалось у него прежде всего с возрастающей вероятностью появления новых мутаций в районах более длительного культивирования растений, а также с разнообразием экологических условий. Действительно, во многих случаях центр разнообразия видов приурочен к области экологического оптимума. Только в ней популяции вида способны занять максимальное число местообитаний (стаций), быть наиболее ценотически доминирующими, обильными.

Признавая возможность несовпадения центров происхождения растений и центров их разнообразия, Вавилов в некоторых случаях (например, в Эфиопии) отождествлял их. В действительности, как установлено современными исследованиями, эфиопский центр как самостоятельный не оказал большого влияния на мировое растениеводство, а большое разнообразие форм «объясняется резко выраженными в Эфиопии процессами спонтанной гибридизации и генных мутаций» (Жуковский, 1971, с. 41). Это дало возможность некоторым исследователям (Д. Зохари, Г. Кукук и др.) ставить под сомнение теорию центров происхождения, что, конечно, безосновательно, так как, несмотря на дополнения и исправления, вносимые в нее после создания, в целом теория центров происхождения выдержала проверку временем. В работах П. М. Жуковского (1971) можно найти общее освещение современного состояния проблемы происхождения культурных расте-

ний. Он выделяет наиболее характерные пути образования культурных растений, вносит поправки в предложенные Вавиловым основные мировые очаги происхождения важнейших культурных растений, вводит понятие микрогенцентров, под которыми понимаются узкоэндемичные микроцентры видов. Многие исследователи пишут о диффузном происхождении отдельных культурных растений (Харлан, 1981).

В качестве важнейших причин дивергенции форм Вавилов назвал географическую изоляцию, расселение, новые экологические условия. Районы интенсивного формообразования были для него прежде всего зонами наиболее интенсивного действия генетических (мутагенез, рекомбинации, отдаленная гибридизация) и экологических факторов. Здесь наиболее ярко проявился комплексный подход Вавилова к решению вопроса о каузальных основах эволюции, как сложном наборе взаимосвязанных факторов. Именно такой подход к решению проблемы стал характерным для синтетической теории эволюции. В ее становление Вавилов внес значительный вклад, исследовав пути эволюции растений в условиях культуры и сложный характер взаимодействия обусловивших ее факторов. Особое значение приобретает теория Вавилова в современной экологической ситуации, когда на передний план выдвигается проблема взаимодействия человеческого общества и окружающей его природы, ведь центры происхождения Вавилова дают возможность исследовать процессы совместного действия естественного и искусственного отборов.

В последние годы все чаще пишут о необходимости создания частных теорий эволюции, изучающих особенности факторов, движущих сил и закономерностей эволюционных превращений в разных таксономических группах. В создании таких теорий особое место принадлежит теории эволюции домашних животных и культурных растений, т. е. эволюции, направляемой человеком. Нам представляется, что в своей теории центров происхождения Вавилов заложил основы изучений особенностей эволюции в условиях культуры. Предстоит еще выяснить, в какой степени данные о специфике эволюции, регулируемой человеком, могут быть использованы для дальнейшего развития современного дарвинизма (Завадский, Аверьянова, 1975).

Линнеевский вид как система. Исследование огромного числа культурных растений, их внутривидового состава, сортового состава, изучение географии сортов в древних и новых земледельческих странах — все это вполне логично замыкалось новой обобщающей работой — учением о виде. На V Международном ботаническом конгрессе в 1930 году Вавилов выступил с докладом «Линнеевский вид как система», который затем был напечатан в расширенном виде.

Вид, по Вавилову, это определенная сложная система, целое, состоящее из связанных друг с другом частей, в котором целое и части взаимно проникают друг в друга. Он уделил много внимания огромному разнообразию форм какого-либо вида, монотип-

ного на первый взгляд, указал на пути выявления этой внутривидовой изменчивости (инцухт, искусственное получение мутаций, вскрытие сложной природы генотипов путем скрещивания с рецессивными формами и др.), отметил, что состав системы различных форм подчиняется закону гомологических рядов.

Вавилов считал непродуктивной попытку А. Шелла определить вид только как генотипическую систему. Такое определение не учитывает опыт ботанико-географических исследований, в нем не отражены закономерности в системе формообразования внутри вида и не учитывается основной атрибут линнеевского вида — приуроченность к определенной географической зоне. Одним из первых Вавилов указал на необходимость выработки комплекса критериев при выделении видов, где помимо морфологических признаков учитывались физиологическая обособленность, нескрещиваемость, географическая и экологическая определенность.

В одной из последних опубликованных при жизни работ — «Новая систематика культурных растений» — Вавилов дает систему дифференциации линнеевских видов: вид разделяется на различные экологические и географические типы, соответствующие пролесам (proles) систематиков. Далее, эти географические типы (proles) могут подразделяться для удобства на ботанические разновидности по немногим, легко различимым морфологическим признакам. Наконец, ботанические разновидности делятся на формы, соответствующие торговым сортам селекционеров.

Несмотря на общую высокую оценку трудов Вавилова по теории вида, часто высказываются суждения, что явления, вызвавшие к жизни его концепцию видов, специфичны для культурных растений с их широкой амплитудой изменчивости, множеством сортов, созданных не самой природой, а более или менее целенаправленной деятельностью человека (Скворцов, 1972). Для дикорастущих растений поэтому считается более применимой монотипическая концепция вида, разработанная В. Л. Комаровым (1940).

Подробно анализируя дискуссию между школами Вавилова и Комарова, К. М. Завадский корень их расхождений видел в различной специализации: «Одна из них была представлена макросистематиками, морфологами и флористами, работавшими над „Флорой СССР". Другая — микросистематиками, растениеводами и селекционерами-генетиками, работавшими над сортами и коллекциями ВИРа. Первые занимались видом в системе рода и считали свою работу законченной, дойдя до вида. Вторые ставили своей целью изучение внутренней структуры вида...» (1968, с. 120). Вавилов определял вид как сложную систему внутривидовых форм. У Комарова же вид выступает в первую очередь как целостная единица, как определенный этап эволюции. Поэтому при классификации одних и тех же групп растений результаты этих двух школ не сходились. Так, С. А. Невский (1934), придерживавшийся точки зрения Комарова, выделил в пределах *Triticum dicoccum* 3 вида, образующих один ряд (series), а Вави-

лов рассматривал *Triticum dicoccum* как один политипический вид.

«Сравнение „конечных продуктов" разложения линнеона, — пишет Завадский, — наглядно показывает глубокое различие целей в работах этих школ. Школа Комарова не хотела идти дальше уточнения границы вида-расы и как бы закрывала глаза на то, что „атом разложим", а школа Вавилова разлагала вид на элементы. Увлечение морфолого-географическим методом чаще всего приводило к возведению в ранг вида региональных экотипов или подвидов, т. е. форм, все же завоевавших известное географическое пространство» (там же, с. 121). А понимание вида в духе Вавилова вольно или невольно приводило систематиков к укрупнению видов.

Если Комаров и его последователи настаивали на традиционно монотипической концепции вида, то работы Вавилова и его ближайших сотрудников (М. А. Розанова, Е. Н. Синская) прокладывали путь новой политипической концепции, где в центр эволюционных, генетических и систематических исследований ставилась популяция, как основная структурная единица вида. В свою очередь популяция рассматривалась также сложной гетерогенной системой. Классические исследования Вавилова структуры популяции и внутривидовой дифференциации культурных растений лежали в русле создания микросистематики. Концепция Вавилова о виде являлась успешной попыткой синтезировать генетическую концепцию вида с эколого-географическими и морфологическими представлениями. Не случайно еще в 1940 году Дж. Хаксли подчеркивал, что разработка Вавиловым практических проблем селекции и растениеводства способствовала формированию современных взглядов на эволюцию и систематику (Huxley, 1940).

Вавилов неоднократно подчеркивал значимость эволюционного направления в своих работах. Не вызывает сомнения необходимость дальнейшего изучения творческого наследия Вавилова под углом зрения эволюционной теории. На материале селекционных и генетических работ Вавилова было бы интересно проанализировать складывающиеся в сельскохозяйственных науках предпосылки возникновения синтетической теории эволюции, а также исследовать проблему специфики эволюции культурных растений.

Литература

Вавилов Н. И. Избранные труды. М.; Л., 1965. Т. 5. 786 с.

Дубинин Н. П. Н. И. Вавилов как генетик // Н. И. Вавилов и сельскохозяйственная наука. М., 1969. С. 90—105.

Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Систематика, география, цитогенетика, иммунитет, экология, происхождение, использование. Л., 1971. 751 с.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.

Завадский К. М., Аверьянова Т. М. Теория эволюции и научная селекция // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1975. Т. 54, вып. 1. С. 35—48.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л., 1940. 212 с.

Медников Б. М. Исследование эволюции генома // Развитие эволюционной теории в СССР. Л., 1983. С. 449—464.

Невский С. А. Род *Triticum* // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 675—688.

Скворцов А. К. В. Л. Комаров и проблема вида // Сто лет со дня рождения В. Л. Комарова. 1869—1969. Л., 1972. С. 48—81.

Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. М.; Л., 1927. 316 с.

Харлан Дж. Р. Изучение происхождения и эволюции культурных растений со времени Н. И. Вавилова // Генетика и благосостояние человечества. М., 1981. С. 29—32. (Тр. XIV Междунар. генет. конгресса).

Huxley J. S. Towards the new systematics // The new systematics. Oxford, 1940. P. 1—46.

Н. Н. Воронцов

ПОСТЕПЕННОЕ ИЛИ ВНЕЗАПНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ: «ИЛИ — ИЛИ» ИЛИ «И — И»?

Дискретность и континуальность видообразования

Дискретность и континуальность, прерывистость и непрерывность — две стороны любого процесса развития, как исторического, так и индивидуального. До того, как возникла проблема происхождения органического разнообразия за счет исторического развития, проблемы соотношения прерывистости и непрерывности в филогенезе не существовало, поскольку не принималось существование самого развития.

Трансформизм второй половины XVIII—начала XIX века, корни которого нетрудно проследить и в античности (Берман и др., 1966; Мауг, 1982а), поставил проблему исторического развития органического мира и стал одним из источников того первого синтеза, который был осуществлен Ч. Дарвином и его ближайшими по времени последователями (Воронцов, 1980, 1984а). Дарвиновский градуализм тесно связан с континуальностью его представлений о недискретном характере различий между «разновидностями» и видами. Биология от Линнея до Дарвина стояла (включая трансформистов) на представлениях о реальности, дискретности таксономических единиц, в первую очередь видов. Переведя трансформизм с натурфилософского уровня на естественнонаучный, введя принцип естественного отбора как главный, но не единственный движущий фактор эволюции, Дарвин-эволюционист выступил не только против столетних линнеевских традиций в систематике, но и вошел в конфронтацию с Дарвином-систематиком, который в своих исследованиях по усоногим ракам оставался

на позициях дискретной линнеевской систематики. Дарвин-эволюционист, введя динамику в понятие вида, говоря о постепенном градуалистическом характере перехода от «разновидности» к виду, все время подчеркивал условность границ между ними. Так, Дарвин и его последователи перешли от дискретности к континуальности концепции систематических единиц.

Элементы представлений о неравномерности темпов эволюции можно найти у Дарвина (Rhodes, 1983; Чайковский, 1984). Тем не менее ясно, что классическая дарвиновская концепция понимает видообразование как постепенный, градуалистический процесс. Провести границу во времени между родительским и дочерним видом, как правило, затруднительно. Всяческие выступления в пользу дискретности процесса видообразования, его скачкообразности с особым интересом обсуждаются в кругах палеонтологов. Однако данные в пользу неградуалистического видообразования нередко приводили натуралисты, далекие от палеонтологии и геологии.

Первая волна сальтационизма возникла на рубеже XIX—XX века. Ее появление нельзя рассматривать вне той обстановки, в какой находился эволюционизм после кончины Дарвина в 1882 году. Период «штурма и натиска» 60—70-х годов закончился. Эволюционная концепция была принята всеми. Эволюционный принцип из биологии проник в языкознание, философию, социологию. Стареющие ученики и соратники Дарвина либо ушли в новые отрасли биологии, либо стали разрабатывать частную филогенетику. Молодые исследователи следующего поколения занимались цитологией, экспериментальной эмбриологией, механикой развития. Верными эволюционной тематике оставались зоологи и ботаники, но и они начинали искать новые решения. На смену градуализму пришли сальтационистские взгляды. С. И. Коржинский выступил в 1899 году с концепцией «гетерогенезиса», говорившей о скачкообразном возникновении видов у растений. В 1903 году Г. де Фриз выступил с представлением о видообразовании, идущем за счет макромутаций.

Примерно в то же время дарвиновская концепция континуальности систематических категорий начала понемногу сменяться представлением о дискретности эволюирующих таксонов и представлением об особой роли вида среди иерархической лестницы систематических категорий. Эта линия дискретности, восстановления реальности вида, идет от О. Клейншмидта, А. П. Семенова-Тян-Шанского к Б. Реншу, Ф. Г. Добржанскому и Э. Майру. Синтетическая теория эволюции (СТЭ), полностью воспринявшая концепцию реальности, дискретности вида, внесшая много нового для понимания процесса видообразования, считала сам процесс видообразования градуалистическим, континуальным во времени. Излюбленным определением эволюции на протяжении десятилетий с момента формирования СТЭ было представление об эволюции как смене генных частот. Лишь совсем недавно под влиянием критики со стороны пунктуалистов представители СТЭ отметили,

что такое определение эволюции явно не удачно (Stebbins, 1982) и что нельзя сводить макроэволюцию к простой смене генных частот (Mayr, 1982b).

Р. Гольдшмидт по сути дела был единственным из крупных биологов, по крайней мере единственным из генетиков, кто выступил в период торжества СТЭ против концепции континуальности процесса видообразования, в защиту его дискретности (Goldschmidt, 1940). В те же годы независимо от Гольдшмидта с сальтационистскими взглядами на процесс видообразования выступил зоолог А. П. Кузякин (1940, 1958). Однако эти выступления не были приняты современниками.

Еще в конце 20-х годов XX века Г. Д. Карпеченко впервые синтезировал плодовитый аллополиплоид — знаменитую рафанобрассику. В 30—40-е годы в школах Н. И. Вавилова, М. С. Навашина, А. Мюнтцинга, Л. Стеббинса и др. была доказана роль авто- и аллополиплоидии в видообразовании у растений, появились первые данные и о животных (Stebbins, 1950; Баранов, Астауров, 1959; Бреславец, 1963; Воронцов, 1966). К началу 50-х годов стало ясно, что у растений видообразование может идти и сальтационно. Принятие этой концепции было затруднено в нашей стране субъективными факторами. Не имеющие ничего общего с представлениями о дискретном характере видообразования путем полиплоидии сальтационистские взгляды о «порождении видов» начал пропагандировать в 1950 году Т. Д. Лысенко. Критика концепций Т. Д. Лысенко и его сторонников была дана в 1953—1958 годах.

Отрицательное отношение к «сальтомутациям и метаморфозам» (Пузанов, 1954), пропагандировавшимся в «новом учении о виде», подспудно распространилось и на любые иные представления о возможности дискретной природы видообразования. Мне в те годы пришлось обратить внимание на то, что примеры сальтационного видообразования, приведенные А. П. Кузякиным, могли бы быть истолкованы как видообразование за счет хромосомных перестроек (Воронцов, 1958). Признавая эволюционную роль полиплоидии в видообразовании у растений, Дж. Хаксли предложил удачный термин «внезапное видообразование» (Huxley, 1958). Однако вопрос о возможности существования быстрого видообразования у бисексуальных животных оставался открытым.

В 1959 году на конференции «Дарвиновские дни в Ленинграде» я выступил с докладом «Виды хомяков Палеарктики in statu nascendi» (Воронцов, 1960). В этой работе показано, что в природе существует два пути видообразования: (1) «обычный» (или, говоря сегодняшним языком, градуалистический), начинающийся с пространственной изоляции, изменения частот аллелей и завершающийся репродуктивной изоляцией, и (2) «генетический» (или хромосомное видообразование, пользуясь сегодняшней терминологией — пунктуализм на основе хромосомного видообразования), начинающийся с возникновения хромосомных перестроек, с возникновения репродуктивной изоляции и завершающийся

дивергенцией по частотам аллелей и фенотипической дивергенцией. На основе изучения дивергенции близких форм хомяков было показано, что изменения хромосомных чисел (в особенности путем робертсоновских перестроек) могут не только завершать процесс экологической и морфологической дифференциации видов путем генетической изоляции, но и сами по себе служить основой для морфологической дивергенции близких форм. Ввиду наличия генетической изоляции в таких популяциях чрезвычайно быстро будут накапливаться генные мутации, которые в конце концов могут привести к формированию нового вида, отличающегося не только числом хромосом, но и целым комплексом морфологических и экологических особенностей.

«В процессе становления видов последним путем мы наблюдаем следующие этапы: (1). Генетическая изоляция существует при отсутствии хиатуса по морфологическим признакам. Экологическая самостоятельность форм сомнительна. По всем признакам, кроме строения кариотипов, — это еще подвиды. . . (даны примеры). . . (2). Генетическая изоляция существует. Хиатус по морфологическим признакам очень мал. Формы викарируют экологически и географически. . . (даны примеры). . . (3). Генетическая изоляция существует. Хиатус по морфологическим признакам выражен. Формы викарируют экологически, их ареалы могут налегать друг на друга, живут в разных биотопах (аллобиотопные виды), их ареалы могут налегать на незначительном участке. . . (пример). . . или, далее, по всей площади ареала. . . (пример). . . (4). Генетическая изоляция существует. Хиатус по морфологическим признакам велик. Формы симпатрические и симбиотопические. . . (примеры). . . Этот путь дивергенции видов нередко недооценивается систематиками, „привыкшими" более к другому пути: географическая раса — подвид — аллопатрический вид (изоляция) — симпатрический вид. Однако время образования хиатуса по образу жизни и строению тела не зависит от срока образования генетически изолирующих механизмов. В одних случаях морфологический хиатус образуется раньше генетического, в других — много позже» (там же, с. 1450—1451).

Эта позиция о возможности сосуществования в природе двух путей видообразования — «обычного» и «генетического» — была поддержана швейцарским цитогенетиком Р. Маттеем, подробно изложившим на французском языке эту работу (Matthey, 1960). М. Уайт предложил называть хромосомное видообразование, происходящее без территориальной изоляции, стасипатрическим (White, 1968). В этой работе Уайт цитировал статью Маттея 1960 года, но прошел мимо моей публикации того же года. В нашей книге (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), были выделены специальные разделы, посвященные «постепенному» и «внезапному» видообразованию, где эти формы рассматривались как равноправные.

Хотя возможность «внезапного» видообразования на основе

авто- и аллополиплоидии допускалась сторонниками СТЭ для растений, для животных возможность возникновения нового вида путем хромосомных мутаций (т. е. на основе той же суммы генов) все еще казалась зоологам и палеонтологам проблематичной. Майр в своей монументальной сводке (Мауг, 1963) и многие вслед за ним задавали и задают вопрос: каким образом особь — носитель новой хромосомной мутации — может найти себе брачного партнера — носителя такой же мутации? Такая ситуация во многом была связана со слабой изученностью изменчивости хромосом в природных популяциях в тот период.

Начав в 1956 году наши исследования по сравнительной цитогенетике млекопитающих, мы в 1963—1964 годах смогли развернуть их широким фронтом совместно с нашими сотрудниками из Института цитологии и генетики СО АН СССР, Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР, Института биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР, провести свыше 40 экспедиций по сбору кариологического материала. Аналогичные исследования вслед за этим развернуты были В. Н. Орловым в МГУ и ИЭМЭЖ АН СССР, В. Г. Ивановым и А. К. Темботовым в Кабардино-Балкарском университете, Э. А. Гилевой в Институте экологии УНЦ АН СССР и их сотрудниками. Позднее появились успешно работающие по кариологии млекопитающих ячейки в Саратове, Баку, Киеве, Пензе, Фрунзе, Томске, Магадане. В результате этой коллективной работы мы к настоящему времени располагаем данными о кариотипах 98 % видов млекопитающих фауны СССР. Были открыты виды-двойники среди самых обычных форм, обнаружены случаи внутривидового и внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма, исследовано становление репродуктивной изоляции у хромосомно различных, но морфологически сходных кариоморф. Отдельные примеры становления таких хромосомных видов будут рассмотрены в следующем разделе.

Понемногу разные группы исследователей в разных странах начали приходить к выводу о том, что хромосомные мутации могут играть инициирующую роль в эволюционном процессе, что географическое видообразование не является единственной формой завершения микроэволюционного процесса, что видообразование не обязательно является градуалистическим процессом, что «внезапное» хромосомное видообразование встречается не только среди растений, но и среди животных.

Генетики начали вполне созревать для принятия возможности дискретного хода видообразования, когда палеонтологи выступили с идеей о прерывистом характере этого процесса. Основанный в 1975 году журнал «Paleobiology» объединил вокруг себя палеонтологов-эволюционистов нового поколения, не готового слепо воспринимать на веру достижения поколения отцов. Именно на страницах этого молодого журнала идет активное обсуждение выдвинутой Н. Элриджем и С. Гулдом концепции «прерывистого равновесия» (Eldredge, Gould, 1972) (см. статью С. Орлова в этом сборнике).

Судьба этой концепции удивительна. Можно справедливо упрекать ее авторов в том, что они не обратили внимание на многие из работ своих предшественников. Можно упрекнуть ее авторов и в излишней рекламе этой концепции. Заметим также, что Гулд не только первоклассный эволюционист-палеонтолог, но и блестящий популяризатор. Однако так или иначе концепция «punctuated equilibria» — «прерывистого равновесия», как у нас принято переводить этот термин, — смогла стать центром дискуссий в эволюционной биологии, привлечь к себе и сторонников и вызвать резкую критику противников. На Западе вновь вспомнили про Гольдшмидта. Его полузабытая книга 1940 года вдруг стала одной из наиболее цитируемых, она была переиздана в 1980 году. Публикация книги палеонтолога С. Стэнли (Stanley, 1979) породила сомнения в том, что один из основных постулатов СТЭ о сводимости макроэволюции к микроэволюционным процессам справедлив. На знаменитой конференции в Чикаго, посвященной макроэволюции, «пунктуализм» был расценен рядом авторов как оппозиция дарвинизму и СТЭ (Provine, 1982; Waesberghe, 1982; Татаринов, 1983, 1985).

Если отвлечься от бесспорного налета сенсационности, то «бунтари-пунктуалисты» добились многого. Эволюционная биология вновь стала популярной и «престижной» для западного читателя наукой. Интенсивные дискуссии стимулировали сбор, обработку и обсуждение большого количества новых данных о видообразовании во времени. Сколь по-разному не расценивались бы серии ископаемых моллюсков из последовательных отложений озера Туркана в Центральной Африке, несомненно, что, вслед за классическими рядами временной изменчивости моллюсков Славонии и острова Кос в Эгейском море, в научный обиход введен принципиально новый материал. Самое важное, острые дискуссии между пунктуалистами и градуалистами способствовали быстрейшему уточнению формулировок, отказу от устаревших догм.

Приведу лишь некоторые примеры работ, явно стимулированных этой дискуссией. Наконец-то молекулярные биологи пришли к выводу о неравномерности темпов молекулярной эволюции (Corruccini et al., 1980), были предприняты поиски молекулярных механизмов сальтационизма (Waesberghe, 1981), классики СТЭ в осторожной форме (Mayr, 1982b) или достаточно явно (Stebbins, Ayala, 1981) признали, что макроэволюция не сводима к микроэволюции, более того прозвучали голоса о том, что сведение макроэволюции к микроэволюционным закономерностям есть редукционизм. Вместе с тем под влиянием ответной критики пунктуалисты начали занимать менее категоричные позиции. Пришлось признать, что проблема соотношения прерывистости и непрерывности в видообразовании была достаточно четко поставлена еще Гольдшмидтом (см.: Provine, 1982, и серию рецензий в «Paleobiology». 1982. Vol. 8, № 4). Было высказано мнение о совместимости СТЭ и с пунктуализмом, и с градуализмом (Stebbins, Ayala, 1981). Впрочем, в этом вопросе Майр занял достаточно консервативную

позицию (Mayr, 1982b). Особенно интересна и поучительна реакция на споры вокруг пунктуализма и градуализма старейшины генетики популяций 92-летнего Сьюэлла Райта, подчеркнувшего, что пути видообразования различны (Wright, 1982). Пунктуалисты поняли, что палеонтологический материал может быть истолкован двояко, что на ископаемом материале трудно расшифровать движущие факторы эволюции, и обратились к материалам эволюционной генетики, и, в первую очередь, хромосомистики.

Вопрос о роли хромосомных перестроек в видообразовании стал ключевым в споре пунктуалистов и градуалистов. И на конференции в Чикаго, и на симпозиуме в Дижоне, посвященном проблеме соотношения филетического градуализма с пунктуализмом (Chaline, 1983), особое внимание (наряду с темпами филогенеза) уделялось анализу данных по цитогенетике млекопитающих. Не случайно, что один из создателей концепции «прерывистого равновесия» Гулд особое внимание уделяет внезапности хромосомного видообразования (Gould, 1981). В последние годы наметилось несомненное сближение точек зрения. Разумно осторожный подход к проблеме «прерывистого равновесия» проявляет Т. Шопф, близкий к создателям этой концепции (Schopf, 1981). Очень важное значение имела публикация А. Л. Тахтаджяна (1983), подчеркнувшего возможность существования у растений и градуалистического, и пунктуалистического пути видообразования. Эволюцию от полного непринятия к более компромиссным позициям можно проследить в работах ведущих сторонников градуализма (Татаринов, 1983, 1985).

Наряду с хромосомными перестройками, в последние годы открыты и иные механизмы быстрой перестройки генома в течение ограниченного числа поколений. Сюда относится и роль дупликаций генов и целых групп генов в эволюции (см.: Ohno, 1970), и открытие молекулярного драйва как быстро действующего фактора эволюции (Dover, 1982), и интересные, но не бесспорные идеи о роли «эгоистической ДНК» в распространении повторяющихся последовательностей в геноме (Orgel, Crick, 1980), и обнаруженный в последние годы факт существования мобильных диспергированных генов (МДГ) (Георгиев, Гвоздев, 1980; Голубовский, 1980; Britten, 1982).

Особое внимание в последние годы привлекли проблемы трансдукции наследственного материала от одного вида к другому посредством вирусов или так называемого «горизонтального переноса» (Кордюм, 1976, 1982; Воронцов, 1980; Тихоненко, 1980; Britten, 1982; Хесин, 1984). Не затрагивая здесь проблему «горизонтального переноса» и не касаясь споров вокруг книги В. А. Кордюма (1982), отношение к которой я уже высказал (Воронцов, 1984б), отмечу лишь, что эта проблема имеет на мой взгляд самое прямое отношение к проблеме дискретности процесса видообразования. Можно высказывать разные точки зрения о том месте, которое займет горизонтальный перенос в будущей теории эволюции. Моя точка зрения близка к позиции Гранта:. . . «отрывоч-

ные данные. . . свидетельствуют о существовании наследственной индукции, и мы должны попытаться проанализировать эти данные, куда бы они нас не приводили. Выводят же они нас за рамки синтетической теории эволюции» (Грант, 1980, с. 158). Впрочем, можно согласиться и с мнением Дж. Г. Симпсона: «Грант высказывает мнение, что если будет доказана существенная роль генетического явления индукции в процессе эволюции, то это выйдет за пределы синтетической теории. А мне хочется заметить, что явление индукции не останется за пределами этой теории, а раздвинет их шире» (Симпсон, 1980, с. 12). Обе эти точки зрения говорят о происходящем сближении взглядов большинства сторонников СТЭ и представителей новой генерации эволюционистов на Западе.

Частота встречаемости хромосомных мутаций

Еще совсем недавно господствовало представление об относительной редкости хромосомных мутаций. Обзор данных по кариологии 2000 видов млекопитающих говорит о том, что около 4—5 % видов характеризуются истинным внутрипопуляционным хромосомным полиморфизмом (Ляпунова, Картавцева, 1976). Среди роющих млекопитающих (слепушонки, слепыши, цокоры, гоферы, туко-туко и др.) частота внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма достигает 40—50 % (Мартынова, 1979). Создается впечатление, что частота возникновения оптически обнаруживаемых крупных хромосомных мутаций у млекопитающих (она бесспорно варьирует от группы к группе) может быть величиной порядка от 1×10^{-2} до 1×10^{-3}, т. е. быть достаточно высокой.

Следующий вопрос, который возникает при этом, равновероятно ли образование разрывов по длине хромосом? Если шансы на разрыв хромосомы в любой точке равны, то вероятность встреч в зиготе двух одинаковых хромосомных мутаций крайне низка. В исследованиях по хромосомному полиморфизму у цокоров *Myospalax myospalax* (Воронцов, Мартынова, 1976), по полиморфизму γ-хромосомы у арктического суслика Citellus parryi (Ляпунова и др., 1978; Воронцов и др., 1980) было показано, что разрывы и слияния хромосом идут по границам гетерохроматиновых блоков с эухроматиновыми участками. В хромосоме имеются как бы «слабые места», по которым с наибольшей вероятностью происходят разрывы и последующие слияния. В результате возможно независимое возникновение в разных частях ареала гомологичных хромосомных мутаций. Так, в надвиде рыжих полевок (Clethrionomys glareolus) независимая фиксация акроцентрического варианта γ-хромосомы вместо обычного метацентрика произошла в краевых популяциях юга Италии, Югославии и в Тянь-Шане. У близкого вида — красной полевки (Cl. rutilus) отмечена гомологическая мутация γ-хромосомы в популяциях Южного Алтая и Забайкалья. Неравновероятность хромосомных перестроек по длине хромосом резко повышает вероятность встречи «частых» хромо-

сомных мутаций (типа разрывов на границе эухроматина и гетерохроматина или делеций гетерохроматиновых участков) и снижает вероятность встречи «редких» хромосомных мутаций (типа разрывов аутосом по эухроматиновым районам).

Еще четверть века назад представлялось, что спонтанный мутационный процесс, ведущий к возникновению хромосомных перестроек, идет монотонно, т. е. вероятность появления новых хромосомных мутаций из года в год одинакова. Открытие влияния вируса болезни Боткина на резкое повышение частоты хромосомных мутаций у человека было началом отказа от представлений о равномерности темпов возникновения хромосомных мутаций. Вслед за этим был обнаружен мутагенный эффект вирусов кори, энцефалита, гриппа и других вирусных заболеваний, ведущих к резкому возрастанию частоты хромосомных аберраций в популяциях человека и других видов. Эти факты дали основание выступить с гипотезой об эволюционной роли вирусных пандемий как поставщика хромосомных мутаций (Воронцов, 1975). Вирусные пандемии, прокатываясь через ареал вида, оставляют за собой шлейф хромосомных мутаций, частота которых повышается на несколько порядков. Вслед за вспышкой хромосомных мутаций наступают депрессия численности вида, распадение в прошлом единого ареала на серию изолятов — стаций переживания. В этих условиях особи-носители новых хромосомных мутаций оказываются не уникумами среди сплошь панмиктичной популяции с нормальным кариотипом, а почти равноправными членами популяций с ограниченной численностью особей.

В момент формирования гипотезы о роли вирусных пандемий как поставщика хромосомных мутаций не было ясно, равновероятно ли по длине хромосомы распределяются разрывы. Теперь мы знаем, что эти разрывы распределяются неравномерно и что шансы на встречу особей с одинаковой хромосомной мутацией непосредственно после вирусной пандемии резко повышаются. Вирусная пандемия оставляет за собой «плотный шлейф» достаточно однообразных хромосомных мутаций типа разрывов по границе гетерохроматина с эухроматином или делеций / дупликаций гетерохроматиновых участков. Число наиболее обычных вариантов таких мутаций всегда меньше числа пар хромосом, и, как правило, они приурочены к небольшому, строго ограниченному числу пар хромосом и к достаточно строго локализованным районам в этих хромосомах. Вслед за этим «плотным шлейфом» хромосомных аберраций с высокой частотой появления следует «разряженный шлейф» хромосомных мутаций с низкой частотой появления. Естественно, что шансы на встречу особей-носителей двух одинаковых по локализации разрывов или слияний хромосомных мутаций сразу же вслед за вирусной пандемией крайне невелики. Однако и такая единичная особь — носитель редкой хромосомной мутации — может стать основателем новой кариоморфы.

Судьба единичных хромосомных мутаций робертсоновского типа

Робертсоновским процессом называется процесс слияния двух акроцентрических хромосом в одну метацентрическую или диссоциации одного метацентрика в два акроцентрика. Диссоциация в силу чисто цитологических причин менее вероятна. Майр (Mayr, 1963) был безусловно прав, когда говорил о малой вероятности встречи особей, у которых независимо друг от друга возникла бы одинаковая хромосомная мутация. Однако сейчас стало ясно, что существуют пути распространения в популяции единичной хромосомной мутации. Один из путей, связанный с возникновением мутации половых хромосом, был уже рассмотрен нами ранее (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Воронцов, 1973; Воронцов и др., 1980).

Значение робертсоновских перестроек для становления и поддержания репродуктивной изоляции на примере разнохромосомных кариоморф слепушонок было изучено в нашей лаборатории (Ляпунова, 1983; Ляпунова, Якименко, 1985). Как подчеркивается в обзоре (Ляпунова, 1983), возникновение хромосомной мутации, ведущей к абсолютной изоляции от исходной кариоморфы, в подавляющем большинстве случаев закончится гибелью данной мутации из-за отсутствия соответствующего брачного партнера. Иной оказывается ситуация в случае частичной репродуктивной изоляции. Представим себе, что у вида с 2n=54, где все хромосомы акроцентрические, возникла робертсоновская транслокация в клетках зародышевого пути, уменьшившая гаплоидное число хромосом с 27 до 26. Гамета с n=26 + гамета с нормальным гаплоидным набором n=27, сливаясь, дают зиготу с 2 N=53. Поскольку робертсоновские транслоканты характеризуются генетически сбалансированными хромосомами (набор генов в двух акроцентриках равен набору генов в одном метацентрике), то жизнеспособность такого робертсоновского транслоканта может быть не нарушенной. Имеется обширный материал по робертсоновским транслокациям у мышей, свидетельствующий о разной жизнеспособности разных комбинаций хромосом (Gropp et al., 1972, 1976; Дыбан, Баранов, 1976; Баранов, 1980). Получены данные, говорящие о повышенной на 30—44 % жизнеспособности гетерозиготных по робертсоновской транслокации слепушонок по сравнению с жизнеспособностью одной из исходных форм (Ляпунова, Якименко, 1985). У гетерозиготной по робертсоновской транслокации особи с 2n = 53 мейоз будет происходить с частичными нарушениями. Исследование синаптонемных комплексов (Ск) в профазе I деления мейоза у гибридов разнохромосомных форм слепушонок (Коломиец и др., 1985) показало, что у форм, отличных по одной робертсоновской транслокации, образуется тривалент, который затем может дать как сбалансированные, так и несбалансированные гаметы. Несбалансированные гаметы либо летальны сами, либо не могут дать жизнеспособные зиготы. Однако в случае расхождения по дочерним цитам II порядка одного мета-

центрика в одну клетку и двух акроцентриков в другую образуются жизнеспособные гаметы. Из жизнеспособных гамет от особи с 2n=53 50 % будет иметь 27, а 50 % — 26 хромосом. Повышенная жизнеспособность гетерозигот по робертсоновским перестройкам может частично компенсировать повышенную смертность зигот за счет нежизнеспособных хромосомно несбалансированных вариантов. Ясно, что за счет неабсолютности репродуктивной изоляции между вновь возникшей и старой кариоморфами в изолированных и полуизолированных демах могут случайно накапливаться гетерозиготы по робертсоновским транслокациям. При скрещивании 53×53 будет происходить расщепление 1 (52) : 2 (53) : 1 (54). Хромосомно гомозиготные формы (52 и 53) не имеют той пониженной плодовитости, которая свойственна гетерозиготным формам (Ляпунова, 1983). Ясно, что состояние популяции, в которой присутствуют формы с 2n=52, 53 и 54, не устойчиво. Возникновение любой мутации (включая поведенческую), способствующей распознаванию 52- и 54-хромосомных форм, или случайное пространственное разобщение 52- и 54-хромосомных форм по соседним микроучасткам будут способствовать снижению частоты образования гетерозиготных 53-хромосомных форм с их повышенной гибелью гамет и поддерживаться отбором.

Таким образом, неабсолютность репродуктивной изоляции робертсоновских транслокаций является, как говорят дипломаты, гарантом их выживаемости. Эта неабсолютность репродуктивной изоляции способствует в условиях нарушения панмиксии повышению частоты единично возникшей мутации в отдельных демах.

Случаи быстрой хромосомной дивергенции в природе — «робертсоновские веера»

Уникальной моделью хромосомного видообразования в природе служат так называемые «робертсоновские веера». Это понятие было предложено Р. Маттеем для обозначения широкой хромосомной изменчивости робертсоновского типа, когда в пределах вида обнаруживается практически полный набор теоретически ожидаемых хромосомных чисел. Первый такой веер был открыт для мышей рода *Leggada* (Matthey, Jotterand, 1970). В тропической Африке обнаружен почти полный веер форм с 2n от 36 (все хромосомы акроцентрические) до 18 (все хромосомы — метацентрики). Однако эта широкая дивергенция наблюдается на обширной территории и не смогла быть изучена достаточно подробно.

Второй веер был открыт А. Гроппом и Э. Капанна (Gropp et al., 1972, 1982; Capanna, 1980). Эти исследователи обнаружили значительную изменчивость робертсоновского типа у домовых мышей надвида *Mus musculus* на территории Альп и Апеннинского полуострова, где хромосомные числа варьируют от обычного для вида 2n = 40 (все хромосомы — акроцентрики) до 2n = 22. Было показано, что между разными робертсоновскими вариантами карио-

типа мышей существует репродуктивная изоляция разного уровня (Gropp et al., 1976; Баранов, 1980).

Третий веер был обнаружен в нашей лаборатории у роющих грызунов — слепушонок группы *Ellobius tancrei*, относящихся к надвиду *Ellobius talpinus*. Этот случай хромосомного полиморфизма уникален. Робертсоновский веер слепушонок отличается от такового у африканских леггад и аппенинских мышей весьма узкой локализацией зоны широкой изменчивости хромосом. На большей части ареала надвида *E. talpinus* от Украины на западе до Маньчжурии на востоке, от Копетдага на юге до степей Западной Сибири на севере представлены лишь две кариоморфы: *E. talpinus* s. str. ($2n = NF = 54$, этот вид характеризуется стабильным кариотипом) и *E. tancrei* ($2n = 54$, $NF = 56$). Иная ситуация наблюдается в узкой зоне гор Памиро-Алая и южного Тянь-Шаня от Душанбе на западе до оз. Чатыр-Кель на востоке. Здесь на базе кариотипа *E. tancrei* с $NF = 56$ сформировались многочисленные кариоморфы. Наибольшее разнообразие кариотипов наблюдается в узком участке долины рек Вахш—Сурхоб, где обнаружен полный робертсоновский веер кариоморф со всеми 25 возможными вариантами хромосомных чисел от $2n = 54$ до $2n = 31$ (Ляпунова и др., 1980, 1985). Показано, что значительная часть этого хромосомного разнообразия возникла в результате гибридизации относительно небольшого числа исходных вариантов. В настоящее время в природе обнаружены и географически локализованы зоны распространения кариоморф с $2n=32$ (северный берег Вахша—Сурхоба), $2n=34$ (южный берег Сурхоба), $2n = 50$ (высокогорья Гиссарского хр. у Ходжа-Оби-Гарма, северо-западные склоны хребта Петра Первого, крайний восток долины Сурхоба у Ачик-Альмы), $2n = 52$ (Алайская долина, Алайский хребет и сырты близ оз. Чатыр-Кель). Все остальные варианты встречаются в гибридных зонах.

Как возникли низкохромосомные варианты? Более просто было бы представить себе серию робертсоновских мутаций $54 \rightarrow \rightarrow 52 \rightarrow 50 \rightarrow 48 \rightarrow \ldots \rightarrow 36 \rightarrow 34 \rightarrow 32$. Однако если распространение 52- и 50-хромосомных форм не противоречит этой гипотезе, то распространение форм с 48—36 хромосомами лишь в зонах интрогрессии явно не согласуется с этой гипотезой. Вот почему мы можем допустить, что эволюция от 54-хромосомного к 50-хромосомному кариотипу шла за счет поэтапных робертсоновских транслокаций, тогда как 34- и 32-хромосомные кариотипы должны были возникнуть за счет резкой скачкообразной перестройки всего кариотипа в целом, приведшей к одномоментному слиянию 16—20 акроцентрических хромосом в 8—10 метацентриков. Благодаря неабсолютности репродуктивной изоляции между кариоморфами со столь разными диплоидными числами возникновение 32-хромосомной формы могло стать предпосылкой для последующего возникновения всего робертсоновского веера за счет гибридизации. Путем экспериментальной гибридизации был получен в неволе робертсоновский веер слепушонок (Ляпунова, 1983). Однако если

в неволе гибриды между формами 54 и 34 характеризовались гетерозиготностью по 20 акроцентрикам — 10 метацентрикам у гибрида с 44 хромосомами, то в природе мы встречаем гетерозигот лишь по одной паре хромосом. Таким образом, существующий в природе веер и полученный в неволе не вполне тождественны друг другу.

Как соотносятся кариологические отличия с морфологическими? Если для *E. talpinus s.* str. (2n=NF=54) и *E. tancrei* (2n=54, NF=56) были обнаружены и морфологические различия в строении зубов, в окраске меха, то для форм робертсоновского веера Вахша—Сурхоба мы не обнаружили морфологических отличий между разными кариоморфами, не было также обнаружено частотных отличий в спектрах изозимов. Таким образом, в случае робертсоновских вееров мы наблюдаем четкое опережение темпов хромосомной эволюции по сравнению с темпами эволюции как на генном, так и на морфологическом уровнях. Вместе с тем ясно, что существование частичной репродуктивной изоляции между кариоморфами, определяемой в 2—3 % летальности гибридов между вариантами с близкими хромосомными числами и доходящей до 50 % у форм с крайними кариотипами, создает предпосылки для дивергенции кариоморф по их экологии, этологии, морфологии, частотам аллелей (Ляпунова, 1983).

С теоретической точки зрения возникновение новой кариоморфы, репродуктивно изолированной (частично) от родительской формы, является процессом скачкообразным. Особенно следует подчеркнуть тот факт, что у слепушонок мы встречаем отдельные полиморфные по числу хромосом популяции. Так, на сыртах Тянь-Шаня в одной популяции встречаются особи с 52, 51 и 50 хромосомами, на хребте Петра Первого с 50, 49 и 48 хромосомами. То, что такие популяции удается обнаружить в природе, достойно удивления. Ясно, что такие популяции не устойчивы. Поскольку экологически особи с разными числами хромосом одинаковы, занимают одну и ту же нишу, то в соответствии с правилом Г. Ф. Гаузе одна из кариоморф неминуемо вытеснит со временем другую. Существование частичной репродуктивной изоляции между разными кариоморфами лишь ускорит процесс конкурентного взаимоисключения. Таким образом, в результате действия процесса конкурентного взаимоисключения разные кариоморфы довольно быстро станут вторично аллопатричными. Сторонники существования одной лишь аллопатрической формы видообразования в своих доводах нередко упускают, что аллопатрия может быть вторичной и результаты конкурентного взаимоисключения экологически близких, но репродуктивно изолированных форм рассматриваются как свидетельство в пользу аллопатрического видообразования. Нетрудно видеть, что здесь следствие путается с причиной.

Постепенный или прерывистый характер носит видообразование за счет перестроек хромосом? Несомненно, что становление хромосомной мутации, возникновение репродуктивной изоляции — процесс скачкообразный. Однако морфологическая дивергенция

репродуктивно изолированных видов-двойников может существенно отставать по своим темпам от хромосомной дивергенции, может идти постепенно. В самом деле, если возникла вторичная аллопатрия хромосомно дивергировавших кариоморф и даже если прошел отбор на возникновение этологической изоляции этих кариоморф, совершенно необязательно, что темпы морфологической эволюции этих видов-двойников окажутся более высокими, чем разных подвидов одного вида. Ведь эти виды-двойники могут занимать близкую нишу, и в этом случае они будут испытывать сходно направленное давление отбора и эволюировать постепенно, параллельно и в одном и том же направлении.

Многообразие путей и форм видообразования

На примере хромосомного видообразования видно, что в природе реально существуют ситуации, в которых чрезвычайно быстро может осуществляться дивергенция, сопровождаемая возникновением репродуктивной изоляции. Но было бы ошибкой сводить все многообразие путей видообразования к хромосомному, всех форм видообразования к дивергенции.

Дарвин сосредоточил основное внимание на исследовании дивергентной формы видообразования. Однако на своей классической схеме в «Происхождении видов» Дарвин изобразил и две другие формы видообразования, получившие ныне название анагенеза и стасигенеза, тогда как дивергентная эволюция была названа в классификации Дж. Хаксли и Б. Ренша кладогенезом. Ныне ясно, что к этим трем формам видообразования следует добавить также видообразование путем гибридизации, синтезогенеза или симгенеза (Воронцов, 1980, 1984а).

Для значительного числа ископаемых форм с несомненностью показано существование анагенетического пути видообразования, причем показано, например для моллюсков африканского озера Туркана, что анагенетическая эволюция может идти градуалистически (обзоры см.: Schopf, 1983; Татаринов, 1983, 1985). Кладогенез может идти как за счет постепенной смены частот аллелей в периферических популяциях в соответствии со всеми канонами СТЭ, так и за счет скачкообразного возникновения изолирующих механизмов эволюции. Лишь симгенез — более обычная для растений и более редкая у животных форма видообразования (Боркин, Даревский, 1980) — представляется нам облигатно прерывистой формой видообразования. Вместе с тем несомненно, что от возникновения репродуктивно частично изолированной кариоморфы до становления вида с его ареалом, от возникновения аллополиплоида до обретения им своей ниши лежит дистанция немалого масштаба. И эта дистанция преодолевается кандидатом в новые виды на основе действия естественного отбора вкупе с другими факторами эволюции, такими как изоляция, дрейф генов, молекулярный драйв, мейотический драйв.

Мне кажется, что ожесточенная дискуссия между сторонниками прерывистого и постепенного видообразования должна завершиться выработкой некоторых единых точек зрения. Подняв далеко не новую проблему скачкообразности видообразования, сторонники первой концепции пробудили весьма продуктивную дискуссию между пунктуалистами и градуалистами. Сейчас в результате этой дискуссии и благодаря бурному развитию хромосомных исследований мы можем утверждать, что в природе сосуществуют и градуализм и пунктуализм, и постепенное и внезапное видообразование.

Литература

(Баранов В. С.) Baranov V. S. Mice with Robertsonian translocations in experimental biology and medicine // Animal genetics and evolution. Hague, 1980. P. 23—32.

Баранов П. А., Астауров Б. Л. Вступительная статья // Полиплоидия. М., 1956. С. 5—22.

Берман З. И., Зеликман А. Л., Полянский В. И., Полянский Ю. И. История эволюционных учений в биологии. М.; Л., 1966. 324 с.

Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 4. С. 485—506.

Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте. М., 1963. 364 с.

Волькенштейн М. В. Сущность биологической эволюции // Успехи физ. наук. 1984. Т. 143, вып. 3. С. 429—466.

Воронцов Н. Н. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63, № 2. С. 5—35.

Воронцов Н. Н. Виды хомяков Палеарктики (*Muroidea—Cricetinae*) in statu nascendi // Докл. АН СССР. 1960. Т. 136, № 6. С. 1448—1451.

Воронцов Н. Н. Эволюция кариотипа // Руководство по цитологии. М.; Л., 1966. Т. 2. С. 359—389.

(Воронцов Н. Н.) Vorontsov N. N. Evolution of the sex chromosomes // Cytotaxomony and vertebrate evolution. London, 1973. P. 619, 657.

Воронцов Н. Н. Роль вирусов в видообразовании животных // Природа. 1975. № 4. С. 107.

Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. 1980. Т. 25, № 3. С. 295—316.

Воронцов Н. Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. М., 1984а. 64 с.

Воронцов Н. Н. Рецензия на книгу В. А. Кордюма «Эволюция и биосфера» // Молекул. биология. 1984б. Т. 18, вып. 3. С. 855—857.

(Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Борисов Ю. М., Довгаль В. Е.) Vorontsov N. N., Lyapunova E. A., Borissov Yu. M., Dovgal V. E. Variability of sex chromosomes in mammals // Genetics. 1980. Vol. 52/53. P. 361—372.

Воронцов Н. Н., Мартынова Л. Я. Популяционная цитогенетика алтайского цокора *Myospalax myospalax* Laxm. // Докл. АН СССР. 1976. Т. 230, № 2. С. 447— 449.

Георгиев Г. П., Гвоздев В. А. Мобильные диспергированные гены эукариот // Вестн. АН СССР. 1980. № 8. С. 19—27.

(Голубовский М. Д.) Golubovsky M. D. Mutational process and microevolution // Animal genetics and evolution. Hague, 1980. P. 139—149.

Грант В. Эволюция организмов. М., 1980. 407 с.

Дыбан А. П., Баранов В. С. Цитогенетика развития млекопитающих. М., 1978. 216 с.

Коломиец О. Л., Ляпунова Е. А., Мазурова Т. Ф., Янина И. Ю., Богданов Ю. Ф. Участие гетерохроматина в формировании цепочек синаптемных комплексов

у животных гетерозиготных по множественным робертсоновским перестройкам // Генетика. 1985. Т. 21, № 12. С. 1969—1978.

Кордюм В. А. Перенос информации в биосфере и возможное эволюционное значение этого процесса // Успехи соврем. биологии. 1976. Т. 81, вып. 1. С. 51—67.

Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев, 1982. 212 с.

Кузякин А. П. К теории вида и видообразования // Тез. докл. II науч. студ. конф. М., 1940. С. 14—16.

Кузякин А. П. К теории вида и видообразования. (Близкие виды рукокрылых в аспекте их исторического развития) // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской. 1958. Т. 65. С. 21—98.

Ляпунова Е. А. Гибридизация разнохромосомных форм млекопитающих в природе и эксперименте: эволюционные аспекты // Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. Ереван, 1983. С. 115—132.

(Ляпунова Е. А., Воронцов Н. Н., Коробицина К. В.) Lyapunova E. A., Vorontsov N. N., Korobitsina K. V. et al. A Robertsonian fan in *Ellobius talpinus* // Genetica. 1980. Vol. 52/53. P. 239—247.

Ляпунова Е. А., Воронцов Н. Н., Надлер Ч. Ф., Борисов Ю. М., Хоффман Р. С., Кораблев В. П., Левинская И. К. Изменчивость половых хромосом млекопитающих. Сообщ. II. Внутри- и межпопуляционная изменчивость строения Y-хромосомы у арктического суслика *Citellus parryi* Richardson // Генетика. 1978. Т. 14, № 8. С. 1447—1452.

Ляпунова Е. А., Картавцева И. В. О мутантных кариотипах у грызунов с описанием нормального кариотипа *Mesocricetus raddei* // Зоол. журн. 1976. Т. 60, № 9. С. 1414—1418.

Ляпунова Е. А., Ядав Д.,Янина И. Ю., Ивницкий С. Б. Генетика слепушонок *(Ellobius Rodentia)*. Сообщ. III. Независимое возникновение робертсоновских слияний хромосом в разных популяциях надвида *Ellobius talpinus* // Генетика. 1985. Т. 21, № 9. С. 1503—1506.

Ляпунова Е. А., Якименко Л. В. Генетика слепушонок *(Ellobius Rodentia)*. Сообщ. IV. Снижение плодовитости гибридов разнохромосомных форм слепушонок надвида *Ellobius talpinus* // Генетика. 1985. Т. 21, № 12. С. 1960—1968.

Мартынова Л. Я. Сравнительная генетика и границы видов двух групп млекопитающих роющих: слепышей и цокоров *(Spalacidae* и *Myospalacinae, Rodentia)*. Автореф. дисс. . . . канд. биол. наук. М., 1979. 23 с.

Пузанов И. И. Сальтомутации и метаморфозы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59,вып. 4. С. 67—79.

Симпсон Дж. Г. Вступление // В. Грант. Эволюция организмов. М., 1980. С. 9—13.

Татаринов Л. П. Палеонтология и теория эволюции // Вестн. АН СССР. 1983. № 12. С. 40—49.

Татаринов Л. П. Палеонтология и эволюционное учение. М., 1985. 64 с.

Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593—1603.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969. 407 с.

Тихоненко Т. И. Роль вирусов в обмене генетической информацией. М., 1980. 64 с.

Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М., 1984. 472 с.

Чайковский Ю. В. «Редкое и благородное спокойствие» // Книги, открывающие мир. М., 1984. С. 159—199.

Britten R. J. Genomic alterations in evolution // Life Sci. Res. Rep. 1982. N 22. P. 41—64.

Capanna E. Chromosomal rearrangement and speciation in process in *Mus musculus* // Folia Zool. 1980. Vol. 29. P. 43—57.

Chaline J. (Ed.). Modalités, rythmes, mécanismes de l'évolution biologique: Gradualisme phylétique ou équilibres ponctués? Paris, 1983. 337 p.

Corruccini R. S., Baba M., Goodman M., Ciochon R. L., Cronin J. E. Non-linear macromolecular evolution and the molecular clock // Evolution. 1980. Vol. 34, N 6. P. 1216—1219.

Dover G. A molecular drive through evolution // Bioscience. 1982. Vol. 32,N 6. P. 526—533.

Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualisme // Models in paleobiology. San Francisco, 1972. P. 82—115.

Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven, 1940. 436 p.

Gould S. J. The chance that shaped our ends // New Sci. 1981. Vol. 69, N 1239. P. 347—349.

Gropp A., Putz B., Zimmermann U. Autosomal monosomy and trisomy, causing developmental failure // Current topics in pathology. Berlin; Heidelberg; New York, 1976. P. 177—192.

Gropp A., Winking H., Redi C., Capanna E. et al. Robertsonian karyotype variation in wild mice from Rhaeto-Lombardia // Cytogen. and Cell Genet. 1982. Vol. 34. P. 67—77.

Gropp A., Winking H., Zech L., Müller H. J. Robertsonian chromosomal variation and identification of metacentric chromosomes in feral mice // Chromosoma, 1972. Bd 39. S. 265—288.

Huxley J. S. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades // Uppsala univ. Arsskrift. 1958. Vol. 6. P. 21—23.

Matthey R. Les chromosomes des Cricetides Palaearctiques // Caryologia. 1960. Vol. 13. P. 199—223.

Matthey R., Jotterand M. Nouveau systéme polymorphe non-robertsonien chez des Leggada (Mus sp.) de Republique Centrafricaine // Rev. Suisse zool. 1970. Vol. 77, fasc. 5. P. 630—635.

Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge (Mass.). 1963. 797 p.

Mayr E. The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance. Cambridge (Mass.), 1982a. 974 p.

Mayr E. Speciation and macroevolution // Evolution. 1982b. Vol. 36, N 6. P. 1119—1132.

Ohno S. Evolution by gene duplication. Berlin ; New York, 1970. 160 p.

Orgel L., Crick F. Selfish DNA: the ultimate parasite // Nature. 1980. Vol. 284. P. 604—607.

Provine W. B. Influence of Darwin's ideas on the study of evolution // BioScience. 1982. Vol. 32, N 6. P. 501—506.

Rhodes F. H. T. Gradualism, punctuated equilibrium and the Origin of species // Nature. 1983. Vol. 305, N 5932. P. 269—272.

Schopf T. Punctuated equilibrium and evolutionary stasis // Paleobiology. 1981. Vol. 7, N 2. P. 156—166.

Schopf T. Summary of the critical assessments of punctuated equilibria // Modalities, rhythmes et méchanismes de l'evolution biologique: Colloques internationaux du C. N. R. S. 1983. N 330. P. 52—54.

Stanley S. M. Macroevolution: Pattern and Process. San Francisco, 1979. 332 p.

Stebbins L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.

Stebbins L. Perspectives in evolutionary theory // Evolution. 1982. Vol. 36, N 6. P. 1109—1118.

Stebbins L., Ayala F. J. Is a new evolutionary synthesis necessary? // Science. 1981. Vol. 213, N 4511. P. 967—971.

Waesberghe H. van. Naar een derde evolutie-model // Vakbl. biol. 1981. Dell 61, N 3. Blz. 50—60.

Waesberghe H. van. Towards an alternative evolution model // Acta theor. biol. 1982. Dell 31, N 1. Blz. 3—28.

White M. Models of speciation // Science. 1968. Vol. 159. P. 1065—1070.

Wright S. Character change, speciation and the higher taxa // Evolution. 1982. Vol. 36, N 3. P. 427—443.

А. В. Иванов

МОНОФИЛИЯ ТАКСОНОВ И ПАРАЛЛЕЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ СИСТЕМ ОРГАНОВ

Успехи зоологии последних десятилетий сопровождались попытками некоторых выдающихся ученых обосновать полифилию таких больших групп, как *Metazoa, Bilateria, Coelomata, Arthropoda, Amphibia, Reptilia* и др. Предлагались разные варианты полифилетизма, уживающиеся с самыми различными представлениями о факторах эволюции.

Сторонники так называемой широкой монофилии считают, вслед за Симпсоном (Simpson, 1961), группу монофилетической, даже если она объединяет несколько параллельных ветвей, возникающих независимо от одной группы того же или более низкого ранга (Herre, 1964; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Майр, 1971, и др.).Очевидно, в этих случаях нет основания говорить о полифилии, поскольку в генотипе родственных параллельных стволов имеются одни и те же комплексы генов, способных сходно мутировать в сходных условиях. Отбор сохраняет эти гомологические мутации.

Действительно, как подчеркивает И. И. Шмальгаузен (1946), параллелизмы, на которые опираются полигенисты, проявляются лишь у близко родственных организмов после периода начальной дивергенции и потому свидетельствуют не о полифилии, а, напротив, говорят в пользу монофилии. Параллельные стволы начинаются от одного корня.

По существу о том же писал Ремане (Remane, 1964), утверждая, что наличие ископаемых параллельных стволов само по себе не означает их независимого происхождения, но говорит только, что разветвление стволов надо искать в более древних слоях. Найти их палеонтологам обычно не удается из-за крайней редкости в ископаемом материале недостающих звеньев.

Анализ организации различных *Theriodontia* (Remane, 1964; Татаринов, 1976) показал, что некоторые признаки млекопитающих появляются то в одной, то в другой эволюционной ветви. Таковы образования вторичного нёба, усложнение коренных зубов,

сокращение зубных генераций, сближение нижнечелюстной и чешуйчатой костей, связанных общей функцией. Разумеется, не каждая ветвь териодонтов, обладающих этими признаками, могла дать начало классу млекопитающих.

В этом примере, как и в других ему подобных, перед нами параллелизмы, неизбежно возникающие у очень близко родственных организмов, основанные на наличии у них гомологичных генов. В таких случаях, может быть, следует говорить о «параллелизме гомологичных признаков». Именно эти параллелизмы имел в виду Э. Майр (1971), по справедливому замечанию которого, — многие видели полифилию таксона там, где в действительности имела место лишь кажущаяся полифилия диагностических признаков, тогда как сам таксон был монофилетическим.

Однако существуют также параллелизмы и другого типа, проявляющиеся у далеких друг другу, во всяком случае не близко родственных групп животных. Они, очевидно, обусловлены не особенностями генотипа, а общими свойствами организации и плана строения, унаследованными от очень удаленных общих предков и сходными условиями жизни и среды. Их можно было бы назвать «параллелизмами аналогичных признаков»; они приближаются к конвергенциям больше, чем к параллелизмам первого рода.

Хорошие примеры подобных параллелизмов мы находим в прекрасной работе М. С. Гилярова (1970), посвященной эволюции и происхождению наземных членистоногих. Эволюция их покровов, органов дыхания, органов водного обмена и внутреннего оплодотворения протекала сходно, но совершенно независимо в разных группах членистоногих. Было показано, что сходные, независимо возникшие органы при одинаковых условиях воздушной среды эволюционируют в разных группах параллельно и вступают в сходные отношения с другими органами. Более того, оказывается, параллелизм аналогичных признаков проявляется не только в эволюции отдельных органов и их комплексов, но и целых систем органов, в чем мне пришлось убедиться при работе над проблемой происхождения многоклеточных (Иванов, 1968). Примерами их могут служить независимое образование кишечника у ранних *Metazoa*, а также целома, кровеносной, выделительной и нервной систем в различных ветвях *Coelomata*.

Действительно, если исходить из наиболее вероятной и разработанной концепции происхождения многоклеточных — теории фагоцителлы И. И. Мечникова (1866), то мы должны признать по меньшей мере двукратное происхождение эпителиального кишечника — во-первых, у общего предка кишечнополостных и, во-вторых, у архаических *Bilateria*. Фактически же приходится говорить о многократном появлении кишки. Мы не имеем никаких данных, указывающих на характер становления полостного кишечника у *Coelenterata* в их филогенезе, но низшие *Turbellaria* дают богатый материал, поскольку признаки независимого возникновения эпителизованной кишки наблюдаются у них в нескольких

примитивных отрядах. Некоторые авторы (Ax, 1961, и др.) считают независимое образование кишечника «невероятным и методически необоснованным» предположением, исходя из постулатов теории гастреи. Трудно, однако, усмотреть что-либо невероятное в эпителизации первоначально аморфной пищеварительной паренхимы, содержащей многочисленные фагоциты. Этот переход в сущности не сложен и фактически совершается у некоторых турбеллярий в течение жизни особи многократно в порядке смены морфофизиологических состояний пищеварительного аппарата.

Обширная полость тела у приапулид, несмотря на все гистологические отличия, имеет много особенностей, общих с целомом кольчатых червей и вторичноротых. У немертин полость хоботного влагалища тоже обладает рядом характерных признаков вторичной полости тела, ее жидкость играет роль гидростатического скелета, дающего опору сокращающимся мускульным волокнам в стенках тела и хоботного влагалища (Hyman, 1951; Clark, 1964). Перикард и целом у моллюсков, по-видимому, не гомологичны целому аннелид и имеют независимое происхождение (Salvini-Plawen, 1972). Таким образом, теперь вряд ли можно сомневаться, что целомы различных *Coelomata* не всегда гомологичны. Можно ли, например, рассматривать обширный нерасчлененный целом эхиурид как наиболее примитивный и выводить из него метамерный целом полихет? Старое представление о эхиуридах как о вторично упрощенных потомках полихет не подтвердилось эмбриологически, а эволюция в обратном направлении от эхиурид к полихетам крайне сомнительна. Все это заставляет признать филогенетическое становление нерасчлененного и метамерного целомов независимыми процессами (Clark, 1979). По-видимому, то же следует признать и в отношении олигомерного целома вторичноротых, щупальцевых и, возможно, погонофор. Как показал Р. Кларк, появление сплошного целома было приспособлением к копанию норки, но метамерный целом необходим животному, длительно роющему в грунте, тогда как олигомерный целом свойствен формам, обитающим в трубке или домике и собирающим пищу посредством ресничных щупалец (см. также: Старобогатов, 1983).

Уместно вспомнить многочисленные параллелизмы в эволюции нервной системы. Примитивные ее формы встречаются у низших представителей различных беспозвоночных в виде сплетения нервных клеток (плексуса), залегающего в толще эпидермиса. Для начальных стадий эволюции нервного аппарата характерны три процесса — концентрация и централизация нервных элементов, погружение их в глубь тела и формирование мозга (Hanström, 1928; Ливанов, 1941). Различные этапы этих процессов прослеживаются параллельно в разных отрядах турбеллярий, что говорит о независимой эволюции нервной системы в этих группах, происходящей весьма сходными путями. Независимые, но аналогичные этапы организации нервной системы известны также у немертин, моллюсков и кольчатых червей.

В заключение я должен повторить известную истину — широкое распространение параллелизмов вполне объяснимо с точки зрения дарвинизма и вовсе не исключает основного значения дивергенции, поставляющей тот материал, на котором проявляет себя эволюция параллельных гомологичных признаков. При параллельной эволюции сходство может быть очень значительным и тем более глубоким, чем больше родство организмов. «Однако,— как выразился И. И. Шмальгаузен (1947, с. 491),— близкое родство как раз и означает происхождение от одного корня».

Литература

Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М., 1970. 276 с.

Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Л., 1968. 288 с.

Ливанов Н. А. Основные этапы эволюции нервной системы // Учен. зап. Казан. ун-та. 1941. Т. 107, вып. 1. С. 79—142.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. 454 с.

(Мечников И. И.) Metschnikoff E. E. Embriologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organe. Wien, 1886. 159 S.

Старобогатов Я. И. Гидроцельная гипотеза происхождения целома // Эволюционная морфология беспозвоночных. Л., 1983. С. 111—122. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 109).

Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М., 1976. 238 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969. 407 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М., 1946. 528 с.

Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных. М., 1947. 540 с.

Ax P. Verwandschaftbeziehungen und Phylogenie der Turbellarien // Ergeb. Biol. 1961. Bd 24, H. 1. S. 1—68.

Clark R. B. Dynamics in metazoen evolution // The origin of coelom and segments. Oxford. 1964. 313 p.

Clark R. B. Radiation of the Metazoa. The origin of major invertebrate groups. London, 1979. P. 55—102.

Hanström B. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Berlin, 1928. 628 S.

Herre W. Zum Abstammungsproblem von Amphibien und Tetrapoden sowie über Parallelbildungen und zur Polyphyliefrage // Zool. Anz. 1964. Bd 173. H. 1. S. 22—51.

Hyman L. H. The inverterbrates. Platyhelminthes and Rhynchocoela. The acoelomate bllateria. New York; London, 1951. 550 p.

Remane A. Problem Monophylie-Polyphylie mit besonderer Berücksichtigung der Phylogenie der Tetrapoden // Zool. Anz. 1964. Bd 173. H 1. S. 22—51.

Salvini-Plawen L. Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken // Ztschr. wiss. Zool. 1972. Bd 184, H. 3/4. S. 205—394.

Simpson G. G. Principles of animal taxonomy. New York, 1961. 247 p.

Л. П. Татаринов

САЛЬТАЦИОНИЗМ В СОВРЕМЕННЫХ ТЕОРИЯХ ЭВОЛЮЦИИ

> «Если бы возможно было доказать, что существует сложный орган, который не мог образоваться путем многочисленных последовательных изменений, слабых изменений, моя теория окончательно рушилась бы. Но я не могу отыскать такого случая».
>
> *Ч. Дарвин. «Происхождение видов». М.; Л., 1935, с. 277.*

> «Некоторые мутации способны так изменить онтогенез, что . . . из яйца рептилии вылетит первая птица».
>
> *Л. И. Корочкин, А. Б. Ивановский. «Скачки в эволюции» // Химия и жизнь. 1982. № 10. С. 45.*

За последнее десятилетие наблюдается стремительное распространение в биологии сальтационистских концепций. Речь идет о скачкообразном происхождении видов, новых организационных признаков животных и растений, высших таксонов и, наконец, о скачкообразной смене биот в геологическом прошлом Земли. Сами по себе такого рода концепции не новы: с сальтационистскими взглядами выступали и современники Дарвина, такие как А. Кёлликер, С. Майварт, Э. Зюсс и О. Геер, и первые генетики (Г. де Фриз, В. Бэтсон), и, наконец, предшественники Дарвина (П. Мопертюи), натурфилософы (Ш. Бонне). Новым является то, что сальтационистские взгляды получили некоторое фактическое обоснование в достижениях современной биологии — кариосистематике, молекулярной биологии и генетике, биологии развития, отчасти и палеонтологии. Гораздо серьезнее, чем прежде, стали обосновываться представления о возможности сальтационного преобразования органов, возникновения репродуктивной изоляции, перестройки геномов, симбиогенезе и его роли в возникновении эукариот. Мощной волной пошли работы, приписывающие решающую роль в обновлении органического мира прошлого Земли глобальным катастрофам, подчас даже космического происхождения. Все чаще утверждается, что глобальные катастрофы или вообще ударные воздействия абиотической среды непосредственно «приводят в жизнь механизмы наследственности» (Соколов, 1981), создавая предпосылки или даже непосредственно обусловливая происхождение новых форм жизни. Сальтационизм проникает и в молекулярную биологию, где зародилась своеобразная концепция макроэволюции, объясняющая возникновение новых групп организмов практически случайным заносом целых блоков ДНК от прокариот и вирусов в высшие организмы (Кордюм, 1982).

В целом создается впечатление, что мы стоим перед лицом зарождения новой философии биологии, придающей решающее или даже исключительное значение явлениям, случайным по отно-

шению к предшествующей эволюции. Удивительным образом эти воззрения сочетаются со взглядами, по которым ход эволюции в значительной мере обусловливается внутренними организменными факторами, определяющими возникновение новых форм жизни безотносительно к взаимосвязям организма со средой и, тем самым, к отбору. Последнему все чаще приписывается роль фактора, обусловливающего не возникновение новых видов, а лишь их апробацию и браковку. В качестве ведущего фактора макроэволюции называются и менее катастрофические события, такие как геомагнитные инверсии, например, являющиеся, по мнению ряда авторов, достаточной причиной для единовременного обновления биоты на территории всей Земли (Tsakas, 1984).

Сальтационизм многолик, сальтационистские концепции имеют весьма различное фактическое обоснование, и вряд ли можно критиковать все их с позиций традиционного градуализма. Мы остановимся лишь на вопросе о возможной роли сальтаций в возникновении новых морфологических признаков и высших таксонов. Сальтационизм на уровне надвидовой эволюции часто выступает под флагом специфичности факторов макроэволюции, якобы качественно отличающихся от микроэволюционных — дарвиновых, градуалистических в своей основе (Gould, 1977, 1980, 1982a, 1982b; Gould, Eldredge, 1977; Stanley, 1979; Vrba, 1984, и др.). Действительно, успехи биологии приводят к выводу,что во многих эволюционных явлениях возможно переплетение типично градуалистических процессов с сальтационистскими, в результате чего четкие грани между сальтационными и градуалистическими изменениями подчас теряются. Отчасти сальтационистский характер носят даже элементарнейшие наследственные изменения, типа точечных мутаций. Удельный вес сальтационистских и градуалистических изменений в различных эволюционных процессах может быть различным. Однако в целом градуализм мне кажется несоизмеримо более близким к истине, чем сальтационизм.

Морфологические сальтации и эволюция

Вопрос о возможном эволюционном значении крупных морфологических изменений сальтационного типа не нов. Приверженцами идеи о преобладающем значении такого способа эволюции были А. Кёлликер и М. Мастерс. Из модусов филэмбриогенеза А. Н. Северцова (1939) архаллаксисы, или изменения закладок органов, многими воспринимались как важнейший способ становления новых таксонов высокого ранга путем сальтаций.[1] В известной мере такое представление об архаллаксисах было использо-

[1] Архаллаксисы сами по себе отнюдь не обязательно усиливаются в процессе онтогенеза и ведут к крупным изменениям морфологии взрослого организма. Многие архаллаксисы первично возникали как изменения на относительно поздних стадиях развития и лишь постепенно в ходе эволюции переносились на ранние стадии морфогенеза.

вано Р. Гольдшмидтом (Goldschmidt, 1940) в его идее о скачкообразном ходе макроэволюции посредством крупных мутаций, порождавших «многообещающих монстров». Идеи Гольдшмидта и Северцова использовались также палеонтологом О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1950) при создании теории типострофизма, по которой все новые организационные типы возникают сальтационно в результате изменения хода онтогенеза на ранних стадиях. Правда, эти изменения, если они ведут к новым организационным типам, Шиндевольф называл не архаллаксисами, а протерогенезом. Был период, когда взгляды Гольдшмидта и Шиндевольфа относительно сальтационного возникновения высших таксонов казались отвергнутыми, однако в конце 70-х годов интерес к этой проблеме вновь резко повысился. Известную роль здесь сыграли достижения биологии развития, показавшие пороговый характер многих морфогенетических реакций, в результате чего даже незначительные сдвиги в генетической программе развития могут вести к значительным преобразованиям в строении взрослого организма. Косвенные факты относительно распространения морфологических сальтаций в эволюции дают также данные сравнительной анатомии.

Морфологические сальтации у растений. По мнению А. Л. Тахтаджяна (1983), морфологические сальтации у растений основываются на онтогенетических гетерохрониях, вызываемых изменениями в генетической регуляторной системе. Не ясно, проходили ли многие изменения постепенно или более или менее внезапно. Это касается и формирования спорангия высших растений в результате агрегации и срастания спороносных частей их водорослевого предка, и формирования семяпочки в результате агрегации и срастания микроспорангиев, и формирования путем агрегации спорофиллов стробила голосеменных, давшего начало цветку покрытосеменных. Другие изменения проходили сальтационно на основе архаллаксисов. Таким способом четырехчленный цветок произошел от пятичленного, а трехбороздные пыльцевые зерна из более примитивных однобороздных.

В то же время Тахтаджян подчеркивает, что даже самые перспективные макромутанты непосредственно не означают появления нового крупного таксона. До этого они должны подвергнуться дальнейшей шлифовке под действием естественного отбора. Поэтому развиваемую Тахтаджяном концепцию нельзя считать на 100 % сальтационистской.

Тахтаджян полагает, что на основе макромутаций могли возникнуть высшие растения от зеленых водорослей, голосеменные — от примитивных разноспоровых папоротников, однодольные — от двудольных, некоторые порядки и семейства цветковых растений, а также многие роды. Такой близкий к сальтационному путь эволюции, по его мнению, более характерен для растений, чем для животных. Растения менее интегрированы, и потому мутации с резким фенотипическим эффектом менее летальны и легче корректируются в онтогенезе.

Морфологические сальтации у животных. Можно привести множество случаев, когда сальтационный способ морфологических изменений у животных представляется более вероятным, чем чисто градационный. Сальтациям подвержены некоторые признаки кровеносной и, реже, нервной системы, проявляющиеся в переносе периферических сосудов (или нервов) с одного ствола на другой,в числе их дифференциации метамерных и полимерных органов, таких как чешуйчатый покров, например, и т. д. Так, у рептилий обе сонные артерии переносятся на правую дугу аорты, тогда как у млекопитающих — на левую. В эволюции наземных позвоночных отчетливо выражена тенденция к переносу трех основных подразделений стапедиальной ветви внутренней сонной артерии (надглазничной, верхнечелюстной и нижнечелюстной) на наружную сонную артерию. У крокодилов, монотремат и крысы на наружную сонную артерию переносится только нижнечелюстная артерия, тогда как у большинства других млекопитающих — также верхнечелюстная и надглазничная (Goodrich, 1930). В онтогенезе это достигается посредством установления новых анастомозов и исчезновения старых связей перечисленных артерий со стапедиальной. У птиц в большинстве случаев редуцируется базальная часть правой сонной артерии, тогда как у дрофы *Eupoditis* — базальная часть левой (Дементьев, 1940).

Путем своего рода постепенных сальтаций изменяется в ряду групп животных число метамерных органов, в частности число позвонков в различных отделах тела позвоночных. Число шейных позвонков у различных птиц варьирует, например, от 11 до 23—25, а у ленивцев среди млекопитающих — от 6 до 9 (у всех прочих млекопитающих число шейных позвонков постоянно, их семь). У змеевидных ящериц и змей происходит резкое увеличение числа туловищных позвонков. А. Н. Северцов (1939) полагал, что этот процесс осуществлялся посредством смещения назад крестца с последовательным превращением всех новых крестцовых позвонков в туловищные и всех новых хвостовых — в крестцовые. В действительности, однако, речь идет скорее об увеличении числа позвонков в предкрестцовом отделе. Аналогично изменяется, по-видимому, число жаберных дуг и их эмбриональных закладок у различных позвоночных. У костных рыб и наземных позвоночных число жаберных дуг (или их эмбриональных закладок) обычно не превышает пяти, но у некоторых червяг *(Hypogeophis)* отмечена закладка семи жаберных дуг, причем гортанные хрящи формируются как у червяг, так и у прочих земноводных из самой задней закладывающейся жаберной дуги, что говорит в пользу вторичного увеличения числа их закладок у *Hypogeophis*. Не исключено, что увеличенное число жаберных дуг у многожаберных акул *(Hexanchiformes)* также представляет собой вторичное явление. Во всяком случае, независимо от числа жаберных дуг, две задние у акул всегда имеют слившиеся эпибранхиальные элементы, что говорит об их гомологии у всех акул. Более определенно можно предполагать вторичный характер увеличения числа жаберных

мешков (и отверстий) до 15—17 у миксин рода *Bdellostoma*.

В большинстве перечисленных случаев имеет место своеобразное сочетание сальтационных и градационных изменений. Также путем «градационных сальтаций» меняется число лучей в непарных спинных плавниках рыб. Однако возможно, что в некоторых случаях сальтационно увеличивалось не только число лучей, но и число самостоятельных спинных плавников — у тресковых рыб до двух или трех, а у многоперов *(Polypterus)* — даже до 15—18. Все эти плавники расположены в единой морфогенетической области вдоль спины, которая у разных рыб в большей или меньшей степени может включаться в процесс формирования и единого удлиненного спинного плавника.

Определенный интерес в связи с вопросом о сальтационизме представляют, наконец, данные об эволюции покровов, свидетельствующие о том, что кожные образования, возможно, первоначально развивавшиеся на ограниченных участках тела животного, могут распространяться на всю его поверхность; в этих случаях вся ткань приобретает способность к формированию тех или иных органов. Так, есть основание предполагать, что волоски у предков млекопитающих первоначально имели сенсорную функцию и формировались преимущественно в губной области. Лишь вторично весь эпителий приобрел способность к образованию волосков, что послужило предпосылкой для развития шерстного покрова, для которого термозащитная функция стала, по-видимому, главной. Дентиновые зубы у примитивных позвоночных первоначально формировались, возможно, в области рта и лишь вторично распространились на всю поверхность, образовав совместно с базальными пластинками плакоидную чешую. Во всех этих случаях эволюция могла проходить и градуалистским способом, но известную роль при этом могло играть сальтационное распространение формообразовательных потенций на всю кожную ткань. Отложение извести в покровах у моллюсков и ракообразных, приведшее к формированию у них скелетной ткани (раковины у моллюсков и минерализованного хитинового панциря у ракообразных), основывается на очень простых биохимических реакциях, ведущих к появлению акцепторов ионов кальция более или менее сальтационно по значительной части или всей поверхности животного. У моллюсков и ракообразных большую роль при этом играет гидролиз мочевины уреазой, в результате чего образуется свободный аммиак; последний служит акцептором протонов при диссоциации бикарбоната. В результате образуются ионы карбоната, на которых и осаждаются ионы кальция (Хочачко, Сомеро, 1977). Простота этого механизма, действующего одновременно по всей поверхности мантии (моллюски) или хитина (ракообразные), немало способствовала большой скорости, с которой совершалось приобретение минерализованного скелета морскими беспозвоночными.

Вторичнополовые признаки. Не исключено, что многие признаки полового диморфизма могут сальтационно переноситься

с одного пола на другой. Этот процесс анализировался И. И. Шмальгаузеном (1945), объясняющим его на основе теории стабилизирующего отбора, приведшего к повышению чувствительности тканей даже на незначительную концентрацию мужских половых гормонов, имеющихся в крови у самок, и к пороговому характеру соответствующей морфогенетической реакции. Из многочисленных примеров, приводившихся Шмальгаузеном (появление рогов у самок северного оленя и др.), наиболее интересен, пожалуй, случай с пятнистой гиеной. У этого вида самки обладают гипертрофированным клитором, через который проходит влагалище, причем и совокупление, и деторождение совершаются через клитор. Самки пятнистой гиены выглядят, так сказать, сверхсамцами. Интересно, что они активнее и агрессивнее самцов, и до некоторой степени выполняют в жизни стада функции, свойственные чаще самцам (Gould, Levontin, 1979). Отмечают, что самки пятнистой гиены способны размножаться весь год, тогда как половая активность самцов носит сезонный характер. Однако все эти дополнения ни в коей мере не вносят коррективов в идею о сальтационном переносе у пятнистой гиены некоторых самцовых признаков на самок.

Число парных плавников у акантодий также увеличивалось, по-видимому, сальтационно. У различных их представителей между грудным и брюшным плавниками имеется до 5 дополнительных плавников. Хотя они и развиты в области гипотетической парной кожной складки, возможно, имевшейся у предков позвоночных, формирование здесь настоящих плавников—явно вторичное явление. Интересно, что и у наземных позвоночных (амфибий) соответствующая область тела способна в условиях эксперимента формировать дополнительные парные конечности. Явно вторично увеличилось число коренных зубов (до 4—5) и нижних резцов (до 4) у большеухой лисицы *Otocyon*, в результате чего зубная формула этого хищника стала уникальной для плацентарных (Gregory, 1936). Сальтационно увеличивается и число лучей у морских звезд (до 50 у солнечной звезды *Heliaster*), причем в некоторых случаях оно варьирует индивидуально в популяциях одного вида (у *Crossaster papposus* от 8 до 16). Может увеличиваться и число рогов у некоторых полорогих и оленей — до четырех у *Tetrameryx* из плейстоцена Северной Америки и у *Syndyoceras* из миоцена Северной Америки. У некоторых ископаемых антилоп насчитывается три рога — дополнительный занимает срединное положение в задней части носовых костей. У *Tsaidamotherium hedlini* имеется обычная пара рогов, но левый рог представлен незначительным рудиментом, а несколько гипертрофированный правый занимает срединное положение, вытесняя левый (Viret, 1961). В этом случае эволюция, возможно, шла градационным путем.

В некоторых случаях, однако, морфологические изменения носят практически чисто сальтационный характер. Так бывает, когда у разных животных реализуется один из двух (или не-

скольких) возможных вариантов строения, причем переходов между этими вариантами не существует. Напрашивается определенная аналогия с переходом от одного типа структуры к другому. Так, у некоторых кистеперых (*Eusthenopteron, Latvius*), бесхвостых амфибий, некоторых цинодонтов (например, у *Dvinia*) и у ехидны из числа монотремат затылочная вена развита очень сильно и (за возможным исключением цинодонтов) обильно ветвится под крышей черепа, анастомозируя с системой средней мозговой вены. В то же время у других кистеперых (например, у Platycephalichthyc), хвостатых амфибий, всех современных рептилий — у утконоса и у остальных, известных в этом отношении млекопитающих, кроме ехидны, затылочная вена развита очень слабо (Татаринов, 1976а, 1976б; Воробьева, 1977; Jarvik, 1980). Возможно, что у разных кистеперых и у разных монотремат (утконоса и ехидны) реализовывался один из двух возможных типов развития этой вены.

Некоторые признаки полового диморфизма не только переносятся с одного пола на другой, но и возникают более или менее сальтационно. Прямых данных по этому вопросу практически нет, но анализ признаков полового диморфизма у родственных видов наводит иной раз на такую мысль. В этом отношении интересны, в частности, примитивные нижнекарбоновые хрящевые рыбы и химеры из местонахождения в Бир-Галче (Монтана, США). Среди описанных форм самцы, напоминающие химер рода *Harpagofututor*, несут на голове два членистых придатка, несколько сходных с конечностями ракообразных, тогда как у самок нет никаких признаков их. У самцов проблематичного *Damocles* спинной плавник преобразован в загнутый вперед и нависающий над головой шип, усаженный дентиновыми зубчиками. Наконец, у *Echinochimaera* самцы и самки различаются числом и расположением своеобразных зазубренных придатков на голове (Janvier, 1985). Мы мало знаем о происхождении этих признаков, но идея о том, что известную роль в их генезисе сыграли сальтации, возможна.

Данные тератологии и сальтации. Нередко для обоснования возможности сальтационного возникновения новых форм привлекают факты тератологии. Уже современник Дарвина К. Дюрест выступил с критикой дарвинизма с позиции тератологического сальтационизма. По его мнению, именно среди уродов обнаруживаются особи, которые становятся предками новых групп организмов.

Изучение морфологических уродств действительно представляет интерес, поскольку уродства демонстрируют возможность сальтационного и координированного изменения целых систем органов и свидетельствуют о гомологии морфогенетических процессов у родственных организмов, проявляющейся, в частности, в появлении у них сходных уродств. Так, риноцефалия, выражающаяся в слиянии зачатков глаз, превращающихся в некоторых случаях в непарный глаз, занимающий срединное положение (циклопия), и в развитии над ним своеобразного хоботка, поддер-

живаемого выростами лобных костей, встречается у человека, свиньи, кошки, коровы и некоторых других млекопитающих (Fischer, 1985). При фокомелии, описанной еще в XVI веке Амбруазом Паре, резко укорачиваются проксимальные отделы конечностей при сохранении нормально развитых кисти и стопы. Примерно 25 лет назад выяснилось, что фокомелия часто развивается в тех случаях, когда беременная женщина принимает талидамид — транквилизатор, ранее считавшийся безвредным. Паре отмечал, что фокомелия придает конечностям сходство с ластами тюленя. Конечно, неправильно было бы делать вывод, что у предков тюленей ласты возникли в результате подобного фокомелии сальтационного изменения, однако не исключено, что при формировании этой группы млекопитающих мутации затрагивали те же морфогенетические механизмы, что и талидамид, что и объясняет сходство тератологической фокомелии с ластами, приобретенными в результате длительного эволюционного процесса.

Представляют интерес атавистические уродства, проливающие свет на характер морфологических преобразований у предков соответствующих организмов. У человека, например, при микрогнатии, связанной с задержкой развития уха, барабанная перепонка и ушная раковина формируются в необычном положении — под углом нижней челюсти (Паттен, 1959), в положении, в котором располагалась барабанная перепонка у цинодонтовых предков млекопитающих (Татаринов, 1976а). У лошади хорошо известны трехпалые аберрации, придающие им по этому признаку известное сходство с гиппарионами. В обоих приведенных случаях сходство аберрантов с предками оказывается весьма поверхностным. При микрогнатии, например, у плода человека формируется, хотя и недоразвитая, но вполне человечья ушная раковина, а в остальных признаках нет и поверхностного сходства с цинодонтами. Точно так же и при уродствах возникает не новая группа организмов и даже не новый вид, а лишь уродливый индивид, который, если он окажется «удачливым», может оставить потомство при гибридизации с нормальными особями.

Молекулярная биология, макроэволюция и сальтационизм

О роли регуляторных генов в сальтациях и макроэволюции. За последнее десятилетие широкое распространение получила идея Р. Бриттена и Э. Давидсона (Britten, Davidson, 1971), по которой макроэволюция основывается на мутациях регуляторных генов в отличие от микроэволюции, связанной с мутациями структурных генов. В связи с этим определенную популярность получила идея, по которой мутации регуляторных генов могут радикально изменять весь ход онтогенеза и вести к крупным преобразованиям фенотипа особи (Stanley, 1979; Тахтаджян, 1983). Действие регуляторных генов изучено еще очень мало. Тем не менее можно утверждать, что в действительности регуляторные гены, как и

структурные, в равной мере участвуют как в макро-, так и в микроэволюционных процессах. Даже индивидуальные различия между особями, входящими в одну и ту же популяцию, могут быть связаны не только с изоферментами, но и с небольшими гетерохрониями и тому подобными сдвигами в процессах онтогенеза, обусловливаемыми, как полагают, преимущественно регуляторными генами. Сами различия между структурными и регуляторными генами часто несколько преувеличиваются. В типичных случаях действие регуляторных генов основывается на участии кодируемых ими белков в процессах транскрипции, трансляции и т. д. (MacIntyre, 1982). В качестве регуляторов этих процессов выступают и ферменты, и гормоны белковой природы, такие как гипофизарный гормон роста позвоночных. Переключение процесса с одного гена на другой может обусловливаться инверсиями ферментов ДНК, как это показано, например, в отношении бактерии *Salmonella,* в культурах которой присутствуют клетки с двумя разновидностями жгутикового белка флагеллина. Аналогичная инверсия у дрожжей *Saccharomyces* переключает типы спаривания (Хесин, 1984). Недавно получены данные, свидетельствующие в пользу того, что регуляторную функцию могут выполнять и интроны в генах эукариот. У дрозофилы с увеличением длины интронов с 27 до 105 тыс. оснований скорость транскрипции может понижаться с 30 мин до 1.5 ч (Schopf, Harrison, 1983). Уже давно у бактерий были описаны последовательности, функционирующие как стоп-сигналы и др. При дифференцировке лимфоцитов мышей, различающихся по специфичности продуцируемых антител, важнейшую роль играют перемещение вдоль хромосом и слияние различных фрагментов ДНК. Множество подобных примеров можно почерпнуть из монографии Р. Б. Хесина (1984). Но для палеонтологов и зоологов, пожалуй, особо большой интерес представляют данные о функции последовательностей гомейо (у дрозофилы), состоящих из 180 пар оснований и контролирующих характер дифференциации различных сегментов. Изучены последовательности гомейо, включенные в три различные кластеры генов. Изменение в последовательности гомейо, включенной в кластер *Antennapedia*, состоящий из 6 генов, приводит к превращению антен дрозофилы в дополнительную пару конечностей, нарушения в кластере bithorax — к увеличению числа грудных сегментов с дифференциацией дополнительной пары крыльев, а нарушения в кластере «fushi tarazu» — к уменьшению числа сегментов. Мутации в кластере bithorax, возможно, нарушают порядок экспрессии генов, ответственных за дифференциацию последовательных сегментов. Видимо, так же действуют мутации в последовательности гомейо и в других двух кластерах. И в этих случаях регуляторный ген действует через кодируемый им специфический белок, связывающийся с ДНК и контролирующий последовательность дифференцировки (Последовательность «гомейо». . ., 1984).

Вопрос о сальтационном происхождении высших таксонов. В годы торжества синтетической теории эволюции возможность

сальтационного происхождения высших таксонов признавали лишь единичные крупные исследователи. В последние годы, однако, выступают с обоснованием смягченного сальтационизма, по которому, хотя в основе появления нового таксона высокого ранга и могут лежать единичные мутации с крупным фенотипическим эффектом, однако, прежде чем такие мутанты дадут начало новому таксону, они должны подвергнуться доработке под действием естественного отбора (Stanley, 1975; Тахтаджян, 1983). Лишь единичные авторы продолжают выступать с прямолинейно сальтационистскими взглядами (Ивановский, 1976).

Не вдаваясь здесь в анализ воззрений перечисленных авторов, мы остановимся лишь на наиболее, пожалуй, оригинальной сальтационистской теории, разработанной недавно В. А. Кордюмом (1982) под названием «информационной концепции эволюции биосферы».

По мнению Кордюма, эволюция совершается не посредством преобразования организмов в ряду поколений, в которых сохраняется преемственность между предками и потомками, а в результате горизонтального переноса целых блоков генов от микроорганизмов (прокариот и вирусов) к эукариотам. В результате такого горизонтального переноса сальтационно возникают совершенно новые группы организмов. Иного механизма макроэволюции, по Кордюму, просто не существует. Естественному отбору отводится лишь роль фактора, проводящего «доработку» случайно возникших адаптаций. В результате горизонтального переноса возникают и многие инадаптивные «монстры», которые обречены на скорое вымирание. К числу таких монстров отнесены, в частности, все динозавры. Поставщиками новой информации являются микроорганизмы, а ее основными потребителями — «наиболее быстро эволюирующие объекты», относящиеся к «стволовым линиям эволюции» (с. 135). Перенос блоков генов облегчается тем, что «в критические периоды жизни популяций... предварительно ослабевают все защитные функции, в том числе те, которые отвечают за регуляцию поступления и степень блокирования экзогенного генетического материала». Такие критические ситуации создаются, в частности, «некоторыми глобальными изменениями», которые «сразу или через какое-то время приводят к появлению новых эволюционных таксонов» (с. 151—152). Процесс возникновения новых таксонов, однако, идет с большой интенсивностью непрерывно, в результате чего то и дело «мгновенно» возникают все новые виды, существенная часть которых оказывается настолько короткоживущими, что их крайне затруднительно зарегистрировать. В значительной мере именно постоянным порождением новых видов (а не недостаточной изученностью органического мира) объясняется, по Кордюму, постоянное описание систематиками новых таксонов.

Примечательно, что никаких прямых фактов, которые могли бы подтвердить идею о возникновении посредством горизонтального переноса ДНК от микроорганизмов хотя бы одной единствен-

ной группы организмов, Кордюм не приводит. Все остается на уровне общих рассуждений и деклараций, неконкретность которых весьма затрудняет саму возможность серьезного анализа концепций Кордюма. Он убежденно заявляет, что эволюция жизни на Земле «в рамках традиционных представлений просто невозможна» (с. 41). А раз эволюция все же происходит, то, следовательно, прав Кордюм, а не остальные эволюционисты. Кордюм подчеркивает, что «информационная емкость генома любого таксона многоклеточных эукариот достаточна для того, чтобы стать венцом творения или, по крайней мере, представителем позвоночных» (с. 120). Из этих слов вытекает, по-видимому, что представители любой группы многоклеточных животных или растений могут породить, например, позвоночных, если только они получат надлежащее внутреннее содержание в виде соответствующей вирусной или бактериальной ДНК. Предками любой группы организмов может быть любая группа. Между тем данные сравнительной анатомии, эмбриологии, физиологии и других биологических дисциплин, включая молекулярную биологию, определенно указывают на наличие преемственности между различными группами эукариот, на наличие преемственности, например, между рыбами и амфибиями, амфибиями и рептилиями, рептилиями и птицами и млекопитающими, примитивными плацентарными и приматами, низшими приматами и человекообразными обезьянами и, наконец, между человекообразными обезьянами и человеком. Вся эта давно установленная картина преемственности между отдельными группами организмов и их последовательной эволюции в свете идей Кордюма становится непонятной. Но, как сказал Э. Роджерс (1973) в «Физике для любознательных», «как отличить блестящее достижение от нелепого вздора? Все можно нарядить так, чтобы это выглядело привлекательным и разумным для постороннего человека. Более того, все может выглядеть обещающим успех и вполне возможным даже в глазах специалиста» (т. 3, с. 630).

Приведенный анализ останется все же недостаточным, если мы не коснемся хотя бы кратко вопроса о распределении явления горизонтального переноса ДНК в природе. Это замечательное явление, обнаруженное и широко распространенное среди прокариот, на уровне эукариот и, особенно, многоклеточных организмов — событие довольно редкое. Это объясняется растущим в ходе эволюции эукариот обособлением герминтативного материала, наследуемого следующим поколением, от сомы. В известной мере горизонтальный перенос затруднен уже у протистов обособлением хромосом в ядре, отделенным от тела клетки собственной оболочкой. У многоклеточных же растений и, особенно, животных, у которых известную обособленность от сомы получают и герминтативные клетки, эволюция посредством естественного заноса чужой ДНК — событие, по-видимому, исключительное, хотя и возможное в принципе через посредство ретровирусов или плазмид. Как правило, плазмиды некоторых бактерий, инфицирующих клетки растений, вызывают их опухолевый рост, связанный с включением

в геном клетки новых генов. Наиболее изучен пример с *Ti-* и *Ri*-плазмидами *Agrobacterium*, инфицирующей клетки двудольных растений. Но даже в условиях эксперимента, когда в плазмиду встраивают фрагмент чужеродной ДНК для последующего введения его в геном соматической клетки того или иного растения, *Ti*-плазмида — пока единственный эффективный вектор для введения генов в высшие растения (Хилтон, 1983, с. 27). Интереснейшие факты интеграции РНК ретровирусов с геномом инфицируемой клетки показали в то же время, что для переноса вирусного наследственного материала в следующие поколения инфицированного организма необходимо, чтобы вирус проник в герминтативные клетки или, при вегетативном размножении, именно в те соматические клетки, которые дадут начало новому организму. Даже в экспериментах по генной инженерии значительно легче удается включить отдельные гены эукариотного организма в бактерии, чем добиться успеха в обратном процессе. Экспериментальная передача целых кластеров генов от организма к организму — событие, крайне трудно осуществимое, естественная же передача больших блоков ДНК от одного организма в герминтативный материал другого практически невозможна. Так, попытки включения в геном клеток сельскохозяйственных растений целого кластера генов нитрофикации, состоящего у энтеробактерии *Klebsiella pneumonae* из 13 генов, не дали успеха — кластер бактериальных генов оставался в растительных клетках репрессированным. Однако при внесении этого же кластера в геном кишечной палочки *Escherichia coli*, родственной *K. pneumonae*, удалось инициировать у реципиента связывание азота в абиотических условиях (Зенгбуш, 1982).

Р. Б. Хесин (1984) в своем обзоре фактического материала по вопросам нестабильности генома и, в частности, горизонтального переноса между про- и эукариотами подчеркивает, что таким путем, как правило, передаются лишь единичные гены, которые к тому же редко фиксируются отбором (с. 378). Хесин подчеркивает (с. 374), что «. . .наиболее вероятна «миграция» генов между генетическими системами именно эндосимбионтов и хозяина». Передачу Cu-Zn-супероксиддисмутазы светящихся рыб семейства *Leiognathidae* к их биолюминесцентному симбионту бактерии *Photobacter leiognathi* Хесин называет чуть ли не «единственным примером» (с. 373) естественной передачи генов между про- и эукариотами и указывает также, что если только митохондрии эукариотических клеток действительно произошли от эндосимбиотических бактерий, то при этом несомненно предковые бактерии передали в геном эукариот большинство своих генов. Помимо этого, известны и некоторые другие факты, свидетельствующие в пользу горизонтального переноса генов между некоторыми организмами; в частности, у ряда высших обезьян обнаружена последовательность ДНК, родственная эндогенному ретровирусу кошачьих RD 144 (Зенгбуш, 1982). Однако, учитывая спорадическое распространение этой нуклеотидной последовательности

у отдельных видов кошачьих и обезьян, живущих к тому же главным образом на разных территориях (из числа кошачьих — это европейская дикая кошка, барханный кот и болотная рысь, лев и домашняя кошка; из числа приматов — павиан, мартышки, макак-резус, шимпанзе, гиббон и человек), нам кажется более вероятным независимое инфицирование вирусом соответствующих животных, а не передача генов от кошачьих к обезьянам (или наоборот).

Вполне возможно, что будущие открытия во много раз увеличат число примеров естественного горизонтального переноса. Все чаще можно встретить указание, например, на спорадическое распространение у различных организмов, казалось бы, специфических функциональных белков позвоночных, в том числе и гормональной природы. Так, инсулин обнаружен у кишечной палочки, инфузории *Tetrahymena pyriformis* и у некоторых насекомых; соматостатин — у *T. pyriformis;* реляксин, казалось бы, специфичный для живородящих млекопитающих, — у некоторых бактерий и у *T. pyriformis*; β_2=микроглобулин — у кишечнополостных и у кольчатых червей; антигены гистосовместимости — у насекомых, а гомолог, казалось бы, специфичного для иммунной системы млекопитающих нейронного гликопротеина Thy-1 выделен недавно из нервной ткани кальмара (Schwabe, Warr, 1984).[2]

Любопытно отметить также, что реляксин кишечной палочки более сходен с крысиным, а реляксин *Bacillus subtilus* — с реляксином морской свинки (Schwabe, Warr, 1984). Ни в одном из приведенных случаев горизонтальный перенос не только не доказан, но даже как будто и не предполагается, хотя полностью исключить такую возможность трудно. К. Швабе и Г. Уорр (Schwabe, Warr, 1984) склонны объяснять подобные факты вторичной утратой в ходе эволюции соответствующих белков большинством организмов. Первичные организмы, по их мнению, должны были обладать максимальным набором белков, однако эта гипотеза нуждается, во всяком случае, в совершенно новом обосновании. Другое возможное объяснение — независимое приобретение специфического белка различными неродственными организмами в результате параллельной эволюции не менее специфичных молекул-предшественников. Некоторые теоретики геносистематики вообще склонны отвергать саму возможность конвергентной и параллельной эволюции таких сложных биологических полимеров, как ДНК, РНК и белки, указывая на ничтожную статистическую вероятность такого рода изменений в их строении.

---

[2] Естественно, что подобные факты указывают на возможность резкого изменения функций гомологических белков в процессе эволюции, что было известно и ранее, например, в отношении гормона задней доли гипофиза окситоцина. Напомним, что у амфибий этот гормон участвует в регуляции водного обмена, а у живородящих млекопитающих — содействует сокращениям матки при родах и секреции молока. В функции белков мы вообще подчас встречаемся со странными случаями, когда «чужой» метаболит оказывается более эффективным, чем собственный; так обстоит дело, например, с инсулином свиньи в опытах на морской свинке.

Однако такое заключение было бы бесспорным лишь в том случае, если бы мы могли говорить о равной вероятности всевозможных нуклеотидных замещений в молекулах нуклеиновых кислот и, что еще более важно, если бы мы могли исключить воздействие отбора на нуклеотидные и аминокислотные замещения, придав нейтралистской теории молекулярной эволюции М. Кимуры (1985) универсальное значение. Между тем накапливаются все новые данные, свидетельствующие о параллельной эволюции отдельных белков, например панкреатической рибонуклеазы млекопитающих (Fitch, 1977), о воздействии отбора на эволюцию иммуноглобулинов позвоночных и т. д. Широкоизвестные примеры резкого изменения биологической функции белка при замене всего лишь одной аминокислоты, что достаточно, например, для превращения гена *ras* человека в онкоген (Онкогены in vivo, 1984), также говорят против универсальности принципов нейтралистской теории. Мне кажется, что параллелизм в эволюции белковых молекул, во всяком случае, не более невероятен, чем горизонтальный перенос соответствующих гомологических белков по самым различным группам эукариот и прокариот.

Некоторые выводы

Приведенный нами очень неполный анализ позволяет все же сделать вывод о принципиальной возможности эволюционных изменений сальтационного характера. Они могут затрагивать как морфологические, так физиологические и биохимические признаки.

Труднее ответить на вопрос, насколько распространены сальтации в эволюции организмов. Мы крайне скептически относимся к идее прямолинейных сальтационистов о том, что таким путем могут возникать новые группы организмов высокого ранга; надвидовые таксоны, насколько об этом можно судить, всегда различаются друг от друга множеством качеств. По-видимому, изменения, носящие характер даже крупных сальтаций, изредка возникают в популяциях в качестве индивидуальных вариаций. В отдельных случаях эти вариации могут использоваться в дальнейшей эволюции.

Дарвин, как известно, крайне отрицательно относился к сальтационизму. Он исходил при этом из убеждения в том, что практически все эволюционные изменения совершаются под воздействием естественного отбора, что эволюция подвигается только короткими и медленными шагами. И действительно, прямолинейный сальтационизм, придающий случайности (а не отбору) роль важнейшего фактора возникновения новых групп организмов, несовместим с дарвинизмом.

Однако нам представляется, что наблюдающиеся в органическом мире сальтации нельзя считать вполне случайными, поскольку их характер в существенных чертах определяется спецификой организма, в частности, исторически сложившимися особен-

ностями морфогенеза. База для таких сальтаций создается предшествующей эволюционной историей, и поэтому они сочетают в себе и некоторые признаки градационных изменений. Мы полагаем также, что изменения сальтационного характера в эволюционной истории представляют собой довольно редкое явление по сравнению с типично градационными изменениями.

При смягченном сальтационизме по сравнению с классическими случаями эволюционных изменений роль естественного отбора при переходе от одного порогового состояния к другому несколько ослаблена, а роль случайностей, соответственно, несколько повышена. Однако о полном исключении здесь роли отбора говорить все же не приходится. Надо иметь в виду, что морфогенетические реакции порогового характера сами развиваются под действием отбора. Отбор не может не играть ведущую роль и при видоизменении характера проявлений пороговых реакций в дальнейшей эволюции. Поэтому мы не считаем, что признаваемое нами ограниченное участие изменений сальтационного характера в эволюции требует принципиального отхода от дарвинизма.

Литература

Воробьева Э. И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1977. Т. 163. 239 с.

Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Т. 6. Позвоночные. Птицы. М.; Л., 1940. 856 с.

Зенгбуш П. Молекулярная и клеточная биология. М., 1982. Т. 2. 438 с.

Ивановский А. Б. Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск, 1976. 167 с.

Кимура М. Молекулярная эволюция : Теория нейтральности. М., 1985. 398 с.

Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев, 1982. 261 с.

Онкогены in vivo // В мире науки. 1984. № 4. С. 35.

Паттен Б. М. Эмбриология человека. М., 1959. 768 с.

Последовательность «гомейо» — крупномасштабный переключатель экспрессии генов // В мире науки. 1984. № 11. С. 111.

Роджерс Э. Физика для любознательных. Т. 3. Электричество и магнетизм. М., 1973. 664 с.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939. 610 с.

Соколов Б. С. Палеонтология и стратиграфия. Вопросы их соотношения // Вестн. АН СССР. 1981. № 1. С. 82—90.

Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М., 1976а. 258 с.

Татаринов Л. П. Переходные группы между классами позвоночных и закономерности их эволюции // Журн. общ. биологии. 1976б. Т. 37, № 5. С. 543—557.

Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в эволюции растительного мира // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593—1603.

Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М., 1984. 273 с.

Хилтон М.-Д. Перенос новых генов в клетки растений // В мире науки. 1983. № 8. С. 17—27.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М., 1977. 398 с.

Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и проблема передачи половых признаков с одного пола на другой // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6. № 6. С. 363—380.

Britten R. J., Davidson E. N. Repetitive and non-repetitive DNA sequences and a speculation on the origin of evolutionary novelity // Quart. Rev. Biol. 1971. Vol. 46. P. 111—138.

Fischer J.-L. Comment est née la science des monstres // Recherche. 1985. N 162. P. 42—52.

Fitch W. M. The phyletic interpretation of macromolecular sequence information: simple case // Major patterns in vertebrate evolution. New York; London, 1977. P. 211—248.

Goldschmidt R. B. The material basis of evolution. New Haven, 1940. 217 p.

Goodrich E. S. Studies on the structure and development of vertebrates. London, 1930. 837 p.

Gould S. J. The return of hopeful monsters // Natur. Hist. 1977. Vol. 86. P. 22—30.

Gould S. J. Is a new and general theory of evolution emerging? // Paleobiology, 1980. Vol. 6, N 2. P. 115—151.

Gould S. J. Punctuated equilibria — a different way of seeing. // New Sci. 1982a. Vol. 94, N 1301. P. 137—141.

Gould S. J. Darwinism and the expansion of evolutionary theory // Science, 1982b. Vol. 216, N 4. P. 380—387.

Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. N 2. P. 115—151.

Gould S. J., Lewontin R. C. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critic of the adaptationist programm // Proc. Roy. Soc. London. B. 1979. Vol. 205, N 7. P. 581—598.

Gregory W. K. On the meaning and limit of reversibility of evolution // Amer. Natur. 1936. Vol. 70, N 4. P. 319—340.

Janvier Ph. Ces étranges bêtes du Montana // Recherche. 1985. N 162. P. 92—99.

Jarvik E. Basic structure and evolution of vertebrates. London; New York, 1980. Vol. 1. 575 p.

MacIntyre R. Y. Regulatory ganes and adaptation. Past, present and future // Evolutionary·biology. New York; London, 1982. Vol. 15. P. 247—285.

Schindewolf O. H. Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart, 1950. 506 S.

Schopf Th. J. M., Harrison R. The Whitehead Institute symposium on forces molding the genoms // Paleobiology, 1983. Vol. 9, N 4, P. 322—325.

Schwabe Ch., Warr G. W. A polyphyletic view of evolution: the genetic potential hypothesis // Perspect. Biol. Med., 1984. Vol. 27, N 3. P. 465—485.

Stanley S. M. A theory of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1975. Vol. 72, N 5. P. 646—650.

Stanley S. M. Macroevolution. San Francisco, 1979. 473 p.

Tsakas S. C. Geomagnetic reversals as a possible explanation for periods of punctuated speciation on Earth // Genetics. 1984. Vol. 107, N 3. P. 108.

Viret J. Artiodactyla. // Piveteau J. Traité de paléontologie. T. 6, Vol. 1. Paris. P. 887—1021, 1038—1084.

Vrba E. S. What is species selection? // Syst. Zool., 1984. Vol. 33. N 3. P. 318—328.

А. М. Уголев

НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) основывается преимущественно на дарвиновской концепции и современной генетике, прежде всего популяционной. Мы полагаем, что в будущем СТЭ будет включать в себя также эволюционную физиологию. В синтезе эволюционной концепции, генетики и физиологии наряду с классическими подходами существенную роль должны сыграть функциональные подходы к проблемам эволюции. При этом физиологию следует рассматривать как науку, в значительной мере посвященную технологиям естественных процессов в живой природе, и, более того, как технологию жизни на разных уровнях ее организации. В связи с этим мы считаем необходимым ввести понятие физиологической эволюции, которая может быть охарактеризована как эволюция технологий. При этом рассматривается как эволюция процессов и функций, так и эволюция устройств и механизмов, с помощью которых реализуются эти процессы и соответствующие функции. Физиологическая эволюция включает в себя также целый ряд закономерностей, относящихся исходно к сфере других наук — биохимии, биофизики, математики и т. д., в той мере, в какой они необходимы для описания физиологии.

В связи с тем что в будущем эволюционном синтезе важное место должна занять система функциональных и технологических подходов, сама физиология должна измениться и стать в большей степени физиологией надорганизменных систем, в частности популяционной физиологией. Роль физиологии в формируемой теории эволюции демонстрируется тем вкладом, который вносят функциональные и технологические подходы в понимание основных принципов эволюции и таких фундаментальных явлений, как полезные и побочные признаки, взаимоотношения между структурой и функцией в процессе естественного отбора на основе принципа эффективности, принципа эволюции функций и т. д.

С развитием ряда проблем физиологической эволюции связана выдвинутая нами концепция о возможности построения и эволюции специализированных систем на основе функциональных блоков, выполняющих элементарные функции. Успехи частной молекулярной биологии позволили, по крайней мере во многих случаях, интерпретировать клеточные процессы как определенные композиции, состоящие из элементарных операций, а клеточные функции — как определенные композиции, состоящие из элементарных функций. Каждая такая операция и функция реализуются с помощью одной или нескольких структур, которые мы обозначаем как функциональные блоки, или эргомы.

Суть концепции функциональных блоков сводится к следующему. 1) Различные функции, в том числе специализированные,

выполняемые клетками разных тканей высших организмов, складываются из элементарных функций, которые реализуются определенными комбинациями ограниченного числа функциональных блоков — молекул или надмолекулярных комплексов. Эти блоки, сочетаясь между собой и распределяясь в разных количественных соотношениях и в различных компартментах и пунктах клеток и органов, обеспечивают их специализацию. 2) Эволюция одноименных структур и функций связана с перераспределением функциональных блоков, которые близки или идентичны у организмов, стоящих на разных уровнях эволюционной лестницы. 3) Изменения функциональных эффектов клеток или органов связаны с перераспределением стандартных функциональных блоков. При этом в процессе микроэволюции, а во многих случаях в ходе макро- и мегаэволюции элементарные функции не меняются.

Взаимоотношения структур, функций и биологических эффектов в процессе эволюции

Представления о физиологической эволюции, т. е. эволюции живых технологий, включают в себя взаимосвязанную эволюцию структур, функций, их взаимоотношений, механизмов управления и биологических эффектов на всех уровнях организации биологических систем.

Анализ структуры и ее изменений в ходе эволюции в связи с изменением функции — одно из наиболее важных направлений всех концепций эволюции. Основная закономерность эволюции состоит в достижении соответствия между структурой и функцией.

Одна из сложностей на пути формирования физиологической эволюции заключается в определении понятия функции. В одних случаях под функцией подразумевается совокупность процессов, реализуемых определенной структурой (например, выделение соляной кислоты, пепсина и слизи желудком), в других — назначение структуры (например, пищеварение и депонирование пищи в желудке), в третьих — биологический эффект (например, денатурация и начальные этапы переваривания белков в желудке). Еще в 1961 году мы предложили различать триаду : структура, функция и вызываемый данной функцией эффект, которые тесно связаны между собой. Генетический контроль касается преимущественно структуры биологических систем и, возможно, процессов, а естественный отбор. как указано, проводится лишь по биологическим эффектам. Такая ситуация создает довольно сложные взаимоотношения между генофондом и естественным отбором.

При наших первых попытках в 1961 году провести анализ эволюции функций мы пришли к выводу, что реальные биологические системы не идеальны, так как наряду с совершенными

признаками существуют и несовершенные, причем в ходе прогрессивной эволюции признаков совершенствования физиологических процессов выявить не удалось. Совершенство биологических систем заключается в том, что структурные и функциональные признаки имеют биологическое значение. В процессе эволюции накапливаются и развиваются признаки (структурные и функциональные), имеющие селективную ценность. В эволюционной морфологии полезным признаком является соответствие структуры определенной функции. В эволюционной физиологии в качестве полезных признаков функции рассматриваются те, которые следует охарактеризовать как их эффекты.

Необходимо иметь в виду три типа биологических эффектов: полезные (главные, или основные), побочные и отрицательные, связанные с метаболической стоимостью любой функции. Полезные признаки функции в целом заключаются в вызываемом ею полезном биологическом эффекте. Любая деятельность сопровождается возникновением большого числа эффектов, из которых полезными могут быть лишь один или несколько. Все другие, называемые побочными функциональными эффектами, селективной ценностью, по крайней мере значительной, не обладают. Так, например, побочный эффект экскреторной деятельности клеток заключается в выделении ферментов, гормонов и витаминов с мочой. Вместе с тем при определенных условиях побочные эффекты могут оказаться полезными и превратиться в основные функциональные эффекты соответствующего органа или клетки. Например, выделение во внешнюю или внутреннюю среду определенного типа молекул может стать полезным признаком, а синтез и экспорт этих молекул — доминирующей функцией данного органа или типа клеток. В качестве примера можно также привести превращение продукта ограниченного протеолиза фермента трипсина в гормон инсулин, контролирующий важнейшие стороны метаболизма углеводов.

Отрицательные эффекты связаны с метаболическими затратами на бесполезный орган, клетки или бесполезную функцию. В процессе естественного отбора орган или клетка, не дающие полезных эффектов и связанные с неоправданными метаболическими тратами, должны редуцироваться или элиминироваться (например, атрофия слюнных желез у болотных птиц или водных млекопитающих). Важно, что метаболическая стоимость функции, с одной стороны, ограничивает развитие любого признака, а с другой — обеспечивает высокую эффективность биологических систем.

Таким образом, эволюция функций определяется не просто принципом эффекта, а принципом эффективности. Развитие идет не по линии простого возрастания полезного эффекта, а по пути специализации функции, благодаря которой достаточно полезный эффект сочетается с экономичностью функции. Принцип эффективности позволяет приблизиться как к пониманию специализации и дивергентной эволюции функции, так и к конвергенции в тех

случаях, когда развитие идет по пути отбора сходных биологических эффектов.

Физиологическая эволюция находится под контролем полезных биологических эффектов, а также метаболической стоимости функции, которую можно рассматривать как отрицательный биологический эффект, как своеобразный селективный груз, определяющий тенденцию к уменьшению функции. Сохранение какой-либо функции и выполняющих ее структур на определенном уровне в течение длительных интервалов времени отражает равновесие этих тенденций.

Популяционная вариабельность распределения функциональных блоков, примеры микро- и макроэволюционных переходов на основе популяционных вариаций

В физиологической эволюции представления о популяционных механизмах до сих пор использованы не были. В то же время они вполне применимы не только к физиологии вообще, но и к физиологии функциональных блоков, или эргомов. В связи с этим представляется весьма важным формирование физиологической генетики популяций, или популяционной физиологии (но не физиологии популяций). Популяционная физиология характеризует вариабельность функциональных свойств у членов одной популяции или вида, по аналогии с тем, что принято в популяционной генетике. По свойствам функций, имеющих селективную ценность, члены популяции могут быть неравноценны. Естественный отбор идет таким образом, что определенные признаки будут меняться в сторону усиления, ослабления, транслокации или иной модификации.

Для анализа механизмов эволюции и решения ряда вопросов физиологической эволюции необходимо дифференцировать варьирующие и инвариантные функциональные признаки, а также определить, в каком направлении они могут меняться. Широкая вариабельность функциональных признаков отчасти является фенотипической, отчасти генотипической. Если вариация признаков и в конечном итоге биологических эффектов обладает определенной селективной ценностью, то некоторая часть популяции может получить преимущества. Такими признаками могут быть эффективность усвоения различных пищевых компонентов, скорость деградации белков в организме и т. д.

Следует еще раз подчеркнуть, что физиологическая эволюция базируется на варьировании распределения функциональных блоков, а не на точечных мутациях. Приведем несколько конкретных примеров, касающихся путей перехода от микро- к макроэволюции.

Один из существенных вариантов морфофункциональной эволюции заключается в превращении секреторной структуры во всасы-

вающую. Уже в начале 60-х годов нами было высказано предположение, что секреция возникла на основе неспецифической экскреции, причем всасывание и экскреция могут быть охарактеризованы как родственные процессы. После того, как была продемонстрирована идентичность молекулярных структур, лежащих в основе главных типов трансмембранного переноса, наше предположение превратилось в хорошо обоснованную концепцию. Мы полагаем, что изменение векторности процессов может быть достигнуто несколькими путями : 1) введением в соответствующую систему нового функционального блока; 2) перестановкой имеющихся функциональных блоков; 3) изменением соотношений между функциональными блоками. При этом мы исходили из гипотезы существования не идеальных систем. (Под идеальными системами подразумеваются системы, в которых какие-либо характеристики или свойства не отклоняются от определенного стандарта, т. е. не имеют ошибок).

В биологических системах всегда существуют некоторые ошибки, которые создают гибкость этих систем. Так, например, по мнению ряда отечественных и зарубежных исследователей в поляризованных клетках каналы локализованы в апикальной мембране, а насосы — в базальной. Согласно нашей точке зрения, такое распределение не абсолютно и некоторое количество каналов должно быть локализовано в базолатеральной мембране, а насосов — в апикальной. Более того, молекулярные машины, характерные для плазматической мембраны, могут «по ошибке» попадать в другие мембранные структуры клетки. Недавно такие «ошибки», связанные с механизмами транслокации ферментов, насосов и каналов, были документированы. Далее, распределение насосов и каналов в клеточных мембранах варьирует от одного животного к другому. Следовательно, соотношение между серозно-мукозными и мукозно-серозными потоками оказывается неодинаковым. В популяции всегда существуют клетки с выраженными противоположно направленными потоками, что служит основой для формирования новых различий (иногда родового, иногда видового масштабов), а в ряде случаев — для сдвигов, соответствующих уже не макроэволюционным, а мегаэволюционным перестройкам. Примером этому может служить развитие легочного дыхания на базе газообменных процессов в кишечной трубке.

Недавно показаны различия между клетками, секретирующими и всасывающими хлор. Различия между этими двумя типами функционально поляризованных клеток сводятся к тому, что совершенно идентичные функциональные блоки расположены на противоположных полюсах клеток. С классических позиций между этими двумя вариантами клеток плавный переход отсутствует. Однако в рамках неидеальной модели, в которой распределение насосов и каналов варьирует в широких пределах, это означает, что всасывающие клетки у некоторых особей могут обладать выраженными секреторными свойствами, а секретор-

ные — выраженными резорбтивными. Благодаря регулирующим влияниям одни процессы могут ингибироваться, другие — стимулироваться, что также может варьировать в пределах популяции. Такая вариабельность функциональных блоков, или эргомов, с точки зрения структуры не выходит за пределы вариаций в рамках популяции. Однако с точки зрения функции вариабельность может характеризовать родовые различия и даже различия, характерные для более высоких таксонов.

Другой пример — возраст, при котором наблюдается репрессия лактазной активности и индукция «взрослых» карбогидраз в тонкой кишке млекопитающих в период их раннего постнатального развития. Этот возраст варьирует у разных организмов, что представляет немалые трудности для понимания точной временной динамики перехода от молочного питания к дефинитивному. Если этот феномен интерпретировать с позиций физиологической эволюции, то в этом случае существует возможность как для удлинения периода трофических связей детского организма с материнским, так и для его сокращения и превращения незрелорождающихся форм в зрелорождающиеся.

Варьирование распределения ферментных и транспортных систем вдоль тонкой кишки служит хорошим примером вариабельности топографии функциональных активностей в пределах органа. В частности, активность сахаразы, максимальная в средних отделах тонкой кишки, снижается в проксимальном и особенно дистальном направлениях. Другие ферменты имеют иную топографию, также имеющую проксимально-дистальный градиент. Эти вариации существенно влияют на такие характеристики пищеварительного аппарата, как скорость переваривания и всасывания пищевых веществ.

Анализ приведенного материала свидетельствует, что вариабельность функциональных признаков в пределах некоторой выборки — нормальное явление.

Итак, варьирование функциональных признаков в популяции служит основой для микроэволюции вида и, возможно, для макроэволюции. Благодаря популяционным вариациям признаков на уровне функциональных блоков, или эргомов, возможно формирование коротких связей между микро- и макроэволюционными процессами.

В этой работе обращалось внимание лишь на некоторые обстоятельства, которые, с нашей точки зрения, имеют принципиальную важность для судьбы эволюционного учения в целом. Они заключаются в следующем. 1) Дальнейшее развитие эволюционного учения, в частности той концепции, которая обозначается термином «современный дарвинизм», или «современный синтез», требует в качестве обязательного элемента привлечения функциональных подходов в той мере, в какой обязательны генетические

подходы. 2) Функциональные подходы должны базироваться на весьма перспективной, но еще мало разработанной области, которую следует обозначить как популяционную физиологию.

Обширная литература, использованная в работе, представлена в ряде обзоров: *Уголев А. М.* Гипотеза о возможности эволюции и специализации функций на основе рекомбинации и транспозиции элементарных функциональных блоков // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1982. Т. 18. С. 11—25; *Уголев А. М.* Функциональная эволюция и гипотеза функциональных блоков // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1983. Т. 19. С. 390—399; *Уголев А. М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Элементы современного функционализма. Л., 1985. 544 с.

Ю. В. Наточин

ЭВОЛЮЦИЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ЭВОЛЮЦИИ ФУНКЦИЙ

Чарлз Дарвин в «Происхождении видов» не раз обращается в проблеме возникновения органов, отличающихся высокой степенью совершенства и сложности, к проблеме смены функций. «Состояние органа даже в различных классах, — писал он, — может порой пролить свет на те промежуточные ступени, через которые он проходил» (Дарвин, 1952, с. 208). Приводя большое число примеров, он приходит к обобщению, что «орган, построенный для одного отправления. . ., может быть приспособлен для совершенно другого отправления» (там же, с. 212). Необходимость привлечения данных физиологии для разработки проблем эволюционного учения была очевидна и последователям Дарвина. В 1874 году Э. Геккель (1940) писал: «Физиология не только не пользовалась *сравнительным методом исследования,* которому морфология обязана своими крупнейшими достижениями, но, более того, она совершенно игнорировала *историю развития.* В силу этого морфология значительно опередила физиологию. . . Поэтому задачей будущей физиогении явится такая же исчерпывающая и успешная разработка истории развития функций, какая уже давно проделана морфогенией в отношении развития формы» (с. 182—183).

В конце XIX века возрос интерес к проблемам эволюции функций. В 1875 году вышел в свет классический труд А. Дорна (1937), в котором сформулирован один из важнейших принципов эволюции функций — принцип смены функций. В 1886 году Н. Клейненберг (Kleinenberg, 1886), рассматривая происхождение аннелид, сформулировал принцип субституции органов. Значительный вклад в разработку проблемы эволюции функций внес Л. Платэ, который обосновал принципы расширения функций и

интенсификации функций (Plate, 1924). Исследуя иглокожих, Д. М. Федотов (1927) сформулировал принцип физиологической субституции. Суть его заключается в том, что в процессе эволюции происходит замена одного органа другим, выполняющим ту же функцию. Особенно большой вклад в разработку проблемы эволюции внесли К. Люкас, А. Н. Северцов и И. И. Шмальгаузен.

Значительный прогресс эволюционной физиологии был достигнут, когда наряду с морфологами в разработку ее проблем включились физиологи и биохимики — Е. М. Крепс (1925, 1979), Х. С. Коштоянц (1932, 1937), Л. А. Орбели (1933, 1961), Г. Смит (Smith, 1933), М. Флоркэн (1947), А. Г. Гинецинский (1961, 1963), А. М. Уголев (1961, 1982), А. И. Карамян (1970), и др. Были разработаны методы, задачи и фундаментальные положения эволюционной физиологии и биохимии.

Разработка на основе конкретного экспериментального материала путей и способов преобразования отдельных функциональных систем — одно из основных направлений развития эволюционной физиологии. Задача настоящей работы — попытка анализа принципов эволюции функций на основе данных литературы и многолетних собственных исследований системы водно-солевого гомеостаза у животных различных филетических линий, особенно систем ионной и осмотической регуляции у позвоночных, изучения морфологического, биохимического и функционального преобразования их почки.

На примере системы водно-солевого равновесия оказалось, что критерии, разработанные ранее и так успешно обоснованные в эволюционной морфологии, в полной мере применимы для характеристики эволюции функций почки. Однако закономерности эволюции функций органа не дают достаточно полного представления о путях и способах морфофункционального прогресса. Орган является частью функциональной системы, одним из ее элементов. Так, почка, нефридий, солевая железа служат эффекторными органами системы водно-солевого гомеостаза, и необходимо оценить пути, способы, закономерности эволюции данной функциональной системы, в частности системы водно-солевого равновесия. В процессе эволюции происходит усложнение структуры органа, состоящего обычно из нескольких типов морфофункциональных единиц. Они должны явиться объектом самостоятельного анализа, ибо принципы их эволюции не таковы, как для органа в целом. Наконец, преобразование функциональных единиц органа зависит от эволюции структуры и функций специализированных клеток, из которых они состоят. Таким образом, для характеристики эволюции функций необходимо дать оценку закономерностям преобразования соответствующих элементов на каждом уровне организации (Наточин, 1984) и описать эволюцию функций органа, функциональных единиц, специализированной клетки и всей функциональной системы.

Наиболее глубоко проблема эволюции функций органа была проанализирована А. Н. Северцовым (1949). Он подводит итог данным литературы и результатам собственных исследований и классифицирует филогенетические изменения органов на две категории. Одна из них включает принципы эволюционных изменений, при которых главная функция органов остается качественно неизменной, но усиливается количественно. Это принцип интенсификации функций Плате, принципы фиксации фаз и выпадения промежуточных функций Северцова, принцип субституции органов Клейненберга, принцип физиологической субституции Федотова, принцип уменьшения числа функций Северцова. Вторая категория прогрессивных филогенетических преобразований органа сопровождается качественным изменением главной функции органа. Сюда может быть отнесен принцип смены функций Дорна, принцип расширения функций Плате, принципы субституции функций, активации функций, иммобилизации функций и филогенетического разделения органов или функций А. Н. Северцова.

Северцов (1949) не считал завершенной разработанную им систему принципов эволюции функций. Он писал, что «дальнейшее углубление и расширение филогенетических исследований откроет нам еще целый ряд новых принципов эволюции» (с. 336). Многие из положений, приведенных Северцовым, в полной мере имеют значение для понимания закономерностей эволюции почки. Приведем некоторые примеры развития структуры и функции почки для иллюстрации перечисленных выше принципов эволюции функций, но более детально рассмотрим те из них, которые ярко выявляются при изучении органов водно-солевого равновесия. Они не были упомянуты в книге Северцова.

В эволюции почки позвоночных яркое выражение находит один из важных принципов прогрессивной эволюции — *интенсификация деятельности органа.* Масса почки по отношению к поверхности тела у позвоночных является довольно постоянной величиной, в то же время объем клубочковой фильтрации и скорость канальцевой реабсорбции веществ возрастают в 20—50 раз у эндотермных по сравнению с эктотермными позвоночными (Наточин, 1976). Интенсификация работы почки млекопитающих не является только следствием приобретения теплокровности, так как у них в процессе постнатального онтогенеза растет в несколько раз и гломерулярная фильтрация, и канальцевая реабсорбция.

Другим важным принципом прогрессивной эволюции почки является *возрастание полифункциональности.* У высших позвоночных почка не только орган экскреции, она играет важную роль в регуляции объема жидкостей тела, их ионного состава, участвует в метаболизме белков, липидов, углеводов, выполняет роль инкреторного органа.

Принцип смены функции Дорна находит хорошее подтверждение в данных сравнительной физиологии почки. У костистых

рыб почка служит кроветворным органом, у млекопитающих она играет важную роль в регуляции эритропоэза, но в ней не образуется форменных элементов крови. Смена среды обитания приводит в ряде случаев к утрате некоторых функций, к регрессу функций. Сотни миллионов лет тому назад, когда костистые рыбы мигрировали из пресных вод в море, у некоторых видов произошло полное исчезновение гломерулярного аппарата и дистального сегмента нефрона, почка этих рыб утратила ряд функций, в частности она потеряла способность к образованию осмотически свободной воды, разведению мочи. Неспособность почки морских костистых рыб в этих условиях обеспечивать осморегуляцию сопровождалась субституцией функций — в жабрах сформировались специальные клетки для экскреции ионов натрия и хлора, что позволяло опреснять морскую воду и поддерживать осмотический гомеостаз. У морских рептилий и птиц формируются солевые железы, выполняющие ту же функцию, и только у млекопитающих почка способна обеспечить осморегуляцию в таких условиях.

Л. А. Орбели (1961) при изучении нервной системы обосновал положение, что в одном и том же органе могут быть элементы, возникшие на разных этапах эволюционного развития. Новые функции при этом не просто сменяют старые, а зачастую подчиняют их. В почке птиц и млекопитающих происходит разделение на корковое и мозговое вещество и благодаря этому возникает новая функция — осмотическое концентрирование мочи. Проявляющийся при этом *принцип надстройки* сопровождается приматом новой функции — выделяющаяся в обычных условиях моча гиперосмотична крови, в патологии часто происходит полом новой структуры и функции и нарушается осмотическое концентрирование мочи, что выражается в изостенурии.

Потеря почкой стеногалинных морских костистых рыб способности к гипоосмотической регуляции приводит к тому, что при отсутствии специальных адаптаций они уже не могут жить в пресной воде. В этом находит выражение сформулированная в 1893 году Долло на основании палеонтологических данных закономерность о необратимости эволюционного процесса. В области физиологии этот принцип отражает *необратимость регрессивной эволюции функций*. Имеется много примеров, когда дифференцировка, приспособление к узкой экологической зоне снижают способность к адаптации в других условиях, которая была у исходных форм.

В процессе эволюционного преобразования организма возрастает его целостность, наблюдается уменьшение числа гомологичных органов (Догель, 1954). Для позвоночных характерны парные почки, но они образованы большим числом довольно сходных элементарных единиц. Следовательно, *принцип олигомеризации органов* должен быть дополнен принципом *полимеризации функциональных единиц*, что повышает надежность и точность работы органа.

Эволюция функциональных единиц

Основной структурный элемент почки — нефрон — имеется всех позвоночных, сравнение его функциональных особенностей ряду позвоночных и в процессе онтогенеза позволяет сформули-вать ряд принципов прогрессивной эволюции функциональных диниц. К ним следует отнести *возрастание дифференцировки*, о обусловливает все бо́льшую функциональную специализацию дельных сегментов нефрона. Последовательное соединение астков канальцев с разными свойствами обеспечивает увеличе-ие интенсивности работы канальцев по реабсорбции вещества только за счет большей скорости работы клеток (об этом . ниже), но и изменения свойств ионной селективности зоны еточных контактов. На этом механизме основано увеличение асывания ионов хлора и натрия в проксимальном канальце очки млекопитающих по сравнению с низшими позвоночными. озрастание дифференцировки нефронов, изменение их взаимного исположения в почке создают условия для образования морфо-ункциональных комплексов, в которые входят также сосуды, нтерстициальная ткань, и возникает структурная основа для вой функции — осмотического концентрирования благодаря ятельности противоточно-поворотной множительной системы.

Эволюция специализированных клеток

У простейших обнаружен ряд отличий их морфофункциональ-й эволюции по сравнению с многоклеточными. У метазоа происдит олигомеризация органов, в то же время у простейших огрессивная эволюция сопровождается увеличением числа мологичных и гомодинамичных органелл (Догель, 1954; Полян-ий, 1970, 1981). Сопоставление структуры и функциональных обенностей клеток различных отделов нефрона у позвоночных ивотных позволяет высказать некоторые соображения о прин-пах эволюции специализированных клеток. В нефроне у млеко-тающих и птиц имеется больше отличающихся по строению и нкции частей, чем у низших позвоночных. Эти отличия касаются рмы, размера и ультраструктуры клеток, количества гранул, особности к пиноцитозу, экзоцитозу, наличия специализирован-х органоидов. К ним можно отнести развитие тубулоцистерналь-й системы, тубулярного аппарата в клетках, секретирующих ганические кислоты, вакуолярного аппарата. Итак, одной из жных черт эволюции специализированной клетки служит *воз-стание дифференцировки ее ультраструктур*. В основе большей фективности работы канальца и почки лежит интенсификация боты клетки. Увеличивается число митохондрий, возрастает сло крист в них, выше становится активность сукцинатдегидро-назы, бо́льше складчатость базальной плазматической мембраны тем самым, больше поверхность, где локализована Na,K-АТФаза

и обеспечивается противоградиентный транспорт ионов. Следовательно, в основе интенсификации работы клетки важное место принадлежит увеличению числа — *полимеризации органоидов,* что совпадает с одним из сформулированных Ю. И. Полянским (1970) принципов эволюции клетки простейших. Эволюция клетки многоклеточного организма не обязательно идет по пути интенсификации обмена и полимеризации органоидов, прогрессивная эволюция органа может сопровождаться такими изменениями отдельных типов его клеток, где выполнение новых функций (например, в тонком отделе петли Генле) требует упрощения ряда сторон организации клеток, олигомеризации их органоидов, снижения интенсивности обмена.

Важное место в эволюции клетки нефрона занимает специализация ее апикальной и базальной частей, определяющая формирование асимметричной клетки, а тем самым и саму возможность направленного транспорта. При реабсорбции веществ расположение ионных каналов и насосов на плазматических мембранах противоположных частей клетки создает предпосылки для всасывания или секреции веществ. В ходе эволюции специализация клеток обеспечивает такое перераспределение исходных молекулярных механизмов транспорта, когда они практически исчезают в одной из плазматических мембран и сохраняются в другой. Это обеспечивает направленный транспорт ионов, глюкозы, различных аминокислот, всасывание белка.

Для организма важно не только наличие определенных форм клеточной активности, но и возможность ее регуляции в зависимости от состояния организма и обеспечение благодаря этому постоянства состава внутренней среды. В процессе эволюции почки возрастает число и меняется характер регуляторных влияний, это касается, например, действия аргинин-вазопрессина и паратгормона (Гинецинский, 1963; Dacke, 1979; Pang, 1983). Появление реакции на эти гормоны определяется формированием нескольких механизмов, но прежде всего зависит от увеличения количества специфических рецепторов в клетках эпителия канальцев.

Ясно выраженная дифференцировка клеток нефрона, изменение функции и структуры клеток обеспечивают повышение отдельных форм исходной активности клетки. Так, любая клетка для выполнения своих функций нуждается в поступлении из околоклеточной среды ионов, аминокислот, глюкозы, неэкстерифицированных жирных кислот. В большинстве клеток почечных канальцев этот процесс протекает, как и в других клетках организма, но лишь в одном сегменте нефрона эта форма клеточной активности преобразуется в специализированную реабсорбционную функцию, обеспечивающую транспорт из просвета канальца в кровь, всасывание больших количеств аминокислот, витаминов и многих других веществ.

Эволюцию структуры и функции специализированной клетки в многоклеточном организме следует рассматривать с учетом

состояния зоны клеточных контактов. Например, у амфибий, где стенка проксимального канальца менее проницаема для ионов и ниже уровень реабсорбции, чем у млекопитающих, и электрическое сопротивление выше почти в 10 раз. Следовательно, важным компонентом эволюции функций является специализация клеточных контактов.

Таким образом, на клеточном уровне эволюция структуры и функции становится еще более тесно связанной и понимание путей преобразования функций органов и систем в ходе эволюционного процесса неизбежно должно быть основано на выяснении закономерностей становления функций специализированной клетки.

Эволюция функциональной системы

В многоклеточном организме имеются специальные системы для выполнения отдельных функций. Как и в других функциональных системах, обеспечение водно-солевого равновесия достигается при участии нескольких элементов, в число которых входят рецепторный аппарат (осморецепторы, ионные рецепторы и другие чувствительные образования), центральные механизмы обработки информации, нервные и гуморальные пути передачи сигналов к исполнительным органам, которые под их влиянием перестраивают свою работу. Не обсуждая вопроса о состоянии каждого из перечисленных элементов, рассмотрим лишь некоторые принципы эволюции функциональной системы в целом. На основании сопоставления особенностей водно-солевого гомеостаза у позвоночных и в ходе постнатального онтогенеза у млекопитающих можно прийти к заключению, что к важнейшим принципам эволюции функциональной системы следует отнести *повышение степени гомеостатирования*. Среди механизмов, обеспечивающих качественное улучшение деятельности функциональных систем, важную роль играет увеличение количества регуляторных факторов. Среди них следует назвать не только гормоны, но и недавно открытые физиологически активные вещества, меняющие чувствительность клетки к данному гормону. Множественность факторов регуляции создает предпосылки для высокой точности гомеостатических реакций. В ходе эволюции организмов при развитии их функциональных систем обеспечивается не только максимальное использование возможностей эффекторных органов, но и модификация поведения. В результате происходит расширение адаптивных возможностей, лучшие условия для приспособления к окружающей среде, в частности к особенностям водно-солевого режима, относящегося к одному из важнейших природных факторов.

Таким образом, закономерности эволюции функций должны рассматриваться на разных уровнях организации физиологических систем, а синтез этих представлений послужит основой для разработки общих принципов становления функций. В настоящее время

активно обсуждается мысль о необходимости создания частных теорий эволюции для отдельных крупных таксонов, синтез которых послужит предпосылкой для нового этапа развития эволюционной теории. Прогресс в области эволюционной физиологии также, вероятно, будет достигнут на пути анализа эволюции функций отдельных физиологических систем и создания на этой основе целостного представления о принципах эволюции функций. При всем разнообразии способов и форм адаптации животных к условиям водно-солевого режима окружающей среды, многих вариантов органов выделительной системы и осмотического и ионного гомеостаза удается сформулировать основные принципы эволюции функций в зависимости от уровня организации физиологической системы. Хотя мы еще находимся в начале пути, можно надеяться, что он приведет к построению общих принципов эволюции функций.

Литература

Геккель Э. Основной закон органического развития // Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон. М.; Л., 1940. С. 169—186.

Гинецинский А. Г. Об эволюции функций и фунциональной эволюции. М.; Л., 1961. 24 с.

Гинецинский А. Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.; Л., 1963. 428 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов. М., 1952. 484 с.

Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., 1954. 368 с.

Дорн А. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. М.; Л., 1937. 196 с.

Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970. 304 с.

Коштоянц Х. С. Физиология и теория развития. М., 1932. 51 с.

Коштоянц Х. С. Эволюционная физиология в СССР // Физиол. журн. СССР. 1937. Т. 23, № 4—5. С. 523—536.

Крепс Е. М. О влиянии изменения концентрации солей в окружающей среде на литоральные формы *Balanidae* // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1925. Т. 55, № 1. С. 11—28.

Крепс Е. М. О путях развития эволюционной биохимии // Эволюционная физиология. Л., 1979. Ч. 1. С. 394—425.

Наточин Ю. В. Ионорегулирующая функция почки. Л., 1976. 267 с.

Наточин Ю. В. Проблемы эволюционной физиологии водно-солевого обмена. Л., 1984. 40 с.

Орбели Л. А. Об эволюционном принципе в физиологии // Природа. 1933. № 3—4. С. 77—86.

Орбели Л. А. Избранные труды. М.; Л., 1961. Т. 1. 458 с.

Полянский Ю. И. О морфофункциональных закономерностях эволюции простейших // Зоол. журн. 1970. Т. 49. С. 560—568.

Полянский Ю. И. О специфике эволюционного процесса в крупных таксонах (на примере эволюции простейших) // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981. С. 156—168.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции // Собр. соч. В 5-ти т. М.; Л., 1949. Т. 5. 536 с.

Уголев А. М. Пищеварение и его приспособительная эволюция. М., 1961. 306 с.

Уголев А. М. Гипотеза о возможности эволюции и специализации функций на основе рекомбинации и транспозиции элементарных функциональных блоков // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1982. Т. 18, № 1. С. 11—26.

Федотов Д. М. О некоторых случаях морфологической и физиологической субституции // Тр. II съезда зоол. анат. и гист. СССР. М., 1927. С. 94—95.
Флоркэн М. Биохимическая эволюция. М.; Л., 1947. 176 с.
Dacke C. G. Calcium regulation in sub-mammalian vertebrates. London, 1979. 222 p.
Kleinenberg N. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus // Ztschr. wiss. Zool. 1886. Bd 44, N 1. 227 S.
Pang P. K. Evolution of control of epithelial transport in vertebrates // J. Exp. Biol. 1983. Vol. 106. P. 283—299.
Plate L. Allgemeine. Zoologie und Abstammungslehre. T. 2. Die Sinnesorgane der Tiere. Jena, 1924. 806 S.
Smith H. W. The functional and structural evolution of the vertebrate kidney // Sigma XI Quart. 1933. Vol. 21. P. 141—151.

Я. И. Старобогатов

О СООТНОШЕНИИ МЕЖДУ МИКРО- И МАКРОЭВОЛЮЦИЕЙ

Длительный и сложный процесс эволюции живых организмов обычно делят на два этапа — микроэволюцию и макроэволюцию. Это деление было впервые введено Ю. А. Филипченко (1927). Под микроэволюцией при этом понимают эволюционное развитие организмов от популяционного до видового уровня, под макроэволюцией — развитие на уровне выше вида. Поскольку картина приспособительных изменений популяций разительно отличается от общей картины разнообразия органического мира, возникшей в результате макроэволюции, постоянно идет спор, одинаковые или разные механизмы определяют ход этих двух процессов.

Последовательные сторонники синтетической теории эволюции (СТЭ) (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969) настаивают на отсутствии принципиальных различий между этими двумя процессами, поскольку движущими силами в обоих случаях будут только: 1) мутационный процесс (или, шире, наследственный перенос генетической информации и его нарушения), 2) изоляция (или, опять же шире, латеральный перенос генетической информации и его нарушения), 3) волны жизни (или флуктуации численности) и 4) отбор (прежде всего естественный, а при воздействии человека к нему добавляется и искусственный). Действительно, никаких других факторов, движущих эволюцию, назвать невозможно, причем первые три из них не векторизованы (или, в крайнем случае, весьма слабо векторизованы), а четвертый строго векторизован и поэтому может играть творческую роль.

Сторонники макрогенетических концепций, полагающие, что СТЭ нужно дополнить макрогенетическими построениями (Алтухов, Рычков, 1972; Оно, 1973; Алтухов, 1974), а также исследователи, увлеченные идеей «горизонтального переноса» участков

генома вирусами (Красилов, 1977; Кордюм, 1982), считают, что обычный мутационный процесс (мелкие мутации) в состоянии обеспечить лишь приспособление популяций к конкретным условиям среды, не выводяшим их за пределы видового единства, т. е. он может объяснить лишь микроэволюционные изменения. Напротив, макроэволюция происходит лишь путем крупных изменений генома, возникающих в результате хромосомных мутаций, межвидовой гибридизации или переноса вирусами существенных участков генома. Позицию, близкую к последней, занял В. Грант (1984), который главную роль в макроэволюции придает «сетчатой эволюции», т. е. в конечном счете межвидовой гибридизации.

В итоге суть спора заключается в том, как объяснить различия в конечных результатах микро- и макроэволюции.

Попробуем объяснить это, исходя из тех движущих сил, которые признаются сторонниками синтетической теории эволюции. Тут, однако, надо сделать несколько предварительных пояснений.

Корни макрогенетических концепций заключаются в непонимании (и потому неприятии) дополнительности стационарного и эволюционного аспектов в изучении живого (Старобогатов, 1968, 1980; Скарлато, Старобогатов, 1974). В самом деле, изучая экспериментально (популяционно-генетическими методами) популяции организмов, исследователи самой постановкой экспериментов (и прежде всего требованием воспроизводимости их результатов) задают стационарный аспект, из результатов изучения в котором никаких эволюционных выводов сделать нельзя. В то же время все эти исследователи воспитаны на идеях эволюционизма и признают эволюцию. Из этого им приходится делать вывод, что эволюция происходит в результате крупных, кратковременных и быстрых перестроек, где-то между хорошо знакомыми им по экспериментальному изучению стационарными состояниями. Сказанное заставляет меня категорически отвергать макрогенетические построения.

Второй момент, очевидный, но не всегда достаточно учитываемый, — эволюция (и микро- и макро-) происходит в рамках конкретных экосистем. При рассмотрении этого вопроса к двум привычным терминам — фундаментальная экологическая ниша (характеристика, исходящая из свойств самого вида и определяющая положение вида в пространстве, роль вида в тех экосистемах, в которых он участвует, и положение вида по отношению к абиотическим факторам среды) и реализованная ниша (те же три момента, но в отношении конкретной популяции, занимающей конкретное место в экосистеме) — следует добавить третью. Основания к этому следующие. Довольно часто при обсуждении экологических вопросов говорят о свободных или не занятых экологических нишах. Но если понятие «ниша» исходит из свойств вида (разумеется, различных у разных видов), то как можно говорить о нише в отсутствие вида, свойств которого мы не знаем? На самом деле под этим путающим выражением в таких случаях разумеют совокупность условий, особенности места и функциональные воз-

можности, которые может представить экосистема отсутствующему в ней виду. Но раз так, то эта третья характеристика — лицензия (Старобогатов, 1984) — будет определяться приведенной выше формулировкой, касающейся условий, места и функциональных возможностей. При этом, если вид отсутствует, лицензия, определяемая свойствами и функционированием экосистемы, остается незанятой или неиспользованной, если же вид в экосистеме представлен, то он использует имеющуюся там лицензию. Часто фундаментальную нишу вида аналогизируют с профессией. Если эту аналогию продолжить, то лицензия будет соответствовать штатной должности, которая может быть как вакантной, так и занятой. Лицензия может полностью совпадать с реализованной нишей, или быть шире, но тогда или реализованная ниша расширяется, или лицензия подразделяется на несколько совпадающих с реализованными нишами разных популяций.

Уже из этого следует, что микроэволюционные процессы — это процессы, приводящие реализованные ниши в соответствие с лицензиями. В результате таких процессов неизбежно меняется реализованная ниша и это изменение может оказаться в пределах фундаментальной ниши вида или несколько расширить ее. В обоих случаях образования нового вида не произойдет. В других случаях эти процессы приводят к кардинальному изменению фундаментальной ниши, иными словами, к образованию новой ниши и, тем самым, нового вида. Нетрудно видеть, что последний случай — элементарный шаг в эволюции экосистем, ведущий к увеличению ее видового разнообразия или / и функциональных отношений между составляющими ее популяциями.

Все сказанное заставляет иначе оценить роль макромутаций и межвидовой гибридизации (и связанной с этим аллополиплоидии), а также «горизонтального переноса» (как бы «нерегулярной» и «неполной» гибридизации) в макроэволюции. В результате этих процессов обычно появляются одна или небольшое число особей с сильно измененным генотипом и потому не способных к скрещиванию с особями родительских форм. В момент появления они не образуют популяции, а поскольку основа эволюции — преемственная связь материнских популяций с дочерними, то и «сетчатости» никакой тут нет — есть только разрывы такой связи. Для того чтобы эти особи образовали новый вид, нужно соблюдение двух условий: 1) для них должна найтись свободная лицензия (или они должны ее отобрать у какой-то уже имеющейся в данной экосистеме популяции) и 2) они должны размножиться и образовать популяцию (или хотя бы клональную популяцию у организмов, лишенных амфимиксии). Естественно, что первое из этих условий скорее всего реализуется в развивающихся и усложняющихся экосистемах (где всегда есть свободные лицензии) и редко реализуется или вовсе неосуществимо в сложившихся устоявшихся экосистемах. Впрочем, это различие в некоторой степени относительно. Даже сложившиеся экосистемы на ранних этапах сукцессии, а также в зонах контакта с соседними экосистемами

(в экотонах) имеют некоторое число свободных лицензий, которыми могут воспользоваться нововселенцы.

Таким образом, главное отличие микроэволюции от макроэволюции заключается в том, что первая — приспособительная эволюция популяций в пределах тех экосистем, в которых они участвуют, тогда как вторая — эволюция самих экосистем. В обоих случаях действуют все те же четыре упомянутых выше движущих фактора и в обоих случаях экосистемы в какой-то мере канализируют действие отбора, но результат неизбежно получается разным.

С этим же главным отличием тесно связано и другое. Если мы рассмотрим две или несколько популяций одного вида, связанных потоком генов (пусть даже нерегулярным) в единую популяционную систему, то увидим, что тут латеральный перенос генетической информации (в данном случае — поток генов) нивелирует разнообразие генотипов и тем самым является синергистом наследственного переноса генетической информации. Если же речь заходит о нескольких видах, то латеральный перенос генетической информации (интрогрессивная гибридизация, «горизонтальный перенос») является антагонистом наследственного переноса и синергистом мутационного процесса, создавая новые необычные генотипы. Таким образом, в отношении этого фактора уровень видовой обособленности как бы разграничивает два противоположных по проявлению действия латерального переноса генетической информации.

Третье отличие микро- и макроэволюционных процессов заключается в канализирующем влиянии самого строения организмов (иными словами, результата их предшествующих эволюционных изменений) на последующие возможности макроэволюции. Приспособление организма к абиотическим и биотическим факторам внешней среды (но не к особям того же вида) всегда осуществляется асимптотически. Все приспособительные аппараты совершенствуются, но при этом, по мере их оптимизации, вероятность дальнейшего усовершенствования в результате единичной мутации падает, пока не достигнет исчезающе малой величины. Тогда этот аппарат уже работает по принципу «все или ничего» — он или действует, или нет, и дальнейшее приспособление может осуществляться либо путем надстройки действующего аппарата, либо путем перестройки на той стадии развития, когда он еще не действует, либо путем перестройки лишь некоторых из одинаково работающих аппаратов и т. д. Лучшим примером, иллюстрирующим такой ход эволюции, является крайняя однотипность ультраструктуры ундулоподиального аппарата (жгутиков, ресничек) у всех эукариотных организмов, очевидно, достигнутая еще на заре эволюции жизни на Земле.

Это обстоятельство весьма существенно ограничивает возможности приспособительной эволюции организмов и, соответственно, использования некоторых лицензий в экосистемах. Рассмотрим это на нескольких примерах из области эволюции питания.

Первичные моллюски (исходные формы всего типа), очевидно, питались (как и большинство их современных потомков — примерно 60—70 % современных видов) бактериями и разлагаемыми ими органическими частицами (пектиновые вещества моллюски переваривать не могут, поэтому водоросли, одетые подобными оболочками, по нашим и многим литературным данным, проходят через кишечник интактными, диатомовые же водоросли, которыми питаются ныне многие моллюски появились только в мезозое). Приобретение двустворчатой раковины (защитное приспособление при переходе с твердых субстратов на мягкие) отдалило рот от поверхности грунта, где можно добыть пищу. В ответ на это у двустворчатых увеличились ротовые лопасти, которыми они стали собирать пищу со дна. Некоторые из этих примитивных двустворчатых моллюсков перешли к прикрепленному образу жизни. Последнее обстоятельство сделало прежний путь использования ротовых лопастей бессмысленным (пища вокруг прикрепленного моллюска быстро исчерпывается). Тогда моллюски стали использовать жабры для отцеживания пищи из воды. Тут можно наблюдать все основные этапы совершенствования жаберного аппарата — вплоть до тонкой сетки (фильтра) с расположенным на ней ресничным вододвижущим механизмом (эуламеллибранхная жабра). Этот аппарат оказался столь совершенным, что почти без изменений (последние касаются только суммарной площади жабр и использования некоторыми моллюсками жаберного аппарата в качестве выводковой камеры) представлен у огромного большинства двустворчатых моллюсков. При этом он используется вместе с дополняющими его сифонами при самых разнообразных способах питания — собирании пищи с поверхности грунта, фильтрации ее из воды и т. п., но, однако, не может использоваться при добывании животной пищи (хищничество).

Небольшая группа двустворчатых моллюсков еще на заре развития фильтрационного аппарата жабр заменила ресничный вододвижущий механизм другим, работающим по схеме мембранного насоса.

В дальнейшем при усилении мускулатуры, движущей мембрану (септу), такие формы смогли перейти к питанию мелкими животными (по преимуществу ракообразными), которых они засасывают резким движением септы. При этом ранняя утрата глотки с ее аппаратом для измельчения пищи привела к развитию уникального среди двустворчатых моллюсков перетирающего аппарата в желудке таких форм (Скарлато и Старобогатов, 1979).

Другой не менее яркий пример из области эволюции питания касается легочных моллюсков. Он уже описан по нашим данным в монографии А. А. Шилейко (1984) и четко согласуется с общей картиной эколюционного развития наземных экосистем, обрисованной В. В. Жерихиным (1978, 1980). Как и большинство представителей класса брюхоногих моллюсков, исходные легочные моллюски имели хорошо развитое глоточное вооружение (челюсти, радула), позволявшее им соскребать бактериальные обрастания

с твердого субстрата. Появились первичные легочные моллюски не позже ордовика — в это время вне моря обильный источник пищи был только на морском берегу в кучах выброшенных прибоем и разлагающихся водорослей. Обитание в таких условиях привело к возникновению воздушного дыхания (сформировалось легкое). Наиболее примитивные представители надотряда сидячеглазых так и остались доныне обитателями морских берегов, другие вернулись в мелководные участки моря, утратив воздушное дыхание, наконец, третьи (их большинство) заселили пресные водоемы, где тоже питаются преимущественно бактериальными обрастаниями, и лишь наиболее крупные из них с появлением водных покрытосеменных перешли к фитофагии или стали практически всеядными. Совершенно иной была эволюция питания в другой группе легочных моллюсков — надотряде стебельчатоглазых. Низшие представители надотряда, которые толком и неизвестны (за исключением одной спорной формы из девона), несомненно также жили на морском берегу. С появлением наземных сосудистых растений образовался обильный источник органического материала уже вне зоны влияния морского прибоя в виде отмерших растений и опада. Главными деструкторами этого материала стали гифообразующие грибы (т. е. высшие грибы и зигомицеты), которые сохраняют эту роль и поныне. Совершенно очевидно, что появление наземных деструкторов произошло позже появления изобилия органического материала на суше. Если сосудистые растения появились в девоне, то наземные деструкторы — только в карбоне, причем о недостаточно эффективной деструкции свидетельствует обилие угленосных отложений этого периода. Возможность перейти от питания бактериями к питанию гифами грибов была использована легочными моллюсками, в результате чего образовался основной отряд надотряда стебельчатоглазых — отряд лимакоидных или иначе геликоидных легочных моллюсков. Питание тонкими гифами грибов привело наиболее примитивных представителей этой группы к эволюции в сторону уменьшения размеров тела.

С появлением лишайников (симбиотических систем из высшего гриба и зеленой или синезеленой водоросли) сформировались немногочисленные среди стебельчатоглазых лихенофаги. Еще, вероятно, в конце палеозоя некоторые виды перешли на питание роющимися в почве малощетинковыми червями; их форма раковины оказалась приспособленной к роющему образу жизни, а некоторые и вообще утратили раковину. Появление шляпочных грибов (предположительно в юре, поскольку первый достоверный отпечаток известен из нижнего мела) с их большими скоплениями пищевого материала в плодовом теле привело к увеличению размеров, а в ряде случаев и к увеличению подвижности грибоядных форм (что тоже могло вести к редукции раковины). Наконец, распространение покрытосеменных растений с их мягкими тканями листьев повлекло за собой появление (за счет грибоядных форм) массы фитофагов; вместе с последними появились и хищные

формы, питающиеся наземными моллюсками. Если мы сопоставим эту схему с системой отряда, предложенной А. А. Шилейко (1979, 1984), то увидим, что определенные направления пищевой специализации обусловили дивергенцию отряда на подотряды и инфраотряды, т. е. тем самым обусловили макроэволюционное увеличение разнообразия представителей отряда.

Хорошо известная неспособность человека и других млекопитающих синтезировать некоторые так называемые незаменимые аминокислоты (парнокопытные, например, вынуждены их получать в значительной степени от симбиотических инфузорий) легко объясняется плотоядным питанием первичных млекопитающих, а возможно, и вообще первичных позвоночных.

Обсуждение этих трех особенностей макроэволюции, отличающих ее от микроэволюции, заставляет считать, что более правильно делить единый эволюционный процесс не на два, а на три этапа: микроэволюцию, видообразование и макроэволюцию. При этом основная причина выделения видообразования, как особого этапа эволюции, заключается в том, что оно сочетает в себе особенности двух остальных этапов. При видообразовании, как и при микроэволюции, латеральный и наследственный переносы генетической информации — синергисты, но, с другой стороны, антагонистическое взаимодействие этих процессов тоже может привести к видообразованию (макромутации, межвидовая гибридизация с последующим удвоением генома). Видообразование начинается с приведения в соответствие лицензии и реализованной ниши, но не может осуществиться без появления свободной лицензии (или отнятия ее у какой-то ранее существовавшей популяции), т. е. без изменения состава и функциональных связей в самих экосистемах. Наконец, видообразование, как и макроэволюция, канализировано влиянием строения эволюционирующих организмов, иными словами, результатом их предшествовавшей эволюции.

В итоге можно заключить, что для объяснения различий между микро- и макроэволюцией не требуется привлекать никаких новых движущих факторов, кроме четырех общеизвестных (или как-либо делить эти факторы) и главная разница результатов легко объяснима канализирующим влиянием экосистем, различиями в результатах действия латерального переноса генетической информации на разных этапах эволюции и канализирующим влиянием предшествовавшей эволюции организмов. При этом микроэволюция складывается из элементарных актов — «элементарных эволюционных явлений» — (Тимофеев-Ресовский и др., 1969) и приводит к оптимизации существования вида в тех экосистемах, в которых он участвует. Видообразование складывается из тех же «элементарных эволюционных явлений», но приводит, в конечном счете, к элементарному акту эволюции экосистем. Макроэволюция складывается из актов видообразования, как элементарных актов, и приводит к разнообразию экосистем в биосфере, иными словами, к усложнению строения биосферы в целом, а в связи с этим и к увеличению разнообразия органического мира.

Литература

Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М., 1974. 247 с.

Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Журн. общ. биологии, 1972. Т. 33, № 3. С. 281—300.

Грант В. Видообразование у растений. Л., 1984. 528 с.

Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. 1978. Т. 165. 197 с.

Жерихин В. В. Насекомые в экосистемах суши // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. 1980. Т. 175. С. 189—223.

Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев, 1982. 260 с.

Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М., 1977. 256 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 597 с.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973. 227 с.

Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л., 1974. С. 30—46. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 53).

Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Основные черты эволюции и система класса *Bivalvia* // Морфология, систематика и филогения моллюсков. Л., 1979. С. 5—38. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 80).

Старобогатов Я. И. Практические приемы систематики и вопрос о критерии вида // Зоол. журн., 1968. Т. 47. вып. 6. С. 875—886.

Старобогатов Я. И. О соотношении стационарного и эволюционного аспектов в изучении живого // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 42—45.

Старобогатов Я. И. Эволюция экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 70—72.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969. 407 с.

(Филипченко Ю. А.) Philiptschenko J. Variabilität und Variation. Berlin. 1927. 101 S.

Шилейко А. А. Система отряда *Geophila (=Helicida) (Gastropoda Pulmonata)* // Морфология, систематика и филогения моллюсков. Л., 1979. С. 44—69. (Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. 1979. Т. 80).

Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда *Pupillina* фауны СССР *(Gastropoda, Pulmonata, Geophila)*. Л., 1984. 399 с. (Фауна СССР. Нов. сер. № 130. Моллюски. Т. 3. Вып. 3).

Г. П. Короткова

НОВЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА [1]

Проблема эволюции онтогенеза не нова. Параллельно с накоплением сравнительно-эмбриологических данных делались и попытки их рассмотрения в эволюционном аспекте (Бляхер, 1962; Мирзоян, 1984). Додарвиновский период развития эмбриологии характеризовался, как известно, преобладанием преформистских идей. «Морфологический тип» трактовался в духе платоновской

[1] Статья печатается как дискуссионная (*Редколлегия*).

идеи», как неизменная конструкция, воссоздающаяся в онто- и илогенезе. Завершением этого периода можно считать теорети-ческие разработки К. Бэра и в особенности его знаменитый закон ародышевого сходства».

Последарвиновский период развития эволюционных идей эмбриологии отличается прежде всего изменением представлений иповых признаках, которые стали рассматриваться как меняю-иеся, эволюирующие вместе с другими не типовыми признаками. ипотезы об эволюции онтогенеза стали связывать с проблемами оисхождения многоклеточных и с построением генеалогических ев (А. Н. Северцов, 1939; Мюллер, Геккель, 1940; Захваткин, 49; Иванова-Казас, Иванов, 1967; Jägestern, 1972; Иванова-азас, 1984, и др.). Ряд закономерностей эмбриогенеза был ормулирован в связи с генетическими проблемами наследования изнаков и с идеями, появившимися в результате использования спериментальных методов (Garstang, 1922; Шмальгаузен, 1958; илатов, 1939; Симпсон, 1948; Beer de, 1958; А. С. Северцов, 81; Шишкин, 1981; и др.). На основе сравнительного анализа лового эмбриогенеза животных были созданы такие важные оретические обобщения, как теории зародышевых листков, тео- и филэмбриогенезов, онтогенетических корреляций и др. опросы эволюции восстановительных морфогенезов и бласто-незов животных чаще всего рассматривались как самостоятель-ые проблемы. При обсуждении эволюционных проблем на основе танических объектов и низших многоклеточных животных гетативное и бесполое размножение не исключались из общего ализа эволюции жизненных циклов (см., например: Захваткин, 49; Хохряков, 1978; Юсуфов, 1978, и др.). Более того, подчерки-ется большое значение вегетативного размножения в прогрес-вной эволюции растений (Юсуфов, 1972).

Описание специфики морфогенезов одноклеточных эукариоти-ских и прокариотических организмов в общей системе онтогене-в потребовало преобразования ряда фундаментальных понятий бриологии (Скрипчинский, 1977; Короткова, 1979, 1984). формулированная мною гипотеза фазной эволюции онтогенеза новывается на непрерывности свойства воспроизведения живых стем при изменчивости характера репродукции и структуры изненного цикла. Речь идет о фазном характере макроэволю-ионных преобразований онтогенеза, коррелированных с усложне-ем индивидуальной организации на целый порядок (переход одиночной к колониальной; от неметамерной к метамерной; однослойной к многослойной и т. д.). Естественно, что макро-олюционные изменения затрагивают в первую очередь *типовые изнаки высоких таксонов*. Важно напомнить, что типовой приз-к вообще, и примененный к крупной систематической группе частности, отражает общие черты организации и функционирова-ния разнообразных представителей одного и того же таксона. онятие «морфологический тип», несмотря на метафизические идеалистические оттенки, которые ему придавались теми или

иными исследователями, не только сохранило, но и упрочило свое положение в настоящее время. Причина этого в том, что типология есть одно из отражений в биологической теории реально существующей целостности организмов, морфофункциональной зависимости частей.

Типовые признаки наиболее устойчивы, поскольку они затрагивают общую архитектонику и структурные основы целостных функциональных отправлений. Если бы не было коррелятивных связей частей организма в онто- и филогенезе, мы не могли бы вообще выявить крупные таксоны как элементы естественной системы. Логическим следствием того, что типовой признак — есть устойчивое соотношение гомологичных частей, имеющих многообразное строение у различных представителей таксона, оказывается то, что типовой признак не обладает суммативностью. Он может возникать, изменяться, преобразовываться только как типовой признак, а не в результате суммирования признаков более мелких таксонов. Ситуация с соотношением микро- и макроэволюционных перестроек примерно такая же, как и ситуация с соотношением организменных, клеточных и молекулярных перестроек в онтогенезе. Организменный уровень не возникает позже или раньше клеточного и молекулярного. Эти уровни у многоклеточных организмов всегда сосуществуют и взаимовлияют друг на друга. Поэтому организм не возникает в онтогенезе по типу самосборки, а преобразуется в результате членения и взаимодействия частей разных конструктивных рангов. Признаки высоких таксонов также не могут создаваться по принципу сборки или суммирования из признаков более мелких таксонов. Преобразование признаков разной степени общности происходит параллельно в соответствии с общей иерархически расчлененной системой живых организмов в природе, которая в свою очередь не остается постоянной (Симпсон, 1948; Татаринов, 1977).

Если для понимания изменчивости вида нам достаточно исследовать популяционную структуру и локальную экосистему на протяжении нескольких поколений особей, то для выявления изменчивости признаков более высоких таксонов мы должны обратиться к структуре надвидовых таксонов и к экосистемам более высоких рангов, охватив при этом более длительный интервал времени. Зарождение черт новой типовой организации может произойти и на видовом уровне, но при этом они должны проявиться у представителей разных таксонов, т. е. они должны иметь достаточно высокий уровень разнообразия, так как тип организации у высших таксонов существует всегда в иерархии групп более низких таксонов (Паавер, 1980).

После уточнения ряда исходных положений, касающихся соотношения микро- и макроэволюции вообще, я остановлюсь на характеристике основных черт макроэволюции онтогенеза, как процесса, не сводимого к закономерностям микроэволюции. Появление нового уровня сложности индивидуальной организации я связываю с определенной последовательностью изменения

руктуры жизненного цикла, поскольку исходная особь стано-ится частью организации более сложной особи и, соответственно, ежний жизненный цикл не может обеспечить нового индивиду-ьного развития. Обоснование необходимости включения сомати-ского морфогенеза в общую систему морфогенетических процес-в дается ранее в монографии (Короткова, 1979). Здесь отмечу ишь, что способность к регенерации или к соматическому эмбрио-незу, проявляющаяся на определенных стадиях индивидуаль-ого развития — это такая же характерная черта индивидуального азвития в целом, как и гаметогенез, тип дробления, метаморфоз т. п. Но именно эта черта репродуктивного цикла оказывалась, к правило, исключенной из анализа общих механизмов изменчи-ости полового эмбриогенеза.

В настоящее время накоплено достаточное количество данных. идетельствующих о том, что наступление половой репродукции азывает влияние на регенерационные свойства особей, зачастую лностью их блокируя. Известно также, что ряд факторов внеш-й среды, такие как загрязнение воды, инфекционный процесс, мпературные отклонения, стрессовые воздействия и др., могут ызывать нарушения гаметогенеза, препятствуя реализации поло-й репродукции. В результате создается угроза резкого снижения сленности особей или полного вымирания популяции. В этих ловиях у представителей разных типов животных срабатывают мпенсаторные механизмы, переключающие половой эмбриогенез соматический морфогенез.

Рассмотрим эти явления на примере иглокожих, у которых исаны в аналогичных ситуациях разнообразные случаи само-лечения с последующей регенерацией недостающих частей Emson, Wilkie, 1980). Процессы автотомии и регенерации у игло-жих закрепляются в жизненном цикле, становясь добавочным особом размножения. Характер вегетативного размножения рьирует в широких пределах. Плоскость деления особи может оходить через диск, приводя к образованию двух относительно вноценных дочерних особей со сходными морфогенетическими тенциями развития. Такой тип деления обнаружен у звезд родов *oscinasterias* и *Stephanasterias*, а также у офиуры из рода *phiactis*. Особи, размножающиеся таким путем, обладают имметричностью организации. Это объясняется тем, что новое ление наступает до того момента, когда вновь развивающиеся чи достигают размеров лучей материнской особи. У делящихся *terozoa* может варьировать и число лучей в ходе их жизненного кла.

Количество видов звезд, у которых зарегистрировано бесполое змножение, невелико (из 1600 видов оно наблюдается у 18, офиур из 2000 видов — у 34). Деление голотурий, как правило, равномерное, что приводит к тому, что передние и задние фраг-нты обладают разными морфогенетическими потенциями.

Бесполое размножение у иглокожих может быть приурочено определенному периоду жизненного цикла, и оно чередуется

с половой репродукцией, но существуют также виды, для которых самокалечение и регенерация становятся единственным способом размножения.

Вопросы соотношения агамной и половой репродукции, сезонность явлений самокалечения, зависимость его от экологических особенностей обитания различных популяций одного и того же вида иглокожих подробно рассмотрены в сводке Эмсона и Уилки (Emson, Wilkie, 1980). Регенерирующие особи могут сохранять гонады, но могут и полностью их утрачивать. Оказалось, что переход от полового эмбриогенеза к бластогенезу происходит в результате изменения функционирования интегративных систем и переключения метаболизма на новый вид морфогенеза. Сравнительный анализ явлений автотомии и бесполого размножения в пределах типа иглокожих свидетельствует о принципиальной возможности перестройки морфогенеза у столь высоко организованных беспозвоночных за счет включения нового способа репродукции. Изменение регенерационных свойств после автотомии является одновременно и причиной изменчивости числа лучей в жизненном цикле одной и той же особи.

Таким образом, морфогенез обладает своим, присущим только ему механизмом изменчивости, связанным с переключением репродуктивного процесса на новый путь, что приводит одновременно к анатомическим перестройкам в организации взрослой особи. Этот способ макроэволюционных изменений не может быть объяснен ранее установленными модусами (гетерохрония, гетеротопия, анаболия, девиация, архаллаксис, неотения и др.), поскольку все они выведены лишь на основе изменчивости половых эмбриогенезов. Сама возможность появления многообразных форм соматических морфогенезов после автотомии, фрагментации, редукции и т. п. явлений — важное адаптивное приспособление к меняющимся условиям среды. Указанные механизмы преобразования онтогенеза оказываются в равной мере необходимыми для становления как крупных таксонов, так и для видовых и родовых признаков, однако степень масштабности и длительности этих преобразований существенно различны. Переходы от одного типа репродукции к другому и закрепление новой структуры жизненного цикла в генотипе должны быть связаны с длительностью и масштабностью воздействующих факторов, могущих вызывать изменение соотношения генотипа и фенотипа.

Макроэволюционные изменения, связанные с повышением уровня сложности организации и с созданием нового типа взрослой организации, могут произойти, с моей точки зрения, только при условии полного вытеснения одного вида репродукции другим и при закреплении в генотипе изменившегося характера морфогенеза. Поскольку переходы от эмбриогенеза к бластогенезу или от бластогенеза к эмбриогенезу обязательно затрагивают функционирование всего организма и состояние его интегративных систем, имея одновременно адаптивное значение, соответственно, и переключение на новые способы репродукции обязательно

коррелировано либо с повышением, либо с понижением интеграции организма. В зависимости от этого и характер соматического морфогенеза может принимать форму либо регенерационного процесса (идущего под контролем интеграционных систем), либо форму соматического эмбриогенеза (реализующегося только в условиях нарушения организменных интеграционных механизмов) (Иванова-Казас, 1977). Иллюстрации коррелятивных изменений взрослой организации особи, характера гаметогенеза, эмбриогенеза и бластогенеза даны мною на примере сравнительного анализа этих процессов в пределах типа губок (Морфогенезы у губок, 1981).

Главная особенность гипотезы фазной эволюции онтогенеза состоит в том, что историческое развитие онтогенеза представляется как многоуровневый процесс. Изменчивость морфогенетических процессов осуществляется на основе генетически обусловленной преемственности репродукции. Изменение характера репродукции — адаптивный процесс, реализующийся через изменение функционирования интегративных систем особи и генома.

Существует огромное количество фактов, свидетельствующих о том, что любые морфогенетические процессы контролируются и модифицируются интеграционными механизмами (нейрогормональными, иммунологическими и др.). Все воздействия внешних факторов на морфогенез опосредуются именно интеграционными механизмами. Они не только способствуют реализации морфогенетических потенций, заложенных в генотипе, но одновременно оказываются механизмами переключения репродуктивных морфогенезов с одних путей на другие. Заложенные в генотипе широкие морфогенетические потенции реализуются, таким образом, не сами по себе, а под контролем фенотипа, интегративные системы которого зависят от внешних воздействий. Эволюция онтогенеза как многоуровневый процесс обязательно затрагивает и генотип, и фенотип, поэтому она никогда не совершается только как анаболический процесс.

Литература

Бляхер Л. Я. Очерк истории морфологии животных. М., 1962. 264 с.

Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М., 1949. 345 с.

Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение. Л., 1977. 240 с.

Иванова-Казас О. М. О некоторых спорных вопросах эволюционной эмбриологии // Эволюционные идеи в биологии. Л., 1984. С. 44—56.

Иванова-Казас О. М., Иванов А. В. О происхождении *Metazoa* и их онтогенеза (критическая оценка гипотезы синзооспоры А. А. Захваткина) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1967. Т. 44. С. 5—25.

Короткова Г. П. Происхождение и эволюция онтогенеза. Л., 1979. 290 с.

Короткова Г. П. Нерешенные проблемы эволюции онтогенеза // Эволюционные идеи в биологии. Л., 1984. С. 56—71.

Мирзоян Э. Н. От теории зарождения к учению об организме как целом в индивидуальном и историческом развитии // Эволюционные идеи в биологии. Л., 1984. С. 9—21.

Морфогенезы у губок. Л., 1981. 174 с.
Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон. М; Л., 1940. 291 с.
Паавер К. Л. Проблемы изучения эволюции как процесса в эволюционной морфологии // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 2, С. 165—176.
Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939. 610 с.
Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М., 1981. 318 с.
Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948. 356 с.
Скрипчинский В. В. Эволюция онтогенеза растений. М., 1977. 272 с.
Татаринов Л. П. Классификация и филогения // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38, № 5. С. 676—689.
Филатов Д. П. Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути. М., 1939. 119 с.
Хохряков А. П. Эмбрионизация в эволюции растений // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 5. С. 671—684.
Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л., 1938. 144 с.
Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 1. С. 38—54.
Юсуфов А. Г. Значение вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 393—399.
Юсуфов А. Г. Гомеостаз и регуляция у растений (К вопросу об эволюции онтогенеза) // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 5. С. 657—670.
Beer G. R. de. Embryos and ancestors. Oxford, 1958. 198 p.
Emson R. H., Wilkie I. C. Fission and autotomy in Echinoderms // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1980. Vol. 18. P. 155—250.
Garstang W. Y. The theory of recapitulation. A sritical re-statement of the biogenetic law // Linn. Soc. London. Zool. 1922. Vol. 35. P. 81—101.
Jägersten G. Evolution of the metazoan life cycle. A comprehensive theory. London; New York, 1982. 262 p.

А. Г. Юсуфов

ОБ АДАПТИВНОМ ЗНАЧЕНИИ РЕГЕНЕРАЦИИ У РАСТЕНИЙ

Развитие эволюционного учения Ч. Дарвина было связано с анализом постоянно накапливающегося материала с точки зрения теории естественного отбора. В таком анализе, в частности, нуждаются и явления регенерации растений. Еще Ч. Дарвин, обобщив факты по регенерации животных, пришел к выводу: «Взгляд, что эта способность (способность к регенерации, — *А. Ю.*) обыкновенно бывает локализованной и специальной и служит для восстановления частей, особенно легко утрачиваемых каждым данным животным, в значительной мере справедлив» (1951, с. 730). Он обращал внимание и на наличие связи между способностью к восстановлению коры на стволах у деревьев и частотой ее обгладывания животными в природе.

Вопрос о причинах неодинакового проявления и приспособительного значения потенций к регенерации у разных видов живот-

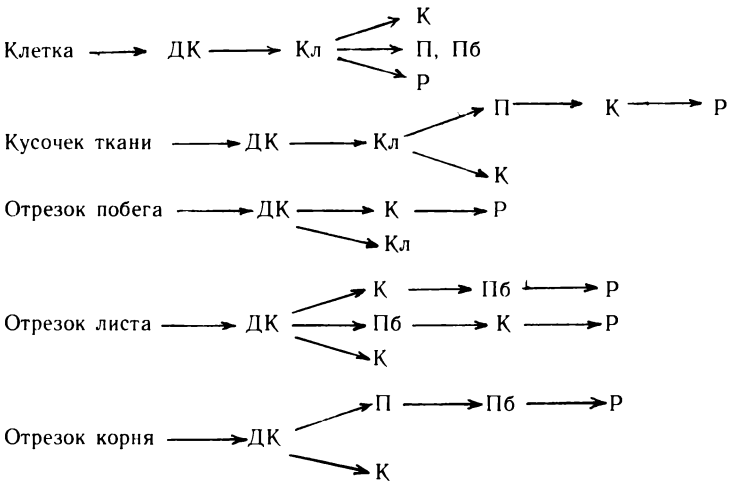
ных долгое время вызывал острые дискуссии среди зоологов. В их оценке четко выделились два альтернативных направления, отстаиваемые умозрительно (А. Вейсман) и экспериментально (Т. Морган), к подробному изложению которых нет необходимости вновь возвращаться (Воронцова, 1949; Токин, 1959; Хей, 1969).

Ботаники не приняли участие в дискуссии о роли частоты повреждаемости в развитии потенций к регенерации и о связи последних с высотой организации таксона, что, по-видимому, было не случайно. Для любого вида растений повреждения в онтогенезе становятся обычными (Кренке, 1950), что в какой-то мере делает сравнения видов излишними. Вопрос о происхождении, эволюции и приспособительном значении потенций к регенерации у растений до недавнего времени вообще оставался без обсуждения. В настоящем сообщении в развитие ранее высказанных соображений (Юсуфов, 1982а, 1982б) о происхождении и эволюции явлений регенерации у растений делается попытка в общих чертах осветить следующие вопросы: 1. Потенции к регенерации у растений, стоящих на разных ступенях филогенетического развития. 2. Потенции к регенерации у органов одного и того же растения. 3. Эволюционные и онтогенетические предпосылки развития потенций к регенерации.

Потенции к регенерации у растений проявляются в различных формах (Кренке, 1950; Юсуфов, 1982а), и все еще нет общепринятого стандарта и элементарного показателя, по которому следует сравнивать виды. Можно было бы за таковой принять способность к заживлению пораненных участков, к восстановлению целого из изолированной части или к возмещению утраченных структур за счет их новообразования или пробуждения к росту других метамерных образований. Однако эти явления неодинаково распространены в мире растений даже в пределах одного таксона. Если учесть и исключительную пластичность растений, то возможности их сравнения по потенциям к регенерации еще более сужаются. Удобнее изучать животных в силу разнообразия органов и структур, несомненной их гомологии, а также большей урегулированности дифференцировок в онтогенезе.

С другой стороны, у растений одновременно или быстро одна за другой могут протекать процессы регенерации в различных формах: развитие каллуса (Кл), корней (К), почек (П), побега (Пб) или целого растения (Р). В основе этих событий лежат дедифференция и деление клеток (ДК). Процессы регенерации (ПР) у структур разной организации имеют различный характер, что можно представить так (см. 153 с.).

Исходным для включения ПР у растений (как и животных), независимо от полноты их проявления, остается деление клеток. Программа ПР включается скорее всего уже после ДК. Результаты же ДК могут быть различные: воспроизведение прежней клетки или неспециализированных клеток каллуса (Кл), способных к неорганизованному и длительному росту. В итоге ДК, наблюдающееся после ранения или изоляции части, может завер-



шиться бо́льшим или меньшим развитием Кл, образованием почек, корней, целого растения или продолжаться образованием неорганизованной каллусной ткани.

В зависимости от того, на каком из указанных этапов остановятся ПР и с какой быстротой они будут сменяться, наша оценка способности к регенерации у растений примет различный характер. Сравнение растений по способности к ДК часто теряет смысл ввиду возможности фиксаций только количественных различий в темпах и продолжительности процесса деления клеток. Специфика видов по ПР начинает проявляться на этапе формирования Кл и в протекании последующих этапов регенерации в изолированной или поврежденной части.

Физиология и практика размножения растений черенками располагают эффективными воздействиями для регуляции темпов и специфики ПР. Для эволюционных сравнений больший интерес представляют не столько данные по искусственному индуцированию ПР, сколько по их реализации на минимальной среде или в условиях, приближенных к естественным. Наши экспериментальные возможности нельзя смешивать с истинными потенциями растений, которые играют определенную роль в жизни индивидуума и в естественных условиях. Например, важно понять филогенетические причины, приведшие к возможности быстрого развития зачатков придаточных корней на побегах у одних видов растений, тогда как у других они формируются с трудом. Виды бегонии, росянки и сердечника не в одинаковой мере формируют придаточные побеги на листьях не только в естественном состоянии, но и в изолированной культуре. Это означает, что потенции к регенерации имеют неодинаковое выражение даже у близких видов, не говоря уже о представителях более далеких таксонов.

Анализ предпосылок развития потенций к регенерации показал их сложность и наличие связи со многими особенностями, опреде-

ляющими структурную организацию и жизнедеятельность растений. По этой причине и реализация ПР в онтогенезе носит многофакторный характер, что делает наследственные потенции к регенерации чрезвычайно лабильными по активности проявления. Многочисленные примеры из литературы свидетельствуют об изменяемости потенций к регенерации у растений в зависимости от возраста, степени одревеснения побега, условий культивирования и т. д.

Факторы, определяющие активность к регенерации у растений разных видов, также не всегда совпадают. Нередко пределы онтогенетической изменчивости активности к регенерации у растений одного вида перекрывают даже наследственные различия представителей далеких таксонов.

При сравнении голосеменных, двудольных и однодольных по способности к регенерации отрезков побегов, корней и листьев можно подметить некоторые тенденции в ее изменении. Она лучше выражена в целом у покрытосеменных и из их числа — у двудольных. В то же время известно немало примеров, когда у некоторых видов голосеменных потенции к регенерации лучше выражены, чем у цветковых. Цветковые в общем и отдельные их таксоны (даже в ранге рода) представляют неоднородную группу. Потенции к регенерации в мире растений меняются не в вертикальном ряду таксонов, а в горизонтальном в связи с особенностями приспособления видов и отдельных популяций. Как среди филогенетически продвинутых, так и низкоорганизованных таксонов, можно найти представителей со слабо и хорошо развитой активностью к регенерации. У низших растений потенции к регенерации совпадают с возможностью возобновления роста изолированными отрезками тела. У папоротников потенции к регенерации хорошо выражены у талломов гаметофита.

Подобно тому как представители таксона не являются однородными в своих потенциях к регенерации, так и разные структуры одного и того же индивидуума неравноценны по этому показателю. Если в первом случае дивергенция в филогенезе сказывается на потенции к регенерации, то во втором — онтогенетические дифференцировки, возникающие на общей наследственной основе, определяют активность структур к регенерации. Это видно при сравнении структур одного растения по активности к ризогенезу у изолированных отрезков побега (П), корня (К), листа (Л) и семядоли (С) у разных растений:

Характерные объекты	П	К	Л	С
Томаты и табак	+ + +	+ +	+ +	+ +
Мыльнянка и хризантема	+ +	+ + +	+ + +	+
Ива и тополь	+ + + +	+ +	+	—
Арабидопсис	—	—	+ +	+

Примечания. Число плюсов (+) соответствует большему или меньшему выражению активности, минус (—) показывает, что активность не обнаружена или она редко проявляется.

При хорошем развитии активности к ризогенезу у одних структур у других она может в тех же условиях не проявляться. Заслуживают внимания проявления потенций к регенерации у структур растений весьма специализированных (чашелистики, лепестки, плодоножка, колючки и шипы на плодах). Для ее обнаружения приходится чаще всего культивировать их в стерильных условиях на питательной среде, но описаны примеры успешного культивирования цветков и в нестерильных условиях (La Rue, 1942).

Предпринятые нами опыты по выявлению потенций к регенерации у разных структур одного растения позволили углубить представления о связи между уровнем их специализации и активностью к каллусо- и корнеобразованию (Юсуфов и др., 1981). У василька (*Centaurea solstiolis* L.) на эксплантатах стебля и листовой пластинки формируются каллусы легче и более мощные, чем на колючках. На эксплантатах стебля закладывались еще и корешки, чего не наблюдалось на каллусах у эксплантатов листовой пластинки и колючек. У гледичии же (*Gleditschia triacanthos* L.) на эксплантатах колючек каллус развивался интенсивнее, чем на эксплантатах зеленых побегов. У них развитие корней не замечено. У маклюры (*Maclura aurantiaca Nutt.*) все эксплантаты колючек и зеленых побегов в отличие от листьев развивали мощные каллусы. Эксплантаты листовой пластинки у маклюры в течение 3 месяцев не формировали каллус, тогда как у стебля и колючек процесс каллусообразования начинался на 15—18-й день. Заметим, что колючки указанных растений имеют различное происхождение: у василька — листовое, у гледичии и маклюры — стеблевое происхождение.

В литературе описаны данные об активности к регенерации у разных структур на примере чашелистиков, лепестков, тканей столбика и завязи в сравнении с эксплантатами паренхимы стебля. Это имеет значение для понимания запретов в проявлении потенций к регенерации на уровне как органов, так тканей и даже клеток. Индукция деления у изолированных клеток и протопластов не обязательно сопровождается возможностью дальнейшего включения ПР. Все это говорит о роли онтогенетических дифференцировок в реализации наследственных потенций к регенерации у растений. Природа этого явления еще не ясна.

Подобные наблюдения усложняют понимание природы и эволюции ПР у растений. Многофакторная зависимость и широкие пределы изменения активности к регенерации в онтогенезе у растений отчасти свидетельствуют о полигенной обусловленности самой способности к регенерации. Факты сохранения и проявления потенций к регенерации у таких структур, как чашелистики, лепестки, ткани столбика и завязи, клеток пыльцевых зерен, колючек, усиков и шипов плодов, колосковых чешуй у злаков (узкоспециализированные структуры), говорят о том, что не всегда ПР играют приспособительную роль в онтогенезе. Эти возможности редко реализуются в природе, и вряд ли потенции к регенерации у узкоспециализированных структур могли служить точкой приложения

стественного отбора. Именно подобные факты из области живот-
ых имели в виду Морган и его сторонники, когда выступали про-
ив умозрительных попыток Вейсмана во что бы то ни стало искать
любых проявлениях регенерации приспособительный оттенок.
Правильность этого возражения была в последующем подтверж-
дена на примере животных (Хэй, 1969), и о том же говорят
писанные выше ботанические материалы.

Все это заставляет несколько иначе оценивать высказывания
Дарвина о причинах возможного развития потенций к регенерации
вообще у разных растений. Потенции к регенерации у растений
в ходе эволюции формируются на основе первичных и общих
войств живых организмов — способности к молекулярной репара-
ции, деления клеток и обновления структур. Затем возникают
потенции к физиологической регенерации на клеточном, тканевом
и организменном уровнях. Все это диктовалось необходимостью
поддержания жизни и обеспечения надежности онтогенеза на
начальных этапах развития как самой жизни на Земле, так и
растений. Подобные процессы играют значительную роль и
в жизни современных растений.

С усложнением организации растений, особенно в наземных
условиях, происходит дальнейшее изменение форм регенерации
путем отбора особей по способности к восстановлению повреж-
денных и утраченных структур. В наземных условиях, когда расте-
ния стали интенсивно подвергаться повреждениям, необходимость
восстановления целостности приобретает особенное значение для
продолжения онтогенеза, происходящего со сложными морфологи-
ческими преобразованиями. И в этом немаловажную роль играет
вегетативное размножение вообще (Cook, 1979; Grime, 1979).

Эволюция потенций к регенерации у высших растений была
тесно связана с организацией индивидуума и изменением паренхи-
матизации индивидуума в пределах таксонов и жизненных форм
(Юсуфов, 1982а). Способность к регенерации в ходе эволюции
изменилась не самостоятельно, а в связи с другими особенностями
растений, определяющими экологическую дифференциацию видов.
Универсальные основы потенции к регенерации, проявляющиеся
в виде активности к делению клеток в зоне раневой поверхности
и обновления изношенных структур, меняются в ходе экологи-
ческой дифференциации растений и усложнения их структурной
организации. Отбор первоначально идет на закрепление общих
потенций к регенерации, как необходимой предпосылки для вос-
становления целостности организма в условиях его постоянного
повреждения. В процессе дивергенции растений закрепляются
узкоспециализированные формы регенерации путем соотбора
их со способами вегетативного размножения. Например, некото-
рые виды растений легко размножаются изолированными листь-
ями или отрезками корней, когда вегетативное размножение
соответствующими органами для них становится типичным в при-
роде, или отрезками побегов — при наличии в коре готовых зачат-
ков корней.

Возможность размножения многих одно- и двулетних растений стеблевыми и листовыми черенками — результат сохранения у них общей активности к регенерации из-за поддержания высокой степени паренхиматизации организма и слабой специализации клеток. Вне указанного свойства совершенно непонятна биологическая необходимость поддержания из поколения в поколение потенций к регенерации у узкоспециализированных структур.

С отмеченными оговорками мы можем представить эволюцию потенций к регенерации у растений как предпосылку для повышения надежности онтогенеза в условиях частого повреждения организма. Общая способность к регенерации должна рассматриваться в связи с эволюцией регуляторных механизмов индивидуума. Эти механизмы разнообразны, и среди них особое место принадлежит потенциям к регенерации, включающимся только при нарушении целостности организма. В отличие от других регуляторных механизмов онтогенеза (тип фотопериодической реакции, отношение к температуре, соотношение между ростом разных органов, изменение соотношения регуляторов роста в тканях и т. д.) механизмы регенерации включаются только в особых ситуациях и не в одинаковой форме (Юсуфов, 1982в), но из этого не следует, что можно недооценивать их роль в поддержании онтогенеза растений.

В итоге можно заключить, что развитие потенций к регенерации у растений и изменение их форм имеют значение для выживания индивидуума. Это тем более относится к заживлению ран, не говоря уже о других формах регенерации. Различия в потенциях к регенерации у растений разных видов в конечном итоге следует рассматривать как результат их соотбора с экологически важными особенностями для индивидуума. По этой причине в онтогенезе у разных растений они находятся в корреляции с разными признаками организации и жизнедеятельности индивидуума. Вне теории отбора потенции к регенерации у растений не поддаются объяснению, хотя специфика их проявления у отдельных видов растений с точки зрения механизма действия отбора все еще нуждается в конкретизации.

Литература

Воронцова М. А. Восстановление утраченных органов у животных. М., 1949. 270 с.

Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений // Собр. соч. в 9-ти т. М.; Л., 1951. Т. 4. 760 с.

Кренке Н. П. Регенерация растений. М.; Л., 1950. 672 с.

Токин Б. П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., 1959. 264 с.

Хэй Э. Регенерация. М., 1969. 152 с.

Юсуфов А. Г. Механизмы регенерации растений. Ростов н/Д., 1982а. 172 с.

Юсуфов А. Г. Происхождение и эволюция явлений регенерации у растений (К проблеме эволюции онтогенеза) // Успехи соврем. биологии. 1982б. Т. 93, вып. 1. С. 89—104.

Юсуфов А. Г. Роль процессов регенерации в онтогенезе растений // Журн. общ. биологии. 1982в. Т. 43, № 6. С. 788—798.

Юсуфов А. Г., Бумагина С. И., Агаева Г. Н. Роль специализации структур в реализации потенций к каллусообразованию у растений //Онтогенез. 1981. Т. 12, № 5. С. 537—540.

Cook R. E. Asexual reproduction: a further consideration // Amer. Natur. 1979. Vol. 113, N 5. P. 769—772.

Grime R. J. Plant strategies and vegetation processes. New York, 1979. 222 p.

La Rue C. D. The rooting of flowers in sterile culture // Bull. Torrey Bot. Club., 1942. Vol. 69, N 6. P. 332—341.

С. А. Орлов

ФОРМИРОВАНИЕ ТЕОРИИ «ПРЕРЫВИСТОГО РАВНОВЕСИЯ»

Одной из характернейших примет современного этапа развития эволюционной теории является весьма оживленная дискуссия о том, достаточны ли сформулированные в рамках синтетической теории эволюции (СТЭ) представления для понимания реального хода эволюционных процессов. При этом в качестве альтернативной концепции чаще всего называется теория «прерывистого равновесия». Она стала «яблоком раздора» в самые последние годы — начиная с 1980-го, и практически не проанализирована в отечественной эволюционной литературе (можно назвать лишь отдельные публикации, где она отчасти затрагивалась: Красилов, 1977; Кордюм, 1982; Паавер, 1983; Татаринов, 1983а, 1983б; Воронцов, 1984). Для понимания данной теории необходимо рассмотреть ее становление, так как только в этом случае за пестротой существующих оценок можно выделить основные ее положения.

Начальной точкой истории гипотезы прерывистого равновесия является 1972 год, когда Н. Элдридж и С. Гулд опубликовали статью «Прерывистое равновесие: альтернатива филетическому градуализму» (Eldredge, Gould, 1972), в которой впервые были очерчены контуры нового подхода. Главная мысль авторов сводилась к утверждению, что методология филетического градуализма, присущая теории Ч. Дарвина и в полной мере усвоенная СТЭ, стала к настоящему времени тормозом для дальнейшего развития эволюционной теории (ibid., p. 89—92). Суть градуализма сводится к представлению о том, что новые виды возникают путем трансформации единой исходной популяции, эта трансформация является равномерной и медленной. С таким пониманием авторы связывают трактовку видообразования как процесса, идущего только в условиях длительной географической изоляции.

Но такая оценка и дарвиновского подхода, и положений СТЭ весьма необъективна. Она является воспроизведением не раз уже встречавшихся в истории эволюционной биологии попыток пред-

ставить дарвинизм и выводы, из него вытекающие, как форму плоского эволюционизма. С этим нельзя согласиться.

Для СТЭ, как полагают Элдридж и Гулд, всякий разрыв в палеонтологической летописи должен являться свидетельством ее неполноты, так как, в соответствии с принципами градуализма, ископаемые остатки, демонстрирующие возникновение нового вида, должны в идеале представлять собой непрерывную серию, которая через ряд незначительно варьирующих форм связывает родительский и дочерний виды. Но поскольку типичным случаем является как раз отсутствие таких переходов, то нет смысла апеллировать к неполноте летописи, более разумным путем должен стать поиск адекватной теоретической модели.

В основе ее может лежать пересмотренная трактовка аллопатрического видообразования, согласно которой географические изолирующие механизмы не играют решающей роли в образовании нового вида. Основным для новой трактовки должно стать положение о том, что процессы видообразования идут, за редчайшими исключениями, на основе генетической перестройки локальных периферических изолятов. Формирование же морфологических различий между видами происходит одновременно (если не предшествует) со становлением генетических барьеров между ними, чаще всего тогда, когда дочерняя популяция еще малочисленна. После морфологического и репродуктивного обособления новый вид изменяется лишь незначительно. Это делает маловероятным сохранение следов видообразования в летописи, тем более что большинство изменений морфологии организмов совершается в сравнительно непродолжительные промежутки времени, период же устойчивого существования вида гораздо длительнее. Поэтому новый вид будет появляться в отложениях внезапно, изолированно от исходного вида и связь между ними может быть реконструирована только на основе косвенных данных. Таким образом, «прерывы в летописи отражают путь, которым идет эволюция, а не являются следствием ее фрагментарности и неполноты» (ibid., p. 96).

Данная модель и получила название «прерывистого равновесия», поскольку в ее основе лежат представления о длительном периоде стабильного существования вида — эволюционном стазисе, который спорадически прерывается актами видообразовательной активности (ibid.,p. 98). Если оценивать такую трактовку в целом, то она представляется крайней абсолютизацией случаев быстрых эволюционных переходов, которые были плодотворно рассмотрены в СТЭ на протяжении последних десятилетий. СТЭ фактически противопоставлен лишь ее отдельный фрагмент, возведенный в ранг непреложного правила.

С теоретической точки зрения предложенная Элдриджем и Гулдом ревизия концептуальной системы СТЭ оказалась неудачной, так как ни дарвинизму, ни СТЭ не была присуща абсолютизация принципов униформизма (см.: Simpson, 1970). В пользу ее не было приведено и убедительных фактических данных. Тем более

еожиданным является вывод авторов о необходимости решительным образом отказаться от представления о единстве механизмов икро- и макроэволюции, поскольку оно является препятствием ля понимания феномена направленности эволюции. Видообразование, как пограничный между макро- и микроэволюцией процесс, олжно рассматриваться как случайное и ненаправленное событие, не какой-либо адаптивной оценки, которая лишь опытным путем ожет быть логически сконструирована. Само же формирование ового вида происходит под контролем внутренних факторов, разоым образом, и лишь дифференциальная выживаемость различных илогенетических линий позволяет говорить о большей приспособенности одних из них и меньшей — других (Eldredge, Gould, 972, p. 111—112).

Решение, предложенное Элдриджем и Гулдом, является спорым, но ими затронут важный и актуальный вопрос, а именно, ричины стабильности вида во времени. Несмотря на некоторое реувеличение, авторы в общем справедливо отмечают, что этот спект принадлежит к наименее разработанным в современной волюционной теории. Но они совершенно неправы, говоря о таисе как об абсолютно обойденном явлении. Именно с точки рения положений СТЭ, устойчивость вида выступает как один з основных его признаков. Вид не имеет заранее заданного, нутренне определенного срока существования, «способность охранять качественную определенность — специфическая черта ида» (Завадский, 1968, с. 167). Однако попытки истолковать волюцию как процесс абсолютно текучий, в котором изменчивость актически устраняет устойчивость, встречаются до сих пор, одчас принимая крайние формы, когда утверждается, что даже уществование персистентных видов противоречит положениям овременной теории эволюции (см., например: Давиташвили, 977).

В момент своего возникновения гипотеза прерывистого равноесия лишь по видимости могла быть противопоставлена СТЭ. Іопытки авторов по-новому подойти к теории вылились по существу в гальванизацию старых представлений. Гипотеза прерывитого равновесия первоначально смыкалась с такой системой зглядов, как неокатастрофизм. Дальнейшее ее развитие было озможно в двух направлениях: она могла быть ассимилирована ТЭ или быть ей еще больше противопоставлена. Развитие пошло о второму пути. В качестве вопросов, по которым шло размежевание, можно выделить: характер видообразования с точки зрения корости процесса; детерминации процесса; причины устойчивости ида во времени.

Прежде чем перейти к обзору первых откликов на публикацию улда и Элдриджа, отметим, что практически одновременно эволюционной моделью на основе прерывистого равновесия литературе оживленно обсуждалась модель эволюционного авновесия. По содержанию своему она отличается от первой и о выводам тоже. Данная модель возникла в экологической био-

географии (Mac Arthur, Wilson, 1967; Mac Arthur, 1972), где была показана важность равновесных процессов для понимания устойчивости экосистем. Эта идея получила признание и была использована в палеонтологии. Таким образом, теория экологического равновесия была модифицирована в модель эволюционного равновесия. В соответствии с этой моделью описываются ситуации, при которых происходит стабилизация (в количественном отношении) таксономического разнообразия в течение достаточно длительного времени. Она возможна в том случае, если скорость возникновения таксонов становится равной скорости их вымирания (Webb, 1969). Многие авторы обсуждали и доказывали правомерность такого подхода (Simberloff, 1974; Flessa, 1975; Bretsky, Bretsky, 1976; Webb, 1976) в основном при палеоэкологических реконструкциях. Ими отмечалось, что историческая устойчивость экосистем достигается за счет выравнивания скоростей таксонообразования и вымирания. Такое уравновешивание может происходить в пределах ограниченной географической зоны при относительном временно́м постоянстве условий существования. Изменение их приводит к нарушению баланса скоростей. Однако впоследствии равновесие снова восстанавливается, с той лишь разницей, что изменяется разнообразие системы и новые скорости возникновения и исчезновения таксонов отличны от прежних. Эволюция в этом смысле есть переход из одного равновесного состояния в другое.

Проблема неравномерности темпов эволюции важна для данной гипотезы. Это позволило Гулду (Gould, 1976a) попытаться связать ее с концепцией прерывистого равновесия, впрочем безуспешно, так как различия между ними достаточно серьезны — эволюционное равновесие является типичной градуалистической моделью. Однако нередки случаи, когда происходило смешение этих гипотез, что вело к неверным оценкам и выводам.

Гипотеза, сформулированная Элдриджем и Гулдом, не осталась незамеченной. Отдельные ее положения весьма оживленно обсуждались в литературе. Мы рассмотрим лишь незначительное число примеров, имея в виду, что многочисленность откликов вовсе не означала наличия множества оценок. Отклики на гипотезу прерывистого равновесия можно объединить в несколько основных групп.

Некоторые авторы сомневались в правильности данной гипотезы, так как в ней переоценивалось значение палеонтологии как единственного средства верификации необиологических представлений (см: например, Roughgarden, 1973; Kitts, 1974). Вызывала возражения и общая методология подхода, поскольку постулирование прерывистого характера эволюции сопровождалось отказом от серьезного исследования процессов градуалистического типа и стремлением элиминировать их из теории (Harper, 1975; Lesperance, Bertrand, 1976).

Многие исследователи стремились подчеркнуть реальность филетического градуализма, опровергнуть претензии альтернативной гипотезы на универсальность. Так, было показано, что измене-

ние формы и размеров у некоторых девонских брахиопод было постепенным. Видообразование у них тоже может быть понято как исторический процесс (Makurath, Anderson, 1973). Такая интерпретация вызвала критические замечания со стороны Элдриджа (Eldredge, 1974), который утверждал, что недостатки используемого материала — случайность и нерепрезентативный характер выборки, не позволяют сделать такой вывод. Последовало контрвозражение (Makurath, 1974), и все свелось к обсуждению методики исследования.

М. Гехт (Hecht, 1974, p. 300) утверждал, что процессы филетического типа можно наблюдать в модельных популяциях, а также при изменениях, связанных с доместикацией животных и растений. Примером постепенного перехода, по его мнению, может служить и эволюционная история белого медведя *Ursus maritimus*, становление которого в качестве самостоятельного вида шло путем преобразования всей популяции и довольно медленно. Элдридж и Гулд (Eldredge, Gould, 1974) отвергли этот пример, так как численность популяции в данном случае была очень небольшой, но вместе с тем отметили, что не исключают постепенную эволюцию, но считают ее весьма редкой.

Похожие примеры приводили и другие авторы. Так, И. Хаями и Т. Оцава, (Hayami, Ozava, 1975), анализируя филогению двустворчатого моллюска *Cryptopecton vesiculous*, пришли к выводу, опираясь на данные по палеопопуляциям, что характерная картина прерывистого изменения формы раковины скорее всего отражает не видообразование, а внутривидовую модификационную изменчивость. Сходную интерпретацию предложил и Г. Скотт (Scott, 1976). Особенно решительно возражал против возведения пунктуалистической модели в абсолют и преуменьшения значения постепенной перестройки организации П. Гингерич (Gingerich, 1974, 1976), используя многочисленные примеры из эволюции млекопитающих.

Приведены были не только доводы, противоречащие прерывистому равновесию, но и в его пользу. Иногда они носили сугубо теоретический характер. Например, Т. Додсон (Dodson, 1975, 1976) пытался совместить эту гипотезу с теми следствиями, которые вытекают из применения некоторых положений математической теории катастроф к интерпретации внутрипопуляционных процессов. Однако в большинстве случаев речь шла о конкретных примерах.

Многие авторы стремились показать реальность быстрых эволюционных изменений. Р. Реймент (Reyment, 1975) продемонстрировал «псевдоградуалистичность» возникновения морфологических отличий родового ранга у некоторых аммонитов, которые постепенны лишь при самом поверхностном взгляде. Возможность быстрого аллопатрического видообразования на основе географического обособления дочерних популяций была показана Д. Келлогом и Дж. Хэйсом (Kellog, 1975; Kellog, Hays, 1975). Дж. Спринкл (Sprinkle, 1976) использовал гипотезу прерывистого

равновесия для объяснения кладогенеза у палеозойских иглокожих. Правомерность такого подхода была установлена и на примере эволюции гоминид (см., например: Oxnard, 1975; Pilbeam, 1975) в связи с филогенетической интерпретацией новых находок. Показательно, что Элдридж и Гулд пришли в этом вопросе к схожим выводам (Eldredge, Tattersall, 1975; Gould, 1976b) — это, по их мнению, лишний довод в пользу гипотезы прерывистого равновесия.

Гораздо меньшее внимание привлек другой аспект гипотезы — проблема стазиса (Pilbeam, 1975). Обычно подчеркивалась исключительная важность самой возможности эволюционной иммобилизации видов для правильного понимания филогенетических отношений между ними, но дальше этого дело не шло. В качестве характерного примера обычно приводились виды, которые могут быть отнесены к числу «живых ископаемых». Представление о стазисе было поддержано и стратиграфами.

Несколько особняком среди тех, кто в той или иной степени принял гипотезу прерывистого равновесия, стоит С. Стэнли, который не только соглашается с ней, но и делает попытку ее дополнить. Если вначале (Stanley, 1973) он рассматривал проблему неравномерности темпов эволюции с традиционной точки зрения, то вскоре приходит к иным выводам (Stanley, 1975), исходя, в частности, из отсутствия четкой корреляции между частотой смены поколений и скоростью макроэволюции. При этом он делает вывод о границе между микро- и макроэволюцией и утверждает специфичность механизмов последней. По его мнению, «макроэволюция отличается от микроэволюции, и поэтому необходимо указать силу, которая определяет ее направление, является аналогом естественного отбора, но действует на другом уровне. На этом высшем уровне виды уподобляются индивидуальным организмам, а видообразование заменяет размножение. Случайность видообразования играет ту же роль, что и случайность мутаций. В то время, как естественный отбор воздействует на организмы в популяции, процесс, который можно назвать видовым отбором, воздействует на виды в рамках таксона более высокого ранга, статистически детерминируя направление эволюции» (Stanley, 1975, p. 648). С этой точки зрения он (1976) объясняет и эволюционный стазис. В дальнейшем такое объяснение было включено в гипотезу прерывистого равновесия и стало важной ее частью.

Как видно из приведенного обзора, гипотеза прерывистого равновесия обсуждалась не в целом, а фрагментарно. Это связано, с одной стороны, с тем, что статусом целостности она в первоначальном своем виде не обладала. С другой стороны — каждое из ее положений, взятое порознь, будь то примат аллопатрического видообразования, причины стабилизации видов во времени или характер эволюционной направленности, вовсе не влечет отказа от выработанных в науке представлений, как полагают ее авторы. Эту черту очень точно подметил Дж. Симпсон (Simpson, 1976,

p. 5), по мнению которого прерывистое равновесие попросту проясняет и акцентирует идеи, зародившиеся при разработке проблем синтетической теории эволюции.

Итоги дискуссии были суммированы Гулдом и Элдриджом в статье, которая стала важной вехой в истории рассматриваемого нами направления (Gould, Eldredge, 1977). Авторы утверждают, что прерывистое равновесие — гипотеза, касающаяся форм эволюционного процесса. Для того, чтобы судить о ее справедливости, нужно обратиться к непредвзятому исследованию темпов эволюции. Последние могут быть достаточно охарактеризованы и сопоставлены с теми представлениями, которые вытекают из вырабатываемых вне палеонтологии концепций (ibid., p. 116). В этом смысле ситуация, которую рассматривают авторы, напоминает ту, в которой оказалась книга Симпсона «Темпы и формы эволюции», показавшая в свое время совместимость палеонтологии и СТЭ.

Напоминая отличительные черты своего взгляда, Гулд и Элдридж подчеркивают, что важнейшей из них является признание реальности видового стазиса, который столь же важен для теории, как и сами эволюционные изменения. Что же касается самого видообразования, то оно может быть и симпатрическим, если допустить, что дочерний вид возникает из малочисленной внутрипопуляционной группы и изолирующие механизмы складываются достаточно быстро. Нормальным для дальнейшего существования вида являются морфологический стазис, незначительные флуктуационные изменения или же небольшие изменения ненаправленного характера, имеющие весьма малое отношение к тем путям, по которым в дальнейшем может пойти видообразование (ibid., p. 117). Таким образом, пунктуализм вовсе не претендовал на переворот в науке, как показалось некоторым. Уместно привести сжатую характеристику, которую дают Гулд и Элдридж: «Модель прерывистого равновесия не утверждает, что на любом эволюционном уровне ничто не происходит постепенно. Она является теорией видообразования и его отражения в палеонтологической летописи. Она гласит, что проявляющиеся на надвидовом уровне регулярности — типичный пример, направленность макроэволюции — есть результат прерывистого характера эволюции на видовом уровне. Она вовсе не отрицает, что аллопатрическое видообразование происходит медленно в экологическом масштабе времени, но с точки зрения геологического масштаба оценивает его как микросекунду» (ibid., p. 121).

Развивая свои выводы, Элдридж и Гулд исходят из того, что модель прерывистого равновесия с успехом выдержала первое испытание временем. В этом их убеждает, с одной стороны, неудовлетворительность критических возражений (ibid., p. 121—134), а с другой — высказывания в пользу этой гипотезы (p. 134—136). Однако реальность быстрого видообразования обосновывается ими не только совокупностью конкретных примеров, но и соображениями, не имеющими к палеонтологии прямого отношения.

Они стремятся показать возможность быстрого видообразования с точки зрения данных генетики. Классическая популяционная генетика с ее акцентом на аккумуляцию мутационных различий в этом отношении мало пригодна. С концепцией прерывистого равновесия гораздо больше совместимы некоторые выводы, сформулированные в биохимической генетике. Для понимания сути морфологических отличий важно представление не столько об отличии генотипа одного вида от другого, сколько о разном характере регуляторных механизмов генома (см.: Zuckerkandle, 1968).

Таким образом, в теорию прерывистого равновесия привносится новый элемент. Видообразование потому является быстрым, что оно основано не на накоплении точковых мутаций в структурных генах, а на мутационных изменениях генов-регуляторов. Как утверждают авторы, «мы не видим, каким образом точковые мутации структурных генов могут привести, даже если они постепенно накапливаются, к новому морфологическому типу. Регуляторные изменения, изменяющие временные характеристики онтогенетических механизмов, кажутся более подходящими и к тому же быстрыми, что полностью соответствует тем представлениям, которые вытекают из пунктуализма» (ibid., p. 138). Но сами представления о характере регуляторных связей в геноме, на которые опираются Гулд и Элдридж, гипотетичны; таким образом, одна гипотеза обосновывается на основе следствий из другой гипотезы. Трудно согласиться с методологической корректностью такой верификации прерывистого равновесия.

Если обращение к генетике мало что прибавляет к характеристике самого подхода, то этого нельзя сказать о других положениях рассматриваемой статьи. Особенно показателен вывод о том, что прерывистое равновесие должно стать основой теории макроэволюции. Он базируется на пересмотре причин направленности макроэволюции. Направленность, как утверждают авторы, объясняется не действием ортоселекции в медленно эволюирующих филумах, а дифференциальным выживанием части из случайным образом сформировавшейся совокупности видов. С этой точки зрения видообразование выступает как поставщик сырого материала для макроэволюции, процессы же внутрипопуляционного характера к макроэволюции, как таковой, имеют малое отношение. Таким образом, как подчеркивают Гулд и Элдридж (ibid., p. 139), сомнению подвергается то самое положение, которое связало в свое время палеонтологию и СТЭ, — вывод о том, что в основе эволюционных событий разного ранга лежат изменения генных частот внутри популяций.

Для характеристики успеха видов авторы используют введенное Стэнли (Stanley, 1975) понятие видового отбора. По их мнению, выделение данной формы отбора, оперирующего видами, не противоречит дарвинизму. На каждом уровне биологической иерархии отбор принимает особые, не сводимые одна к другой, но подобные друг другу формы. В этом смысле дарвиновский

естественный отбор действует на внутривидовом уровне и только в его пределах позволяет понять суть изменений.

Гулд и Элдридж утверждают (ibid., p. 139), что понятие видового отбора имеет смысл в том случае, если, во-первых, верна модель прерывистого равновесия и, во-вторых, если характер морфологических отличий, возникающих при образовании новых видов, является случайным по отношению к направлению эволюции, типичному для данной ветви. Первый тезис, как полагают авторы, не вызывает сомнения. Справедливость же второго была обоснована С. Райтом (Wright, 1967) через уподобление процессов на видовом уровне и подвидовом, где мутационная изменчивость является случайной по отношению к направлению отбора. Авторы предлагают назвать ненаправленный (в приведенном аспекте) характер видообразования «правилом Райта».

Использованная и обоснованная Райтом аналогия позволяет следующим образом очертить контуры теории макроэволюции: «прерывистое равновесие + правило Райта = видовой отбор» (ibid., p. 140). Прежде предполагалось, что мутационный процесс и естественный отбор достаточны для понимания макроэволюции. Однако, если гипотеза прерывистого равновесия верна, тогда видообразование может быть рассмотрено как промежуточный уровень, одновременно разъединяющий и связывающий направленную макроэволюцию и эволюционные преобразования популяций. Виды выступают как сырой макроэволюционный материал — на своем уровне они играют ту же роль, что и мутации на популяционном.

Сравнивая первоначальный вариант гипотезы с только что рассмотренным, можно констатировать заметную ее трансформацию. Предложив гипотезу, в которой наличие хиатусов в геологической летописи совмещалось с признанием ее полноты, авторы сделали вывод об особом характере процессов видообразования и существования вида во времени. В этом смысле границы гипотезы были четко определены. Ее можно было проверить на фактическом материале. В дальнейшем, однако, характер гипотезы изменился. Она стала претендовать на особое положение. Выступая уже не как частная гипотеза, она осмысливалась как единственная основа для понимания макроэволюции. Это потребовало введения в гипотезу все новых и новых допущений, в большинстве своем непроверяемых. Тем самым мера ее спекулятивности значительно возросла.

Эта особенность рассматриваемой гипотезы стала особенно заметна в последующие годы в связи с широким обсуждением проблем теории макроэволюции. С особой остротой данная дискуссия развернулась после 1980 года по результатам проведенной в Чикаго конференции, на которой взгляды сторонников прерывистого равновесия особенно широко пропагандировались. Материалы данной дискуссии имеют огромное значение для понимания сегодняшнего состояния эволюционной теории. Они, в частности, убедительно демонстрируют преимущество СТЭ в решении ряда

спорных вопросов. Однако обзор их выходит за рамки задач настоящей статьи, главная цель которой состояла в том, чтобы проанализировать самые первые шаги гипотезы прерывистого равновесия, сохраняющей популярность вплоть до сегодняшнего дня.

Литература

Воронцов Н. Н. Теория эволяции: истоки, постулаты и проблемы. М., 1984. 64 с.

Давиташвили Л. Ш. Эволюционное учение. Тбилиси, 1977. Т. 1. 477 с.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968. 414 с.

Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев, 1982. 261 с.

Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М., 1977. 256 с.

Паавер К. Л. Изучение видообразования и новые модели процесса эволюции // Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 1983. С. 115—133.

Татаринов Л. П. Эволюционные исследования на палеонтологическом материале // Основные проблемы палеонтологических исследований в СССР. М., 1983а. С. 5—28.

Татаринов Л. П. Палеонтология и теория эволюции // Вестн. АН СССР. 1983б. № 12. С. 40—48.

Bretsky P. W., Bretsky S. S. The maintenance of evolutionary equilibrium in Late Ordovician benthic marine invertebrate faunas // Lethaia. 1976. Vol. 9. P. 223—233.

Dodson M. M. Quantum evolution and the fold catastrophe // Evol. Biol. 1975. Vol. 8. P. 107—118.

Dodson M. M. Darwin's law of natural selection and Thom's theory of catastrophs // Math. Biosci. 1976. Vol. 28. P. 243—274

Eldredge N. Testing evolutionary hypothesis in paleontology: a comment on Macurath and Anderson // Evolution. 1974. Vol. 28. P. 478—481.

Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in paleobiology. San Francisco, 1972. P. 82—115.

Eldredge N., Gould S. J. Reply to Hecht // Evol. Biol. 1974. Vol. 7. P. 303—308.

Eldredge N., Tattersall I. Evolutionary models, phylogenetic reconstruction and another look at hominid phylogeny // Contributions to primatology. Vol. 5. Approaches to primate paleobiology. New York. 1975. P. 218—242.

Flessa K. W. Area, continental drift and mammalian diversity // Paleobiology. 1975. Vol. 1. P. 189—194.

Gingerich P. D. Stratigraphic record of early Eocene *Hyopsodus* and geometry of mammalian phylogeny // Nature 1974. Vol. 248. P. 107—109.

Gingerich P. D. Paleontology and phylogeny patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals // Amer. J. Sci. 1976. Vol. 276. P. 1—28.

Gould S. J. Palaeontology plus ecology as palaeobiology // Theoretical ecology. Principles and applications. Oxford (Mass.). 1976a. P. 218—236.

Gould S. J. Ladders, bushes and human evolution // Natur. Hist. 1976b. N 4. P. 24—31.

Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. P. 11—151.

Harper C. W. Origin of species in geologic time: alternatives to the Eldredge-Gould model // Science. 1975. Vol. 190. P. 47—48.

Hayami I., Ozawa T. Evolutionary models of lineage-zones // Lethaia. 1975. Vol. 8. P. 1—14

Hecht M. K. Morphological transformation, the fossil record and the mechanism of evolution // Evol. Biol. 1974. Vol. 7. P. 295—303.

Kellog D. E. The role of phyletic change in the evolution of *Pseudocubus vema (Radiolaria)* // Paleobiology 1975. Vol. 1. P. 359—370.

Kellog D. E., Hays J. D. Microevolutionary patterns in Late Cenozoic *Radiolaria* // Paleobiology. 1975. Vol. 1. P. 150—160.

Kitts D. B. Paleontology and evolutionary theory // Evolution. 1974. Vol. 28. P. 454—472.

Lesperance P. J., Bertrand R. Population systematics of the Middle and Upper Ordovician trilobite *Cryptholithus* from the St. Lawrence lowlands and adjacent areas of Quebec // J. Paleontol. 1976. Vol. 50. P. 598—613.

MacArthur R. H. Geographical ecology. New York, 1972. 269 p.

MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton, 1967. 203 p.

Makurath J. H. Evolution of Appalachian gupidulid brachiopods: a reply to Eldredge // Evolution. 1974. Vol. 28. P. 481—483.

Makurath J. H., Anderson E. J. Intro- and interspecies variation in gypidulid brachiopod // Evalution. 1973. Vol. 27. P. 303—310.

Oxnard C. E. Unicueness and diversity in human evolution. Chicago, 1975. 133 p.

Pilbeam D. R. Middle Pleistocene hominids // After the Australopithecines. Hague, 1975. P. 809—856.

Reyment P. A. Analysis of a genetic transition in Cretaceous ammonites // Evolution. 1975. Vol. 28. P. 665—676.

Roughgarden J. Possibilities of paleontology // Science. 1973. Vol. 179. P. 1225.

Scott G. H. Foraminiferal biostratigraphy and evolutionary models // Syst. Zool. 1976. Vol. 25. P. 78—80.

Simberloff D. S. Equilibrium theory of island biogeography and ecology // Ann. Rev. Ecol. 1974. Vol. 5. P. 161—182.

Simpson G. G. Uniformitarianism. An inquiry into principle, theory and method in geohistory and biohistory // Essays in evolution and genetics in honor of Th. Dobzhansky. New York, 1970. P. 44—90.

Simpson G. G. The compleat paleontologist // Ann. Rev. Earth Sci. 1976. Vol. 4. P. 1—13.

Sprinkle J. Classification and phylogeny of «pelmatozoan» echinoderms // Syst. Zool. 1976. Vol. 25. P. 83- 91.

Stanley S. M. Affects of competition on rates of evolution, with special reference to bivalve mollusks and mammals // Syst. Zool. 1973. Vol. 22. P. 486—506.

Stanley S. M. A theory of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1975. Vol. 72. P. 646—650.

Stanley S. M. Stability of species in geologic time: a reply // Science. 1976. Vol. 192. P. 267—269.

Webb D. S. Extinction—origination equilibria in Late Cenozoic mammals of North America // Evolution. 1969. Vol. 79. P. 688—702.

Webb D. S. Mammalian faunal dynamics of the great American interchange // Paleobiology. 1976. Vol. 2. P. 220—234.

Wright S. Comments on the preliminary papers of Eden and Waddington // Mathematical challenges to the neo-Darwinian theory of evolution. Wistar Inst. Symp. 1967. Vol. 5. P. 117—120.

Zuckerkandle E. Hemoglobines, Haeckel's «biogenetic law» and molecular aspects of development // Structural chemistry and molecular biology. San Francisco, 1968. P. 256—274.

Э. И. Колчинский, Д. Е. Любомиров

ОБ ОДНОМ ИЗ НАПРАВЛЕНИЙ В СТАНОВЛЕНИИ ТЕОРИИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Важной вехой становления современного дарвинизма стало формирование представлений об единстве механизмов микро- и макроэволюции в трудах И. И. Шмальгаузена, Дж. Гексли,

Дж. Симпсона и Б. Ренша. Эти авторы доказали, что прогрессивная эволюция от первичных организмов до высших многоклеточных животных может быть объяснена действием тех же факторов и движущих сил эволюции, что и современные процессы видообразования. Основу этого вывода составил синтез учения о микроэволюции с ранее сложившимися отраслями эволюционной биологии (эмбриология, морфология, филогенетика, систематика, палеонтология, биогеография), изучающими филогенетические закономерности. Под исследования эволюции в масштабах геологического времени был подведен генетический и экологический фундамент экспериментально полученных знаний о факторах адаптивных преобразований популяций.

Несмотря на общность теоретических установок, вклад каждого из названных авторов в разработку проблем макроэволюции был глубоко своеобразен. В данной статье мы остановимся на работах Дж. Симпсона (1902—1984), который разрабатывал эти проблемы, опираясь прежде всего на палеонтологический материал, так как свою главную задачу усматривал в синтезе палеонтологии и учения о микроэволюции (Любомиров, 1980; Воронцов, 1986). В рамках этого синтеза он искал ответы как на традиционные проблемы эволюционной палеонтологии (причины неполноты палеонтологической летописи и неравномерности темпов эволюции), так и на вопросы эволюционной теории (механизмы возникновения крупных таксономических групп, формы и направления эволюции, значение преадаптации и свободной экологической зоны как важнейших факторов макроэволюции). Именно эти вопросы издавна вели палеонтологов к различного рода недарвиновским концепциям эволюции.

В результате изучения мезозойских и кайнозойских млекопитающих (*Multituberculata, Insectivora, Marsupialia* и др.) Америки и Евразии (Simpson, 1928, 1929a, 1929b, 1937) в 20—30-х годах Симпсон выступил против гипотез об отличиях механизмов микро- и макроэволюции. Когда исследователь имеет дело с рядом ископаемых форм, как, например, филогенией лошадиных, он должен признать, что макроэволюция «...представляет собой лишь сумму длинной серии непрерывных изменений, которая может быть таксономически разбита на горизонтальные филетические подразделения любого ранга, включая подвиды» (Simpson, 1944, p. 124). В работах по филогении сумчатых и лошадиных (Simpson, 1939, 1951) Симпсон показал, что эволюция в пределах семейства и подотряда есть процесс последовательной аккумуляции изменений, происходящих в недрах популяции. Так, увеличение гипсодонтности у предков современной лошади проявлялось вначале как один из вариантов и лишь впоследствии закрепилось в качестве постоянного признака. Размах внутривидовой изменчивости по отдельным признакам строения зубов у ископаемых популяций зачастую перекрывал среднестатистическое различие по этим признакам между родами. Благодаря аккумуляции микроэволюционных изменений в течение геологического времени и

возникают новообразования, оцениваемые исследователем как макроэволюционные. Новый таксон всегда возникает как вид и лишь впоследствии дает начало новому роду, отряду и т. д. Так, ископаемый род *Protogonodon* по сути дела является родоначальником двух отрядов млекопитающих — хищников и копытных, так как в него входили виды с признаками, которые могут быть отнесены и к тому, и к другому отряду.

Симпсон не был согласен с интерпретациями палеонтологического материала как свидетельства скачкообразного характера возникновения новых форм. Исследования эволюции отрядов *Multituberculata, Taeniodonta, Carnivora* и *Condylarthra (Simpson,* 1929а, 1936) показали, что на уровне родов, семейств и подотрядов «. . .новые формы часто возникают постепенно, причем скорости и пути их возникновения сравнимы с некоторыми из путей и скоростей подвидовой дифференциации» (Simpson, 1944, p. 99). Разрывы же в филогенетических рядах следует объяснять не биологическими, а геологическими причинами. Перерывы в процессах осадкообразования и захоронения остатков организмов приводят к тому, что филогенетический ряд представлен лишь отдельными фрагментами. Так Симпсон объяснял хиатусы в филогенетической линии юрских аммонитов рода *Kosmoceras.* Нередко разрывы в филогенетических рядах возникают из-за того, что исследуемую серию составляют мигранты, представители боковых ветвей, а не главной линии таксона. В монографии об ископаемых *Equidae* (Simpson, 1951) Симпсон показал, что найденные на территории Европы роды *Hyracotherium, Anchitherium, Hypohippus, Hipparion, Equus* являются мигрантами боковых ветвей главной линии в Северной Америке, приведшей к возникновению современной лошади. Анализ эволюции эквид стал убедительным доказательством непрерывной последовательности макроэволюционных преобразований.

В качестве объяснения отсутствия переходных форм между крупными таксонами Симпсона не удовлетворяли традиционные ссылки на неполноту палеонтологической летописи и низкую конкурентоспособность промежуточных форм. Он считал, что сохранение в ископаемом состоянии целых филумов, как правило, является показателем процветания и экологической экспансии ископаемой группы. Поэтому необходим анализ особенностей организации популяций вымерших переходных групп и условий их обитания. И здесь ему удалось существенно углубить представления о причинах «бесследного» исчезновения переходных форм между таксонами ранга отряда и выше. По мнению Симпсона, переходные формы по размерам были мельче своих предков и потомков, отличались повышенной миграционной активностью, ареал их распространения был невелик, а обитали они в районах с изменчивыми физико-географическими условиями. Малочисленность популяций переходных форм и высокая интенсивность действия естественного отбора в условиях резких колебаний факторов среды обусловливали исключительно высокие темпы их эволюции

и, тем самым, снижали вероятность их сохранения в ископаемом состоянии.

Процесс эволюции, с точки зрения Симпсона, может быть вполне объяснен действием семи главных факторов: существующей в популяции изменчивости, мутагенеза, скорости смены поколений и их продолжительности, строения популяции, отбора, изоляции и воздействия внешней среды. Считая естественный отбор ведущей силой эволюционных преобразований, Симпсон выделял три его главные формы: линейную, центростремительную и центробежную. Смена форм отбора связана с изменением взаимодействия популяции и окружающей среды. Строение популяции — генотипическое и фенотипическое, возрастную и пространственную ее структуру, так же как и среднюю продолжительность жизни особи и периода размножения, он считал важными показателями, существенно влияющими на направление и скорость эволюции. Весь опыт филогенетических исследований говорит об огромном влиянии предшествовавших состояний на последующую эволюцию. В связи с этим необходимо отметить значение работ Симпсона о преадаптации как факторе прогрессивной эволюции. Симпсон впервые попытался включить это явление в общую систему представлений о механизме эволюции, основанном на естественном отборе. Под преадаптацией он понимал случайное возникновение признака или группы признаков, которые, будучи нейтральными или даже вредными в прежних условиях существования предковых форм, оказались адаптивными при завоевании новой адаптивной зоны. К числу преадаптаций он относил также те случаи, когда признак, адаптивный в прежних условиях существования, оказывается полезным и при смене адаптивной зоны на принципиально иную. Преадаптация и адаптация для Симпсона являются двумя фазами единого процесса, идущего под постоянным контролем отбора, обеспечивающего перевод преадаптивного признака в адаптивный. Заключительной же стадией этого процесса Симпсон считал постадаптацию, связанную с дошлифовкой и совершенствованием приспособления.

Оригинален и вклад ученого в разработку проблемы классификации форм эволюции. В основу их разделения Симпсон положил такие критерии, как направленность эволюции, смена адаптивной зоны или эволюция внутри прежней зоны, скорость эволюционных преобразований и т. д. Он предложил выделить три основные формы эволюции: расщепляющую (splitting), филетическую и квантовую.

Расщепляющая эволюция связана с дифференциацией популяции с широким ареалом на местные адаптивные группы, которые в дальнейшем образуют новые подвиды и виды. В данных случаях происходит дифференциация уже занятой адаптивной зоны на подзоны. Характерными чертами расщепляющей эволюции являются относительная обратимость ее начальных этапов, отсутствие строгой направленности и, как правило, медленные темпы преобразований.

Филетическая эволюция характеризуется строгой направленностью, обусловленной изменением адаптивной зоны, ширина которой остается примерно одинаковой. При этом предковая форма порождает единственную форму такого же таксономического ранга. В качестве примера Симпсон приводил эволюцию ископаемых европейских слонов, когда один вид, *Elephas planifrons*, постепенно преобразуется в новый вид *E. meridionalis*. Филетическая эволюция обычно приводит к возникновению новых родов и семейств.

Квантовая эволюция, в отличие от первых двух форм, характеризуется переходом в новую адаптивную зону. Здесь Симпсон использовал предложенную в 1931 году С. Райтом модель адаптивного ландшафта, где вершины холмов являются «адаптивными вершинами», а разделяющие их долины представляют для организмов «ничейную территорию». При этом ширина адаптивной вершины обратно пропорциональна степени специализации организмов. Переход организмов с одной адаптивной вершины на другую связан с выходом из состояния равновесия со средой (инадаптивная фаза), интенсивным действием естественного отбора и быстрым продвижением группы в направлении нового равновесия (преадаптивная фаза) и приспособлением к новой среде (постадаптивная фаза). Эта эволюция должна совершаться быстрыми темпами, и лишь немногим популяциям из группы удается такое преобразование. Необходимым условием завоевания группой новой адаптивной зоны является обладание определенной преадаптацией к ее экологическим условиям. Симпсон подчеркивал, что «именно занятие новой адаптивной зоны является тем событием, которое в итоге приводит к возникновению высшего таксона» (Simpson, 1944, p. 349), причем ширина зоны в значительной степени обусловливает ранг будущей категории. Однако вселенец, когда он впервые проникает в эту зону, либо будет незначительно отличаться от родительской популяции, либо вовсе не будет отличаться от нее.

Интересна попытка Симпсона описать смену типов отбора на различных стадиях квантовой эволюции. В начале движения группы в сторону новой адаптации прекращается действие центростремительного отбора, который сменяется линейным. Во время прохождения долины между адаптивными вершинами группа проходит через точку неустойчивого равновесия (порог), где резко возрастает значение дрейфа генов и других случайных событий, как это и характерно для популяции с низкой численностью. И, наконец, на третьей фазе организмы вновь попадают под действие центростремительного отбора. По выражению Симпсона, квантовая эволюция «есть прорыв из одной точки стабилизирующего отбора в другую» (Simpson, 1953, p. 391). В качестве примера он приводит преобразование передней конечности насекомоядных в крыло летучей мыши, что заняло гораздо меньше времени, чем вся последующая эволюция этого органа до современной формы (Simpson, 1949). Становление летучих мышей

происходило, видимо, в палеоцене, но уже первый из ископаемых представителей этого таксона из среднего эоцена по существу был современной формой (Simpson, 1960). Симпсон полагал, что «. . . возникновение принципиально нового адаптивного типа протекает обычно гораздо более высокими темпами, чем вся последующая адаптация и диверсификация в его пределах» (Simpson, 1949, p. 235). Именно в особенностях квантовой эволюции Симпсон усматривал главную причину неполноты палеонтологической летописи. Малочисленные, склонные к миграции популяции, состоящие из мелких особей с быстрой сменой поколений и живущие в крайне неустойчивых условиях внешней среды, безусловно имели меньше шансов оставить в ископаемом состоянии следы быстро протекающей эволюции, чем популяции, идущие по пути расщепляющей или филетической эволюции. Вместе с тем он отмечал, что и в палеонтологической летописи встречаются следы квантовой эволюции: например, переход от стопоходящей конечности к пальцеходящей в семействе лошадиных, смена ими источника питания и т. д. (Simpson, 1951).

Гипотеза квантовой эволюции вызвала оживленную дискуссию в эволюционно-биологической литературе. Одни авторы выступили против нее, полагая, что в ней все же постулируется особый механизм макроэволюции, действующий помимо естественного отбора (Парамонов, 1948; Лукин, 1971). Другие считают ее одной из наиболее продуктивных гипотез прогрессивной эволюции (Мауг, 1963; Северцов, 1981), которая вполне удовлетворительно описывает возможный путь образования крупных таксономических групп от семейств и выше и согласуется с данными как неонтологических наук, так и палеонтологии. Не пускаясь в анализ этих дискуссий, только отметим, что разработанные в генетике популяций представления об условиях быстрой эволюции Симпсон успешно применил для объяснения макроэволюционных явлений. В свою очередь отдельные элементы учения о квантовой эволюции были использованы в представлениях о «генетических революциях» (Мауг, 1963) и «квантовом видообразовании» (Grant, 1977), разрабатываемых в области микроэволюции.

Среди работ Симпсона по неравномерности темпов эволюции особое место занимает книга «Темпы и формы эволюции», которую традиционно относят к числу работ, составивших фундамент современного дарвинизма. Проблема неравномерности темпов эволюции издавна вызывает оживленные дискуссии. Еще недавно можно было встретить утверждение, что для дарвинизма является характерным постулат о равномерности темпов эволюционных преобразований (Gould, Eldredge, 1977; Waesberche, 1982). Между тем именно Ч. Дарвин не только впервые указал на различие скоростей эволюционных преобразований в отдельные геологические периоды и у разных групп организмов, но и сделал попытку выделить факторы, оказывающие влияние на темп эволюции. Однако логика борьбы с сальтационистскими концепциями заставляла Дарвина и его сторонников основное внимание

обращать на постепенность пребразований. Проблема же неравномерности темпов, по сути дела, была отдана на откуп неокатастрофизму.

Симпсон впервые обратил внимание на разработку методов измерения скоростей эволюции, на классификацию темпов преобразований и их реальное распределение в конкретных филумах, на факторы, обусловливающие изменение темпов эволюции. Под скоростью эволюции он понимал «величину изменения организмов относительно пройденного времени или относительно какой-либо независимой переменной, скоррелированной со временем» (Simpson, 1953, p. 3—4). Идеальной единицей измерения была бы величина генетического изменения при смене поколений за единицу времени, как это было принято в генетико-популяционных исследованиях Ф. Добржанского. Однако на ископаемом материале возможно лишь измерение степени морфологических изменений по сравнению с некоторым стандартом или же изменения числа родов в данной филетической линии за единицу времени. Первый метод позволяет определить скорость эволюции лишь отдельных признаков, иногда системы признаков, но не дает возможности изучать темпы эволюции организмов в целом. Недостатком же второго метода является несопоставимость объемов таксонов в различных группах организмов. В результате «субъективное суждение об общем различии между организмами (если оно исходит от талантливого и опытного исследователя) оказывается более надежным, чем любой из разработанных до сих пор объективных методов измерения» (Simpson, 1944, p. 16). Симпсон предложил различать абсолютные, коррелятивные и относительные скорости (там же, p. 3—4).

Изучение эволюции отдельных признаков и системы признаков в филогении лошадиных (гипсодонтность, размер лицевой части относительно размера всего черепа, общий размер тела и т. п.) показало, что ее скорости могут изменяться на любой стадии эволюции. Наблюдается и определенная независимость в преобразованиях отдельных признаков, в результате чего уже сами различия в скоростях эволюции могут привести к существенным отличиям двух таксонов, имеющих общих предков. Так и произошло в эволюции лошадиных, когда вследствие различия темпов увеличения гипсодонтности в разных популяциях рода *Mesohippus* в миоцене возникли роды *Merychippus* и *Hypohippus*. Эти представления Симпсона оказали большое влияние на разработку вопросов о мозаичном развитии, о гетеробатмии, о неравномерности темпов преобразования отдельных органов (Воронцов, 1963; Лукин, 1964; Тахтаджян, 1966).

Построенные Симпсоном диаграммы частот распределения темпов эволюции в филогенезе пластинчатожаберных моллюсков, копытных и хищных млекопитающих выявили существование средних или модальных для каждой из этих групп скоростей, а также линий со скоростями, сильно отличающимися от средней. Он предложил назвать скорости, стандартные для данной группы,

горотелическими, ниже стандартных — брадителическими и выше стандартных — тахителическими. Все это позволило окончательно доказать неравномерность темпов эволюции в пределах каждой большой группы организмов, а также различие скоростей эволюции между ними.

Классификацию темпов эволюции Симпсон попытался дополнить анализом факторов, оказывающих воздействие на скорость и пути эволюции. К их числу он относит «изменчивость, частоту мутаций и их характер, быстроту смены поколений, размеры популяции и естественный отбор» (Simpson, 1944, p. 30). Анализ позволил сделать вывод, что ни один из этих факторов сам по себе не может предопределить скорость эволюционных преобразований. Так, изменчивость у медленно эволюирующих групп позвоночных (крокодилы, опоссумы, броненосцы и тапиры) оказалась не ниже, а иногда и выше изменчивости у быстро эволюирующих групп. Этот вывод хорошо согласуется с данными по изучению методом электрофореза биохимической изменчивости у различных современных организмов, в том числе и у так называемых «живых ископаемых». Решающую роль в определении скорости эволюции Симпсон отводил естественному отбору, интенсивность которого чаще всего прямо пропорциональна темпу эволюционных преобразований. Что же касается остальных факторов, то они сами находятся под контролем отбора.

Таким образом, Симпсон показал, как можно объяснить резкое возрастание скоростей эволюции на различных этапах филогенеза, не прибегая к помощи факторов необычной природы. Вместе с тем он подчеркивал, что экстраполяция данных, полученных при изучении современных адаптивных преобразований популяций, должна проводиться с осторожностью и с учетом изменений в комбинациях действующих факторов, а также колебаний интенсивности и продолжительности действия каждого из них. Признавал он и значительную роль крупных изменений физико-географических, геологических или космических факторов (орогенез, дрейф материков, трансгрессии и регрессии моря, глобальные изменения климата и т. д.), но совершенно справедливо отказывался видеть в них ведущие факторы макроэволюции.

Трудно переоценить роль Симпсона в опровержении ортогенетических концепций эволюции. Его классическая работа по филогении *Equidae* (Simpson, 1951) показала, что определенная направленность в преобразовании многих признаков никогда не носила характера строгой прямолинейности. Ему удалось объяснить причины чрезмерного развития отдельных признаков организмов за пределы оптимума у ирландского оленя *Megaloceros* и у саблезубых кошачьих — этих излюбленных примеров так называемой концепции «биологической инерции», развиваемой О. Абелем, О. Булмэном, К. Суиннертоном, Л. Кено (Simpson, 1944, 1949). Все случаи ортогенеза в эволюции, по мнению Симпсона, являются результатом ортоселекции. Классическим является вывод Симпсона, что «беспристрастное рассмотрение многих явлений так

называемого ортогенеза ясно показывает, что бóльшая часть прямолинейности эволюции происходит скорее от тенденции к прямолинейности умов ученых, чем от аналогичной тенденции природы» (Simpson, 1944, p. 164).

Появившиеся в последнюю четверть века данные о происхождении наземных позвоночных и их отдельных классов несколькими параллельными рядами побудили Симпсона выступить с предложением расширить понятие монофилии, относя к ней все случаи, когда наблюдается «происхождение таксона любого ранга от одного непосредственного предкового таксона такого же или более высокого ранга» (Simpson, 1961, p. 124). Он показал многократное и независимое приобретение признаков млекопитающих в различных линиях звероподобных пресмыкающихся (Simpson, 1959a, 1959b). Такая трактовка монофилии была поддержана А. Ремане (Remane, 1964), В. Герре (Herre, 1964) и другими учеными. В то же время она была подвергнута критике в ряде работ, в которых отмечался субъективный во многих случаях характер оценки ранга того или иного таксона, что неизбежно должно привести и к субъективизму в решении вопроса: имеем ли мы дело с монофилетической или полифилетической группой (Татаринов, 1976).

Прежде, чем подвести итоги анализа вклада Симпсона в разработку проблем макроэволюции, отметим, что развитие эволюционной палеонтологии в середине XX века показало, сколь ошибочным является стремление отказать ей в праве участвовать в изучении каузальных основ эволюции. Напротив, «в современную эволюционную теорию органически входят не только факты палеонтологии, раскрывающие общий ход эволюции жизни на Земле. . . , но также факты и концепции, имеющие первостепенное значение для самих основ эволюционного учения» (Татаринов, 1982, с. 68). Современные методы исследования фоссилизированных остатков не только дают возможность изучать размах изменчивости в ископаемых популяциях, прежде всего морских форм, но и позволяют проследить распространение тех или иных признаков во времени, установить направление преобразования популяции, его зависимость от биоценотической среды, роль миграции и изоляции в формировании внутривидовых и видовых форм и т. д.

Вопреки ранее бытовавшему мнению о совместимости фактов палеонтологии с любыми эволюционными концепциями, было доказано, что палеонтологический материал не согласуется с ортогенетическими, номогенетическими, финалистическими, неокатастрофистскими представлениями. Данные палеонтологии совместимы только с учением о естественном отборе. Не случайно недавняя дискуссия вокруг концепции «прерывистого равновесия» [1] еще раз доказала, что представления о практической неизменности видов на протяжении длительных периодов их существования и о скачкообразном их преобразовании основаны

[1] См. статью С. А. Орлова в этом сборнике.

на ошибочной трактовке скачкообразности с точки зрения палеонтологии. Постулируемый в этой концепции скачок является таковым только в геологическом масштабе времени. В действительности же он растянут на несколько десятков тысяч лет (Schopf, 1981). Дискуссия подтвердила, что, хотя макроэволюция и представляет собой самостоятельный раздел эволюционной теории, для него отнюдь не требуется разрабатывать специальную концепцию, в корне отличающуюся от учения о микроэволюции.

Работы Дж. Г. Симпсона положили начало изучению преобразований ископаемых популяций, а не организмов, и тем самым способствовали тому, что «из поставщика наиболее серьезных возражений против теории эволюции палеонтология превратилась в поставщика наиболее убедительных ее доказательств» (Kaplan, 1955, p. 394). В результате документы грандиозного процесса органической эволюции стали доступны современным методам каузального анализа. Тем самым был открыт путь к изучению движущих сил эволюции во временных масштабах, недоступных для неонтологических наук.

Литература

Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 9. С. 1289—1305.

Воронцов Н. Н. Джордж Гейрольд Симпсон (1902—1984) и его вклад в развитие териологии и теории эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 120—129.

Лукин Е. И. Различия в скорости эволюции разных систем органов и приспособлений к размножению и развитию животных // Зоол. журн. 1964. Т. 43, № 8. С. 1106—1119.

Лукин Е. И. Неравномерность темпов органической эволюции // Философские проблемы эволюционной теории. М., 1971. Ч. 2. С. 31—40.

Любомиров Д. Е. Вклад Дж. Г. Симпсона в познание закономерностей макроэволюции // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 180—183.

Парамонов А. А. Вступительная статья // Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948. С. 5—16.

Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М., 1981. 317 с.

Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М., 1976. 258 с.

Татаринов Л. П. Палеонтология и ее проблематика // Вестн. АН СССР. 1982. № 1. С. 65—76.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М., Л., 1966. 611 с.

Gould S., Eldredge N. Punctuated equilibria: tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3, N 2. P. 115—151.

Grant V. Organismic evolution. San Francisco, 1977. 418 p.

Herre W. Zum Abstammungsproblem von *Amphibien* und *Tylopodon* sowie über Parallelbildungen und zur Polyphyliefrage // Zool. Anz. 1964. Bd 173, H. 1. S. 66—91.

Kaplan A. Darwin's the origin of species and the modern concept of evolution // Texas Journ. Sci 1955. Vol. 7, N 4. P. 389—395.

Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge, 1963. 797 p.

Remane A. Das Problem Monophylie—Polyphylie mit besonderer Berucksichtigung der Phylogenie der Tetrapoden // Zool. Anz. 1964. Bd 173, H. 1. S. 22—49.

Schopf T. Punctuated equilibrium and evolutionary stasis // Paleobiology. 1981. Vol. 7, N 2. P. 156—166.

Simpson G. Affinities of the Popydolopidae // Amer. Mus. Novitates. 1928. N 323. 13 p.
Simpson G. American Mesozoic Mammalia. New Haven, 1929a. 235 p.
Simpson G. The dentition of Ornithorhynchus as evidence of it's affinities // Amer. Mus. Novitates. 1929b. N 390. 15 p.
Simpson G. Census of paleocene mammals // Amer. Mus. Novitates. 1936. N 848. 15 p.
Simpson G. A new insectivore from the oligocene, Ulah Gochu horizon, of Mongolia // Amer. Mus. Novitates. 1937. N 927. 22 p.
Simpson G. The development of Marsupials in South Americs // Physis. 1939. Vol. 14. P. 373—398.
Simpson G. Tempo and mode in evolution. New York, 1944. 237 p.
Simpson G. The meaning of evolution. New Haven, 1949. 364 p.
Simpson G. Horses. The story of the Horse Family in the modern world and through million years of evolution. New York, 1951. 247 p.
Simpson G. The major features of evolution. New York, 1953. 434 p.
Simpson G. Mesozois Mammals and the polyphyletic origin of Mammals // Evolution. 1959a. Vol. 13. N 3. P. 405—414.
Simpson G. The nature and the origin of supra specific taxa // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1959b. Vol. 24. P. 255—271.
Simpson G. The history of life // The evolution of life. Chicago, 1960. P. 117—180.
Simpson G. Principles of animal taxonomy. New York, 1961. 247 p.
Waesberche H. van. Towards an alternative evolution model // Acta Biotheoretica. 1982. Vol. 31, N 1. P. 3—28.

Л. Н. Хахина

РАЗВИТИЕ Б. М. КОЗО-ПОЛЯНСКИМ ПРОБЛЕМЫ ФАКТОРОВ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

На современном этапе развития эволюционной теории поставлены вопросы о появлении новых факторов эволюции в процессе прогрессивного преобразования главных стволов филогенеза, о формах проявления общих факторов эволюции в пределах отдельных групп организмов, о выявлении частных факторов, характерных для определенного крупного таксона, и др. (К. М. Завадский, Э. И. Колчинский, Л. Маргелис, А. А. Парамонов, Ю. И. Полянский, Б. Ренш, А. Л. Тахтаджян, С. С. Шварц, И. И. Шмальгаузен). Подходы к анализу этих вопросов начали формироваться в 30—60-е годы лишь несколькими отечественными и зарубежными биологами. Среди них видное место принадлежит ботанику, признанному основателю советской школы фитофилогенетиков Борису Михайловичу Козо-Полянскому (1890—1957).

В понимании проблемы факторов и причин эволюции Козо-Полянский стоял на позициях дарвинизма, утверждая, что материалистическая трактовка проблемы каузальности эволюции получает завершенный вид на основе признания изменчивости, наследственности, борьбы за существование и естественного от-

бора определяющими, общебиологическими факторами эволюции. Исходя из этих «естественных, несомненно существующих и доступных изучению материальных свойств и явлений», дарвиновская теория оказывается «вполне естественным объяснением» такого невероятно сложного процесса, как эволюция и происхождение целесообразности (Козо-Полянский, 1932, с. 101).

Вместе с тем Козо-Полянский ясно осознавал правомерность создания частных теорий эволюции, например теории эволюции растений, в которой было бы найдено «своеобразие общебиологических законов, присущее растительному миру, а может быть и его собственные частные законы» (Козо-Полянский, 1937 с. 28). Он много внимания уделял опровержению теорий эволюции, объяснявших «своеобразие» детерминирующих факторов у отдельных крупных таксонов механистически или телеологически. Резкой критике были подвергнуты недарвиновские факторы эволюции, такие как изначальная целесообразность, автономический ортогенез, прямое приспособление, «психогенное формообразование» и т. п. Отказавшись от признания подобных псевдофакторов, Козо-Полянский уже в первых своих работах начала 20-х годов отмечает, что в филогенетике растений накопился материал, свидетельствующий о своеобразном характере эволюции и специфических формах филогенетических связей между некоторыми таксонами растений (1921а, 1921б). Этот материал касается особого способа их преобразования путем объединения — синтеза индивидов, принадлежащих к двум или нескольким таксонам, в единую систему, функционирующую и развивающуюся как единое целое. Возникновение новых таксонов, подчеркивал Козо-Полянский, не всегда происходит через дифференциацию исходных форм на части, нередки случаи осуществления этого процесса на основе синтеза таксонов—предков (например, при отдаленной гибридизации и симбиозе). Своеобразной особенностью такой эволюции является то, что видообразование и происхождение таксонов ранга выше вида происходят не путем накопления мелких наследственных изменений (градуально), а на основе разового перехода от исходных форм к дочерним (Козо-Полянский, 1921а).

Необходимость решения задач «частной» эволюции покрытосеменных растений направляла мысль ученого к выяснению эволюционной роли явления симбиоза, которая не была описана в дарвинизме и оставалась до конца невыясненной ко второму десятилетию XX века. Исследование эволюционного значения симбиоза заняло центральное место в работах Козо-Полянского по теории эволюции. Подойдя к анализу вопроса с тех же позиций, что и А. С. Фаминцын (1907) и К. С. Мережковский (1909), он утверждал, что эволюционное усложнение организации индивида может осуществляться путем углубления и упрочения связи между симбионтами и, на завершающем этапе этого процесса, объединением в новый комплексный организм. Именно большими формообразовательными возможностями определялась, по Козо-Полянскому, роль симбиоза как фактора эволюции (1921б, 1924, 1932). Значи-

тельные усилия были предприняты им для обоснования этого вопроса с фактической стороны, много внимания уделено разработке теоретических аспектов и выяснению связи между теорией естественного отбора и проблемой симбиогенеза.

Обширный фактический материал, включавший сведения о высокой способности прокариотических организмов вступать в симбиотические отношения и образовывать зооглеи-консорции, обычно описываемые в качестве самостоятельных индивидов; данные о клетке и ее органоидах; примеры существования в природе комплексных «суммарных» организмов и наличия у растений и животных симбиоорганов и симбиотканей, привел Козо-Полянского к заключению, что он «неизбежно и решительно» говорит в пользу симбиоза как фактора эволюции. Данные, свидетельствующие, с одной стороны, о физиологической самостоятельности и генетической непрерывности основных органелл клетки, а с другой — об их сходстве с прокариотами, позволили аргументированно сформулировать положения о симбиотической природе полиорганоидной (эукариотической) клетки и симбиозе как эволюционном механизме происхождения такого крупного ствола жизни, как эукариоты. Большое внимание уделялось Козо-Полянским уточнению основных понятий проблемы, среди которых центральным было понятие «консорций». Консорцием он обозначал систему более простых и разнородных организмов, которая в морфологическом, физиологическом и экологическом отношениях представляет собою единый организм, более жизнестойкий и совершенный, чем каждый из ее слагаемых. Возникновение консорциев — длительный и приспособительный на каждом своем этапе исторический процесс, когда на основе естественного отбора симбиотических сочетаний формируется единый комплексный организм или физиологически целостная система (1921б, 1924, 1932). Отказавшись от признания симбиоза движущей силой эволюции и истолковав его как предпосылку эволюции, осуществляющуюся на основе естественного отбора, Козо-Полянский соединил концепцию симбиогенеза с дарвинизмом. Эта связь представлялась ему столь органичной, что в случае опровержения селекционной теории отпадала и симбиогенетическая гипотеза.

Однако ученый не смог объективно оценить сферу и масштаб участия симбиоза в качестве фактора эволюции. Он придавал ему значение универсального и общего фактора. Между тем симбиоз является реально существующим, но частным фактором эволюции, действующим при образовании отдельных таксонов. Что же касается его значения для таких капитальных преобразований, как происхождение эукариотической клетки, то, несмотря на все еще дискуссионный характер этого вопроса, фактические доказательства в его пользу в настоящее время поднялись на более высокую ступень (см.: Хахина, 1979).

Рассмотрение вопроса о значении симбиоза как фактора макроэволюции Козо-Полянский соединил с анализом более общей эволюционной проблемы — проблемы изменчивости. В работах

20-х—начала 30-х годов он сформулировал и развивал представление о существовании особой формы наследственной изменчивости у организмов с агамным способом размножения, причины которой могут быть наиболее рационально объяснены в свете концепции симбиогенеза. Он утверждал, что мутации и рекомбинации не исчерпывают все возможные источники образования разнонаправленной наследственной изменчивости (1924, 1925, 1932). В природе широко распространена еще одна, особая форма наследственного новообразования, которая возникает в результате «естественного синтеза разнородных организмов без участия полового процесса» (1924, с. 124). Эта категория изменчивости, именуемая «суммациями», встречается главным образом у организмов, не обладающих половым процессом и размножающихся асексуально, а также в некоторых случаях внутриклеточных симбиозов бактерий с растениями и животными. Передача признаков и свойств, приобретенных путем «суммации», осуществляется по типу цитоплазматической наследственности. Можно думать, подчеркивал в этой связи Козо-Полянский, что и сам плазмон, как система внеядерных генных факторов, возник на основе синтеза далеких по происхождению особей, геном которых составил элементы наследственной системы цитоплазмы. «Суммации» обнаруживают большое сходство с изменчивостью в результате скрещиваний: их следует рассматривать как своеобразную (примитивную) форму рекомбинации генетического материала у симбиотических асексуальных организмов. Игнорирование ее, по мысли Козо-Полянского, не позволит в полной мере раскрыть эволюционную сущность наследственной изменчивости как одного из общих факторов эволюции и приведет к одностороннему, искаженному представлению о ее движущих силах (1932, с. 47).

Уровень развития генетики бактерий и вирусов, неизученность парасексуальных процессов, механизмов и каналов неполового переноса генетической информации в мире прокариот, скромные результаты исследования цитоплазматической наследственности не позволяли в 20—30-е годы аргументированно обосновать вопрос о «суммациях» с генетической стороны. В 60-е годы эта задача в определенной мере была выполнена генетиком-вирусологом В. Л. Рыжковым в концепции о симбиозе на молекулярном уровне (Рыжков, 1960, 1965, 1966). На основе явления лизогении, природы колициногенных эписом, эписом, обеспечивающих устойчивость бактерий к антибиотикам, и фактора фертильности *F* было обосновано положение, что симбиотическое объединение форм, сопровождающееся интеграцией их генетических систем, является источником новых наследственных свойств и фактором изменения генетического потенциала клетки. В настоящее время существование изменчивости, обозначенной Козо-Полянским как «суммации», точно установлено и находит подтверждение в свойстве «killer» у некоторых штаммов парамеций, наследственный характер которого обусловливается симбиотической риккетсией (каппа-частицы), в явлениях высокой чувствительности к двуокиси углерода

и бессамцовости у некоторых линий дрозофилы, вызываемых симбиотическими организмами (фактор-сигма и фактор «отношения полов»), и в ряде других генетических эффектов (мутации, изменение активности генов, перенос генетической информации), которые вызываются взаимодействием партнеров симбиотической ассоциации (Хесин, 1984; Рутиан, Осипов, 1985).

Таким образом, удачная попытка Козо-Полянского поставить вопрос о существовании симбиотической (инфекционной) наследственной изменчивости как особой форме изменчивости у большой группы организмов, не обладающих точным и высокоупорядоченным механизмом обмена генетической информации (половым процессом) и размножающихся асексуально, должна быть признана важным вкладом в разработку каузальных основ эволюции.

Одним из первых советских биологов Козо-Полянский поставил актуальную ныне проблему о воздействии антропогенных факторов на эволюцию живой природы. В 1922 году в книге «Финал эволюции» он сформулировал представление о том, что в современных условиях мощным и всеусиливающимся фактором эволюции выступает деятельность человека, действие которого в значительной степени носит отрицательный характер. Вмешательство человека в стихийно идущие процессы эволюции приводит к биологическому регрессу и вымиранию многих видов растений и животных. Общий результат антропогенных воздействий оказывается столь интенсивным и глобальным, что его можно обозначить как «ликвидация эволюции». Внедрение человеком в природные биоценозы чужого вида, не свойственного данному сложившемуся сообществу, изменяет весь состав и нарушает его равновесное состояние. Это неизбежно приводит к возникновению нового направления естественного отбора, который и ограничивает эволюцию ранее сложившихся видов.

Таким образом, Козо-Полянскому принадлежит большая заслуга в исследовании факторов эволюции. Им было доказано действие симбиоза в качестве фактора эволюции. Благодаря его работам было переосмыслено представление об эволюционной роли симбиоза в соответствии с принципами учения Дарвина. Козо-Полянский обоснованно поставил вопрос о своеобразной форме проявления одного из общих факторов эволюции (наследственной изменчивости) у агамноразмножающихся организмов. Он одним из первых советских ученых обратил внимание на появление в ходе исторического развития живой природы нового фактора эволюции — деятельности человека, влияние которого в современных условиях приобретает все более интенсивный и глобальный характер.

Литература

Козо-Полянский Б. М. Теория симбиогенезиса и «пангенезис, временная гипотеза» // Дневник I Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде в 1921 году. Пг.., 1921а. С. 101.

Козо-Полянский Б. М. Симбиогенезис в эволюции растительного мира // Вестн. опытного дела. Воронеж, 1921б. № 4. С. 1—24.

Козо-Полянский Б. М. Финал эволюции. Краснодар, 1922. 24 с.

Козо-Полянский Б. М. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. Краснодар. 1924. 147 с.

Козо-Полянский Б. М. Диалектика в биологии. Ростов н/Д.; Краснодар, 1925. 93 с.

Козо-Полянский Б. М. Введение в дарвинизм. Воронеж, 1932. 151 с.

Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937. 254 с.

Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М., 1983. 351 с.

Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909. 102 с.

Рутиан М. С.,Осипов Д. В. Генетические эффекты внутриклеточного симбиоза // Цитология. 1985. Т. 27, № 2. С. 124—135.

Рыжков В. Л. О так называемой инфекционной наследственности у бактерий // Вопр. вирусологии. 1960. № 5. С. 515—520.

Рыжков В. Л. О симбиозе на молекулярном уровне // Успехи совр. биологии. 1965. Т. 59, вып. 3. С. 385—398.

Рыжков В. Л. Внутриклеточный симбиоз // Природа. 1966. № 3. С. 9—17.

Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593—1603.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Зап. АН СПб. 1907. Сер. 8. Т. 20. № 3. С. 1—14.

Хахина Л. Н. Проблема симбиогенеза. Л., 1979. 156 с.

Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М., 1984. 472 с.

Э. Н. Мирзоян

ОТ ДАРВИНИЗМА К ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Революционные сдвиги, неоднократно происходившие в биологии на протяжении XX века, неизменно заставляли обращать взоры к теории эволюции. Это закономерно — теория эволюции представляет собой наиболее содержательную и широкую биологическую концепцию, определяющую общее воззрение на живую природу и воздействующую на методологию ее познания. Сознавая это, эволюционисты всегда стремились ассимилировать то принципиально новое, что давал прогресс биологии, постоянно расширяя и совершенствуя теорию эволюции. По той же причине противники последней нередко противопоставляли новейшие достижения биологии теории развития органического мира, стремясь дискредитировать ее основополагающие принципы и методологию, вытеснить ее из теоретической биологии и заменить иными построениями.

Ошеломляющие успехи молекулярной биологии, достигнутые в последние три десятилетия, послужили новым поводом к тому, чтобы поднять вопрос о месте теории эволюции в системе современного биологического знания. Чтобы найти на него ответ, оказалось необходимым прежде всего выяснить, что представляет собой современная теория эволюции. В результате заметно возрос интерес к истории эволюционного учения в последарвиновский период (см., например: Сковрон, 1965; Берман и др., 1966; Давиташвили, 1966; Кангилем, 1971, Кузьницки, 1971; Завадский, 1973; Майр, 1975; The evolutionary synthesis, 1980). Каковы же с точки зрения эволюционистов и историков биологии итоги развития эволюционной мысли за предшествующие 125 лет? На этот вопрос были даны различные ответы.

Ряд ученых придерживается убеждения, что основные положения дарвинизма выдержали испытание временем и сохраняют свою эвристическую ценность. Так, по мнению И. И. Шмальгаузена, эволюционное учение «восторжествовало во всех своих частях» и «в результате вековой истории теория Дарвина заняла такую же прочную позицию в биологии, как и законы Ньютона

в физике» (1983, с. 355, 357). Согласно другой, ныне широко принятой, точке зрения, дарвинизм испытал серьезный кризис, который был преодолен в результате синтеза дарвинизма и генетики и построения современной синтетической теории эволюции.

Каково соотношение дарвинизма и синтетической теории эволюции (СТЭ)? Однозначного ответа на этот вопрос не существует. Можно встретить утверждения, что СТЭ — это современный дарвинизм. При этом одни ученые считают, что СТЭ не содержит новой эволюционной парадигмы, тогда как другие излагают генезис и суть СТЭ таким образом, что преемственность между ней и дарвинизмом утрачивается. Дело изображается так, будто только преодолев организмоцентрическое воззрение Дарвина на эволюционный процесс, удалось построить непротиворечивую теорию эволюции — СТЭ. Наконец, было высказано мнение, согласно которому СТЭ — это дарвинизм сегодняшнего дня, однако СТЭ — это не учение, созданное Дарвином в середине XIX века, хотя суть СТЭ и дарвинизма едина. Ценность подобных высказываний сильно снижается по той причине, что они чаще всего никак не аргументируются. Это обстоятельство заставляет с особым вниманием отнестись к позиции Э. Майра, серьезно изучавшего историю эволюционного учения. По его убеждению, новый синтез, плодом которого явилась СТЭ, — это не новая революция, а «просто финал осуществления дарвиновской революции» (Мауг, 1980, p. 43). Ранее Майр писал: «Любопытно, что более глубокое понимание природы гена и мутационного процесса почти ничего не прибавило к пониманию эволюционных явлений» (1968, с. 22).

Очевидно, что вывод о торжестве дарвинизма нелегко согласовать с утверждением, согласно которому СТЭ явилась в результате революционного переворота в стиле мышления — замены организмоцентрического стиля, присущего дарвинизму, популяционистским, свойственным СТЭ. Отмеченное противоречие порождено, на мой взгляд, ограниченностью существующего представления о генезисе эволюционной мысли в биологии. Сложилась определенная концепция, основные положения которой сводятся к следующему. После 1859 года дарвинизм успешно распространялся в биологии. Однако уже в 1867 году Ф. Дженкин нанес теории эволюции сильный удар, который сам Дарвин оказался не в состоянии парировать. Новым источником кризиса дарвинизма послужила генетика. Этот кризис продолжался с конца XIX века вплоть до 1926 года, когда С. С. Четверикову удалось осуществить синтез дарвинизма и генетики. На основе идей Четверикова Ф. Добржанский создает теорию микроэволюции. Она стала ядром синтетической теории эволюции, сформулированной в 1942 году Дж. Хаксли.

Даже развитие собственно теории эволюции после 1859 года не может быть сведено к истории создания СТЭ. Что же касается развития эволюционной мысли в биологии, то это — сложный

биологию с другими отраслями естествознания, а также с математикой и кибернетикой, является эволюционная биология. Эта связь животворно влияет на биологию, помогая все глубже проникать в закономерности процесса развития органического мира и все теснее сближая его с планетарным и космическими процессами. В свою очередь каждый новый успех эволюционной биологии в познании сущности и движущих сил развития живой материи представляет первостепенный интерес для всего остального естествознания. Полвека назад В. И. Вернадский писал, что явления жизни «дают отражение самых глубоких, основных физико-химических явлений. . . — атома и пространства в первую очередь» (1940, с. 211). Согласно Вернадскому, изучение явлений жизни позволяет «вскрывать новые свойства и проявления атомов и пространства», «идти глубже физики и химии и открывать более мощные, совсем не охваченные научными теориями и методами, едва для нас выявляющиеся проявления Космоса» (там же). Путь познания материи и ее фундаментальных свойств через познание жизни «научно вскрывает такие черты Космоса, которые без этой работы недоступны физике и химии» (там же). С изложенной точки зрения к эволюции живой материи следует подходить как к процессу проявления и развития глубочайших свойств Космоса, определяющих ее способность порождать в ходе развития жизнь и сознание.

Прогресс эволюционной биологии во многом обязан эволюционным программам, определявшим целенаправленный поиск закономерностей развития органического мира в целом, отдельных уровней организации живого, а также конкретных структур, процессов и функций (Мирзоян, 1983, 1984а). В таких программах отражается логика развития как теории эволюции, так и эволюционных направлений в пределах отдельных дисциплин. В динамике смены этих программ обнаруживается известная направленность: от эволюционной программы Дарвина, осуществление которой привело к решению проблемы происхождения видов, через реализацию ряда общих и частных эволюционных программ эволюционная мысль подошла к решению новой задачи — к построению общей теории эволюции живой материи. Эта новая цель была ясно намечена в теоретической биологии в те же годы, когда Вернадский развивал мысль о необходимости сближения биологии с эволюционным естествознанием. Логика развития естествознания и эволюционной биологии совпала. Вернадский сделал очевидным, что эволюционная мысль в биологии движется в направлении общей цели всего естествознания — к познанию закономерностей строения и эволюции материи. Эволюционная биология превращается в важнейшую часть эволюционного естествознания.

Литература

Берман З. И., Зеликман А. Л., Полянский В. И., Полянский Ю. И. История эволюционных учений в биологии. М., Л., 1966. 324 с.

Вернадский В. И. Биогеохимические очерки. М; Л., 1940. 250 с.

Давиташвили Л. Ш. Современное состояние эволюционного учения на Западе. М., 1966. 243 с.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920-е годы). Л., 1973. 423 с.

Кангилем Ж. К истории наук о жизни после Дарвина. М., 1971. 20 с.

Кузьницки Л. Отношение между эволюцией и генетикой. М., 1971. 17 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 597 с.

Майр Э. Смена представлений, вызванная дарвиновой революцией // Из истории биологии. М., 1975. Вып. 5. С. 3—25.

Мирзоян Э. Н. Развитие учения о рекапитуляции. М., 1974. 368 с.

Мирзоян Э. Н. О некоторых тенденциях развития биологии в XX веке // Историко-биологические исследования. М., 1978. Вып. 7. С. 3—24.

Мирзоян Э. Н. Развитие основных концепций эволюционной гистологии. М., 1980. 272 с.

Мирзоян Э. Н. Эволюционные программы в отечественной биологии // Вопр. истории естествознания и техники. 1983. № 4. С. 20—28.

Мирзоян Э. Н. Иван Иванович Шмальгаузен (к 100-летию со дня рождения) // Вопр. истории естествознания и техники. 1984а. № 4. С. 103—111.

Мирзоян Э. Н. Эволюционная биология: генезис, структура, научная программа // Макроэволюция. М., 1984б. С. 66—68. (Матер. I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции).

Мирзоян Э. Н. Развитие сравнительно-эволюционной биохимии в России. М., 1984в. 271 с.

Сковрон С. Развитие теории эволюции. Варшава, 1965. 315 с.

Шмальгаузен И. И. К столетию теории естественного отбора Ч. Дарвина // Избранные труды. Пути и закономерности эволюционного процесса. М., 1983. С. 352—357.

Mayr E. Prologue: Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis // The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology. Cambridge (Mass), 1980. P. 1—48.

The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology. Cambridge (Mass), 1980. 487 p.

Б. М. Медников

МИФЫ СОВРЕМЕННОЙ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Практически в каждой науке существуют и оказывают отрицательное влияние на ее развитие взгляды или система взглядов, которые принимаются истинными без должного обоснования. Их удобно называть мифами. Как правило, мифы оказываются в основе ложных концепций, опровергать которые трудно из-за того, что исходные позиции считаются общепринятыми.

Теория эволюции также не представляет исключения. Можно назвать не менее десятка мифов, широко распространенных и

в той или иной мере тормозящих ее развитие. Остановимся на главнейших.

1. Ламаркизм основан на принципе наследования приобретенных признаков. На самом деле, ламаркизм, как и его позднейшие модификации (теории номогенеза и неономогенеза), основан на постулировании изначально приспособительной, телеологической изменчивости.

2. Так как Дарвин не знал о мутационной, комбинативной и трансдукционной изменчивости, его положение о неопределенной наследственной изменчивости должно быть оставлено. На деле все известные нам пути изменения наследственных программ попадают в категорию дарвиновской неопределенной изменчивости, потому что они ненаправленны, неприспособительны и имеют единичный, а не массовый характер.

3. Если изменчивость ограниченна, то она и направленна. С этой точки зрения случайным можно назвать лишь тот процесс, в котором число вариантов равно бесконечности. Влияния этого мифа, усердно культивируемого сторонниками неономогенеза, не избежал и И. И. Шмальгаузен (1968, с. 183—187).

4. В эволюции важное значение имеет дивергенция признаков, основанная на случайных изменениях частот встречаемости нейтральных аллелей, не изменяющих адаптационных свойств организмов (нейтрализм; так называемая «недарвиновская эволюция»).

Однако Дарвин знал о существовании нейтральных признаков, писал о них, и поэтому термин «недарвиновская эволюция» нельзя считать корректным. Теория естественного отбора рассматривает лишь происхождение и дальнейшее усовершенствование и развитие адаптивно ценных, приспособительных признаков, само существование которых нейтрализм объяснить не может. Поэтому нейтрализм не опровергает дарвинизм и не может его заменить.

Объем представляемой читателю работы позволяет подробно остановиться только на одном мифе, который можно выразить такими словами: 5. Биологически активные полимеры (белки и нуклеиновые кислоты) не могли возникнуть в результате случайных процессов.

Этот миф широко распространен как среди людей, считающих себя дарвинистами, так и их противников. Особенно подчеркивал его значение Л. С. Берг, приводивший примеры того, что этот тезис смущал многих задолго до Дарвина (Берг, 1977). Еще Цицерон полагал, что из случайно брошенных знаков алфавита не могут сложиться «Анналы» Энния. Руссо писал, что если ему скажут, что случайно рассыпавшийся типографский шрифт сложился в «Энеиду», то он и шагу не сделает для того, чтобы проверить эту ложь. Сейчас наиболее популярен парадокс с обезьянами: за сколько лет миллион обезьян за пишущими машинками напечатают полное собрание сочинений Шекспира? Пусть не полное, хотя бы «Гамлета», даже лишь одно «to be or not to be»?

Вопрос этот гораздо сложнее, чем это может показаться из литературных аналогий. Еще Н. К. Кольцов (1936) привел подобный расчет вероятности возникновения гептакайдекапептида (пептида, состоящего из 17 аминокислотных остатков). Вероятность возникновения заданной последовательности равна одной триллионной. Кольцов сделал из этого совершенно правильный вывод о матричной природе синтеза биополимеров. Но это не избавляет нас от решения проблемы — откуда взялась первая матрица. М. Эйген (1973) приводит такую цифру: цитохром С состоит из приблизительно 100 аминокислотных остатков. Число вариантов соответственно 10^{130}, в то время как во всей Вселенной хватает места лишь для 10^{74} молекул. Сверхастрономические величины возможных вариантов делают вероятность возникновения каждого конкретного белка (и соответственно гена) исчезающе малой величиной.

Попытки разрешения этой проблемы не представляются убедительными. Дж. Б. С. Холдейн (1966) полагал, что при становлении жизни какие-то законы, нам пока неизвестные, привели к тому, что возникали именно такие последовательности аминокислот и нуклеотидов, а не иные, т. е. распределение мономеров в них не случайно. Фактически это то, что называют «биохимическим предопределением» (Кеньон, Стейнман, 1972). Термин чрезвычайно неудачный и ничего не объясняющий. Можно привести немало примеров подобных «предопределений», вплоть до такого: существование жизни в земном варианте предопределено тем, что в молекуле воды протоны расположены под углом 109°30′. Почему, например, в природных нуклеиновых кислотах существуют (за ничтожными исключениями) только 3′—5′-связи, хотя в эксперименте возникают любые другие? Чем объяснить оптическую активность, киральность биополимеров, почему аминокислоты в белках левые, а пентозы в нуклеиновых кислотах только правые, хотя рацематный полимер термодинамически более вероятен?

На эти вопросы можно дать ответ. 3′—5′-связи действительно образуются в опытах в меньшем числе, чем, например, 3′—3′ или 5′—5′. Но только эти связи могут образовывать достаточно длинные неветвящиеся молекулы нуклеиновых кислот, способные к ассоциации с комплементарными последовательностями и, следовательно, к репликации. Ветвящиеся полимеры с другими типами связей «бесплодны», они не реплицируются, так как процесс репликации обрывается на первой же вилке. Отсюда следует, что матричный синтез генов возник в результате комбинации стохастического процесса полимеризации с отбором способных к размножению молекул, в принципе аналогичным дарвиновскому отбору. Однако сказать, что 3′—5′-связи «предопределены», — в лучшем случае ограничиться констатацией факта.

Так же естественно выводится из принципа возникновения матричого синтеза киральность биополимеров. Полимер из рацематных нуклеотидов, с левыми и правыми сахарами в пентозно-

фосфатном остове не мог бы образовывать регулярную двойную спираль, так как азотистые основания в нем выступали бы случайным образом в разные стороны. Соответственно, он не мог бы реплицироваться. По-видимому, в процессе случайной полимеризации возникали лишь короткие цепочки нуклеиновых кислот; дальнейшее их удлинение, вплоть до сантиметров и десятков сантиметров длиной, происходило путем матричного синтеза. «Правость» пентоз в природных нуклеиновых кислотах — случайность, они могли быть и левыми, но никоим образом не рацематными. Рацематные РНК и ДНК с самого начала были отсеяны отбором, как неспособные к репликации, к размножению. Подобным образом для построения белковых молекул отбирались аминокислоты одной конфигурации — левой при возникновении жизни в земном варианте, так как рацематный сополимер не образует вторичную структуру белка — спираль Полинга-Кори (α-спираль), необходимую для укладки аминокислотной последовательности в компактный тяж, формирующий белковую глобулу. Примечательно, что все попытки объяснить киральность биополимеров без привлечения матричного синтеза до сих пор не увенчались успехом и лишь породили немало очередных мифов (Морозов, 1984).

Мы приходим к выводу, что эти проблемы, кажущиеся неразрешимыми, получают простое объяснение при учете закономерностей матричного синтеза. Но к последовательностям аминокислотных остатков в белках и нуклеотидов в ДНК и РНК это не относится.

Уже первые попытки расшифровки аминокислотных последовательностей в белках показали, что вероятность обнаружения того или иного остатка в цепи пропорциональна частоте встречаемости аминокислотного остатка в данном белке. Иными словами, распределение аминокислот в белке случайно. Теперь, когда число «прочтенных» полипептидных цепей измеряется сотнями, этот факт невозможно оспаривать. В последнее время О. Б. Птицын (1984) показал, что белки — статистические полимеры, лишь «отредактированные» отбором. Они возникли из случайных последовательностей, и лишь впоследствии отбор улучшил их биологическую активность. Исключения из этого правила (гистоны с преобладанием основных аминокислот, коллагены с β-структурой и богатые пролином) возникли также в результате коррекции отбором на молекулярном уровне.

Если мы перейдем от белков к генам, то принцип случайного распределения слагающих их элементов выступит еще более четко. Гены в данном случае трактуются в широком смысле, как последовательности ДНК, выполняющие какую-либо специальную функцию в геноме. Для эквимолярной ДНК (% ГЦ = 50 %) вероятность того, что в данном месте гена будет конкретное основание, — 0.25. Все расшифрованные до настоящего времени нуклеотидные последовательности свидетельствуют о стохастической их природе. На это же указывает анализ распределения сайтов рестрикции ДНК специфичными ферментами — рестриктазами.

Мы опять приходим к выводу, что гены — статистические последовательности, лишь случайно оказавшиеся способными выполнять свои функции, и снова оказываемся перед парадоксом «миллиона обезьян».

Ф. Крик и Л. Орджел (Crick, Orgel, 1973) выдвигают в качестве решения проблемы оригинальную гипотезу направленной, или управляемой, панспермии, согласно которой земная жизнь — результат деятельности некоей сверхцивилизации, рассылающей по всем направлениям Вселенной ракеты с замороженными микроорганизмами. Анализ этой гипотезы завел бы нас слишком далеко; отметим лишь, что она, по известному изречению, недостаточно безумна, чтобы быть верной.

Из исчезающе малой дроби «срезаются» какие-нибудь 50 нулей из 230 после запятой. Наиболее последователен Ч. Викрамасинг (1982), писавший, что «свои собственные философские предпочтения я отдаю вечной и безграничной вселенной, в которой каким-то естественным путем возник творец жизни — разум, значительно превосходящий наш» (1982, с. 36). Можно и должно с ним не соглашаться, но нельзя не признать, что астрофизик из Шри Ланки в решении парадокса единственный, кто остается последовательным.

Между тем решение проблемы кроется в самой ее природе. Все расчеты, приводящие к исчезающе малым вероятностям возникновения биологически активных полимеров, исходят из предпосылки, что возможен лишь один цитохром С, способный переносить электрон, одна РНКаза — расщеплять фосфодиэфирные связи в РНК и т. д. Но если число всех вариантов практически бесконечно, то число пригодных для дальнейшего корректирования отбором также практически бесконечно.

Отсюда следует, что искусственно синтезированные случайные последовательности аминокислот должны хотя бы в очень слабой степени проявлять биологическую, например ферментную, активность. Данные такого рода давно известны (см. обзор: Кеньон, Стейнман, 1972). Синтетические полипептиды, полученные Л. Бахадуром и Х. С. Фоксом, проявляли пирофосфатазную, каталазную, АТФазную активность, исчезавшую после кипячения или обработки протеазами. В этих опытах участвовало не 10^{230} молекул, а существенно меньше 10^{23}, меньше одного моля. Поэтому мы можем утверждать, что для возникновения первых биологически активных полимеров потребовалась ничтожная часть Вселенной и немногие миллионы лет. Активность их была, естественно, малой по сравнению с современными, и специфичность ограниченной, но они представляли материал для отбора.

Из этого положения вытекает важное следствие. Если основой жизни послужили случайные последовательности, способные образовать примитивную реплицирующуюся систему, повторное, независимое возникновение сходных последовательностей исключено. Поэтому гомологии в нуклеотидных последовательностях генов и аминокислотных последовательностях белков нельзя объяснить

иначе как родством содержащих их организмов. Например, обнаружение гомологий в 4,5S РНК мыши, хомяка и кишечной палочки трудно считать возникшим конвергентно (Takeishi, Gotoh, 1982). Вероятность независимого возникновения в данном случае одна двухсотсемидесятимиллионная. Есть и более впечатляющие примеры: в 23S рРНК прокариот и 28S рРНК эукариот в позициях 1—118 с 5′-конца установлено 72 % гомологий (Walker, 1981). Такие факты, во множестве обнаруженные в последнее время, убедительно свидетельствуют о монофилии жизни.

Не менее интересны факты, говорящие о родстве генов в одном геноме. В результате дупликаций и амплификаций возникают семейства генов, которые могут кодировать сходные, но различные по функциям белки. Например, многократно дуплицировавшийся ген сериновой протеазы (сам являющийся дериватом гена какой-то неспецифичной гидролазы) стал родоначальником генов тонина, отщепляющего ангиотензин от ангиотензиногена, белков, активирующих β-эндорфин, метэнкефалин, меланокортин, а также факторы роста нервов и эпидермиса. Сходство по 272 аминокислотным остаткам (Lazure et al., 1981) не позволяет сделать иного заключения.

Приведенный в настоящей статье анализ одного из мифов, бытующих в эволюционной теории, свидетельствует, что далеко не все бесспорные на первый взгляд представления таковыми являются.

Литература

Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л., 1977. 345 с.

Викрамасинг Ч. Размышления астронома в биологии // Курьер ЮНЕСКО. 1982. № 6. С. 36—42.

Кеньон Д., Стейнман Г. Биохимическое предопределение. М., 1972. 335 с.

Кольцов Н. К. Организация клетки. М., Л. 1936. 652 с.

Морозов Л. Л. Поможет ли физика понять, как возникла жизнь? // Природа, 1984. № 12. С. 35—48.

Птицын О. Б. Белок как отредактированный статистический сополимер // Молекуляр. биология. 1984. Вып. 18, № 3. С. 574—590.

Холдейн Дж. Информация, необходимая для воспроизведения первичного организма // Происхождение предбиологических систем. М., 1966. С. 18—23.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968. 224 с.

Эйген М. Самоорганизиция материи и эволюция биологических макромолекул. М., 1973. 208 с.

Crick F., Orgel L. Directed panspermia // Icarus, 1973. Vol. 38. P. 367—379.

Lazure C., Seidah N. et. al. Sequence gomologies between tonin nerve growth factor α-subunit, epidermal growth factor-binding protein and serine proteases // Nature. 1982. Vol. 292. N 5821. P. 383—384.

Takeishi K., Gotch O. Computer analysis of the sequence relationships among 4,5 S RNK molecular species from various sources // J. Biochem. 1982. Vol. 92, N 18. P. 1173—1177.

Walker W. F. Proposed sequences homology between the 5-nd regions of procariotic 23 S r RNA and eucariotic 28 S r RNA // FEBS letters. 1981. Vol. 126, N 2. P. 150—151.

Е. М. Крепс

О НЕКОТОРЫХ ПУТЯХ ИССЛЕДОВАНИЙ БИОХИМИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюционная биохимия — одна из наук, изучающих эволюционный процесс, а именно, ту его сторону, которую можно назвать биохимической эволюцией. В едином и неразрывном процессе прогрессивного развития органического мира мы искусственно выделяем аспекты эволюции структурной, функциональной и химической. Изучение морфологической эволюции началось раньше и продвинулось гораздо дальше, чем другие аспекты эволюции. Оно и послужило базой для развития всех эволюционных концепций, самой теории эволюции органического мира, венцом которой явилось учение Ч. Дарвина. Изучение функциональной и особенно биохимической эволюции началось значительно позднее. Последние десятилетия ознаменовались бурным подъемом интереса к проблемам функциональной и биохимической эволюции и огромным прогрессом в этих областях.

В короткой статье невозможно сколько-нибудь обстоятельно осветить все пути развития эволюционной биохимии. Путей этих много. О некоторых из них говорится в статье В. Л. Свидерского. Здесь мы остановимся только на проблемах, связанных с изучением предбиологической эволюции и молекулярной эволюции.

Изучение биохимической эволюции неразрывно связано с проблемой происхождения жизни. А. И. Опарин убедительно показал, что, прежде чем возникли первые простейшие существа, «протобионты», должны были создаться те органические молекулы, без которых невозможно представить жизнь, по крайней мере такой, какую мы знаем на Земле. Теперь уже твердо установлено, что почти все молекулы, составляющие основные «кирпичи» биологически важных соединений, могли быть созданы из очень простых предшественников, таких как вода, аммиак, метан, CO_2, в условиях, которые предположительно существовали на «примитивной» Земле. Источником энергии для этих синтезов служили ультрафиолетовая радиация, электрические разряды, тепло. Эти сперва теоретические догадки подтверждаются теперь многочисленными модельными опытами, успешно выполненными в ряде лабораторий. В таких модельных опытах удавалось создать углеводы, жирные кислоты, аминокислоты, нуклеотиды, порфирины и другие соединения. По-видимому, существовал долгий предбиологический период, в течение которого огромное множество молекул и комплексов создавалось, изменялось и разрушалось. Это был период, который можно назвать периодом «борьбы за существование и отбора биомолекул».

Возникает один из первых вопросов, поставленных изучением биохимической эволюции: какие факторы, какие свойства этих уцелевших биологических молекул обеспечили им «выживание»

в этом соревновании биомолекул? Почему живые организмы отобрали именно те типы органических молекул, которые входят в их состав в настоящее время? Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что современные биомолекулы были отобраны из огромного числа возникавших соединений в силу особой пригодности этих молекул для выполнения биологических функций. Одним из этих свойств несомненно является их выраженная полифункциональность, т. е. биомолекулы, как правило, обладают не одной, а несколькими биологически важными функциями, и об их особенной биологической пригодности можно судить, только учитывая всю совокупность этих функций.

Важнейшую роль в отборе биомолекул сыграли и электронные факторы. Среди них особое значение принадлежит сопряженным системам. Очень многие важнейшие молекулы, связанные с основными физиологическими функциями живых организмов (пурины, пиримидины, порфирины, флавины, каротины, ретинали, макроэргические фосфаты, все коэнзимы и многие другие), представляют собой сопряженные системы. Сопряженными или резонансными системами или молекулами называют молекулы, содержащие чередующиеся двойные и простые связи. Они обладают рядом своеобразных черт, и прежде всего повышенной прочностью. Такие молекулы легко образуются и сравнительно трудно разрушаются.

Увеличение стабильности или прочности сопряженных молекул, согласно концепциям квантовой химии, связано с явлениями химического резонанса — феномена, обнаруживаемого молекулами, которым можно приписать две или более структур, отличающихся только распределением электронов. Феномен резонанса приводит к общей стабилизации структуры в силу множественных орбитальных путей, которые могут занять электроны между соответствующими атомами. Естественно допустить, что термодинамическая стабилизация давала заметное преимущество в эволюционном отборе молекул для той или иной биохимической функции и что молекулы, которые в конце концов сохранились, и были наиболее стабильными. В пользу этой точки зрения может служить удивительный «консерватизм» биохимии, т. е. тот факт, что ограниченное количество «узловых» соединений используется во всем животном и растительном царствах и что огромное многообразие функций, выполняемых живыми организмами, связано с относительно небольшим числом основных химических «скелетов».

Остановимся на нескольких иллюстрациях. Порфирины — очень сильно стабилизированные молекулы, в которых четыре пирроловых кольца объединены добавочными двойными связями в сопряженное суперкольцо. Это в высшей степени полифункциональная молекула. Порфирины используются в фотосинтезе, являясь важнейшей составной частью молекулы хлорофилла; в транспорте электронов, входя в структуру дыхательных ферментов; в переносе кислорода, участвуя в построении гемоглобина, миоглобина и других дыхательных пигментов, как будто природа,

«изобретая» этот чрезвычайно прочный скелет, нашла способы использовать его в ряде различных функций. Трудно поверить, что молекула порфирина на самом деле наиболее подходящая для всех ее функций одновременно. И действительно, это не так. Как заметил К. Уолд, хлорофилл относительно плохо поглощает свет как раз в той области спектра, где солнечная радиация наиболее интенсивная. Целый ряд других пигментов мог бы быть использован в фотосинтезе с большей эффективностью, чем хлорофилл. Однако молекула хлорофилла обладает и другими важными свойствами, преимущества которых превышают указанные невыгоды. Порфириновые пигменты фотосинтеза гораздо более стабильны, чем другие пигменты, и, кроме того, порфирины появились в эволюции раньше, согласно данным палеохимии.

Второй пример полифункциональности дает аденин. Эта пуриновая молекула играет совершенно уникальную роль в живой природе. Аденин — одно из наиболее необходимых простых соединений, которое входит в построение множества комплексных и биологически важнейших биомолекул. Помимо участия в структуре нуклеиновых кислот ДНК и РНК, носителей наследственного кода и строителей белковых молекул, аденин является частью нескольких важнейших коэнзимов, НАД, НАДФ, ФАД, КоА и других. Аденин — носитель пирофосфатной цепи в АТФ, главном источнике химической энергии в клетках всех живых существ. Один из ключей этой вездесущности может быть связан с тем фактом, что из всех биологических пуринов аденин обладает наибольшей резонансной стабилизацией. Можно предположить, что в использовании пуриновых и пиримидиновых оснований как компонентов важнейших биомолекул сыграл свою роль естественный отбор, который остановил свой выбор на наиболее стабильных основаниях. Например, установлено, что из пяти оснований нуклеиновых кислот аденин легче всего синтезируется при модельных предбиологических условиях из метана, аммиака и воды под действием тепла или электронного облучения.

Гуанин — также необходимый компонент ДНК и РНК и следующее после аденина по распространенности в живой природе пуриновое основание. Он легко образуется при термальной полимеризации аминокислот в отличие от всех своих менее стабильных изомеров.

Стабилизация сопряженных биомолекул проявляется и в высокой радиационной резистентности, т. е. устойчивости к действию ультрафиолетового и ионизирующего излучения. Эта резистентность была особенно необходима в условиях «молодой» Земли, когда энергия солнца в виде радиации или электронных разрядов и энергия радиоактивности земной коры были основными источниками энергии для синтеза молекул и для процессов полимеризации, приводящих к созданию макромолекул.

Можно привести много интересных фактов о значении резонансной стабилизации или других факторов в выборе природой разных биомолекул, например в выборе зрительного пурпура —

ретиналя в качестве первичного рецептора света в функции зрения или полифосфатов АТФ и АДФ как носителей энергии. Тот изомер ретиналя, который был отобран для зрения, по своей конфигурации не самый стабильный. Но именно он придает наибольшую светочувствительность зрительным пигментам, ибо он легче всего подвергается цис-транс изомеризации под влиянием света.

АТФ и АДФ являются сопряженными молекулами в отличие от обычных, «бедных» энергией фосфатов. Классические свойства АТФ как главного источника энергии для огромного числа биохимических реакций в сущности есть следствие его высокой свободной энергии гидролиза. Причина же лежит в том, что продукты гидролиза образуют систему более стабильную, чем исходные молекулы.

Может быть, самый яркий пример функциональных выгод использования сопряженных молекул в живых системах дают коэнзимы. Биохимические реакции нуждаются для своего протекания в катализаторах, ферментах. Огромное большинство ферментов проявляет свою активность во взаимодействии с коэнзимами. В этих случаях сама реакция протекает на коэнзиме, функция же белкового апоэнзина состоит в обеспечении высокой эффективности и специфичности реакции. Энзимов тысячи, число же коэнзимов очень ограниченно, и практически все коэнзимы — это сопряженные молекулы.

Все сказанное показывает, что в биохимической эволюции предшествовал длинный, самый ранний добиологический период создания необходимых для жизни молекул, основанный прежде всего на чисто физических, абиогенных факторах в отборе и взаимодействии молекул. Исключительно важная роль этих факторов выступает и в образовании межмолекулярных и надмолекулярных ассоциаций, необходимых для создания макромолекул, без которых развитая форма жизни невозможна. Ограничимся лишь одним примером, существенным для понимания возникновения некоторых характерных черт таких ассоциаций, имеющих фундаментальное биологическое значение.

Наиболее замечательная из этих черт — это комплементарность большого числа таких ассоциаций. Особенно знаменита среди них — обусловленная водородными связями парность Уотсона—Крика между пуриновыми и пиримидиновыми комплементарными основаниями в структуре двойной спирали ДНК. Существенно, что такие пары возникают только между нуклеотидами, обнаруживающими комплементарность в уотсон-криковском смысле, т. е. между аденином и тимином или гуанином и цитозином. Никакого взаимодействия не обнаруживается между гуанином и тимином или аденином и цитозином, хотя водородные связи могут в принципе устанавливаться во всех случаях. Вероятное объяснение этому удивительному явлению состоит в том, что стабилизация ассоциаций А—Т и Г—Ц максимальна. Все остальные перекрестные ассоциации всегда менее стабильны. Таким образом, явление комплементарности этих оснований, лежащее

в основе строения и функции генетических нуклеиновых кислот, имеет в основе электронное происхождение.

Итак, ранний добиологический период биохимической эволюции привел к созданию разнообразных молекул, включая макромолекулы. Многие из этих молекул оказались необходимыми или, скажем, пригодными для образования открытых систем, например коацерватных капель, которые Опарин избрал как модель таких систем. В этих системах уже наблюдается известный обмен веществ и энергии с окружающей средой. Иные из образовавшихся веществ обладали каталитическими свойствами по отношению ко многим, протекающим в системе реакциям. Возникли разного рода межмолекулярные связи, в том числе пептидные связи между отдельными, абиогенно возникшими аминокислотами. Где-то на этом этапе эволюции органического мира Земли в «первичном бульоне», содержавшем макромолекулы, возникли простейшие организмы, «протобионты», обладавшие уже метаболизмом и способностью к самовоспроизводству.

Альтернативная гипотеза происхождения жизни исходит из мысли, что жизнь должна была возникнуть на основе абиогенного образования нуклеиновых кислот, одного и более генов (Г. Меллер, Ф. Крик). Среди аргументов в пользу центральной роли нуклеиновых кислот в возникновении жизни выдвигают факт поразительного многообразия функций нуклеотидов (аденина, гуанина, цитозина и других) у современных организмов, о чем уже говорилось выше.

Мы оставим в стороне вопрос, что́ возникло раньше в биохимической эволюции — белковые вещества или нуклеиновые кислоты. Та жизнь, которая утвердилась на Земле, «избрала» матричный механизм редупликации нуклеиновых кислот и использовала нуклеиновые кислоты для синтеза полипептидов и белков. Что было изначальным, остается еще не решенной проблемой. Прошли миллионы и миллионы лет, и Земля оказалась населенной разнообразной флорой и фауной, развившейся в процессе эволюции из этих простейших первичных организмов.

Выше уже говорилось, что происхождение и протекание жизни связаны с макромолекулами. С точки зрения биохимической и функциональной эволюции, особый интерес представляет детальное исследование истории возникновения и совершенствования физиологически активных макромолекул, или, как их называют, «функциональных молекул», в первую очередь белковых, выполняющих в организме определенную, существенную и уже изученную функцию. Предпосылкой к успешному развитию этого направления эволюционной биохимии явились новейшие методы исследования, которые позволяют изучать пространственную структуру белковых молекул и последовательность аминокислот в первичной цепи белка.

Сравнительное исследование детального состава и строения гомологичных (т. е. однотипных) белков у представителей разных типов и классов животного царства показало, что в функциональ-

ных молекулах записана их эволюционная история. Исследования такого рода положили начало одному из новых научных направлений, которое, входя в общую систему эволюционной биохимии, собственно, и получило название «молекулярной эволюции». Это название оправданно, ибо речь идет об изучении эволюции сложных, крупных молекул, макромолекул, выполняющих важные биологические функции. На сегодняшнем этапе изучения молекулярной эволюции главное внимание сосредоточено на молекулах белка и нуклеиновых кислот. Но несомненно оно распространится и на другие биологически важные молекулы и надмолекулярные комплексы, например сложные липиды.

Начало этому направлению, с одной стороны, положили классические работы М. Перутца с сотрудниками, исследовавшими с помощью дифракции рентгеновских лучей строение молекулы гемоглобина; К. Кэндрью с сотрудниками, тем же методом изучившими молекулу миоглобина у нескольких видов животных; Р. Дикерсона с сотрудниками, изучавшими пространственную структуру цитохрома С. С другой стороны, рядом исследователей были изучены аминокислотный состав и последовательность аминокислот в этих и многих других белках у значительного количества видов животных, растений и микроорганизмов.

«Информация, даваемая такими функциональными молекулами, не менее богата, — пишет Дикерсон, — чем та, которую дает биологическое, например, палеонтологическое изучение ископаемых остатков» (Dickerson, 1971, p. 26).

У близкородственных видов в гомологичных белках и состав аминокислот, и их последовательность (ряд) очень близки. Чем отдаленнее филогенетическое родство двух видов растений или животных, тем больше отличий в аминокислотных рядах соответствующих белков. Подсчет числа таких отличий дает известную основу для оценки эволюционных «расстояний», а значит, и периодов времени, прошедших после дивергенции сравниваемых групп организмов, после дивергенции родственных белков. Такого рода исследования и вычисления позволяют построить «филогенетические древа», показывающие связи современных видов и классов между собой и с их предками. Конечно, данных по изменениям химического состава и строения биологически важных молекул еще несравненно меньше, чем данных, которые имеются в распоряжении сравнительных анатомов и зоологов, но существенно то, что эти древа имеют много общего с древами, основанными на морфологических признаках, и прежде всего тот же порядок ветвления. На древах, базирующихся на изучении определенных молекул, порядок ветвления показывает последовательность, в какой данный белок у разных форм становился отличным, т. е. в нем заменялись одни аминокислоты на другие. Каждая замена аминокислоты в цепи гемоглобина, цитохрома или другого белка есть следствие одной мутации оснований ДНК в геноме клетки.

Еще много тут недостаточно изученного. В ходе эволюции могли иметь место повторные замены аминокислоты в той же по-

зиции аминокислотной цепи, т. е. повторные мутации, в том числе и такие, которые восстанавливали первоначальную аминокислоту. В этом случае мутации не оставили следа. Могут быть и другие неопределенности, и на это при расчетах приходится делать поправки. Не все аминокислотные остатки, занимающие определенную позицию в первичной цепи, равноценны, не все они абсолютно необходимы для выполнения «оперативной» молекулой ее биологической функции. Сопоставление последовательностей аминокислот в гомологичном белке (гемоглобине, цитохроме и др.) у разных видов животных показывает, что есть аминокислоты инвариантные, т. е. обязательно повторяющиеся в данной позиции у всех изученных видов, и не инвариантные, терпящие замену на другую аминокислоту. Инвариантные аминокислоты закреплены естественным отбором, и мутации, изменявшие аминокислоту в данной ключевой позиции, отбрасывались им как несовместимые с выполнением функции, часто — как летальные, не дававшие потомства.

Возникает еще вопрос, интересный с эволюционной точки зрения. Если наложить данные по изменениям аминокислотной последовательности в белке у разных представителей животного мира на ось времени (в системе координат), то оказывается, что для разных молекул, разных белков скорости изменения очень различны. Предложены разные меры скорости этих изменений, например время в миллионах лет для 1 % изменений в аминокислотной последовательности гомологичного белка — так называемая единица эволюционного периода (ЕЭП). Чем же определяется скорость эволюции молекул? Каковы принципы управления этой скоростью? Почему одни молекулы эволюционируют быстрее, другие медленнее? Исследователи в области молекулярной эволюции выдвигают мысль, что разные функциональные белки, разные оперативные молекулы должны отличаться по жесткости предъявляемых к их химической структуре требований. Чем строже требования к такой молекуле, чем сложнее ее функции, тем меньше шансов, что случайные мутационные изменения первичной структуры белков будут приняты отбором. Эту мысль хорошо иллюстрирует сравнительная характеристика функций и скорости эволюции фибринопептидов, гемоглобина, цитохрома С и гистона IV, данная в работе Р. Дикерсона (Dickerson, 1971).

Мы не знаем для фибринопептидов никакой определенной функции после того, как они отделились от фибриногена при его превращении в фибрин. Изменчивость этих пептидов очень велика (ЕЭП равна 1 млн. лет). По-видимому, любое изменение в аминокислотах, которое не препятствует отщеплению этих пептидов от фибриногена, является приемлемым.

Гемоглобин имеет определенную функцию — образовывать непрочную связь с кислородом в легких и взаимодействовать с CO_2 в тканях. Требования к молекуле гемоглобина строже, и, его ЕЭП в 6 раз длиннее, чем у фибринопептидов (5.8 млн. лет).

Цитохром С взаимодействует уже не с малыми молекулами, как O_2 и CO_2, но с другими макромолекулами — цитохром-оксидазой и цитохром-редуктазой, еще более крупными, чем сам цитохром. Задачи сложнее и скорости эволюционных изменений еще меньше. ЕЭП — 20 млн. лет.

Примером дальнейшего развития этой идеи служат гистоны, белковый компонент нуклеопротеидов. На 102 аминокислоты гистона IV, выделенного из тимуса теленка и из проростков гороха, найдено только два отличия. Предположительно считают, что дивергенция животных и растений произошла 1000—1200 млн. лет тому назад, т. е. приблизительно 500 млн. лет на 1 % изменений в аминокислотной последовательности гистона IV. Гистон связан с ДНК в ядре. Ему приписывают контрольную функцию над экспрессией информации, закодированной в ДНК. Неудивительно, что белок, связанный с хранением закодированной клеточной информации, так точно специфицирован.

Молекулярная эволюция как одно из направлений в современных исследованиях биохимической эволюции сейчас стремительно развивается.

Литература

Dickerson R. The structure of cytochrome C and the rates of molecular evolution // J. Molec. Biol. 1971. N 1. P. 26—46.

В. Л. Свидерский

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ФИЗИОЛОГИИ

В эволюционной физиологии любая функция организма рассматривается в историческом аспекте. При этом ставится задача выяснить, как возникла эта функция у более примитивных организмов на ранних этапах филогенеза, как она постепенно развивалась, совершенствовалась в процессе эволюции, почему она сейчас такая, а не иная. Таким путем удается проследить наиболее важные закономерности становления и совершенствования различных функций, а на основе этого — даже ставить вопрос о том, как может пойти развитие функций в дальнейшем. Структура и функция при таком подходе рассматриваются, естественно, в своем единстве.

Конечно, проблемы эволюции в физиологии поднимались и раньше. (В нашей стране — А. Н. Северцовым, Х. С. Коштоянцем, И. И. Шмальгаузеном и др.). Об этом писал и сам Л. А. Ор-

бели. Леона Абгаровича Орбели мы считаем основоположником эволюционной физиологии потому, что именно он сформулировал задачи и определил содержание дисциплины, именуемой эволюционной физиологией.

Основными задачами эволюционной физиологии он считал изучение эволюции функций и функциональной эволюции. При решении этих задач должны применяться четыре основных приема, или пути исследования. Во-первых, это сравнительно-физиологический, или филогенетический путь. Сравнивая функции, неодинаково развитые у разных представителей животных, можно выявить важные эволюционные закономерности, лежащие в основе совершенствования функций. Во-вторых, это путь изучения формирования и развития функций в онтогенезе. Здесь на сравнительно коротком отрезке времени удается проследить, как и с какой скоростью формируется та или иная функция. Онтогенез, в основных, конечно, чертах, повторяет то, что имело место в филогенезе. В-третьих, это путь экспериментальных (искусственных) воздействий: например, перерезка нерва, снабжающего мышцу. Интересно, что мышца после такой операции как бы возвращается по своим функциональным характеристикам на более ранние этапы своего развития. После регенерации нерва мышца постепенно снова приобретает свойства и характеристики, присущие нормальной мышце. Таким образом, какой-то отрезок эволюционного процесса может быть здесь прослежен сначала в обратном, а потом в прямом направлении. Четвертый путь связан с использованием клинического материала. Здесь «эксперимент» с различными выключениями ставит сама природа во время заболеваний (например, и чаще всего — заболеваний мозга). При этом некоторые симптомы болезни представляют собой отголосок того, что имело место на более ранних этапах эволюционного развития.

Помимо болезней, патологическое действие на организм человека и животных с соответствующими симптомами могут оказывать и различные факторы внешней среды (изменение атмосферного давления, повышение радиации, яды и т. п.). Важно отметить, что некоторые из таких факторов способны оказывать влияние и на сам процесс эволюции функций. Я не буду более подробно останавливаться на всех этих проблемах, важных для теории и практики. Скажу только, что многие из таких проблем могут быть поняты и решены только с позиций эволюционной физиологии.

Для решения проблем эволюционной физиологии в 1956 году в Ленинграде по инициативе Орбели был создан специальный Институт эволюционной физиологии (ныне — Институт эволюционной физиологии и биохимии) им И. М. Сеченова АН СССР. Ныне Институт является мощным научным центром, исследования в котором ведутся широким фронтом с применением физиологических, биохимических и морфологических методик, с использованием вычислительной техники. Можно сказать, что сбылась мечта Л. А. Орбели о единении физиологии, биохимии и морфологии при решении проблем эволюционной физиологии. Ряд

проблем эволюционной физиологии успешно разрабатывается и в других научных коллективах нашей страны.

Каковы же успехи современной эволюционной физиологии, в чем состоят основные тенденции ее развития, каковы проблемы, возникшие перед этой научной дисциплиной, требующие своего решения?

Понятно, что в одной статье невозможно сколько-нибудь детально охватить все эти вопросы. Поэтому сделаю я это лишь на отдельных, наиболее близких мне примерах.

Заранее прошу прощения за то, что при своем изложении не буду называть авторов приводимых мною материалов, хорошо и так известных в нашей стране и внесших существенный вклад в решение актуальных проблем эволюционной физиологии.

Еще И. М. Сеченов подчеркивал, что все многообразие внешних проявлений мозговой функции может быть сведено в конечном счете к мышечному сокращению. Не случайно эволюции нервно-мышечных отношений Орбели всегда уделял самое большое внимание. Анализ иннервационных отношений Орбели проводил преимущественно на позвоночных животных, и его всегда интересовал вопрос: проявляются ли выявляемые им закономерности в ряду беспозвоночных?

Работы последних лет, выполненные на различных представителях первичноротых, показывают, что основные принципы развития нервно-мышечных отношений, установленные Орбели в ряду вторичноротых, полностью реализуются и здесь. По мере увеличения скорости функционирования мышц у беспозвоночных происходит утрата ими способности к миогенному автоматизму, мышцы все более подчиняются влияниям, передающимся к ним из центральной нервной системы. Регулирующий тип влияния нервной системы сменяется пусковым, обеспечивающим быстрые и точные реакции мышечного аппарата. Вместе с тем общая тенденция подчинения локомоторных мышц влиянию со стороны нервной системы в связи с увеличением скорости функционирования этих мышц у беспозвоночных может иметь и определенные особенности. Но это — специальная тема.

Любопытно, что основные закономерности, лежащие в основе эволюции иннервационных отношений и выражающиеся в только что отмеченной поэтапности этого процесса, находят свою реализацию и в эволюции самой центральной нервной системы.

Известно, что в раннем онтогенезе у теплокровных возникают периодические вспышки моторной активности. Эти вспышки появляются очень рано, до созревания рецепторных систем, и, таким образом, они не являются рефлекторными, а генерируются по заданным программам. С момента же замыкания первых рефлекторных дуг становятся возможными рефлекторные реакции, но они ограничиваются поначалу локальным фазным ответом, за которым (при достаточной силе стимуляции) следует генерализованная периодическая активность, которая является не чем иным, как тем же аутогенным автоматизмом, извлеченным из латентного

состояния с помощью рефлекса. Эта активность стереотипна и не меняется при изменении параметров стимуляции. В последующем процессе развития взаимоотношений между аутогенными и рефлекторными моторными механизмами в онтогенезе теплокровных присутствуют все формы субординационных влияний. Имеется стадия независимого автоматизма, его регуляции и торможения.

Какова судьба механизма периодического возбуждения во взрослом организме теплокровного? В ряде структур головного мозга периодический феномен сохраняется в течение всей жизни, отчетливо выявляясь, например, во время сна. Но и в спинном мозгу он не исчезает полностью. Спинальный автоматизм составляет существенный компонент ряда ритмических моторных актов, таких как чесательный рефлекс или ходьба. Роль спинальных механизмов в осуществлении ритмических движений типа локомоции и чесания у взрослых теплокровных в настоящее время подробно изучается на клеточном уровне.

Центральный автоматизм является рабочим механизмом при осуществлении локомоторных реакций не только у позвоночных, но и у беспозвоночных животных, причем у последних этот автоматизм проявляется особенно четко. Так, летательные движения насекомого, как показывают исследования последних лет, также осуществляются по центральным программам, и даже полная деафферентация не устраняет типичных команд, посылаемых центрами к мышечному аппарату. При этом, как и в случае онтогенеза теплокровных, в покое насекомого этот автоматизм находится в латентном состоянии и вызывается с помощью рефлекторного механизма.

Проблема формирования двигательного поведения животных является одной из центральных, и эволюционная физиология вносит в решение этой проблемы существенный вклад.

Значителен вклад эволюционной физиологии и в изучение эволюции структурно-функциональной организации мозга позвоночных. В настоящее время выделены критические этапы в ходе энцефализации мозга в филогенезе. Изучена координационная и интегративная деятельность новой коры в восходящем ряду млекопитающих. Установлено, что неокортикализация развивается по таким же закономерностям, которые были ранее установлены в отношении энцефализации, т. е. по принципу развития от диффузных неспециализированных форм функционирования к дискретным специализированным формам и по принципу этапности развития.

Большие успехи достигнуты в области изучения биохимической эволюции мозга. Накоплены данные, позволяющие рассматривать конкретные механизмы путей эволюции пептидных нейромедиаторов и нейромодуляторов — соединений, играющих исключительно важную роль в функционировании мозга. При этом установлена возможность глубоких эволюционных изменений систем пептидной регуляции при минимальном изменении генома.

Важные результаты получены при поиске рецепторов биологически активных эндогенных нейропептидов. Установлено, что вероятными кандидатами на такие рецепторы являются так называемые опиатные рецепторы, сосредоточенные в определенных участках серого вещества головного и спинного мозга. Получены интересные данные о циклических нуклеотидах, как древнем средстве межклеточных коммуникаций.

Достижения у эволюционной физиологии имеются не только при изучении центральной, но и вегетативной нервной системы. Решена, наконец, загадка механизма адаптационно-трофического влияния симпатической нервной системы на мышцу. Интересны данные, полученные физиологами-эволюционистами в отношении эволюции сна.

Данные, полученные при изучении эволюции фоторецепторов, позволяют приблизиться к пониманию общих физических и физиологических закономерностей, подчиняясь которым, механизмы фоторецепции конвергируют к одной общей схеме независимо от таксономической принадлежности животного и его филогении. Большие успехи достигнуты также при изучении эволюции слуховой функции, функции хеморецепторов и механорецепторов. Получены данные, подтверждающие предположение Орбели об эфферентной регуляции рецепторных аппаратов.

Особо хочется сказать об интересных исследованиях развития вестибулярного аппарата у личинок амфибий и рыб в условиях невесомости. Они показывают, что специфический стимул (гравитация) не является, видимо, необходимым для развития этих рецепторов в онтогенезе, хотя появление органа гравитации в филогенезе, очевидно, связано с этим стимулом.

Существенны успехи эволюционной физиологии при изучении эволюции медиаторов, нейросекреторных и гормональных механизмов. Здесь следует отметить данные о функциональной роли ацетилхолина и биогенных моноаминов на различных этапах фило- и онтогенеза и ряд других.

При изучении эволюции внутренних органов и систем получены интересные данные о развитии механизмов регуляции мозгового кровообращения в онто- и филогенезе, об эволюции почечной функции.

Проблемы физиологии человека всегда находились и находятся в центре внимания специалистов, работающих в области эволюционной физиологии. Все, что говорилось выше, применимо во многих отношениях и для понимания физиологии человека, но в данном случае я имею в виду исследования, проводимые специально на человеке. Здесь очень много интересного в исследованиях высшей нервной деятельности ребенка, в частности развития у него речевой функции. Однако в качестве примера я остановлюсь на работах в области изучения функциональной специализации больших полушарий мозга, поскольку эти работы тесно связаны с клиникой, а клинический метод, как я уже говорил ранее, является одним из основных в эволюционной физиологии.

Проблема функциональной асимметрии мозга сейчас признана одной из самых важных для понимания механизмов психической деятельности. В решении этой проблемы большую помощь оказывает метод лечения психических больных (метод односторонних электрошоков), который одновременно является информативным способом изучения функциональной специализации полушарий мозга. Здесь видно, как тесно смыкаются в эволюционной физиологии фундаментальные и прикладные проблемы. Исследования функциональной асимметрии важны не только для клиники. Они могут быть использованы и используются для совершенствования профориентации и профотбора, при конструировании искусственного интеллекта и для решения других задач, стоящих перед робототехникой.

Тесно с клиникой и космонавтикой связаны работы в области изучения эволюции мозгового кровообращения, развития органа гравитации. Новый оригинальный метод изучения функции органа слуха с помощью фокусированного ультразвука является одновременно и перспективным методом лечения некоторых форм глухоты человека.

Сравнительный анализ действия медиаторов и других биологически активных соединений также ведет в клинику, а подобные исследования, проводимые на насекомых и других беспозвоночных, необходимы для создания эффективных и избирательно действующих инсектицидов, феромонов и других соединений. Число примеров вклада эволюционной физиологии в решение практических задач можно было бы расширять и расширять.

Говоря об эволюционной физиологии сегодняшнего дня, нужно прежде всего отметить высокий и все возрастающий технический и методический ее уровень. Процессы, происходящие в организме человека и животных, в настоящее время могут исследоваться на клеточном, субклеточном, молекулярном уровнях. В руках ученых имеются точнейшие и тончайшие морфологические, биохимические, нейрофизиологические и другие методики. Использование их позволяет изучать интимные механизмы передачи возбуждения в синапсах, например, выявлять соотношение между электрическими и химическими синапсами у различных животных при переходе от примитивных к более развитым формам. Только на молекулярном уровне могут быть поняты основные принципы развития механизмов проведения и передачи в нервной клетке, роль в этих процессах ионных каналов и т. п. Уже получены очень существенные результаты такого рода исследований. Особенно важным представляется знание молекулярных механизмов, обеспечивающих жизнедеятельность клеток, для функциональной эволюции. Например, для понимания путей эволюции зрения принципиально важно знать молекулярное строение зрительных пигментов. Если действительно родопсин бактерий и родопсин высших позвоночных имеет общие черты строения, то, выявив их, мы поймем функциональную эволюцию зрительных пигментов, поймем «неизбежность» того пути, по которому пошла эволюция, его выгоды

перед другими вариантами строения зрительного пигмента. Это же справедливо для широкого круга молекулярных компонентов клетки: рецепторов для медиаторов и гормонов, ионных каналов, ферментных ансамблей и т. д.

Эволюция субклеточных структур, таких как синапсы нервной системы или кишечные микроворсинки, или элементы нефрона и т. п., может быть понята только с помощью знания о молекулярном строении компонентов этих структур. Эволюционная физиология должна развиваться в тесном содружестве с молекулярной биологией, физико-химической биологией, со специалистами, занимающимися изучением функционирования биологических мембран. Успехи этих направлений науки делают возможным дальнейший успех эволюционной физиологии, а ее достижения в свою очередь оказываются необходимыми для развития биологической науки в целом.

Важно подчеркнуть, что в настоящее время перед эволюционной физиологией открываются не только новые технические и методические подходы, но и принципиально новые пути, или методы, исследования, которых просто раньше не существовало. В качестве примеров я назову два из них. Изучая интимные процессы, происходящие на молекулярном уровне, человечество в последние годы научилось вмешиваться в эти процессы, в том числе — направленно влиять на механизм передачи наследственности. В результате стало возможным, пусть пока в основном в перспективе, создавать новые организмы, не существующие в природе, или, во всяком случае, встраивать в уже имеющиеся организмы не предусмотренные эволюцией функциональные системы. Это новое перспективное направление получило название «генная инженерия». Для физиологов же эволюционистов — это еще один путь исследования эволюционного процесса, его становления, взаимодействия и «притирки» функциональных систем на уровне организма и т. п. Второй путь изучения эволюции функций и функциональной эволюции открывает нам метод математического моделирования. Здесь мы получаем возможность не только исследовать на модели, как может повести себя та или иная функция при тех или иных воздействиях или процессах, но и моделировать сам эволюционный процесс в различных его проявлениях. Такой метод при всей его условности дает возможность выявлять пути, по которым шла или могла бы пойти эволюция различных функций.

Сегодня специалисты, работающие в области эволюционной физиологии, получили в свои руки ряд новых, перспективных объектов исследования. Это и культуры различных тканей, и мутанты с очень интересными свойствами. Значительно расширился по сравнению с прежними годами и набор так называемых лабораторных животных, появились их чистые линии и т. п. Особое внимание следует обратить на необходимость более широкого использования в качестве объектов исследований беспозвоночных животных различного уровня организации. Не исключено, что

с помощью методов эволюционной физиологии мы сможем разгадать все еще не решенную загадку о происхождении и эволюции многоклеточных организмов. Параллелизм, выявляемый при изучении некоторых функциональных систем высших беспозвоночных и, скажем, млекопитающих, дает возможность не только приходить к важным эволюционным обобщениям, но и использовать беспозвоночных в качестве относительно простых и удобных модельных объектов при решении некоторых проблем общей физиологии, в том числе физиологии человека. К сожалению, таких исследований в области эволюционной физиологии у нас проводится явно недостаточно. В силу ряда причин уменьшилось за последние годы также число исследований в области онтогенеза.

Благодаря техническим возможностям мы научились спускаться на самые глубокие уровни живого, анализировать самые интимные процессы, происходящие в клетке. Перед нами встает задача на основе имеющейся детальной информации уметь обобщать получаемые данные, подниматься до уровня понимания механизмов поведения животных и человека. Работ же по изучению эволюции поведения животных у нас еще также явно недостаточно.

Есть в эволюционной физиологии сегодняшнего дня и проблемы, я бы сказал, философского, или, во всяком случае, методологического характера (генную инженерию и математическое моделирование эволюционного процесса также можно сюда причислить). В эволюционной физиологии существуют два понятия: «эволюция функций» и «функциональная эволюция». За четверть века, прошедшие со дня смерти Орбели, содержание этих понятий подверглось углублению и дальнейшему осмысливанию. Но я не буду на этом вопросе больше останавливаться, поскольку в настоящем сборнике публикуется статья Ю. В. Наточина, в которой представлен детальный анализ этих проблем на примере эволюции водно-солевого обмена. Новый подход к решению проблем функциональной эволюции был недавно предложен в докладе Наточина на Чтениях, посвященных 100-летию со дня рождения Орбели. Сюда относятся факторы, предопределившие направление эволюции каждой из функций, взаимосвязь в развитии функциональных систем, проблема целостности организма, происхождение и механизмы приспособительных реакций.

Изучая эволюцию функций на все более глубоких уровнях живого, физиологи сталкиваются, на первый взгляд, с парадоксальным явлением: физиология там практически смыкается с биохимией и даже с морфологией. Ведь любые физиологические перестройки на микроуровне осуществляются с помощью тех или иных соединений, молекул, ионов. С другой стороны, все эти процессы реализуются с помощью определенных структур, например на мембранах. Таким образом, если на макроуровне мы провозглашаем тезис о необходимости единства физиологии, биохимии и морфологии при изучении проблем эволюционной физиологии, то на микроуровне мы приходим к необходимости этот тезис

практически реализовать, если хотим изучать тонкие механизмы, лежащие в основе эволюционного процесса.

В глубинах живого мы сталкиваемся еще с одной методологически важной проблемой: где тот рубеж, когда еще можно говорить об эволюционных преобразованиях живого? Или — иными словами — каковы те элементарные кирпичики, которые сами по себе не эволюционируют, но обуславливают эволюционный процесс за счет особых сочетаний и комбинаций (я не имею в виду вещество наследственности). (См. статьи А. М. Уголева и Е. М. Крепса в этом сборнике). Ну и, наконец, снова возвращаясь из глубинных пластов живого к целостному организму (а именно он, в конечном счете, нас интересует), хочется сказать о необходимости более тесного единения не методик и подходов, а специалистов, работающих в области эволюционной физиологии и морфологии. Только тогда возможно координировать взаимные усилия и получать сопоставимые и достаточно корректные результаты. Именно по этому пути, мне думается, и идет наша биологическая наука.

К. В. Манойленко

ЗНАЧЕНИЕ ДАРВИНИЗМА ДЛЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Эволюционная физиология растений, пройдя два этапа в своем развитии, сложилась к настоящему времени в самостоятельное научное направление со своим предметом, задачами и методами исследования (Манойленко, 1974, 1983). Она предполагает познание филогенеза функций в их взаимосвязи и сопряженности с эволюцией морфологической и анатомической структуры растения, ее биохимической организации, а также изучение функциональной эволюции. Задача последнего направления работ состоит не только в выявлении закономерностей преобразования функций в ходе эволюции, но и в установлении тех общих принципов, на основе которых осуществляется приспособительное реагирование растений на изменяющиеся факторы среды. Сегодня физиология растений доставляет конкретные материалы для изучения проблем эволюционной теории – субстрата эволюции, движущих сил, закономерностей эволюционного процесса (Завадский, 1974).

Существенно уяснить те факторы, которые более всего способствовали формированию эволюционной фитофизиологии, превращению ее в самостоятельное научное направление. Наиболее мощным, решающим фактором такого развития следует считать появление в 1859 году эволюционной концепции Дарвина.

Период, предшествовавший этому событию, был отмечен для физиологии растений рядом достижений в ее собственном формировании. К этому времени были получены первые знания о воздушном и почвенном питании растений, созданы фактические предпосылки для проникновения эволюционных идей. Благодаря трудам В. Гофмейстера, Дж. Гукера, Н. И. Железнова, Ф. Унгера, М. Шлейдена и других ученых в физиологии растений были заложены начала сравнительного и онтогенетического методов исследования, созданы представления об единстве и изменчивости природы. Однако только дарвинизм ввел в физиологию растений исторический метод. В этом процессе соединенно действовали два стимула, два условия: сама теория Дарвина о причинных механизмах эволюции и предложенная им система ее доказательств. Значительное место здесь занимали аргументы, почерпнутые Дарвином из физиологии растений. Его работы по движению и раздражимости растений, исследования по биологии цветка, проблемам пола и оплодотворения были предприняты для обоснования положения об единстве происхождения органического мира через доказательство отсутствия принципиальных различий между животными и растительными организмами в их функциях. Позднее эта группа доказательств была дополнена биохимическими данными (Мирзоян, 1984). Опыты с растениями, наблюдения за их жизнью, за многообразием растительных форм в природе давали Дарвину богатый материал для анализа изменчивости организмов и приспособлений к среде, для подтверждения принципа естественного отбора.

Привлекая ботанико-физиологический материал для общебиологических выводов, Дарвин вместе с тем вносил весомый вклад и в разработку с эволюционных позиций крайне сложных вопросов самой ботаники. Это прежде всего относится к его открытиям в области геотропизма, исследованию насекомоядных растений. На примере анализа движений у растений Дарвин показал, как нужно изучать ту или иную функцию, ее генезис, развитие. В своих фитофизиологических работах (1941а, 1941б; 1948) он выявил факторы, объясняющие происхождение функции движения — ее адаптивное значение, историю формирования — через выявление промежуточных ступеней развития, от примитивного до современного состояния функций у растений разных систематических групп.

Переход физиологов растений на путь применения в исследованиях эволюционного принципа совпадает с борьбой биологов за утверждение дарвинизма, что хронологически приходится на первый (1859—1864 гг.) и второй (1865—1900 гг.) этапы развития эволюционной теории в периодизации К. М. Завадского (1973). Определяющим моментом этого процесса явилось стремление физиологов не только понять теорию Дарвина, соединив ее с задачами своей науки, но и содействовать ее восприятию широкими кругами образованного общества. Именно фитофизиологи выступили в авангарде распространителей идей дарвинизма на страни-

цах таких журналов, как «Вестник Европы», «Вестник естественных наук», «Русский вестник», «Русская мысль». Как показал специально проведенный анализ (Манойленко, 1974, 1983), отечественные физиологи проявили прогрессивный подход к осмыслению и разработке теории Дарвина, к построению системы ее доказательств. Ныне широко освещена роль К. А. Тимирязева (Завадский, 1973; Гайсинович, 1982), которая в свое время была отмечена и сыном Ч. Дарвина — Френсисом Дарвином (Ракитин, 1943). Однако деятельность других фитофизиологов до сих пор не получила оценки и рассмотрения в литературе по истории эволюционного учения. Между тем ботаники-физиологи, современники Дарвина — А. Ф. Баталин, Н. И. Железнов, С. А. Рачинский, В. А. Ротерт, А. С. Фаминцын — содействовали популяризации дарвинизма, развитию на его основе эволюционной физиологии растений. С. А. Рачинский был автором первого перевода на русский язык книги Дарвина «Происхождение видов», а также серии статей, освещающих ее главные положения (1859, 1860, 1863). Изучение первоисточников и неопубликованных архивных материалов дает возможность ввести в научный оборот малоизвестные факты. Так, распространителем учения Дарвина среди широких кругов ботаников и садоводов в середине 70-х годов прошлого столетия был Н. И. Железнов, который применил установки дарвинизма к своей области научного исследования по проблемам водного режима и морозоустойчивости растений. Дополнив число доказательств изменчивости растений (1876), он включился в дискуссию, которая шла вокруг работы Дарвина с насекомоядными растениями. Объектом своих исследований Железнов [1] избрал росянку (*Drosera longifolia* Sm.) и все наблюдения проводил в условиях ее естественного местообитания — на сфагновых болотах Новгородского края. Он исследовал особенности ее корневой системы, приспособления листовой пластинки к ловле насекомых. Железнов стремился новыми опытами раскрыть способности росянки питаться животной пищей, обосновать вывод Дарвина об адаптивном значении явления насекомоядности у растений.

Существенную помощь Дарвину в подборе материалов и обосновании его выводов, изложенных в работах по движению и раздражимости растений, оказал и другой отечественный ботаник-физиолог А. Ф. Баталин (1876, 1877). Противники теории естественного отбора в качестве одного из возражений выдвигали довод, что якобы действием отбора нельзя объяснить множество мелких особенностей строения организмов, являющихся, по их мнению, бесполезными. Данные же из области ботаники (например, о происхождении функции движения, ее адаптивном значении) свидетельствовали в пользу дарвинизма, подтверждали объяснение причин адаптациогенеза. В развитие идей Дарвина Баталин провел большую серию исследований по изучению зависимости никтина-

[1] ЛО Архива АН СССР, ф. 1, оп. 1а, № 124, § 180.

стических движений от факторов среды. Баталин сообщал о результатах своей работы Дарвину, о чем имеются упоминания в книге последнего «Способность к движению у растений» (1941б). Эти данные английский ученый использовал в своей работе для аргументации положения о приспособительном характере движений у растений. Таковыми, в частности, являлись сведения Баталина о движении листочков *Oxalis acetosella* L. под влиянием непосредственного солнечного освещения (Дарвин, 1941б, с. 361, 440).

В русле интересов Дарвина лежало изучение Баталиным биологии насекомоядных растений, механизма движений росянки, мухоловки, жирянки. Материалы этих исследований были обобщены Баталиным в книге «Механика движения насекомоядных растений» (1876). Однако установлено, что эта работа оказалась неравноценной в своих частях. Наряду с фактическими данными, расширяющими знания ученых о насекомоядных растениях, Баталин привел доводы, которые ставили под сомнение факт их питания животной пищей и получаемой от этого пользы. В других же местах книги Баталин признавал вывод Дарвина о биологическом значении насекомоядности правильным, подтверждая конкретными данными факт всасывания растениями тех органических веществ, которые извлечены ими из тела пойманного насекомого. Известная противоречивость во взглядах Баталина и дала повод К. А. Тимирязеву сослаться на него как на оппонента Дарвина (Тимирязев, 1939б, с. 564).

Общий вклад, внесенный Баталиным в изучение природы насекомоядных растений, велик. В 80-х годах он опубликовал работу, посвященную выяснению функции эпидермиса в урнах малоизученных тогда растений из родов *Sarracenia* и *Darlingtonia*, где полностью разделил дарвиновскую трактовку феномена насекомоядности у растений. Он констатировал наличие у них приспособлений для всасывания веществ, извлеченных из тела пойманного насекомого. Тем самым он доказывал принадлежность этих растений к настоящим насекомоядным, развивал представления об адаптивном значении их структур и функций.

Стремление отечественных ботаников-физиологов воспринять дарвинизм, дополнить систему его доказательств отчетливо прослеживается в деятельности Фаминцына. Заняв в 70-х годах четкую позицию в высокой общей оценке трудов Дарвина и их значения для биологических наук, Фаминцын наряду с этим выделил недостаточно разработанные места в дарвинизме. Он отметил, что объяснение постепенного усложнения организмов, т. е. проблема прогрессивного развития, составляет «самую слабую сторону» этого учения (Фаминцын, 1874, с. 17—18). Фаминцын провел большую работу по внедрению принципов эволюционизма в науку о жизнедеятельности растений. В противоположность своим современникам, крупнейшим физиологам XIX века — Ю. Саксу и Ю. Визнеру, он согласился с открытием Дарвина наличия у растений пространственного разделения сенсорной

и моторной функций. Ныне выявлены те каналы, через которые Фаминцын осуществлял синтез физиологии растений с эволюционными представлениями. К их числу относятся: установление структурного и функционального сходства между растительными и животными организмами, а также между растениями, находящимися на различных ступенях системы; выявление приспособительной ценности структур и функций растения.

Существенное значение имеют исследования Фаминцына по проблеме адаптаций. Эти его материалы, рассеянные в различных работах, до сих пор не были учтены в литературе по истории эволюционной мысли в России. Ученый описал ряд конкретных приспособлений (например, к перекрестному опылению, водообмену и др.), предложил опыт их классификации, затронул вопросы теоретического характера с выходом к общебиологической проблеме причин и закономерностей адаптациогенеза. Уже указывалось, что Фаминцын не принадлежал к лагерю антидарвинистов, как это следовало из ряда высказываний К. А. Тимирязева (1939 г) и последующих характеристик, например, П. А. Баранова (1944). Эти устоявшиеся представления в значительной степени были обусловлены той дискуссией, которая сто лет назад шла вокруг книги Н. Я. Данилевского (1885, 1889), опровергавшей учение Дарвина. Критическое выступление Фаминцына (1889) не удовлетворило Тимирязева, что нашло отражение в ряде его статей. В итоге имя Фаминцына соединялось с антидарвинизмом, а позднее вообще было предано забвению (Райков, 1957). Только в последние годы комплексный подход к наследию ученого под углом зрения особенностей общественной и научной жизни той эпохи, в соединении с его эволюционными и философскими воззрениями, позволил пересмотреть эту оценку, выявить истинную роль Фаминцына в построении эволюционной физиологии растений,[2] в обосновании явления симбиоза как фактора эволюции.

Расширению сферы действия дарвинизма, проникновению его принципов в различные разделы биологии во многом содействовали памятные дарвиновские дни. Всякий юбилей Дарвина, начиная с первого, давал повод ученым вновь и вновь обращаться к наследию величайшего мыслителя, раскрывать в нем новые грани, новые точки соприкосновения с проблемами конкретных биологических исследований. Так, ученые Академии наук, среди которых был И. П. Бородин, готовя адрес Кэмбриджскому университету по случаю 100-летия со дня рождения Дарвина, особо подчеркнули значение дарвинизма для развития биологии в России.[3] К. А. Тимирязев в своей статье, посвященной этой же дате, писал: «Можно только отметить, что если пятьдесят лет тому назад новое учение явилось вполне неожиданно, то теперь, после полувековых ожесточенных нападок, за последние десятилетия

[2] См.: Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л., Наука, 1981. 222 с.

[3] ЛО Архива АН СССР, ф. 2, оп. 1-1909, № 20, л. 22.

(под влиянием клерикально-политической реакции) вновь обострившихся, оно вполне выдержало свой искус и продолжает быть тем же единственным ключом для объяснения основной загадки живой природы, каким было в момент своего появления» (1939в, с. 579).

Развитие эволюционной физиологии растений на всем ее протяжении от 1859 г. подтверждает истинность этих слов Тимирязева. Используя принципы дарвинизма при изучении функций растений, разработанную Дарвином систему его доказательств, фитофизиологи смогли расширить и детализировать знания о биологической ценности структур и функций, о приспособительном реагировании процессов жизнедеятельности растения на факторы среды. Они внесли заметный вклад в разработку ряда проблем эволюционной теории: А. С. Фаминцын — о прогрессивном развитии; К. А. Тимирязев — об изменчивости, историческом методе в биологии; В. Н. Любименко — об адаптациогенезе, о проблеме борьбы за существование; Н. Г. Холодный — о происхождении жизни, причинах эволюции и т. д. Эволюционная фитофизиология дает все новые и новые доказательства единства органического мира. Раскрывая характер многообразия реакций растения на факторы среды, эта область биологии способствует познанию особенностей модификационной изменчивости, являющейся необходимой предпосылкой процесса эволюции. Установленные наукой факты, свидетельствующие о множественности способов приспособления растений к одной и той же среде (например, аридной), об их формировании, обосновывают дарвиновское понимание процесса становления приспособленности путем естественного отбора.

Литература

Баранов П. А. Исторический метод в работах В. Л. Комарова // Вестник АН СССР. 1944. № 10. С. 63—72.

Баталин А. Ф. Механика движения насекомоядных растений. СПб., 1876. 77 с.

Баталин А. Ф. Об особенностях в устройстве верхней кожицы листьев насекомоядных растений: *Darlingtonia, Sarracenia, Nepenthes, Pinguicula* // Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. Т. VIII. 1877. Протоколы. С. 126—127.

Гайсинович А. Е. Восприятие менделизма в России и его роль в развитии дарвинизма // Природа. 1982. № 9. С. 42—52.

Данилевский Н. Я. Дарвинизм: Критическое исследование. СПб., 1885. Т. I, ч. I. 519 с.; Т. I, ч. II. 530 с.; Т. II, 1889. 83 с.

Дарвин Ч. Движения и повадки лазящих растений (1875) // Соб. соч. В 9-ти т. М.; Л., 1941а. Т. 8. С. 45—152.

Дарвин Ч. Способность к движению у растений (1880) // Соб. соч. В 9-ти т. М.; Л., 1941б. Т. 8. С. 161—524.

Дарвин Ч. Насекомоядные растения (1875) // Соб. соч. В 9-ти т. М.; Л., 1948. Т. 7. С. 313—586.

Железнов Н. И. Некоторые сведения о Дарвине и его трудах по садоводству и ботанике // Вест. Рос. о-ва садоводства. 1876. № 1. С. 27—37; № 4. С. 198—213.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., 1973. 423 с.

Завадский К. М. Эволюционная биология и ее отношение с эволюционной теорией // Проблемы эволюционной физиологии растений. Л., 1974. С. 5—8.

Манойленко К. В. Развитие эволюционного направления в физиологии растений. Л., 1974. 255 с.

Манойленко К. В. Эволюционные аспекты проблемы засухоустойчивости растений. Л., 1983. 244 с.

Мирзоян Э. Н. Развитие сравнительно-эволюционной биохимии в России. М., 1984. 271 с.

Райков Б. Е. Из истории дарвинизма в России // Тр. Ин-та истории естествозн. и техн. АН СССР. 1957. Т. 16, вып. 3. С. 3—33.

Ракитин Ю. В. Памяти К. А. Тимирязева // Великий ученый борец и мыслитель. М.; Л. 1943. С. 33.

Рачинский С. А. О современных задачах физиологии растений // Русский вестник. 1859. Сентябрь, кн. 1. С. 36—45.

Рачинский С. А. Размножение водорослей // Вестн. естеств. наук. 1860. № 19. С. 595—616.

Рачинский С. А. Цветы и насекомые // Русский вестник. 1863. № 1. С. 347—396.

Тимирязев К. А. Исторический метод в биологии / Соч. В 10-ти т. М., 1939а, Т. VI. С. 13—237.

Тимирязев К. А. Чарлз Дарвин и его учение // Соч. В 10-ти т. М., 1939б. Т. VII. С. 39—538.

Тимирязев К. А. Первый юбилей дарвинизма (1 июля 1858 г.—1 июля 1908 г.) // Соч. В 10-ти т. М., 1939в. Т. VII. С. 578—579.

Тимирязев К. А. Развитие естествознания в России в эпоху 60-х годов. // Соч. В 10-ти т. М., 1939 г. Т. VIII. С. 137—177.

Фаминцын А. С. Дарвин и его значение в биологии. СПб., 1874. 22 с.

Фаминцын А. С. Учебник физиологии растений. СПб., 1887. 304 с.

Фаминцын А. С. Н. Я. Данилевский и дарвинизм. Опровергнут ли дарвинизм Данилевским? // Вестн. Европы. 1889. Т. 1, кн. 2. С. 616—643.

Л. А. Фирсов

ЭВОЛЮЦИОННОЕ СТАНОВЛЕНИЕ ПРЕДМЕТНО-ОРУДИЙНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У ПРИМАТОВ

Трудами психологов, приматологов и философов показано, что способность к манипулированию разнообразными предметами — предметная деятельность — является неотъемлемой частью сложного поведения всех представителей отряда приматов. Гипотеза, сформулированная нами на основании литературного материала и собственных экспериментальных данных, полученных на обезьянах, заключается в том, что характер использования непищевых предметов внешней среды отражает эволюционный уровень развития их головного мозга и локомоторного аппарата, в основном передних или верхних конечностей. Основные линии использования животными природных объектов касались защиты от врага, нападения на жертву, проявления полового (токового) поведения, манипуляций в процессе ориентировочно-исследовательской деятельности. Сравнение их в ряду млекопитающих показывает, что операции с предметами у остальных видов животных никоим образом не сходны с огромным разнообразием манипуляций, которые имеются у обезьян.

Вместе с тем мысль, что животное и даже такое, как антропоид, может оперировать предметами в качестве орудия, до сих пор считается еретической, хотя спорящие стороны пока не располагают убедительным определением термина «орудие» (Войтонис, 1949; Ладыгина-Котс, 1959; Кочеткова, 1973, и др.). В работах И. П. Павлова и его сотрудников были подмечены видоспецифические черты в поведении у шимпанзе Роза и Рафаэль. Говоря о манипулировании шимпанзе с предметами, Павлов отмечал доминантный характер этой деятельности, которая способна отчетливо тормозить пищевую потребность. Не ускользнула от его внимания и способность шимпанзе воздействовать одним предметом на другой. На одном из заседаний он сказал: «В помещении, где находились обезьяны, обрезали трубу и забили ее пробкой, так две обезьяны потратили три часа на то, чтобы эту пробку вытащить, и в конце концов достали гвоздь и гвоздем выковыряли эту пробку» (Павловские клинические среды. 1954. Т. 1. С. 260). Следовательно, *цель* (пробка в трубе) мобилизовала массу ассоциаций, позволивших обезьянам вычленить из окружающей обстановки необходимую им деталь (гвоздь).

Обширный диапазон операций шимпанзе и горилл с различными предметами наблюдался в их ареалах, а также в условиях, приближенных к естественным (Yerkes 1943; Лавик-Гудолл, 1974; Шаллер, 1968; Фирсов, 1977, 1982). С. Брюер (1982) описала некоторые формы поведения диких и выпущенных в природу прирученных шимпанзе разного возраста. Было отмечено, что они доставали из горячей золы лесных пожарищ пропеченные съедобные стручки, используя для этого палки. Мы наблюдали неоднократно, как подростки шимпанзе с помощью палок извлекали печеный картофель из костра.

Факты из жизни обезьян и других животных позволяют высказать мнение о полиморфности использования предметов, что затрудняет применение к ним однозначного термина. В предметном поведении животных, с одной стороны, имеются отчетливо стереотипные моторные акты, направленные на удовлетворение пищевой, гнездостроительной, агрессивной («охотничьей») или половой потребности, а с другой — уже изначально используется «предмет-обобщение» для дальнейшего применения его в любой стимульно-преградной ситуации. Эти уровни организации предметной деятельности животных не различаются ни в отечественной, ни в зарубежной литературе.

На протяжении многих лет предметная деятельность обезьян изучалась в лабораториях Н. Ю. Войтониса, Н. Н. Ладыгиной-Котс, Э. Г. Вацуро, Л. Г. Воронина, Л. А. Фирсова и др. Основной вывод, который можно сделать на основании накопленного материала, заключается в том, что антропоиды обладают способностью к целенаправленному манипулированию с предметами. Они не только пользуются ими, но могут также изменять их или сочленять элементы в устойчивую конструкцию. Указанные формы поведения у шимпанзе проявляются не ранее двухлетнего возраста.

Важнейшей характеристикой предметной деятельности обезьян следует считать факт выбора предмета из множества, с которым в дальнейшем обезьяна производит манипуляции. В эксперименте, выполненном на 18 шимпанзе в возрасте до 15 лет с выбором предмета из набора с 8—13 объектами, было установлено, что все они в первую очередь избирали удлиненные предметы (палка, рогатина, веревка, проволока), которыми свободно дотягивались до удаленной от них приманки.

У семи детенышей шимпанзе, родившихся в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР и воспитывавшихся матерями или в полной изоляции от обезьян с первых минут жизни, использование предметов для игры началось на втором—третьем месяце жизни. В возрасте 1 год 8—10 мес. они применяли палки, хворостинки или прочные стебли травы для приближения к себе приманки или игрушки. Следовательно, формирование предметной деятельности наступает у детенышей шимпанзе независимо от того, видели ли они подобные операции у взрослых особей обезьян или нет. Любопытно, что первое правильное сочленение двух предметов в одно целое детенышем не оценивается для дальнейшего использования получившейся конструкции. Обычно эта конструкция разнималась, и начиналась игра. После двух-трех подобных сочленений поведение детеныша менялось и составленная конструкция успешно использовалась для приближения приманки.

Исследование поведения шимпанзе и макак-резусов в полевых условиях показало, что первые достаточно точно и на длительный срок запоминают различные свойства предметов. При этом шимпанзе обобщают не только содержание ситуации, но также предметы и действия с ними, приведшие к успеху. Из полевых наблюдений Дж. Лавик-Гудолл, Л. А. Фирсова, С. Брюер и др. отчетливо видно, что практическая реализация идеи рычага была осуществлена, по-видимому, уже ископаемыми антропоидами. Лавик-Гудолл описала также применение своеобразных «губок», изготовляемых шимпанзе из листьев и луба, для добычи воды из глубоких расщепов в стволах деревьев. В экспедиции 1984 года мы видели, как подросток шимпанзе Чингис успешно пользовался трубочками тростника для питья воды из озера. Известно, что антропоиды довольно метко бросают различные предметы. Если таким предметом оказывается увесистый камень, то легко представить биологическое значение подобного действия для удовлетворения самых различных потребностей (Кёллер, 1930; Кац, 1964; Лавик-Гудолл, 1974; Фирсов, 1977, 1982; Брюер, 1982).

Анализируя многочисленные данные относительно предметной деятельности антропоидов, можно выстроить достаточно убедительное доказательство в пользу *плана*, который создается ими для удовлетворения текущей потребности. Особую ценность представляют формы поведения, которые не несут следов предварительной тренировки. В них отчетливо просматривается успех операции без малейшего налета «поведенческой дилеммы». В развертываю-

щейся поведенческой цепи имеет место реализация уже принятого окончательного решения, которое сформировалось на основании имеющегося опыта обезьяны и оценки ею конкретной ситуации. Литературные материалы указывают также на то обстоятельство, что в описанных формах деятельности можно увидеть и эволюционный и возрастной потенциал высшей нервной деятельности животных. Все приведенное необходимо использовать для изучения у обезьян способности к активному оперированию следовым образом и планом.

Если обратиться к высказыванию К. Маркса о том, что «. . . самый плохой архитектор от наилучшей пчелы с самого начала отличается тем, что, прежде чем строить ячейку из воска, он уже построил ее в своей голове»,[1] невольно хочется поставить рядом с плохим архитектором его древнейшего предшественника — антропоида — способного до известных пределов *предвидеть* результаты своих действий. Разумеется, в данном случае речь идет не о врожденных способностях поведения антропоида и человека, а также не о масштабах их индивидуального опыта, связанного у последнего с мощными социальными влияниями, — а о принципиальной стороне пластичности механизмов поведения, эвристической адаптации ближайших соседей по отряду приматов.

При сравнительном исследовании предметной деятельности низших и высших обезьян разного возраста был установлен ряд новых закономерностей в ориентировочно-исследовательской и предметной деятельности. Обнаружено, что несколько недель жизни достаточно, чтобы детеныши обезьян начинали переключать свое внимание на объекты внешней среды. При этом обследование предметов внешнего мира практически ничем не отличается у павианов и капуцинов, саймири, мартышек, антропоидов и даже ребенка (Ладыгина-Котс, 1935; Касаткин, 1951; Воронин, 1977; Фирсов, 1977, 1982).

Все виды анализа предметной деятельности животных характеризуют двигательную активность обезьян в процессе овладения удаленной приманки, устройства гнезда, обследования незнакомого объекта и пр. При этом характер цели, основные качества предмета, а также результат действия с предметом, к сожалению, остались вне поля внимания исследователей. Вместе с тем имеется много фактов относительно так называемой «рисовательной» деятельности шимпанзе, неоправданно осмеянной невежественной критикой. Важность изучения этой формы поведения антропоидов показал Д. Моррис (Morris, 1962), собравший в своей монографии весомый материал относительно оперирования формой и цветом у шимпанзе.

Изложение сведений относительно манипулирования обезьян различными предметами было получено только на изолированных особях. Практика нашего полевого эксперимента показала, что многие проблемные задачи, предложенные группам обезьян (шим-

[1] *Маркс К., Энгельс Ф.* Соч. 2-е изд. Т. 23. С. 189.

панзе, макаки, павианы), решались только доминирующими особями.

Способность антропоидов к предметной деятельности, вероятно, должна быть ассоциирована со структурно-функциональными особенностями их головного мозга, анализаторов, а также анатомического строения руки. Как показано отечественными нейроморфологами, прогрессивная линия развития головного мозга шимпанзе и орангутана представляет собою значительное увеличение нижнетеменной области, зоны праксиса. У антропоидов эта зона по площади относительно больше по сравнению с таковой у низших обезьян. Сравнительное исследование этой области мозга у игрунки, мартышки, гиббона, шимпанзе и человека показало относительно небольшое отличие ее и других ассоциативных зон лишь у шимпанзе и человека.

Данные, полученные на шимпанзе в школе И. П. Павлова, а также за рубежом, дают возможность по-новому оценить богатый материал, собранный за последние 30 лет в В. Африке, на основании которых был предложен ряд схем эволюции высших приматов (Якимов, 1964; Napier, 1967; Robinson, 1972; Урысон, 1972; Кочеткова, 1973, и др.). Основные положения этих исследований состоят в том, что в эпоху третичного и начала четвертичного периодов начался неудержимый процесс дивергенции австралопитековых на парантропов и собственно австралопитеков. Плотоядные австралопитеки, будучи уже прямоходящими обезьянами, обладали разнообразной орудийной деятельностью. Предметы, с помощью которых она осуществлялась, — орудия — по мнению В. П. Якимова, должны рассматриваться как устойчивый и важный таксономический критерий древнейших предшественников человека. На основании анализа новейших археологических находок Ж. Нейпье считает, что в ходе эволюции приматов древнейшие гоминиды все более усложняли методы использования природных объектов. Из шести стадий орудийной деятельности, выявленных этим автором у наиболее близких предшественников архантропа, не менее трех стадий легко идентифицировать в поведении современных антропоидов. В классификации предметной деятельности, предложенной В. В. Бунаком (1980), наиболее важной является пятая ступень. Орудийная деятельность древнейшего человека на этой ступени характерна изготовлением немногих стандартизированных орудий, отражающих меру стереотипности их поведения.

Накопленные к настоящему времени данные позволяют сделать заключение о качественно новом уровне предметной деятельности у антропоидов, т. е. об *орудийном* характере этого поведения. Обнаруженный уровень использования предметов отражает способность антропоидов к глубокому анализу связей между явлениями, предметами и результатами деятельности с предметами (Орбели, 1949; Фирсов, 1977, 1982). В цепи ароморфозов, приводивших к все большему усложнению структур головного мозга, орудийная деятельность ископаемых антропоидов отражала свой-

ственный им уровень обобщения элементов окружающей среды. Новые формации мозга этих приматов, с помощью которых образовались сложные временные связи типа довербальных понятий, давали возможность к использованию различных природных объектов вне их частных признаков (Фирсов и др., 1974; Фирсов, 1977, 1982). С известным приближением можно сказать, что антрапоид, как и древнейший человек, оказался способным применять любой предмет в любой ситуации, предельно придерживаясь логики решения. Разумеется, эти процессы обобщения предметов и ситуаций, а также самих операций с ними были бы невозможны без солидного объема памяти, который экспериментально установлен у человекообразных обезьян (Ладыгина-Котс, 1935; Yerkes, 1943; Фирсов, 1972, 1977, 1982).

Целенаправленное поведение антропоидов с обобщенным использованием предметов внешнего мира, частичным изменением и даже сочленением их в устойчивые конструкции, является наиболее поздним приобретением в эволюции приматов. С определенного возраста подобные моторные операции являются неотъемлемой чертой поведения ребенка, и, как известно, на их базе формируется игровая и впоследствии — трудовая деятельность. Целенаправленность действий взрослого человека с предметами любой сложности, в той или иной мере сознательно актуализирующего предварительно созданный план с критической оценкой сделанного, — присуща только ему и является стратегией сознательной трудовой деятельности.

Таким образом, качественно новое состояние предметной деятельности возникло в отряде приматов на уровне австралопитеков и гомо хабилиса (*Homo habilis*) еще в глубинах миоцена, около 3 млн. лет тому назад. Эта новая ступень предметной деятельности — *орудийная* деятельность — обнаруживается также у ныне живущих антропоидов (шимпанзе, горилла, орангутан). Дальнейшее ее развитие произошло в процессе все большей социализации древнейшего человека, когда его индивидуальная деятельность проходила под постоянным контролем обширных обратных связей от механизмов группового поведения и все более увеличивающегося объема памяти.

Литература

Брюэр С. Шимпанзе горы Ассерик. М., 1982. 280 с.

Бунак В. В. Род Homo, его возникновение и последующая эволюция. М., 1980. 326 с.

Войтонис Н. Ю. Предыстория интеллекта. М.; Л., 1949. 271 с.

Воронин Л. Г. Эволюция высшей нервной деятельности. М., 1977. 128 с.

Касаткин Н. И. Очерки развития нервной деятельности у ребенка раннего возраста. М., 1951. 98 с.

Кац А. И. Формирование метательного акта у низших обезьян и его значение для антропогенеза // Тр. 7-го Междунар. конгр. антропологических и этнографических наук. М., 1964. С. 425—433.

Кёлер В. Исследование интеллекта человекообразных обезьян. М., 1930. 421 с.

Кочеткова В. И. Палеоневрология. М., 1973. 241 с.
Лавик-Гудолл Дж. В тени человека. М., 1974. 206 с.
Ладыгина-Котс Н. Н. Дитя шимпанзе и дитя человека. М., 1935. 596 с.
Ладыгина-Котс Н. Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян (шимпанзе). М., 1959. 423 с.
Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л., 1949. 799 с.
Павловские клинические среды. М.; Л., 1954. Т. 1. 644 с.
Урысон М. И. Истоки семейства гоминид и филогенетическая дифференциация высших приматов // Человек, эволюция и внутривидовая дифференциация. М., 1972. С. 9—22.
Фирсов Л. А. Память у антропоидов. Физиологический анализ. Л., 1972. 231 с.
Фирсов Л. А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977. 160 с.
Фирсов Л. А. И. П. Павлов и экспериментальная приматология. Л., 1982. 155 с.
Фирсов Л. А., Знаменская А. Н., Мордвинов Е. Ф. К вопросу о функции обобщения у обезьян (физиологический аспект) // Докл. АН СССР, 1974. Т. 216, № 4. С. 949—952.
Шаллер Д. Год под знаком гориллы. М., 1968. 245 с.
Якимов В. П. Ближайшие предшественники человека // У истоков человечества. М., 1964. С. 52—82.
Morris D. Primate ethology. Chicago, 1967. 374 p.
Napier J. R. Evolutionary aspects of primate locomotion // Amer. J. Physiolog. Anthropol. 1967. Vol. 37, N 3. P. 97—105.
Robinson J. T. Early hominid posture and locomotion. Chicago, 1972. 420 p.
Yerkes R. M. Chimpanzees. A laboratory colony. New-Haven, 1943. 382 p.

Т. Я. Сутт

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ И ПРИНЦИП АНТРОПНОСТИ

Проблема соотношения человека и природы имеет два фундаментальных аспекта. Первый из них в настоящее время характеризует противоречие между человеческой деятельностью и закономерностями структуры и эволюции живой природы, что и определяет объективное содержание экологического кризиса. Второй аспект заключается в вопросе о возможности и значении феномена человека во Вселенной. В этом сообщении мы рассмотрим соотношение человека и природы исходя из концепции биологической и космической уникальности человека и постараемся дать одну из возможных интерпретаций принципа антропности.

Из историко-научной ретроспективы мы видим, что две великие «интеллектуальные революции» в истории человеческой мысли связаны непосредственно с осмыслением и переоценкой сущности соотношения человека и природы. Первую из них символизирует имя Коперника, вторую — Дарвина. Коперник опроверг геоцентрическое видение мира и выдвинул космологический принцип, согласно которому Земля не занимает какое-либо привилегированное место во Вселенной. Заявление Дж. Бруно еще радикальнее: человек является обитателем одной из обычных планет среди

множества обитаемых миров. Если Коперник и Бруно «отодвинули» нас из центра космоса на его окраину, то Дарвин разрушил миф о божественной предестинации человека и показал, что человек представляет собою один из миллионов видов, возникших в ходе органической эволюции. Принципиальная разница между картинами Коперника и Дарвина заключается в том, что первая из них статическая, вторая — динамическая.

Дальнейшее развитие естествознания привело прежде всего к существенным изменениям в картине мира Коперника. Однако совместный показатель изменения обеих картин мира — это прогресс эволюционизма: создание синтетической теории эволюции (СТЭ) в 30—40-х годах и теории эволюирующей (нестационарной) Вселенной в 20-х годах.

Теория нестационарной Вселенной открывает для теоретической биологии новые возможности в рассмотрении проблемы сущности жизни и человека. Но некоторые положения СТЭ могут быть интересны и для космологов, в частности при интерпретации принципа антропности, сформулированного Г. Идлисом (1958) и Р. Дике (Dicke, 1961). Этот принцип гласит: возникновение жизни и человека возможно лишь в эволюирующей (нестационарной) Вселенной. Если бы закономерности эволюции Вселенной и физические фундаментальные константы хоть незначительно отличались от существующих, у Вселенной были бы кардинально иные свойства (Картер, 1978; Gale, 1981; Новиков и др., 1982). Не было бы и тех физико-химических условий (Марочник, Мухин, 1983), которые были необходимы для возникновения жизни и органической эволюции, которая содержала в себе возможность возникновения человека.

В ходе дискуссий о сущности жизни предложены десятки определений жизни. В гносеологическом плане принцип антропности совпадает с концепцией, согласно которой атрибутивные свойства жизни: 1) нуклеиновые кислоты и белки как материальный субстрат биосистем; 2) конвариантная редупликация; 3) естественный отбор как движущая сила эволюции; 4) уникальность каждого биологического вида, инвариантные для всех теоретически допустимых форм жизни во Вселенной, могут быть установлены только на основе исследования закономерностей организации и эволюции жизни на Земле. Из этого следует, что так называемые чисто функциональные определения жизни, претендующие на сверхвысокий уровень обобщений, якобы освобождающий их от гео- и антропоцентризма, в принципе невозможны. В таких определениях по существу постулируются в качестве «абстрактных» атрибутов те или другие реальные свойства пока единственной известной формы жизни, существующей на нашей планете. В качестве примера таких спекуляций можно привести точку зрения Ф. Дайсона (1982), согласно которому сущность жизни определяется только ее организацией (причем субстрат не имеет никакого значения), и в течение достаточного промежутка времени жизнь может адаптироваться к любым условиям среды.

Нам представляется возможным согласиться с утверждением космолога А. Турсунова (1983) о том, что идею эволюирующей Вселенной можно рассматривать в качестве центра кристаллизации новейшей естественно-научной картины мира. В этой позиции отражается генетическая и структурная преемственность четырех типов эволюции — космического, химического, биологического и социального. При синтезе такой картины мира необходимо учитывать и два фундаментальных положения современного дарвинизма: потенциальную многонаправленность эволюции и видовое разнообразие жизни.

Естествознание пока не располагает данными о существовании жизни вне Земли. Однако, основываясь на концепции нестационарности Вселенной и СТЭ, можно выдвинуть гипотезу о возможности возникновения и эволюции внеземной жизни. В принципе здесь возможны три различных подхода.

При первом из них возникновение жизни и человека рассматривается как абсолютный случай в истории Вселенной. Представителем такого подхода является Ж. Моно (Monod, 1971), который для обоснования положения об абсолютной случайности жизни ссылается на трудности, возникшие перед биологами в проблеме о сущности генетического кода и возникновения первого примитивного организма. Любопытно отметить, что те же трудности привели Ф. Крика к другой крайности — к возрождению гипотезы панспермии, согласно которой весь Универсум заполнен зачатками «вечной жизни», которые «заводили» органическую эволюцию и на нашей планете.

В рамках второго подхода лежит доктрина номогенеза (Любищев, 1966). Согласно ее сторонникам, любая внеземная органическая эволюция должна проходить основные этапы, аналогичные истории жизни на Земле, и в некоторых случаях может привести к возникновению человекоподобных разумных существ. Идею о возникновении человека как абсолютной необходимости божественной предестинации эволюции всей Вселенной в настоящее время усиленно пропагандирует Дж. Экклс (Eccles, 1979). Он также исходит из концепции эволюирующей Вселенной, однако дает ей однозначно объективно-идеалистическую интерпретацию в духе П. Тейяр де Шардена (1965). «Жесткой» модификации принципа антропности придерживается известный космолог Дж. Уилер. Согласно этой модификации, структура и закономерности развития Вселенной таковы, что на определенном этапе ее эволюции должен появиться человек в качестве «наблюдателя».

Мы поддерживаем третью точку зрения, которая базируется на методологии СТЭ и рассматривает как реальную эволюцию на Земле, так и гипотетические формы жизни в космосе в качестве явлений вероятностных и уникальных (Simpson, 1964; Dobzhansky, 1972; Сутт, 1977, 1983, 1984; Jacob, 1982; Волькенштейн, 1984). Из стохастического характера процесса эволюции следует, что эволюция в различных космических условиях не может идти в одном и том же направлении и привести к возникновению

человекоподобных существ. Более того, у нас нет достаточных оснований для утверждения, что в ходе органической эволюции на Земле появление *Homo sapiens* было предетерминировано. Идея о «возможной невозможности возникновения человека» в несколько ином свете представляет принцип антропности: нестационарная Вселенная, хотя и является единственным миром, в котором возможны возникновение и эволюция жизни, не обязательно предполагает возникновение человека. Лишь в ходе эволюции через естественный отбор реализуется потенциальная возможность появления *Homo sapiens* на космической арене.

На основании принципа антропности и вышеупомянутых принципов СТЭ (потенциальная многонаправленность эволюции и видовое многообразие жизни) можно выделить гипотезу, согласно которой возникновение и эволюция жизни во Вселенной определяются *универсальными* закономерностями. Однако ввиду вероятностной сущности органической эволюции, ее реальные пути и результаты (биологические виды) всегда *уникальны*.

Приведенная интерпретация принципа антропности актуализирует ряд важных философских и этических проблем. Укажем здесь только на одно обстоятельство, имеющее принципиальное значение. Современная дарвинистская интерпретация по-новому ставит проблему соотношения человека и природы, которая в конечном итоге сводится к вопросу о месте человека во Вселенной. На фоне экологического кризиса этот вопрос приобретает особое этическое значение. Рассмотрение соотношения человека и природы в «космическом контексте» должно, по нашему убеждению, содействовать лучшему пониманию того обстоятельства, что человечество вступило в один из наиболее критических периодов своего развития. И нет никаких оснований надеяться на помощь от каких-то мифических внеземных цивилизаций.

Судьба жизни и человека на Земле зависит только от самого человека. Только преодоление противоречия между характером человеческой деятельности и закономерностями органической эволюции и предотвращение ядерной катастрофы могут обеспечить сохранение биосферы Земли не только в качестве среды обитания человека, но и как уникальное явление во Вселенной. Деятельность во имя этой цели следует признать высшим долгом человека.

Литература

Волькенштейн М. В. Сущность биологической эволюции // Успехи физ. наук. 1984. Т. 143, вып. 3. С. 429—466.

Дайсон Ф. Дж. Будущее воли и будущее судьбы // Природа. 1982. № 8. С. 60—70.

Идлис Г. М. Основные черты наблюдаемой астрономической Вселенной как характерные свойства обитаемой космической системы // Изв. Астрофиз. ин-та АН Каз. ССР. 1958. № 7. С. 39—54.

Картер Б. Совпадения больших чисел и антропологический принцип в космологии // Космология. Теории и наблюдения. М., 1978. С. 369—380.

Любищев А. А. Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966. С. 45—57.
Марочник Л. С., Мухин Л. М. Галактический «пояс жизни» // Природа. 1983. № 11. С. 52—57.
Новиков И., Полнарев А., Розенталь И. Численные значения фундаментальных постоянных и антропный принцип // Изв. АН ЭССР. Физика. Математика. 1982. № 3. С. 284—289.
Сутт Т. Я. Проблема направленности органической эволюции. Таллин, 1977. 140 с.
Сутт Т. Я. Проблема уникальности жизни и человека в свете современного дарвинизма // Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 1983. С. 174—188.
Сутт Т. Я. О методологических аспектах эволюционно-теоретической интерпретации принципа антропности // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 109—110.
Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М., 1965. 296 с.
Турсунов А. Познание эволюционных процессов во Вселенной. М., 1983. 64 с.
Dicke R. H. Dirac's cosmology and Machó's principle // Nature. 1961. N 4801. P. 440—441.
Dobzhansky T. Darwinian evolution and the problem of extraterrestrial life // Perspectives in biology and medicine. 1972. N 2. P. 157—175.
Eccles J. C. The human mystery. Berlin; Heidelberg, 1979. 255 p.
Gale G. The anthropic principle // Sci. Amer. 1981. N 6. P. 114—122.
Jacob F. The possible and the actual. New York, 1982. 187 p.
Monod J. Chance and necessity. New York, 1971. 203 p.
Simpson G. G. This view of life. New York, 1964. 308 p.

В. С. Крисаченко

ЗАРОЖДЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ В СССР

(работы С. А. Северцова)

История и методология эволюционной экологии животных до недавнего времени практически не была предметом специального исследования. Положение начало изменяться в лучшую сторону после появления ряда общих и специальных работ, в которых говорится о тех или иных аспектах взаимоотношений экологии и теории эволюции, связанных в том числе с формированием эволюционной экологии животных. Особо следует отметить монографию Я. М. Галла (1976), фундаментальную сводку «Развитие эволюционной теории в СССР» (1983) и тематический сборник «Экология и эволюционная теория» (1984). Однако в существующей литературе совершенно недостаточное место уделено анализу творческого наследия ученого, которого с полным правом можно считать основоположником эволюционной экологии животных в СССР, Сергея Алексеевича Северцова.

Сам Северцов писал, что свои работы по эволюционной экологии он начал в 1930 году, а впервые его публикации в этой области относятся к 1932 году (Северцов, 1951, с. 12). Между тем анализ

работ Северцова позволил выявить, что первые его публикации по эволюционной экологии относятся не к 1932, а к 1930 году. После цикла работ 1923—1929 годов по сравнительной и эволюционной морфологии животных и ряда статей 1929—1930 годов об организации государственных заповедников и научной работе в них, о заповедниках и охране природы в РСФСР и т. п. в 1930—1931 годах появляется четыре его работы, имеющие непосредственное отношение к эколого-эволюционной проблематике. В частности, в 1930 году он анализирует концепции биологического потенциала и сопротивления среды, динамику размножения, продолжительность жизни, темпы размножения животных. Одним из первых С. А. Северцов понял, что основой эволюционного процесса, а значит и объектом исследования генетики и экологии, являются процессы, протекающие на уровне популяций.

1932 год отмечен уже зрелыми публикациями по эволюционной экологии. Это — продолжение цикла работ по биологии размножения глухарей, тетеревов и млекопитающих, рассмотрение основных вопросов теоретической биологии в связи с практикой охотничьего хозяйства (1932а, 1932б, 1932в). Этапной явилась теоретическая статья «К вопросу о динамике стада у позвоночных» (1933), опубликованная в 1934 году на английском и немецком языках, что несомненно способствовало широкому ознакомлению научной общественности с идеями эволюционной экологии. Он писал: «Настоящая статья является кратким изложением более полной работы по биологии размножения высших позвоночных, которая в настоящее время подготавливается к печати и посвящена сравнительному исследованию роста популяций разных видов групп животных» (1933, с. 1005). В 1936 году появляются еще три очень важных в теоретическом плане работы (1936а, 1936б, 1936в), а в 1937 — статья «Дарвинизм и экология». Наконец, в 1941 году появилась и обещанная «более полная работа» — книга «Динамика населения и приспособительная эволюция животных». Четвертая, заключительная часть ее, самая объемная в книге — «Экология и теория эволюции», специально посвящена эволюционной экологии.

После появления «Динамики населения» Северцов (1942) дополняет и развивает высказанные в ней идеи. Особенно это относится к его работам, оставшимся в рукописном виде и хранившимся в фондах Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР [1]: «Вид с точки зрения эколога» (1942. 71 с.), «Некоторые новые данные для теории полового подбора» (1942. 15 с.), «О целостности вида и новых типах внутривидовых корреляционных зависимостей» (1943. 64 с.), «Проблемы целесообразности в биологии» (1944. 73 с.), «Борьба за существование и адаптивная радиация» (1944. 62 с.), «Вымирание животных в борьбе за существование» (1945. 65 с.), «Очередные проблемы эволюционной экологии и пути их разрешения» (1945. 45 с.) и

[1] Данные об этих работах см.: Клейненберг, 1948.

мн. др. Некоторые из этих работ, в том числе и последняя, были опубликованы уже после смерти Северцова в 1951 году в первом томе его «Проблем экологии животных». К сожалению, второй том так и не увидел свет. Не была опубликована и по сути итоговая монография — «О борьбе за существование и эволюция вида как целостного сообщества» (1947. 300 с.). Было бы прекрасно, если бы ЛО ИИЕТ АН СССР продолжил начатое дело и вслед за книгой Г. Ф. Гаузе «Экология и некоторые проблемы происхождения видов» нашел бы возможность издать и эту работу.

Этот краткий перечень основных работ Северцова приведен с целью, во-первых, схематично отразить интереснейший период в развитии отечественной экологии, а, во-вторых, чтобы показать эволюцию интересов и теоретических представлений самого ученого, что в определенной мере отражает и развитие всей эволюционной экологии.

Каковы же принципиальные положения эволюционной экологии по Северцову? Какие возникают здесь методологические проблемы? В чем значение этой науки для эволюционной теории экологии и биологии в целом; для понимания особенностей соотношения и эволюции системы «организм — среда»?

Северцов в своих исследованиях исходит из принципиальных положений теории Ч. Дарвина и морфобиологической теории. А. Н. Северцова. Он широко использует опыт своих непосредственных предшественников — отечественных и зарубежных экологов, особо выделяя при этом имена В. Вольтера, А. Лотки, Ч. Элтона, Р. Чэпмена, Р. Фишера, Н. А. Холодковского, Д. Н. Кашкарова, а также генетиков Н. П. Дубинина и Д. Д. Ромашова, заложивших, по его мнению, основы устранения разрыва между генетикой и экологией.

По С. А. Северцову, предметом эволюционной экологии должно быть исследование изменений экологических отношений, форм и типов борьбы за существование при эволюции видов, ее объектом должно выступать население вида в целом, а не отдельный индивидуум (особь), т. е. популяция. Причем эта точка зрения принимается уже с самых первых работ по биологии размножения животных, а не только в собственно теоретических эколого-эволюционных исследованиях. Правда, в это время он больше пользуется термином «стадо», но содержание последнего не оставляет сомнений в том, что́ имеется в виду: «Стадом мы называем популяцию особей, которая заселяет некоторый непрерывный участок местности, в котором процессы размножения или вымирания идут независимо от других популяций того же вида» (Северцов, 1932в, с. 140). Обширен круг методов эволюционной экологии, а в их основе лежит «эволюционно-экологический подход», позволяющий охватить все богатство экологических отношений в пространстве и времени с точки зрения их эволюционно-адаптивного смысла. Кроме того, широко используются сравнительный метод, данные палеонтологического исследования, биостатистика (качественный и количественный учет).

По мнению Северцова, Дарвин поставил три основные проблемы: 1) факторы эволюционного процесса; 2) отношения организма и среды, во взаимодействии которых совершается эволюция; 3) филогенез, т. е. реконструкция эволюционного процесса. Сам он обращает внимание прежде всего на второй круг проблем — взаимоотношения организма и среды. Они подразделяются им на экологические (включая реакцию организмов на любые воздействия среды, т. е. направленные на поддержание устойчивости внешней среды) и физиологические (особенности протекания внутренних процессов в организмах — поддержание устойчивости внутренней среды). Экологические отношения при этом значительно шире физиологических, но они имеют место и смысл только при взаимодействии по меньшей мере двух организмов, а в целом — некоторого множества особей как между собой, так и с множеством особей других видов. Ключевым же моментом является борьба за существование, выступающая как источник эволюции системы «организм—среда» и, вместе с тем, как ее результат. Изучение борьбы за существование в популяциях — важнейшее средство постижения эволюции. А кто этого не учитывает, тот приходит к «кардинальным ошибкам в общих и основных вопросах теории эволюции» (Северцов, 1941, с. 238).

Сообразно общим установкам строится конкретная программа эколого-эволюционных изысканий. В частности, анализ приспособлений вида, например, требует знания: строения и функции органов животного; среды, в которой оно живет; взаимоотношений особей, составляющих вид, с этой средой. Для экологической характеристики вида нужно раскрыть специфические отношения данной группы к среде, оценить адаптивные признаки этой группы и вскрыть те моменты борьбы за существование, которые ведут к изменению ниши, жизненной формы, т. е. к эволюционным преобразованиям.

Северцов отмечал: «Наиболее существенным результатом всей проделанной работы является то, что каждый вид может быть охарактеризован особенностями своей динамики населения не менее определенно, чем своими морфо-физиологическими свойствами. Динамика населения вида является экологическим выражением его морфологической структуры» (1951, с. 14). В то время, когда биологические виды характеризовались почти исключительно данными морфологии (частично и физиологии), когда возникала генетическая концепция вида, такая точка зрения означала принципиально новую исследовательскую программу в этой области, ведущую к комплексной характеристике вида. И в наше время теоретическое значение подхода Северцова трудно переоценить. Более того, исследователь не ограничивается установлением факта сопряженности различных качественных характеристик вида (в данном случае морфологических и экологических), но формулирует и конкретные, «чисто» экологические (или, как их еще называет Северцов, «объективные») критерии высоты организации животных. К ним относятся: 1) смертность

или «видовая продолжительность жизни» (долговечность растет по мере прогрессивной эволюции животных); 2) степень эврибионтности вида или способность заселять разнообразные места обитания (чем выше эврибионтность — способность выдерживать борьбу за существование в разнообразных условиях среды — тем ниже смертность вида при изменении его условий обитания); 3) энергия жизнедеятельности (определяется энергетикой обмена веществ, выражается в количестве механической работы, быстроте индивидуального размножения и плодовитости) (1951).

Сходные или практически аналогичные взгляды в то время разделяли многие, если не большинство, экологи нашей страны: В. В. Алпатов, Г. Ф. Гаузе, Н. И. Калабухов, Д. Н. Кашкаров и другие выдающиеся ученые. В качестве подтверждения сказанному можно привести факт восприятия идей Северцова научной общественностью. Так, например, в отделе хроники 3-го выпуска «Вопросов экологии и биоценологии» отмечалось, что на втором заседании экологического комитета, организованного совместно с зоологическим сектором Общества естествоиспытателей в Ленинграде под председательством Кашкарова, с докладом на тему «Борьба за существование как фактор эволюции позвоночных» выступил член Зоологического института Московского государственного университета Северцов. Протокол гласил: «Заслушав доклад С. А. Северцова, собрание отметило, что применение сравнительного метода и математического анализа к явлениям борьбы за существование и динамике стада у позвоночных позволило докладчику подойти к ряду широких обобщений теоретического и практического значения, по-новому поставить многие вопросы, наметить в области биологических исследований математические закономерности, позволяющие при дальнейшем уточнении и углублении наших знаний предвидеть ход размножения животных не только с качественной стороны, но и с количественной» (Вопросы. . ., 1935, с. 251).

Итак, важнейшие особенности исследований Северцова: эколого-эволюционный подход; широкое использование методов математического анализа и количественного учета; популяционный стиль мышления (объект исследования — популяция), статистический анализ особенностей динамики популяций; изучение экологических факторов эволюции популяций, в первую очередь борьбы за существование; синтетический характер обобщений (источники и средства обоснования новой концепции — классический дарвинизм, морфобиологическая теория, экология, генетика, физиология, теория охраны природы, математика и др.); неразрывная связь с практикой (исходный материал анализа — популяции промысловых животных) и т. д. Поистине экология в целом, а эволюционная экология в частности приобретали мощный темп дальнейшего развития.

Литература

Вопросы экологии и биоценологии. Л., 1935. Т. 2. 263 с.

Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л., 1976. 154 с.

Клейненберг С. Е. Сергей Алексеевич Северцов (некролог) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53, вып. 1. С. 97—101.

Развитие эволюционной теории в СССР. Л., 1983. 614 с.

Северцов С. А. О взаимоотношении между продолжительностью жизни и плодовитостью у различных видов млекопитающих // Изв. АН СССР. Отд. мат.-ест. наук. 1930. № 9. С. 931—950.

Северцов С. А. Материалы по биологии размножения *Tetraonidae* // Тр. Лабор. прикл. зоол. АН СССР. 1932а. Вып. 3. С. 1—39.

Северцов С. А. Некоторые основные вопросы теоретической биологии и практика охотничьего хозяйства // Советский Север. 1932б. № 5. С. 30—37.

Северцов С. А. Материалы к познанию биологии размножения *Tetraonidae* (глухарей и тетеревов) в Башкирском заповеднике в 1930—1931 гг. методом количественного учета // Зоол. журн., 1932в. Т. 11. Вып. 3—4. С. 140—159.

Северцов С. А. К вопросу о динамике стада у позвоночных // Изв. АН СССР. Отд. мат.-ест. наук. 1933. Вып. 7. С. 1005—1046.

Северцов С. А. Закон адаптивной радиации Осборна и современные эволюционные теории // Природа. 1936а. № 2. С. 59—73.

Северцов С. А. Морфологический прогресс и борьба за существование // Изв. АН СССР. Отд. мат.-ест. наук. 1936б, № 5. С. 895—944.

Северцов С. А. Эволюционное учение и некоторые проблемы народного хозяйства // Изв. АН СССР. Отд. мат.-ест. наук, 1936в. Вып. 6. С. 1034—1071.

Северцов С. А. Дарвинизм и экология // Зоол. журн. 1937. Т. 14. Вып. 4. С. 591—613.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л. 1941. 316 с.

Северцов С. А. О количественной характеристике адаптированности животных и типах динамики населения высших позвоночных // Журн. общ. биологии. 1942. Т. 3, № 1—2. С. 35—62.

Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Т. 1. М. 1951. 171 с.

Экология и эволюционная теория. Л., 1984. 260 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3
Полянский Ю. И. Дарвинизм: история и современность . . 5
Галл Я. М. Дарвин и зарождение теории естественного отбора 16

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОБЛЕМ
МИКРОЭВОЛЮЦИИ И ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Кирпичников В. С. Развитие представлений об естественном отборе 28
Конашев М. Б. Предпосылки становления теории микроэволюции 37
Глотов Н. В. Необходимость эколого-генетического синтеза в теории микроэволюции 45
Кайданов Л. З. Направленность наследственной изменчивости при отборе по адаптивно важным признакам 56
Мальчевский А. С. Дисперсия особей и контакт поколений как фактор и движущая сила эволюции высших позвоночных (на примере птиц) 65
Рубцова З. М. Изучение изменчивости у апомиктических покрытосеменных 72
Козулина А. В. Эволюционные взгляды Н. И. Вавилова 78
Воронцов Н. Н. Постепенное или внезапное видообразование: «или—или» или «и—и»? 87

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОБЛЕМ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Иванов А. В. Монофилия таксонов и параллельная эволюция систем органов 104
Татаринов Л. П. Сальтационизм в современных теориях эволюции . . . 108
Уголев А. М. Некоторые принципы физиологической эволюции 124
Наточин Ю. В. Эволюция представлений об эволюции функций 130
Старобогатов Я. И. О соотношении между микро- и макроэволюцией . . . 138
Короткова Г. П. Новые подходы к изучению эволюции онтогенеза 145
Юсуфов А. Г. Об адаптивном значении регенерации у растений 151
Орлов С. А. Формирование теории «прерывистого равновесия» 158
Колчинский Э. И., Любомиров Д. Е. Об одном из направлений в становлении теории макроэволюции 168
Хахина Л. Н. Развитие Б. М. Козо-Полянским проблемы факторов макроэволюции 178

ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ТЕОРИИ Ч. ДАРВИНА

Мирзоян Э. Н. От дарвинизма к эволюционной биологии 184
Медников Б. М. Мифы современной эволюционной теории 189
Крепс Е. М. О некоторых путях исследований биохимической эволюции . 195
Свидерский В. Л. Современные проблемы эволюционной физиологии . . . 202
Манойленко К. В. Значение дарвинизма для развития эволюционной физиологии растений 210
Фирсов Л. А. Эволюционное становление предметно-орудийной деятельности у приматов 216
Сутт Т. Я. Теория эволюции и принцип антропности 222
Крисаченко В. С. Зарождение эволюционной экологии животных в СССР (работы С. А. Северцова) 226