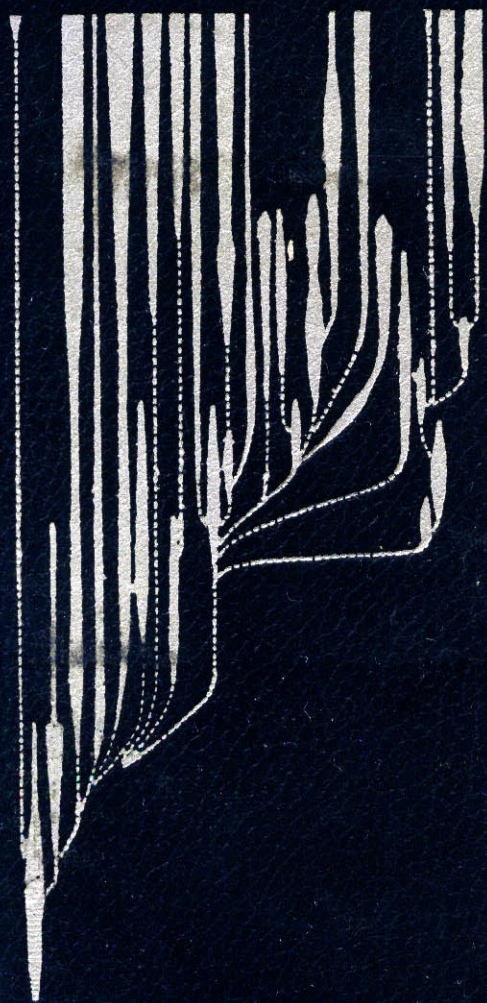


В. Грант

ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЗМОВ





ORGANISMIC EVOLUTION

VERNE GRANT

University of Texas
at Austin

Foreword by

GEORGE GAYLORD SIMPSON

W. H. FREEMAN AND COMPANY
San Francisco
1977

В. Грант

ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЗМОВ

Перевод с английского
Н. О. ФОМИНОЙ

под редакцией
доктора биол. наук
Б. М. МЕДНИКОВА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
Москва 1980

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА ПЕРЕВОДА

Книга известного ученого, члена Национальной академии наук США представляет собой сжатый обзор современных концепций по важнейшим проблемам эволюционной теории на уровне организма. Благодаря тщательному отбору фактических данных и примеров, которых, в отличие от других сводок по эволюции, в книге мало, Грант сумел при относительно небольшом объеме рассмотреть все основные проблемы: микроэволюцию, естественный отбор, наследование приобретенных признаков, видообразование, макроэволюцию и эволюцию человека. Автор неуклонно придерживается дарвиновской теории эволюции.

Предназначена для биологов всех специальностей, для студентов и аспирантов биологических факультетов университетов и педагогических институтов, для философов и историков науки.

В последнее время эволюцию часто рассматривают как бы в микроскоп, анализируя части вместо целого. В многочисленных публикациях обсуждается эволюция органов, тканей, клеток, аминокислотных последовательностей белков и нуклеотидных последовательностей отдельных генов. Особой беды в подобных подходах нет, однако при этом следует помнить, что в строгом смысле слова эволюционируют лишь популяции, состоящие из организмов. Сами по себе гены и белки, клетки и органы эволюционировать не могут, как не могут летать сами по себе отдельные части самолета. Забывая это, мы практически не уходим дальше Эмпедекла (V в. до н. э.), говорившего о независимом возникновении и дальнейшем случайном сочетании частей тела разных животных. Подобные рассуждения могут выглядеть триумфом, однако не следует забывать, что тенденции сведения эволюционного процесса к замене одного аллеля другим без учета взаимодействия генов и определяемых ими признаков были и остаются по настоящее время источником многих ошибочных теорий эволюции.

От этих недостатков свободна предлагаемая нашему читателю книга В. Гранта. Автор сделал удачную попытку рассмотреть эволюционный процесс во всем его многообразии. Используя новейшие данные генетики, он строго остается на позициях классического эволюционизма (по-видимому, этим объясняется название книги — таким названием автор подчеркивает, что, хотя элементарными единицами эволюционного процесса считаются популяции, в конечном счете они состоят из организмов). Более того, когда современный эволюционист говорит, что он изучает популяции (речь идет о природных, а не экспериментальных, полностью контролируемых популяциях), он всегда имеет дело лишь с выборками организмов. Эти положения настолько общеизвестны, что, как правило, они игнорируются.

Трудно определить, к какой категории следует отнести предлагаемую читателю книгу. Сам автор считает, что это учебник повышенной трудности, рассчитанный на не пассивное восприятие информации. Предполагается, что читатель становится вместе с автором активным участником процесса постижения истины. Однако В. Грант не только необычайно эрудированный комментатор и компилятор, но и получивший заслуженную известность исследователь процесса эволюции. Как ни странно, в подобном сочетании

Редакция литературы по биологии

2001000000

Г $\frac{21001-121}{041(01)-80}$ 121--80

© 1977, by W. H. Freeman and Company
© Перевод на русский язык, «Мир», 1980

есть свои недостатки, если их можно назвать таковыми. Грант — не сторонний наблюдатель: выражаясь фигурально, он не герольд, а участник турнира. Поэтому в ряде случаев он не избежал опасности переноса закономерностей эволюции, хорошо изученных на «своем» материале (цветковые растения), на весь органический мир. Но соотношение факторов эволюции в разных группах может быть разным.

Однако следует подчеркнуть, что Грант значительно более осторожен, чем многие другие авторы сводок по теории эволюции и не проходит мимо точек зрения исследователей, с которыми он по тем или иным причинам не согласен. Следует отметить логичность построения книги и предельную четкость изложения. Я убежден, что книга В. Гранта принесет большую пользу советским читателям.

Хотелось бы остановиться на некоторых вопросах, затронутых Грантом, в частности на явлении индукции. Здесь нужно согласиться с автором предисловия к американскому изданию Симпсона, который пишет: «...явление индукции не останется за пределами этой теории (синтетической теории эволюции — Б. М.), а раздвинет их шире». Наследственные изменения, возникающие в результате приобретения чужого генетического материала, т. е. трансдукция и иные формы неполового переноса информации уже вошли в данные пределы, практически их не раздвинув. Ибо трансдукция никак не адекватна ламаркистской «ассимиляции внешних условий». Это не индукция, а своеобразный способ генетической рекомбинации. В мире прокариотических организмов неполовой перенос генетической информации распространен чрезвычайно широко; более того, есть все основания полагать, что так называемый половой процесс у бактерий является его производным. У высших организмов бисексуальный перенос генетической информации практически вытеснил все прежние, примитивные способы обмена последовательностями ДНК. Роль реликтовых, примитивных способов типа трансдукции в эволюции эукариотов остается дискуссионной, однако ясно одно — неполовой перенос генетической информации ничем не может помочь безнадежному делу возрождения ламаркистских теорий. Скорее он их опровергает.

Факты, приводимые Грантом в качестве примеров «индукции», разнообразны. Так, индукция гибридной стерильности у дрозофилы обуславливается симбиотическим микроорганизмом, передающимся по наследству (нелишне напомнить, что еще Герберт Спенсер трактовал наследственный сифилис как наследование приобретенного признака!). Все другие примеры, такие, как обесцвечивание хлорофиллоносных жгутиковых, также получают исчерпывающее объяснение в рамках синтетической эволюционной теории, дополненной последними достижениями молекулярной биологии.

Заметим, кстати, что структура генома эукариотов такова, что приобретение чужеродного генетического материала не должно играть в их эволюции заметной роли. Осуществление акта трансдукции эукариотических клеток в условиях лаборатории еще не может служить тому доказательством.

Сложным кажется отношение Гранта к проблеме симпатрического видообразования. Вслед за Э. Майром он сначала приходит к выводу о невозможности разделения одного вида на два в одном ареале. Однако автор отдает себе отчет в том, что постулат невозможности симпатрического видообразования вытекает лишь из определения панмиктической менделевской популяции, которая, по сути дела, в реальных условиях является нереализуемой абстракцией. Недаром Грант везде, где только возможно, использует термин «соседство» (neighborhood). Выделение соседств производится по оценке степени инбридинга, а не по степени панмиксии. В конечном счете автор склоняется к возможности видообразования без географической изоляции, слегка заулавливав ее терминами — маргинально-симпатрическое и смежно-симпатрическое. Это и понятно: ни один эколог (а Грант хорошо знает экологию) не сможет в своих построениях обойтись без концепции экологического видообразования. В последнее время и сам Э. Майр говорит уже не о невозможности симпатрии, а о ее недостаточной доказанности. Однако то же самое можно сказать и о концепции географического видообразования. Рискуя быть обвиненным в консерватизме, В. Грант весьма скептически относится ко многим построениям авторов, изучавших эволюцию на молекулярном уровне. Справедлива его критика так называемой «недарвиновской» эволюции, т. е. образования новых форм путем накопления селективно нейтральных мутаций. Нельзя не отметить его тонкого замечания о том, что сам Дарвин такую эволюцию знал и писал о ней, а потому термин «недарвиновская эволюция» попросту неверен. Критика В. Грантом «молекулярной эволюции» свидетельствует не о том, что на этом уровне нельзя изучать развитие живой природы, а скорее о том, что ошибаться можно на любом уровне — в том числе и на молекулярном.

Грант принимает при анализе проблемы происхождения жизни концепцию «голых генов в органическом бульоне». В нашей литературе более распространена теория, развитая А. И. Опариним, согласно которой предбиологическая эволюция с самого начала происходила в фазовообособленных целостных пробионтах — системах типа коацерватных капель. Такая теория представляется более обоснованной, поскольку раздельное возникновение и последующее сочетание компонентов белоксинтезирующих систем настолько маловероятны, что граничат с чудом.

Несколько слов относительно глав, посвященных эволюции человека. Несомненно, эти главы читаются с большим интересом,

однако читателю вслед за ними полезно будет ознакомиться и с другими произведениями, посвященными этому вопросу — в первую очередь с вышедшей вторым изданием, переработанной и дополненной новыми данными сводкой Я. Я. Рогинского¹.

К сожалению (и это относится не только к данной книге, но и к большинству англоязычных публикаций по теории эволюции), В. Грант практически не использует советской литературы. Но какой обзор по теории эволюции, популяционной и эволюционной генетике может претендовать на полноту без упоминания имен А. Н. Северцова и С. С. Четверикова? В целом же книга В. Гранта может служить образцом сочинений подобного рода. Мы надеемся, что советский читатель найдет в ней много интересного и полезного для себя. В первую очередь это относится к студентам и аспирантам, а также к преподавателям биологии и исследователям, желающим пополнить свои познания в области эволюционной теории.

Б. М. Медников

¹ Рогинский Я. Я. Антропология. — М.: Высшая школа, 1978.

ВСТУПЛЕНИЕ

Настоящая книга содержит общий обзор важнейших современных знаний об эволюции органического мира. Цель моего вступления — указать место, занимаемое этой книгой, сопоставив ее с другими трудами на ту же тему. Для того чтобы провести такое сопоставление во всех деталях, понадобилось бы написать еще одну или даже несколько книг, но можно сделать это и в более сжатом виде, сосредоточив внимание на некоторых из наиболее значительных черт в исследовании эволюции, характерных для трех периодов: первого — начавшегося примерно сто лет назад, второго — около пятидесяти лет назад и третьего — нынешнего. Рассмотрение каждого из этих периодов можно еще более сконцентрировать и одновременно сократить, выбрав для обсуждения по одной общей книге об эволюции, характерной для своего времени: для первого периода — это шедевр Дарвина, сыгравший в изучении эволюции большую роль, чем любая другая работа; для второго периода — книга Л. Лалла (Lull), которая была самым популярным учебником по эволюционной теории 50 лет назад; для третьего — книга, которую вы сейчас держите в руках.

Сто лет назад Дарвин еще был жив; он активно работал почти до самой смерти, постигшей его в 1882 г. в возрасте 73 лет. Гениальный труд Дарвина, длинное название которого обычно сокращают до «Происхождения видов», был впервые опубликован в 1859 г., а последнее переработанное им самим издание (шестое) вышло в 1872 г. В семидесятых годах прошлого века почти все компетентные и образованные биологи признавали реальность эволюции. Два наиболее заметных исключения составляли Луи Агассиз, но он скончался в 1873 г., а его последователи уже были эволюционистами, и Ричард Оуэн, который дожил до 88 лет и умер в 1892 г., но в его последних работах уже сквозили намеки на то, что он возражает не столько против самой концепции эволюции, сколько против конкретных представлений Дарвина о течении этого процесса и его причинах.

Таким образом, сто лет назад каждому, кто изучал биологию под руководством квалифицированного преподавателя, уже была знакома идея эволюции как одно из общих положений этого предмета. Насколько мне известно, в то время не было специальных курсов, посвященных эволюции, как самостоятельному предмету, и хотя существовало немало работ, касавшихся того или иного ас-

лекта этой проблемы, никакого другого действительно общего руководства, кроме самого «Происхождения видов», создано не было. Всякий, кто займется изучением «Происхождения видов», прежде всего узнает, что эволюция — единственное рациональное объяснение множества наблюдаемых фактов. Затем он узнает, что дарвиновская теория, строго говоря, приписывает эволюционные изменения главным образом естественному отбору — что было не очень удачно сформулировано как «выживание наиболее приспособленных» — и в меньшей степени наследуемым воздействиям упражнения и неупражнения органов, воздействиям среды и «изменениям, которые мы по своему незнанию считаем спонтанными». Большинство последующих авторов объединяли второй и третий факторы Дарвина под общей рубрикой наследования приобретенных признаков. Его четвертый фактор соответствует тому, что мы назвали бы мутациями, но это в большинстве своем мутации, имеющие более обширные и явно выраженные эффекты, чем обычные мутации. Изучающий «Происхождение видов» заметит также, что Дарвин был совершенно уверен в роли естественного отбора и привел веские данные в подтверждение этой роли, но что относительно трех других факторов он высказывался менее определенно и выдвигаемые им доказательства слабее.

На протяжении последующих пятидесяти лет, т. е. вплоть до двадцатых годов нашего века, было открыто много новых факторов и сделано много существенных наблюдений. Все они указывали на то, что эволюция — единственное рациональное и здоровое истолкование истории организмов; отвергать эволюцию со сколько-нибудь научных позиций стало уже невозможным, хотя, как отмечается в последней части книги, даже и по сей день в некоторых неакадемических или антинаучных кругах у нее находятся противники. Но, несмотря на такое единодушие ученых по проблеме в целом, они не достигли определенного согласия относительно конкретных факторов или причин эволюции.

В двадцатые годы нашего столетия в колледжах читались курсы лекций по эволюции органического мира. Среди них одними из наиболее популярных были лекции Ричарда Суонна Лалла в Йельском университете. Его книга «Organic Evolution», опубликованная в 1917 г., а затем в переработанном виде в 1929 г., была, вероятно, наиболее распространенной из нескольких имевшихся в то время книг на эту тему, и она позволяет судить о состоянии знаний по проблеме эволюции и о методике ее преподавания пятьдесят лет назад. Лишь небольшая часть книги Лалла, менее 15 процентов всего текста, была отведена теориям, законам или причинам («механизмам») эволюции. Именно в этой части проявляются два резких различия между изложением Лалла и почти любым современным руководством, например данной книгой: многочисленность теорий, которым он уделял серьезное внимание (некоторые из них

в настоящее время считаются заслуживающими лишь краткого упоминания в историческом обзоре), и минимальное привлечение генетики.

Рассмотрение естественного отбора было у Лалла кратким и эпизодическим и завершалось следующим заключением: «...хотя естественный отбор и можно считать важным фактором в эволюции органического мира, это, очевидно, не единственный и уж, конечно, не единственно важный фактор». Почти столько же внимания было уделено наследованию приобретенных признаков. Лалл приходит к выводу, что их наследование «не доказано», но добавляет: «нельзя не чувствовать», что каким-то неизвестным способом приобретенные признаки все же могут наследоваться. В настоящей книге подобное наследование в том смысле, какой в него до сих пор вкладывается, совершенно справедливо считается даже не заслуживающим обсуждения.

Лалл был согласен с проводимым Дарвином разграничением между естественным и половым отбором, но он придавал несколько большее значение последнему. В настоящее время половой отбор считается одним из действительно существующих, но второстепенных случаев естественного отбора. Лалл выделял также в качестве самостоятельных явлений ректиградацию и кинетогенез. Оба эти термина, равно как и обозначаемые ими концепции, отвергнуты, и сейчас о них помнят только историки науки. Ортогенез, который Лалл рассматривает пространно и довольно благосклонно, в настоящей книге кратко обсуждается, однако Грант отрицает эту концепцию.

Наиболее важным событием для эволюционной биологии между первым (начавшимся сто лет назад) и вторым (пятьдесят лет назад) периодами было возникновение того, что часто довольно неудачно называют менделевской генетикой. В первом издании своей книги (1917 г.) Лалл дал лишь самое элементарное и краткое изложение «закона Менделя», сказав в заключение, что он не имеет «всеобщего значения и неприменим ко всем случаям наследования». В пересмотренном издании (1929 г.) изложение было еще короче, но в заключение было сказано, что «законы Менделя» (на сей раз во множественном числе) «имеют универсальное значение и применимы ко всем случаям наследования». Никакой четкой связи между «законами Менделя» или быстро развивавшейся в то время генетикой и объяснением эволюции установлено не было. Связь, о которой писали в то время некоторые генетики, была антидарвиновской, поскольку они предполагали, что эволюцией управляют мутации, в частности мутации со скачкообразным фенотипическим проявлением, тогда как естественному отбору отводилась в лучшем случае негативная роль.

Тем самым мы подошли к наиболее заметному различию между учебником двадцатых годов и нынешними учебниками, и это

различие отражает своего рода субпереворот в эволюционной биологии, дополняющий и расширяющий тот переворот, который совершил Дарвин сто с лишним лет назад. Автор настоящей книги подходит к основным положениям эволюционной теории прежде всего с генетических позиций. Естественный отбор, хотя он и связан с взаимодействием более обширного круга факторов, согласуется с генетическим подходом и его можно обсуждать в терминах причин и следствий в генетических системах, которые сейчас рассматриваются гораздо шире, чем простой менделизм.

В своей книге Грант отмечает, что новое направление в эволюционной теории возникло в конце двадцатых и в тридцатых годах в работах ряда биологов, среди которых вначале наиболее выдающимися были работы английского статистика Р. Фишера (R. Fisher), английского биолога Дж. Холдейна (Haldane), который из профессора физиологии стал профессором генетики и биохимии, и американского генетика Сьюэлла Райта (Sewall Wright). В сороковых годах этот новый подход к эволюционной теории достиг расцвета благодаря вкладам, поступавшим от всех разделов биологии, среди которых наиболее заметную роль играли в то время данные популяционной генетики, систематики, палеонтологии и ботаники. В таком видоизмененном и расширенном виде эволюционная теория, или скорее целый комплекс теорий, превратилась в некий синтез знаний из многих источников и поэтому ее обычно, так же как и в этой книге, называют синтетической теорией.

Как и в любой другой науке, да и вообще по любому поводу, существуют разногласия относительно отдельных частей этого комплекса теорий, однако ее основные установки и широкие обобщения принимаются в настоящее время огромным большинством биологов. По мере того, как совершаются новые открытия и изучаются новые взаимосвязи, этот синтез продолжается. Грант высказывает мнение (в гл. 17), 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.

Людам, и в том числе ученым, свойственно вновь открывать, расширять и приукрашивать старые идеи, которые, будучи сформулированы в новых терминах, кажутся новыми. Большую часть своей книги Лалл посвятил адаптивной радиации, которую он приписывал Генри Фэрфилду Осборну, хотя упомянул мимоходом, что ту же идею под другим названием высказывал Ламарк (это неверно) и что ее высказывал Дарвин (это правильно). В действительности идея об адаптивной радиации была впервые со всей ясностью высказана Дарвином, который отметил в своей автобиографии, в какой именно момент она его озарила. Я говорю об этом здесь именно для того, чтобы подчеркнуть, сколь искусно Грант

избегает в своей книге принятия новых терминов за новые концепции и идеи. Например, в настоящее время широко принят и используется термин «смещение признака», хотя это еще один случай применения новых слов и новых примеров для описания явления, на которое ясно указал Дарвин. В других случаях, как в этом убедится сам читатель, Грант просто отбрасывает или полностью опровергает терминологические ошибки.

Его книга — не просто изложение синтетической теории. Она написана исследователем, активно участвующим в развитии основ этой теории. Автор без колебаний высказывает свои собственные точки зрения и выдвигает новые идеи. Книга имеет собственное лицо.

Наконец, у некоторых читателей может вызвать удивление, что в этом широком и интенсивном обсуждении ряд аспектов современных эволюционных исследований едва упоминается или даже вовсе не затрагивается. Только для того, чтобы доказать это утверждение (и ни для чего другого), приведем простой пример: в книге не рассматриваются математические модели изменений фауны на островах и в других изолированных сообществах. Дело в том, что ни одна книга не может целиком объять такой обширный и сложный предмет, как эволюция организмов. Дарвин считал первое издание «Происхождения видов», объемом которого достигал 490 страниц, всего лишь конспектом книги об эволюции, которую он собирался писать. Для того чтобы написать одну книгу на эту тему, нужно произвести очень тщательный отбор материала. Дарвин сделал это прекрасно и Грант тоже.

Джордж Гэйлорд Симпсон

Таксон, Аризона
31 декабря 1976 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта книга посвящена процессам, которые вызывают эволюционные изменения организмов, и главным факторам, оказывающим влияние на эти процессы. Ее название «Эволюция организмов» следует понимать буквально, поскольку основное внимание в ней уделено эволюции организмов, в частности эволюции животных и растений, а не молекулярной эволюции, примитивной органической эволюции или математическим моделям эволюции.

Кроме того, в этой книге основное место занимают принципы, а не детали, фундаментальные положения, а не текущие вопросы, и описание специально выбранных примеров, а не просто перечисление фактов.

«Эволюция организмов» возникла из полугодового курса повышенной сложности, который я читаю начиная с 1952 года. Его обычно посещают студенты как младших, так и старших курсов, аспиранты, а иногда на лекции приходят даже профессиональные биологи. Именно этот контингент читателей я имел в виду, когда писал «Эволюцию организмов». Короче говоря, книга была задумана и написана как учебник повышенной трудности.

Позвольте сразу же внести ясность. Студенты не особенно любят учебники, которые читаются и выглядят как учебники, но им нравятся хорошие книги, и я полностью разделяю это их пристрастие. Итак, моей основной целью было написать хорошую общую книгу по эволюции, которая могла бы представить интерес для широкого круга читателей; в рамках этой главной задачи я и стремился придать книге такую форму, чтобы она соответствовала специфическим потребностям учащихся.

Материал разбит на главы, которые сгруппированы в соответствии с тремя крупными уровнями эволюционных изменений: микроэволюцией (части II и III), видообразованием (часть V) и макроэволюцией (часть VI). Каждую часть можно читать независимо от другой. Поскольку во многих вышедших за последнее время книгах по эволюции макроэволюции уделяется мало внимания, я специально постарался дать здесь достаточно обстоятельное введение в эту проблему. Эволюции человека посвящена часть VII. Теория эволюции дала в прошлом и продолжает давать до сих пор немало пищи для развития человеческой мысли и культуры; эти социальные аспекты эволюции вкратце рассматриваются в части VIII.

Главы короткие. Только краткость отдельных глав дала мне возможность охватить очень широкий круг вопросов в пределах одной книги среднего объема. Из этого вытекают два следствия: первое — что каждая глава представляет собой введение, а не исчерпывающее рассмотрение той темы, которой она посвящена, и второе — потребность в дополнительном чтении по той или иной теме, затронутой в книге. Я попытался удовлетворить эту потребность двумя способами: снабдив книгу избранной дополнительной литературой и дав ссылки на оригинальные работы в тексте.

Специальная терминология в области эволюционной биологии в настоящее время весьма обширна и в значительной степени избыточна. В данной книге я разделил все специальные термины на две категории. К первой отнесены термины, необходимые для понимания основных концепций. Эти термины определяются и иллюстрируются в тексте. Ко второй я отношу те термины, которые я считаю ненужными, но которые другие исследователи, очевидно, таковыми не считают, поскольку эти термины постоянно используются представителями той или иной школы и с которыми, следовательно, учащиеся неизбежно будут сталкиваться в печатных трудах, на семинарах и лекциях. Термины, относящиеся к этой второй категории, приводятся в тексте в скобках, обычно в качестве синонимов или почти синонимов терминов первой категории.

Полный перечень специальных терминов — как важнейших, так и второстепенных — читатель найдет в указателе, помещенном в конце книги.

Верне Грант
Техасский университет

Март, 1976

Часть I

Введение

Благодарности

Я чрезвычайно многим обязан д-ру Джорджу Гейлорду Симпсону из Таксона (штат Аризона) за прочтение глав 26, 28—32 и 37. Высказанные д-ром Симпсоном критические замечания, его предложения и сообщенные им данные повлекли за собой многочисленные исправления и улучшения в этих главах. Я воспользовался также советами д-ра Симпсона относительно разбивки материала по главам.

Д-р Роберт Флейк (Flake) из Техасского университета критически прочитал гл. 6 и 14 и сделал ряд полезных замечаний.

Д-р Теодор Даунс (Downs) из Лос-Анжелесского музея естественной истории предоставил мне данные из своих опубликованных и неопубликованных работ по ископаемым лошадям; эти данные вошли в гл. 26.

Г-жа Карин А. Грант прочитала всю рукопись, выискивая неясности и устраняя излишнее многословие. Кроме того, она уделила много внимания чтению корректур.

Мой секретарь, г-жа Элен Барлер очень тщательно и аккуратно перепечатала рукопись, подобрала необходимые материалы в библиотеке и умело провела всю секретарскую работу, связанную с изданием книги.

М-р Джон Пейнтер из фирмы W. H. Freeman and Company с самого начала проявил серьезный интерес к книге и на протяжении всего процесса ее издания неизменно оказывал всяческое содействие. Г-н Фред Рааб, также из фирмы W. H. Freeman and Company проявил понимание и высокую квалификацию при редактировании рукописи.

Я пользуюсь возможностью выразить всем названным лицам свою искреннюю благодарность.

Несколько книгоиздателей любезно разрешили использовать в этой книге уже опубликованные ранее иллюстрации. В подписях к рисункам содержатся соответствующие указания.

В. Грант

Глава I

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Введение

Мир живых организмов обладает рядом общих черт, которые всегда вызывали у человека чувство изумления. Первая из этих общих черт — необычайная сложность строения организмов. Вторая — очевидная целенаправленность или приспособительный характер многих признаков живых организмов. И наконец, третья ярко выраженная общая черта — огромное разнообразие жизненных форм. Таким образом, проблемы биологической сложности и приспособленности объединяются самим фактом существования на свете многих различных типов организмов, обладающих этими чертами.

Вопросы, порожаемые этими явлениями, совершенно очевидны. Каким образом возникли сложные организмы? Под действием каких сил сформировались их приспособительные признаки? Каково происхождение разнообразия органического мира и как оно поддерживается? К этому можно добавить более частные, но непосредственно связанные с предыдущими, вопросы: какое место занимает в органическом мире человек и кто его предки?

Во все века человек пытался найти на эти вопросы такие ответы, которые бы удовлетворяли его разум. В донаучных обществах объяснения выливались в легенды, и некоторые из них перешли затем в религиозные учения. Научные объяснения воплощены в теории эволюции. Однако прежде чем рассматривать эволюционную теорию, очертим несколько подробнее те проблемы, которым эта теория должна дать объяснение.

Разнообразие органического мира

В современной фауне насчитывается примерно 3700 видов млекопитающих и 8600 видов птиц. Описано около 20 000 видов современных рыб. Число всех известных ныне живущих видов позвоночных достигает примерно 42 000.

Таблица 1.1.

Примерное число описанных современных видов в разных царствах и основных группах организмов

Оценки для царства животных даны по Майру (Maug, 1969), а для других царств по Гранту (Grant, 1963)

Царство и группа	Примерное число описанных видов
Царство животных	43 000
Хордовые	838 000
Членистоногие	107 250
Моллюски	6 000
Иглокожие	8 500
Кольчатые черви	12 700
Плоские черви	12 500
Нематоды и родственные группы	5 300
Кишечнополостные	3 750
Мшанки и родственные группы	4 800
Губки	2 100
Различные мелкие группы	
Всего	1 043 900
Царство растений	286 000
Цветковые растения	640
Голосеменные	10 000
Папоротники и родственные им группы	23 000
Мохообразные	5 280
Зеленые водоросли	3 400
Бурые и красные водоросли	
Всего	328 320
Царство грибов	40 000
Настоящие грибы	400
Миксомицеты	
Всего	40 400
Царство протистов	30 000
Простейшие, одноклеточные жгутиковые водоросли, диатомовые	
Всего	30 000

Царство и группа	Примерное число описанных видов
Царство монер (прокариоты)	
Сине-зеленые водоросли	1 400
Бактерии	1 630
Всего	3 030
Вирусы	200
Итого	1 445 850

В некоторых других крупных группах число известных современных видов гораздо выше — описано 107 000 видов моллюсков, 286 000 видов цветковых растений и 750 000 видов насекомых. Оценки числа видов в разных крупных группах организмов приведены в табл. 1.1. Как видно из этой таблицы, общее число известных видов живых существ в современном мире достигает почти 1,5 млн.

Сложнейшая задача таксономического изучения и описания довольно хорошо решена для таких групп, как птицы и млекопитающие, но далека от завершения в большинстве остальных групп. Значительное число морских беспозвоночных, цветковых растений и представителей других групп все еще ждет своего таксономического описания. По оценкам ихтиологов, общее число видов современных рыб приближается к 40 000, из которых пока описано лишь 20 000. Объем работы, которую предстоит проделать систематикам насекомых, еще больше. По мнению энтомологов, описанные до сих пор виды насекомых (около 750 000) составляют лишь небольшую долю, возможно, одну пятую или одну десятую, всех видов насекомых, действительно существующих на Земле в настоящее время.

Если принять довольно скромные допущения о соотношении известных и неизвестных видов в различных крупных группах, то можно получить приблизительные оценки общего разнообразия существующих видов. В своей предыдущей книге я указывал, что число ныне живущих видов составляет не менее 4,5 млн. (Grant, 1963).

Были сделаны две независимые оценки числа видов, как ныне живущих, так и вымерших, существовавших на Земле за всю ее геологическую историю. Диапазоны этих оценок в значительной мере перекрываются. Исходя из предварительных данных можно

принять, что общее число видов, населявших земной шар с момента возникновения жизни, составляет от одного до нескольких миллиардов (см. Simpson, 1952; Grant, 1963).

Приспособление

Многие наследственные признаки организмов соответствуют той или иной особенности их обычной среды обитания и, таким образом, благоприятствуют жизни организма в этой среде. Эти признаки называются приспособительными.

Известный естествоиспытатель XVIII в. Бюффон описал в своей «Естественной истории» множество приспособительных признаков птиц, рыб и других животных. Приведенное ниже типичное утверждение (Buffon, 1770, 1808) иллюстрирует, как был введен в употребление этот термин.

«Что касается наружного строения птиц, то оно удивительным образом приспособлено к быстрому передвижению; оно... предназначено для того, чтобы подниматься в воздух... Обширные приспособления средств к целям [наблюдаются] в общих контурах породы пернатых...»

Для Дарвина излюбленным примером приспособления служил дятел. Достаточно привести один отрывок из «Происхождения видов» (Darwin, 1859, гл. 6):

«Можно ли привести более разительный пример приспособления, чем дятел, лазящий по стволам деревьев и вылавливающий насекомых в трещинах коры?»

Представим себе всю совокупность приспособительных признаков дятла: долотообразный клюв, прочный череп, мощные мышцы головы, выдвигающийся язык с острыми щетинками на конце, лапы с заостренными когтями на пальцах, причем два пальца направлены вперед и два назад, что помогает удерживаться на вертикальной поверхности, и очень прочные рулевые перья, служащие опорой для тела птицы, когда она сидит на отвесной поверхности ствола.

Другим классическим примером приспособлений служит строение лапы в разных группах птиц (рис. 1.1): приспособленная к лазанью лапа дятла (В), обхватывающая лапа американской славки (А), схватывающая лапа филина (Б), ходильная и разгребающая лапа куропатки (Г), приспособленная к ходьбе по болоту лапа кваквы (Д) и перепончатая, приспособленная к плаванию лапа шилохвости (Е).

Следует различать общие и специальные адаптации (Simpson, 1953). Первые обуславливают приспособление организма к жизни в какой-либо обширной зоне среды, а вторые представляют собой специализации к тому или иному определенному образу жизни. Так, например, крыло птиц — это общая адаптация, а долотообраз-

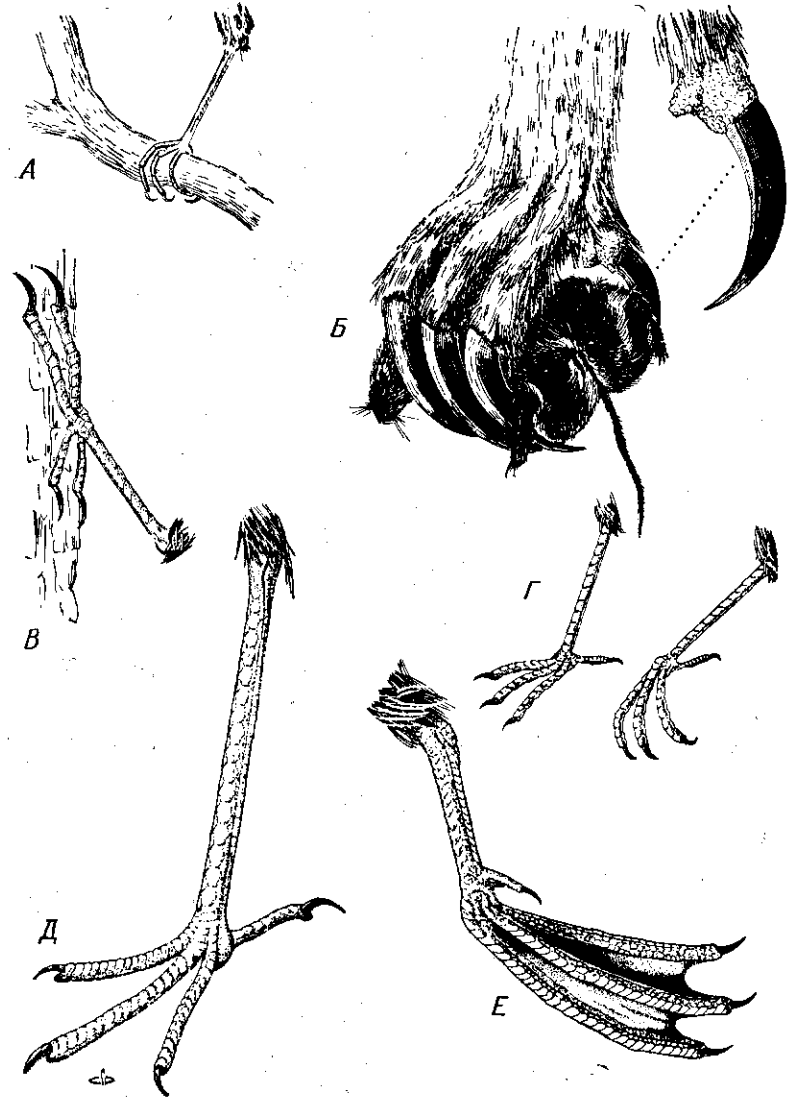


Рис. 1.1. Различные приспособительные типы лап у птиц (рисунки сделаны в разном масштабе; Grant, 1963).

А. Обхватывающая лапа американской славки *Dendroica auduboni*. Б. Схватывающая лапа виргинского филина (*Bubo virginianus*), снабженная мощными когтями. В. Лазящая лапа дятла *Melanerpes formicivorus*. Г. Ходильная и разгребающая лапа калифорнийской куропатки (*Lophortyx californicus*). Д. Приспособленная к ходьбе по болоту лапа зеленой кваквы (*Butorides virescens*). Е. Приспособленная к плаванию лапа шилохвости (*Anas acuta*).

ный клюв и лазающая лапа дятлов — адаптации специальные. Общие адаптации входят в число отличительных признаков крупных групп организмов.

Общие и специальные адаптации присущи всему живому. Но приспособительны ли *все* признаки или имеются и неприспособительные признаки, встречающиеся со сколько-нибудь значительной частотой, — другой вопрос, требующий особого обсуждения. Мнение биологов по этому вопросу за последние сто лет колебалось то в одну, то в другую сторону. В недалеком прошлом некоторые морфологи и систематики сомневались в приспособительном значении многих предположительно несущественных морфологических признаков, подобных тем, которые используются в определительных таблицах. А ныне некоторые школы биохимиков и биоматематиков считают неприспособительными ряд изменений белка.

Вопрос о широком распространении неприспособительных признаков никогда не удастся решить окончательно, поскольку для этого пришлось бы доказать общеотрицательное утверждение, т. е. произвести полный перебор всех признаков и доказать отсутствие приспособления во всех случаях, однако можно привести несколько существенных соображений. Возможно или даже вероятно, что имеются отдельные признаки, не обладающие приспособительным значением, и что имеются также эволюционные механизмы, закрепляющие такие признаки. И все же твердо назвать тот или иной признак неприспособительным очень трудно. Многие склонны считать неприспособительным любой признак, приспособительные свойства которого неочевидны. Подобные антропоцентрические истолкования природы могут приводить к неверным выводам.

На первый взгляд может показаться, что различие между окрашенным и белым луком не имеет приспособительного значения. А между тем красный и желтый лук устойчивы к заболеванию антракнозом, вызываемому грибом *Colletotrichum cincinans*, тогда как белый лук чувствителен к этому возбудителю. Устойчивость к заболеванию создается благодаря наличию в луковицах катехина и протокатеховой кислоты, токсичных для возбудителя, а эти соединения связаны с красным и желтым пигментами, которые содержатся в луковицах (Jones et al., 1946; Walker, Stahmann, 1955; Levin, 1971).

Эволюционные объяснения

Такие бросающиеся в глаза явления, как сложность живых организмов, их разнообразие и приспособленность, наука объясняет тем, что эти явления возникли в процессе эволюции. Существуют два подхода к изучению эволюционных событий: исторический и причинный. При первом прослеживают всю филогенетическую последовательность событий, приводящую к наблюдаемому конеч-

ному результату, тогда как при втором изучают участвующие в этом причинные механизмы. Оправданы и необходимы оба подхода. В данной книге рассматриваются главным образом причины эволюции, однако при этом нередко приходится прибегать к филогенетическим данным.

Мы будем иметь дело с эволюционными явлениями, происходящими на трех главных уровнях. Это — эволюционные изменения в пределах популяций (микроэволюция), эволюция подвидов и видов (видообразование) и эволюция крупных групп (макроэволюция). Каждый из этих уровней требует различных методов исследования, что в свою очередь приводит к получению данных разного типа.

В этой книге микроэволюция, видообразование и макроэволюция рассматриваются по отдельности и в том порядке, в каком они здесь перечислены. Порядок изложения важен с точки зрения логики, поскольку интерпретации явлений, происходящих на уровне макроэволюции, для того чтобы их можно было считать обоснованными, должны соответствовать данным, полученным при изучении микроэволюции.

Глава 2

СКРЕЩИВАЮЩАЯСЯ ПОПУЛЯЦИЯ

Введение

Эволюционное изменение — это явление, происходящее в популяциях и системах популяций. В своей наиболее простой форме эволюция имеет место в пределах локальной скрещивающейся популяции. Это и есть микроэволюция. Таким образом, локальную скрещивающуюся популяцию можно рассматривать как плацдарм для микроэволюции. Поэтому наш обзор процессов микроэволюции необходимо начать с рассмотрения общих признаков популяций.

Мы не можем предложить какое-либо общее формальное определение локальной скрещивающейся популяции, которое служило бы эталоном для всех случаев. Это объясняется широким разнообразием реально существующих популяций. Одни локальные популяции действительно имеют четкие границы, другие не имеют определенных собственных границ, а входят в состав более обширных и сложных систем популяций. Удобно представлять себе популяции и системы популяций в виде иерархии, начинающейся со случайно скрещивающейся популяции и доходящей до вида (более подробно эти единицы будут рассмотрены в дальнейшем). Таким образом, локальная скрещивающаяся популяция, как подразумевается ее название, — это популяционная единица, имеющая некую локальную протяженность в такой более или менее непрерывной иерархии.

Структура популяции

Скрещивающаяся популяция представляет собой репродуктивную единицу. У организмов с половым размножением — это сообщество особей, связанных между собой узлами скрещивания и взаимоотношениями родители — потомки (Dobzhansky, 1950). У организмов с бесполом размножением сохраняются связи родители — потомки, но перекрестные связи между особями, обусловленные скрещиванием, сильно ослаблены; не следует, однако, полностью

исключать наличие у бесполовых организмов таких связей, поскольку у многих организмов, которые обычно размножаются бесполом путем, существуют те или иные парасексуальные способы размножения или же время от времени происходит возврат к половому размножению. Популяция, как правило, представляет собой свободно скрещивающуюся группу независимо от того, происходит ли скрещивание с другими популяциями регулярно или эпизодически, и во всех случаях это некая репродуктивная единица.

Популяция представляет собой также экологическую единицу. Составляющие ее особи генотипически сходны по своим экологическим требованиям и занимают определенную область в той или иной экологической нише или местообитании.

Реальные популяции весьма разнообразны по величине и форме. Величина популяции, под которой имеется в виду число взрослых размножающихся особей в каждом поколении, может варьировать от одной или нескольких до многих миллионов особей. Структура популяции складывается из трех главных компонентов: пространственной конфигурации, системы размножения и скорости миграции (последний компонент рассматривается в гл. 6).

Что касается пространственного распределения популяции, то здесь можно выделить три основные категории: 1) большие непрерывные популяции; 2) мелкие колониальные популяции (или популяции, соответствующие островному типу); 3) линейные популяции. Кроме того, существуют разнообразные состояния, промежуточные между этими тремя основными типами.

Примером больших непрерывных популяций служат популяции злаков, растущих на равнинах и покрывающих площади шириной в десятки или сотни километров. Колониальные организмы образуют ряд разбросанных, разобщенных и нередко мелких популяций. Примерами служат наземные животные, обитающие на архипелагах, пресноводные формы, населяющие цепь озер, обитатели горных вершин в горной местности и организмы, ограниченные определенным типом почвы или горной породы с пятнистым распределением. Линейные популяции возникают вдоль рек, на побережьях морей и в аналогичных местообитаниях, обладающих большой протяженностью и более или менее непрерывных в одном измерении, но коротких и ограниченных в другом.

Часто встречаются и различные промежуточные состояния. Большая популяция может быть непрерывной в одних частях занимаемой ею области, но прерывистой или полунепрерывной в других. Подобным же образом колонии, населяющие систему островов, могут быть изолированы лишь частично, а не полностью. В следующем разделе мы опишем конкретный пример — структуру популяции гигантской секвойи, или мамонтова дерева (*Sequoiadendron giganteum*), в которой сочетаются самые разнообразные состояния,

от изолированных колоний на севере до прерывистого лесного пояса на юге.

Что касается типов скрещивания, то их диапазон очень широк — от свободного неродственного скрещивания до самооплодотворения. Часто встречаются такие промежуточные типы, как свободное скрещивание между близкими соседями; инбридинг, осуществляемый иными способами, нежели самооплодотворение (например, скрещивания между сибсами у животных); сочетание неродственного скрещивания с самоопылением, как у гермафродитных, но самосовместимых цветковых растений.

Пространственные конфигурации и системы скрещивания встречаются во всевозможных сочетаниях, создавая в результате чрезвычайно разнообразные структуры популяций. Так, большая непрерывная популяция может состоять из свободно скрещивающихся особей, как у многих опыляемых ветром травянистых растений равнин, но она может также состоять из особей с ограниченной свободой скрещивания или из инбредных особей. Такая структура популяции оказывает влияние на характер ее изменчивости, о чем будет сказано в дальнейшем.

Популяции мамонтова дерева

Мамонтово дерево (*Sequoiadendron giganteum*) — перекрестно-опыляющееся при помощи ветра хвойное дерево — встречается в сосново-пихтовых лесах на небольших высотах (1500—2400 м) на западных склонах гор Сьерра-Невада в Калифорнии (рис. 2.1). Область его распространения образует узкую полосу протяженностью около 400 км (рис. 2.2, А). В пределах всей этой области мамонтово дерево встречается в виде ряда обособленных и более или менее разобщенных популяций (рис. 2.2, Б).

Существует примерно 33 локальные популяции мамонтова дерева. В самом начале XX в. они имели размеры, указанные в табл. 2.1. Более мелкие популяции называют рощами, более крупные — лесами. В период проведения учетов, результаты которых представлены в табл. 2.1, эти леса интенсивно вырубались. Поэтому данные таблицы относятся к прежним, ненарушенным естественным популяциям. Как показывает табл. 2.1, размеры популяций сильно варьируют — от рощиц, состоящих из нескольких деревьев, до лесов, насчитывающих многие тысячи особей.

Северная и южная части видового ареала различаются по структуре популяций. В северной части ареала мамонтово дерево обычно растет в виде маленьких, сильно разобщенных рощиц. Расстояния между рощицами нередко составляют от 15 до 80 км. В южной же части более обычны, или, вернее, были обычны, большие леса, разделенные более узкими пространствами. В некоторых случаях через эти разрывы как бы перекинут мост, образуемый от-

Таблица 2.7

Популяции мамонтова дерева (*Sequoiadendron giganteum*) на западном склоне гор Сьерра-Невада в штате Калифорния (Sudworth, 1908; Jepson, 1909)

Роща или лес	Площадь, га	Число деревьев
<i>Северная часть ареала</i>		
1. Северная роща	—	6
2. Роща Калаверас	20	101
3. Лес Станислава	400	1 380
4. Роща Туолумне	4	40
5. Роща Мерсед	8	33
6. Роща Марипоза А	—	365
7. Роща Марипоза В	—	182
8. Лес Фресно	1 000	1 500
<i>Южная часть ареала</i>		
9. Роща Динки	20	170
10. Лес Конверс-Безин	2 000	12 000
11. Лес Боулдер-Крик	1 280	6 450
12. Роща генерала Гранта	1 000	250
13. Лес Редвуд-Маунтин	1 200	15 000
14. Лес Норт-Кавеа	200	800
15. Роща Суони-Ривер	8	129
16. Гигантский лес	3 200	20 000
17. Роща Редвуд-Мидоу А	20	200
18. Роща Редвуд-Мидоу В	4	80
19. Лес Ист-Кавеа А	600	3 000
20. Лес Ист-Кавеа В	8	80
21. Роща Мюль-Галч	10	70
22. Лес Хомерс-Пик	2 200	1 500
23. Роща Саут-Кавеа	64	300
24. Лес Норт-Тюль-Ривер	1 440	3 500
25. Лес Миддл-Тюль-Ривер	6 000	5 000
26. Роща Пиксли	340	500
27. Лес Флейтц	1 600	1 500
28. Лес Патнем-Милл	1 600	900
29. Лес Кессинг	1 120	700
30. Роща индейской резервации	600	350
31. Роща Оленьего ручья	120	100
32. Лес Фримен-Воллей	400	400
33. Роща Керн-Ривер	280	200



Рис. 2.1. Мамонтово дерево (*Sequoiadendron giganteum*).

дельными деревьями, так что популяции объединены в полунепрерывный пояс.

Обширные разрывы между северными рощами соответствуют долинам, которые во время последнего оледенения были заняты льдами. Предполагают, что до наступления последнего оледенения популяции мамонтова дерева в центральной части гор Сьерра-Невада были более обширными и непрерывными, но под действием ледникового климата сократились и разбились на части и с тех пор не могут вновь занять утраченную территорию. В южной части Сьерра-Невады оледенение не оказало столь сильного влияния на популяции мамонтова дерева (Sudworth, 1908; Axelrod, 1959).

Полиморфизм

Согласно определению, полиморфизм — это сосуществование в популяции двух или более резко различающихся (прерывистых) форм, при котором частота более редкой формы выше частоты по-

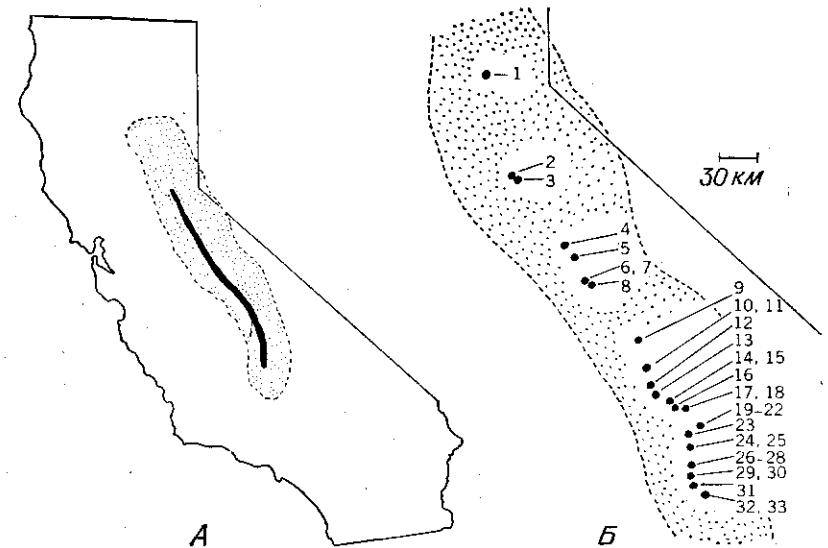


Рис. 2.2. Географическое распространение *Sequoiadendron giganteum*.
А. Карта штата Калифорния, на которой указано распространение *Sequoiadendron* (черным) в горах Сьерра-Невада (пунктир). Б. Центральная и южная часть гор Сьерра-Невада (увеличено). Черными точками обозначены популяции *Sequoiadendron*, номера которых соответствуют номерам в табл. 2.1.

вторных мутаций (Ford, 1964, 1965). Иными словами, полиморфизм — это такая изменчивость в локальной скрещивающейся популяции, которая проявляет четко выраженное или резкое менделевское расщепление.

Такое определение полиморфизма не позволяет относить к нему некоторые типы изменчивости. Оно исключает чисто фенотипическую изменчивость (поскольку это не генетическая изменчивость); оно исключает географическую изменчивость (которой не существует в одной популяции); оно исключает полигенную изменчивость (при которой не происходит расщепления на резко различающиеся классы); и, наконец, оно исключает генетическую изменчивость, обусловленную новыми или повторными мутациями.

На основе разных критериев можно классифицировать различные типы полиморфизма. Удобно отличать генетический полиморфизм от хромосомной изменчивости. Генетический полиморфизм — это прерывистая изменчивость по гомологичным аллелям одного и того же генного локуса. Хромосомным называют полиморфизм по типам хромосом, например по половым хромосомам или по таким перестройкам, как инверсии.

Различают также переходный и сбалансированный полиморфизм. В случае переходного полиморфизма разнообразие носит

временный характер; оно наблюдается до тех пор, пока происходит процесс замещения одной формы другой при контролирующем действии естественного отбора. При сбалансированном полиморфизме разные типы представляют собой более или менее постоянные компоненты данной популяции благодаря естественному отбору, который благоприятствует сохранению разнообразия (Ford, 1964, 1965).

Все формы полиморфизма — генетический, хромосомный, переходный и сбалансированный — весьма обычны и широко распространены в живой природе. В популяциях организмов с половым размножением полиморфизм в сущности наблюдается всегда. В следующем разделе мы опишем конкретный пример — полиморфизм по группам крови у человека.

Явление полиморфизма подводит нас к концепции генофонда, которая в свою очередь дает нам возможность по-иному взглянуть на локальную скрещивающуюся популяцию. Рассмотрим популяцию, полиморфную по гену *A* и содержащую аллели A_1 , A_2 и A_3 . В такой популяции будут возникать диплоидные генотипы A_1A_1 , A_1A_2 , A_2A_2 и т. п. и обусловленные этими генотипами формы будут представлены в любой выборке особей, однако ясно, что одна из главных черт данной популяции — это генетический полиморфизм, лежащий в основе наблюдаемого разнообразия. Можно сказать, что генофонд такой популяции содержит аллели A_1 , A_2 и A_3 . Кроме того, эти аллели встречаются в генофонде с определенной частотой; допустим, что их частоты равны соответственно 60, 30 и 10%. Следовательно, популяцию можно описать количественно, используя типы генов, содержащихся в ее генофонде, и их частоты.

Следует отметить, что концепция генофонда шире, чем концепция полиморфизма. Генофонд популяции складывается из всех имеющихся в ней генов. Так, генофонд нашей гипотетической популяции может быть полиморфным по гену *A*, содержать редкий мутантный аллель гена *B* и быть мономорфным по генам *C* и *D*.

Теперь мы можем описать или по крайней мере охарактеризовать локальную скрещивающуюся популяцию как группу особей, имеющих общий генофонд (Dobzhansky, 1950). Особи, из которых состоит данная популяция в каждом данном поколении, представляют собой различные генотипические продукты гамет, взятых из генофонда этой популяции в предшествующем поколении.

Полиморфизм по группам крови у человека

Давно известно, что разные люди по-разному реагируют на переливание крови. В некоторых случаях переливание крови приводило к агглютинации, или слипанию, эритроцитов, тогда как в других этого не происходило. Такая агглютинация обусловлена имму-

нологическим взаимодействием антигенов, содержащихся в эритроцитах донора, и антител, содержащихся в сыворотке крови реципиента.

В зависимости от типа содержащегося в крови антигена различают четыре группы крови (A, B, AB и O). Каждый человек относится к одному из этих четырех фенотипических классов. Индивидуум, обладающий кровью группы A, может дать свою кровь для переливания другому индивидууму с той же группой крови, у которого при этом не возникнет агглютинации. Подобным же образом кровь группы B можно переливать людям, имеющим группу B. Но переливание крови группы A людям с группой B или крови группы B людям с группой A вызывает сильную агглютинацию. Нет нужды описывать здесь реакции, возникающие при всех возможных сочетаниях групп крови (см. Stern, 1960; Race, Sanger, 1962). В общем агглютинация происходит в тех случаях, когда донор и реципиент имеют разную группу крови.

Группы крови определяются серией трех аллелей: I^A , I^B и I^0 . Аллель I^0 рецессивен по отношению к аллелям I^A и I^B (иногда его обозначают буквой *i*). Аллели I^A и I^B — кодоминантны. Шесть диплоидных генотипов, образуемых этими тремя аллелями, фенотипически проявляются как четыре группы крови в системе ABO (табл. 2.2). На самом деле у аллеля I^A имеются различные, но иммунологически сходные изоаллели (I^{A1} , I^{A2} и т. д.), а поэтому число возможных генотипов больше шести; однако в нашем обсуждении этими тонкими различиями аллеля I^A можно пренебречь.

Таблица 2.2

Генетические основы групп крови системы ABO (Stern, 1960)

Генотип	Фенотип (группа крови)
$I^A I^A$ и $I^A I^0$	Группа A
$I^B I^B$ и $I^B I^0$	Группа B
$I^A I^B$	Группа AB
$I^0 I^0$	Группа O

Популяции человека обычно полиморфны по группам крови системы ABO. Частоты разных групп крови и лежащих в их основе аллелей известны для сотен локальных популяций из самых различных областей земного шара. В табл. 2.3 приведены частоты разных аллелей для трех популяций. Как показывают эти примеры, разные популяции человека сходны в том, что все они полиморфны по группам крови ABO, однако они различаются по частоте

там аллелей. У каждой локальной популяции имеется свой генофонд с характерным для нее соотношением аллелей гена *I*.

Локальные популяции представляют собой части более крупных региональных расовых групп. У родственных локальных популяций, обитающих в одной и той же области, генофонды обычно несколько различаются. Так, частота аллеля I^A среди населения шведского города Упсала составляет, как указано в табл. 2.3, 31,9%, а среди населения другого шведского города Фалуна — 28,4%. И напротив, между географическими расами наблюдаются устойчивые различия по частоте аллелей.

Таблица 2.3

Частоты аллелей гена *I* в трех популяциях человека (Mourant, 1954)

Популяция	Частота		
	I^A	I^B	I^0
Упсала (Швеция)	0,319	0,079	0,602
Пенджаб (Индия)	0,181	0,259	0,560
Индейцы племени Навахо (Нью-Мексико)	0,133	0,000	0,867

Почти во всех популяциях коренных обитателей Западной Европы наблюдается высокая частота аллеля I^A и низкая (менее 10%) частота аллеля I^B . В Центральной Азии наблюдается высокая (20—30%) частота аллеля I^B . Среди американских индейцев аллель I^0 встречается с высокой частотой, тогда как аллель I^B редок или отсутствует вовсе (Mourant, 1954). Равновесие между разными типами несколько сдвигается при переходе из одной географической области в другую. Мы еще вернемся к географическому распределению групп крови системы АВ0 в гл. 13.

Чрезвычайно интересно, что параллельная полиморфная изменчивость по группам крови АВ0 обнаружена у человекообразных обезьян. У шимпанзе найдены группы А и О. У орангутана и гиббона имеются группы А, В и АВ (Mourant, 1954; Wiener, Moor-Jankowski, 1971). Таким образом, полиморфизм по группам крови системы АВ0 возник в процессе эволюции раньше, чем сам вид *Homo sapiens*, и им обладают также ближайшие родичи человека в отряде приматов.

У человека существует еще несколько систем групп крови: система Rh, система MN и другие. Популяции человека полиморфны также и по этим системам (Race, Sanger, 1962). Полиморфная изменчивость по системам Rh и другим, по-видимому, независима от изменчивости по системе АВ0.

Полиморфизм по ферментам

Метод гель-электрофореза, разработанный сравнительно недавно, дает возможность обнаруживать полиморфизм по ферментам и по некоторым белкам, который не удавалось выявить обычными генетическими методами. Метод электрофореза основан на различной подвижности разных ферментов в электрическом поле. Экстракт ткани помещают в гель и пропускают через него электрический ток, чтобы создать электрическое поле. При этом различные ферменты, содержащиеся в геле, физически разделяются и после окрашивания геля выявляются в виде отдельных пятен. Таким образом, можно обнаруживать тонкие различия между организмами в отношении содержащихся в них ферментов; синтез которых контролируется генами.

Таблица 2.4

Полиморфные ферментные локусы, обнаруженные у разных видов (Gottlieb, 1971; Lewontin, 1973)

Вид	Число изученных локусов	Полиморфные локусы, %
<i>Homo sapiens</i>	71	28
<i>Mus musculus</i>	40; 41	20—30
<i>Peromyscus polionotus</i>	32	23
<i>Drosophila melanogaster</i>	19	42
<i>Drosophila pseudoobscura</i>	24	43
<i>Drosophila persimilis</i>	24	25
<i>Drosophila willistoni</i>	20; 28	81—86
<i>Limulus polyphemus</i>	25	25

Изучение выборок из природных популяций методом электрофореза привело к неожиданным результатам. В популяциях различных видов были обнаружены удивительно высокие уровни полиморфизма (табл. 2.4). Очевидно, полиморфизм распространен гораздо шире и затрагивает гораздо большее число элементов генома, чем это предполагалось при его изучении классическими методами (Hubby, Lewontin, 1966; Lewontin, Hubby, 1966; Lewontin, 1974).

Концепция популяции

Концепцию генетически изменчивых популяций как репродуктивных единиц ни в коей мере нельзя считать самоочевидной. Этой концепции не существовало ни в XVIII, ни в начале XIX в., а в некоторых областях биологии она отсутствует до сих пор. Согласно

Майру (Maug, 1972), ее ввел в биологию Дарвин в 1859 г. Концепция популяции была одним из элементов переворота, произведенного Дарвином в научном мышлении.

Концепция популяции прямо противоположна эссенциализму. Сторонники эссенциализма считают, что наблюдаемые в мире явления представляют собой выражения лежащих в их основе сущностей. Явления предстают в различных формах, сущность же их неизменна. Следовательно, члены того или иного класса объектов, в том числе и особи, составляющие какую-либо популяцию, — это различные выражения одной и той же сущности.

Эссенциализм в том или ином варианте был традиционным философским учением в Европе. Философия Платона, христианское богословие и философский идеализм представляют собой различные модификации эссенциализма. Естественно, что эссенциализм господствовал в научном мышлении на заре истории биологии. Здесь он принял форму, которую Майр (Maug, 1957a, 1972a) назвал типологическим мышлением. Согласно этим взглядам, отдельные организмы представляют собой несовершенные, а поэтому изменчивые проявления архетипа того вида, к которому они принадлежат.

Типологическое мышление препятствует пониманию эволюции, для которого необходимо популяционное мышление, поскольку эволюция — это изменение генетического состава популяций. Великим, хотя и очень тонким достоинством совершенного Дарвином переворота была, согласно Майру (Maug, 1972a), замена типологического мышления в биологии популяционным. Введение популяционной концепции устранило давнее и сильное препятствие, мешавшее пониманию эволюции вообще и естественного отбора в частности.

СТАТИКА ПОПУЛЯЦИИ

Закон Харди — Вайнберга

Генофонд локальной популяции обычно содержит, помимо мономорфных, также и различные полиморфные гены. Кроме того, в каждом данном поколении аллельные формы полиморфных генов представлены с некоторой определенной частотой. Так, например, ген A , имеющий два аллеля, A и a , может быть представлен в генофонде одного поколения в соотношении 70% аллелей A и 30% аллелей a . Каковы в таком случае будут ожидаемые частоты аллелей в следующем поколении?

В популяции диплоидного организма эти аллели содержатся в гомозиготных и гетерозиготных генотипах AA , aa и Aa , которые будут встречаться также в определенных соотношениях в любом данном поколении. Они служат родительскими генотипами для следующего поколения. В связи с этим возникает вопрос: каковы ожидаемые соотношения генотипов во втором и в последующем поколениях?

Ожидаемые частоты аллелей и частоты генотипов можно определить по закону Харди—Вайнберга. Этот закон действует при следующих условиях: предполагается, что популяция достаточно велика, с тем чтобы ошибки выборки не оказывали существенного воздействия на частоты из поколения в поколение, и что составляющие популяцию особи вносят равное число функционирующих гамет; иными словами, разные генотипы должны размножаться одинаково успешно. И наконец, допускается, что в популяции преобладает случайное скрещивание.

Случайное скрещивание, или панмиксию, можно с равным успехом определять в терминах особей или в терминах гамет. Если иметь в виду особей, то случайное скрещивание происходит в тех случаях, когда особи, имеющие различную генетическую конституцию, скрещиваются независимо от своих генотипов. Например, самка с генотипом AA может скрещиваться с самцами AA , Aa или aa , не проявляя никакого предпочтения к самцам какого-то одного типа.

Панмиксию можно определить несколько точнее, если исходить из наличия в гаметном фонде множества гамет. В этом смысле случайное скрещивание означает, что каждая женская гамета с одинаковой вероятностью может быть оплодотворена мужской гаметой любого типа и что эта вероятность прямо пропорциональна частоте мужских гамет данного типа в гаметном фонде. Короче

говора, гаметы, несущие разные аллели, соединяются в пары пропорционально их относительным частотам в гаметном фонде. Особи, составляющие популяцию в каждом данном поколении, представляют собой в таком случае произведения разных пар гамет, случайно извлеченных из гаметного фонда предшествующего поколения.

В популяции, соответствующей указанным выше условиям, согласно закону Харди—Вайнберга, частоты аллелей будут оставаться постоянными из поколения в поколение и в результате случайного скрещивания в одном поколении генотипы достигнут равновесной частоты, которая будет сохраняться в дальнейшем. Примеры, иллюстрирующие эти два обобщения, рассматриваются ниже.

Частоты аллелей

Закон постоянства частот аллелей будет проиллюстрирован количественным примером. Допустим, что популяция некоего диплоидного вида, полиморфного по гену A , в исходном поколении содержит разные генотипы в следующем соотношении: 60% AA , 20% Aa и 20% aa . Проследим за аллелями A шаг за шагом на протяжении двух поколений.

1. Частоты аллелей в первом поколении. Поскольку частоты генотипов заданы как

$$0,60AA + 0,20Aa + 0,20aa,$$

частоты аллелей (q) в этом же поколении должны составлять

$$qA = \frac{0,60 + 0,60 + 0,20}{2} = 0,70,$$

$$qa = \frac{0,20 + 0,20 + 0,20}{2} = 0,30.$$

2. Гаметный фонд первого поколения. Предполагается, что все особи одинаково плодовиты; поэтому диплоидные особи будут производить гаплоидные гаметы в соотношении 70% A и 30% a . Частоты аллелей в гаметном фонде такие же, как и в исходном генофонде.

3. Случайное скрещивание. Гаметы для образования зигот второго поколения извлекаются из фонда случайным образом; при этом возможны такие попарные сочетания:

Женские гаметы	Мужские гаметы
0,70 A	0,70 A
0,70 A	0,30 a
0,30 a	0,70 A
0,30 a	0,30 a

4. Частоты зигот во втором поколении. Приведенная выше система свободного скрещивания дает следующие результаты:

$$0,49AA;$$

$$0,21 + 0,21 = 0,42Aa;$$

$$0,09aa.$$

Считается, что все зиготы обладают одинаковой жизнеспособностью; следовательно, приведенные цифры дают ожидаемые равновесные частоты генотипов во втором поколении.

Можно заметить, что данная популяция не находилась в равновесии в отношении частот генотипов в первом поколении, но достигла равновесного состояния в результате свободного скрещивания всего лишь в одном поколении.

5. Частоты аллелей во втором поколении. Генофонд второго поколения, очевидно, будет содержать два аллеля в следующих частотах:

$$qA = \frac{0,49 + 0,49 + 0,42}{2} = 0,70;$$

$$qa = \frac{0,42 + 0,09 + 0,09}{2} = 0,30.$$

Таким образом, частоты аллелей во втором поколении такие же, какими они были в первом поколении.

Формула Харди — Вайнберга

Формула Харди—Вайнберга дает короткий и прямой способ вычисления ожидаемых частот генотипов в случайно скрещивающейся популяции на основании частот аллелей в генофонде.

Рассмотрим вновь генофонд, содержащий два аллеля гена A . Пусть p обозначает частоту аллеля A , а q — частоту аллеля a (причем $p+q=1$). Случайные сочетания гамет A и a дадут при этом зиготы в соотношении, определяемом по формуле квадрата двучлена $(p+q)^2$. Иными словами, равновесная частота генотипов будет равна:

$$p^2AA,$$

$$2pqAa,$$

$$q^2aa.$$

Применив эту формулу в нашем предыдущем примере (где q используется в несколько ином значении), можно путем простой операции получить те же результаты: если $p=0,70$, то равновесная частота $AA=p^2=0,49$. В тех случаях, когда полиморфизм связан с серией множественных аллелей, формула Харди—Вайнберга

принимает вид квадрата многочлена. Для трех аллелей (A_1 , A_2 и A_3) с частотами p , q и r , так что $p+q+r=1$, равновесная частота генотипов определяется по формуле квадрата трехчлена $(p+q+r)^2$.

Эффекты инбридинга

В большой популяции при условии случайного скрещивания частоты генотипов быстро достигают равновесного состояния, которое сохраняется в дальнейшем. Нарушения случайности скрещивания вызывают отклонения частот генотипов от равновесия Харди—Вайнберга.

Допустим, что некая популяция в нулевом поколении состоит исключительно из гетерозигот Aa . Размножение происходит путем самооплодотворения. В первом поколении популяция будет иметь следующий состав: 25% AA , 50% Aa и 25% aa . В последующих поколениях сокращение класса гетерозигот будет продолжаться с равномерной скоростью. После самооплодотворения в семи поколениях (т. е. в 7-м инбредном поколении) популяция будет содержать почти 50% AA и почти 50% aa .

Доля гомозигот, происходящих от предков, гетерозиготных по одному гену (A), после m поколений самооплодотворения определяется по формуле

$$\frac{2^m - 1}{2^m}.$$

В рассматриваемом случае после 7 поколений самооплодотворения ожидаемые частоты генотипов в 7-м инбредном поколении, согласно этой формуле, составят

$$\begin{aligned} &127/128 (AA + aa); \\ &1/128 Aa. \end{aligned}$$

Таким образом, в результате инбридинга частоты генотипов изменяются в сторону преобладания гомозигот. Следует, однако, отметить и другой аспект: инбридинг не оказывает влияния на частоты аллелей. В нашем гипотетическом примере частоты аллелей составляли 50% A и 50% a в 0-м поколении; и они оставались такими же как в 1-м, так и в 7-м инбредных поколениях.

Заключение

В большой полиморфной панмиктической популяции, состоящей из одинаково жизнеспособных и одинаково плодовитых особей, различные гомозиготные и гетерозиготные генотипы быстро достигают некоторых равновесных частот, зависящих от существующих в популяции частот аллелей. Частоты генотипов, достиг-

нув равновесия Харди—Вайнберга, остаются затем постоянными на протяжении всех последующих поколений случайного скрещивания.

Частоты аллелей в большой полиморфной популяции, состоящей из одинаково жизнеспособных и одинаково плодовитых особей, обычно остаются постоянными из поколения в поколение. Это постоянство не зависит от случайного скрещивания. Поэтому применительно к частотам аллелей закон Харди—Вайнберга носит более общий характер, чем применительно к частотам генотипов, и в этом своем аспекте он имеет более важное значение для эволюционной теории.

Полезно изучить особые условия, необходимые для действия закона Харди—Вайнберга. Эти условия исключают любые факторы, воздействующие на частоту генов, кроме самого процесса воспроизведения генов. До тех пор пока уровень изменчивости в генофонде определяется воспроизведением генов как таковым, этот уровень остается постоянным и неизменным в ряду последовательных поколений.

Такова статика популяций. Изменение уровня изменчивости в популяциях — динамическая сторона проблемы — требует действия специфических факторов или сил. Это факторы микроэволюции, которые мы рассмотрим в следующей главе.

Определение микроэволюции

Как уже было отмечено в предыдущей главе, уровень изменчивости в обширном генофонде не изменяется сам по себе. Тем не менее наблюдения показывают, что в локальных популяциях происходят изменения частот аллелей в ряду последовательных поколений. С течением времени генофонд все-таки изменяется.

Мы можем определить микроэволюцию как систематическое изменение частот гомологичных аллелей, участков хромосом или целых хромосом в локальной популяции; иначе говоря, микроэволюцией называют любое увеличение или уменьшение частоты в генофонде какой-либо вариантной формы, которая продолжает встречаться в популяции из поколения в поколение.

В природных популяциях можно найти великое множество примеров микроэволюционных изменений. Для наших целей достаточно описать один наглядный пример, относящийся к *Drosophila pseudoobscura*.

Микроэволюционные изменения у *Drosophila pseudoobscura*

Для *D. pseudoobscura* характерна изменчивость последовательности генов в одном из участков третьей хромосомы. Разные линии мух различаются по инверсиям в этом участке. Каждая инверсия имеет название и буквенное обозначение: Стандарт (*ST*), Эрроухед (*AR*), Чирикава (*CH*), Трилайн (*TL*), Пайкс-Пик (*PP*) и т. д. У *D. pseudoobscura* обнаружено 16 таких инверсионных форм. Они выявляются цитологически по характеру поперечной исчерченности хромосом слюнных желез у личинок.

Большая часть природных популяций *D. pseudoobscura* в западной части Северной Америки полиморфна по третьей хромосоме. Полиморфные популяции содержат по два и более типов инверсий в различных гомозиготных и гетерозиготных комбинациях (например, *ST/ST*, *CH/CH*, *ST/CH*). В каждой данной популяции разные типы инверсий обычно встречаются с определенными средними годовыми частотами.

В популяциях *D. pseudoobscura*, обитающих в горах Сьерра-Невада (Калифорния), обычно встречаются инверсии *ST*, *AR* и *CH*. Четыре другие инверсии (*TL*, *OL*, *SC* и *PP*) встречаются в этой местности с низкой частотой. Мы здесь займемся главным образом

одним из редких типов (*PP*) в одной из локальных популяций (Матер). Популяция Матера в округе Йосемите (штат Калифорния) на протяжении многих лет изучалась Добржанским и его сотрудниками (см. Dobzhansky, 1956, 1958, 1971).

Инверсия типа Пайкс-Пик встречалась, хотя и крайне редко, в популяциях *Drosophila* в Сьерра-Неваде в 1945 г. и до этого, но в популяции Матера в это время она не была известна. В 1946 г. инверсия *PP* стала встречаться в популяции Матера с очень низкой частотой (0,3%). За последующие 10 лет (1947—1957 гг.) частота инверсии *PP* быстро возрастала, достигнув 10 и даже 12% (табл. 4.1). В дальнейшем (1959—1965 гг.) ее частота колебалась на несколько более низком уровне, а затем упала довольно сильно.

Повышение частоты инверсии *PP* в популяции Матера сопровождалось понижением частоты инверсии *CH*, которая раньше была довольно обычна, до очень низких для нее уровней (2—6%). А сравнительно недавно частота типа *CH* вернулась к прежнему уровню (табл. 4.1). В это же время происходили аналогичные изменения в соотношении инверсий *ST* и *AR* (Dobzhansky, 1971).

Таблица 4.1

Изменение частоты двух типов инверсий (*PP* и *CH*) в популяции *Drosophila pseudoobscura* в Матере (Калифорния) на протяжении 28 лет (Dobzhansky, 1971; Anderson et al., 1975)

Год	Частота типа <i>PP</i> , %	Частота типа <i>CH</i> , %	Число исследованных хромосом
1945	0,0	17	308
1946	0,3	17	336
1947	0,7	20	425
1950	3	17	812
1951	5	11	856
1954	12	13	1312
1957	10	4	316
1959	4	11	298
1961	6	3	350
1962	9	2	450
1963	7	6	446
1965	6	11	534
1969	2	3	312
1971	3	12	390
1972	6	17	576

Резкое повышение частоты инверсии типа *PP* наблюдалось не только в популяции Матера. Параллельное увеличение частоты этой инверсии отмечалось в других обособленных популяциях

D. pseudoobscura в местностях, разбросанных по всей Калифорнии и Аризоне. Так, в горах Сан-Джасинто на юге Калифорнии инверсия *PP* впервые появилась в 1952 г., достигла диковой частоты (10 и 11%) в последующие несколько лет, а в шестидесятых годах частота ее вновь упала (Dobzhansky, 1971). Изменения частоты инверсии *PP* носили одинаковый характер на протяжении обширной географической области.

Причины наблюдаемых микроэволюционных изменений неизвестны. Имеющихся данных достаточно, чтобы исключить участие в этом некоторых возможных факторов. Полиморфные лабораторные популяции *D. pseudoobscura*, выращиваемые при благоприятных условиях, подчиняются закону Харди—Вайнберга в смысле соотношения типов инверсий и соответствующих диплоидных генотипов. В этом случае экспериментальные данные подтверждают теорию, исключая возможность каких-либо изменений, направляемых изнутри. Возможность случайных эффектов исключается большими размерами как самих популяций, так и изучавшихся выборок. Давление мутаций также следует исключить, поскольку в сильно разобщенных локальных популяциях наблюдались параллельные изменения. Можно почти не сомневаться в том, что обнаруженные изменения обусловлены естественным отбором. Однако несмотря на обширные исследования, направленные на выявление участвующего в этом фактора отбора, определить его не удалось (Dobzhansky, 1956, 1958, 1971).

Главные эволюционные силы

Факторы, вызывающие изменения частоты аллелей или частоты хромосомных инверсий, можно назвать главными эволюционными силами. Известно четыре таких фактора: мутационный процесс, поток генов, естественный отбор и дрейф генов.

Допустим, что генофонд какой-либо популяции состоит главным образом из аллелей A_1 и в меньшей степени — из аллелей A_2 . Первоначальные частоты генов могут изменяться под действием каждого из указанных выше четырех факторов эволюции следующим образом.

Аллель A_1 может мутировать в аллель A_2 однажды или многократно, увеличивая тем самым частоту A_2 . Особи или гаметы, несущие аллель A_2 , могут мигрировать в изучаемую популяцию из какой-либо другой популяции, в которой аллель A_2 встречается чаще. Подобная миграция или поток генов также изменит предшествующие частоты генов в популяции-реципиенте.

Носители аллелей A_1 и A_2 могут различаться по фенотипическим признакам, влияющим на их способность к выживанию и размножению, а тем самым на их вклад в следующее поколение. Если особи, несущие аллель A_2 , превосходят по этим показателям осо-

бей, несущих аллель A_1 , то частота аллеля A_2 в популяции будет постепенно повышаться. В данном случае действует естественный отбор — самый важный из факторов, регулирующих частоту генов в природных популяциях.

Наконец, значительные сдвиги частот аллелей A_1 и A_2 могут происходить в небольших популяциях чисто случайным образом. Этот случайный компонент в изменении генных частот известен под названием дрейфа генов.

Интенсивность действия каждой из этих четырех сил может быть различной, и ее можно охарактеризовать количественно. Частота мутирования (u) может варьировать от 0 до 1, где 0 — полная устойчивость, а 1 — полная неустойчивость данного гена. Аналогичным образом скорость потока генов (m) изменяется в диапазоне от $m=0$, т. е. отсутствия миграции, до $m=1$, т. е. полного «затопления».

Коэффициент отбора (s) служит мерой среднего повышения относительной частоты одного аллеля по сравнению с другими, конкурирующими, аллелями на одно поколение. Этот коэффициент может варьировать от 0 до 1, где $s=0$ означает отсутствие отбора, а $s=1$ — полное замещение гена за одно поколение.

Возможность действия генетического дрейфа выражается зависимостью между величиной популяции (N) и другими переменными. Дрейф может эффективно регулировать частоты генов, если N мало по сравнению с s , m и u .

Взаимодействие между эволюционными силами

Первые два из упомянутых выше факторов — мутационный процесс и поток генов — создают изменчивость. Два других фактора — естественный отбор и дрейф генов — сортируют эту изменчивость. Факторы, создающие изменчивость, дают начало процессу микроэволюции, а факторы, сортирующие изменчивость, продолжают процесс, что приводит к установлению новых частот вариантов. Эволюционное изменение в пределах популяции можно рассматривать как результат действия противоположных сил, создающих и сортирующих генетическую изменчивость.

Одна из старых теорий эволюции — теория ортогенеза, до сих пор имеющая приверженцев, — постулирует, что эволюционные изменения направляются главным образом мутационным процессом. Против такого взгляда существуют два веских аргумента.

Во-первых, мутационные изменения возникают более или менее независимо от приспособительных требований организма и сами по себе не могут создать приспособительные признаки, наблюдаемые у организмов. В дополнение к этим изменениям необходимо действие естественного отбора, который бы перенес процесс «с химического уровня мутации на биологический уровень адаптации» (Darlington, 1939).

Во-вторых, во временной последовательности микроэволюции отбор всегда вступает в действие после мутационного процесса. Каким бы сильным или направленным ни было давление мутаций в данной популяции, его благоприятное или неблагоприятное действие всегда контролируется естественным отбором, за которым и остается последнее слово.

В равной мере справедливо, что отбор не сможет действовать, если мутационный процесс не будет поставлять ему новые генетические вариации. Микроэволюция обусловлена не действием какой-то одной силы, а взаимодействием двух, трех или четырех сил.

Количественная оценка главных эволюционных сил создает возможность количественного выражения взаимодействий между ними. Последнее относительно просто в теории и иногда достижимо в создаваемых искусственно экспериментальных популяциях, однако в природных популяциях осуществить это крайне трудно ввиду наличия многочисленных неконтролируемых факторов. Тем не менее было сделано несколько попыток подойти к этой проблеме в реальных популяциях.

Примером взаимодействия между мутационным процессом и отбором служит гемофилия у человека. Гемофилия — кровоточивость, обусловленная пониженной свертываемостью крови, — обычно приводит к смерти в раннем возрасте. Известно несколько типов гемофилии; мы ограничимся рассмотрением классической гемофилии, или гемофилии А. Гемофилией А страдают люди, гомозиготные по рецессивному аллелю (hh) гена Hh , сцепленного с полом, точнее, сцепленного с X-хромосомой. Гетерозиготные носительницы (Hh/hh) иногда рожают сыновей с конституцией $h/0$, у которых проявляется болезнь (Stern, 1973).

Мужчины, страдающие гемофилией, в большинстве случаев, хотя и не всегда, умирают до достижения половой зрелости, и поэтому аллель hh имеет низкое селективное значение в популяционном диапазоне. Гомозиготы все время элиминируются из популяций человека в результате отбора. Тем не менее они постоянно присутствуют в популяции с низкой частотой. Их сохранение объясняют периодическим мутированием Hh в hh , причем частота мутирования $u=0,00002—0,00004$ (Stern, 1973).

Таким образом, постоянно сохраняющаяся в популяциях человека низкая частота аллеля hh представляет собой равновесие между периодически возникающими мутациями и сильным отрицательным отбором. Это во всяком случае можно считать первым приближением к разрешению проблемы. Судя по некоторым данным, гетерозиготные женщины обладают повышенной селективной ценностью по сравнению с нормальными женщинами, гомозиготными по одному из других типов гемофилии (Rosin, Moog-Jankowsky, Schneeberger, 1958). Если аналогичным образом обстоит дело с гемофилией типа А, то это должно сдвинуть селекционно-мута-

ционное равновесие в сторону более высокой равновесной частоты в популяции аллеля hh , чем следовало бы ожидать в отсутствие этого осложняющего фактора.

Создание изменчивости в результате сочетания мутационного процесса и потока генов можно проиллюстрировать на примере наземной улитки *Cerata nemoralis* в Западной Европе. В колониях этой улитки постоянно наблюдается полиморфизм, выражающийся в наличии или отсутствии коричневых полос на раковинах. Эти фенотипические различия регулируются геном, имеющим два аллеля: доминантный аллель B определяет развитие бесполосых, а рецессивный аллель b — полосатых раковин. Мутации из B в b и обратно происходят с частотой $u=0,0001—0,0005$ (Lamotte, 1951).

Структура популяций европейской наземной улитки различается в разных областях. Эти различия оказывают влияние на скорость потока генов. В провинции Гиень (Франция) колонии располагаются довольно близко друг от друга и нередко связаны между собой мигрирующими особями. Согласно оценкам, поток генов происходит здесь со скоростью $m=0,003—0,004$. В провинции Гиень поток генов представляет собой более существенный источник изменчивости популяции, чем мутационный процесс. А в провинции Бретань (Франция) колонии улиток, напротив, располагаются далеко друг от друга и обмен мигрантами между ними происходит редко. Здесь мутационный процесс играет относительно большую роль, а поток генов имеет меньшее значение, чем в провинции Гиень (Lamotte, 1951).

Однако на этом дело не кончается. Характер полосатости раковины у улиток регулируется, кроме того, отбором, а возможно, даже и дрейфом генов, что будет обсуждаться в одной из последующих глав.

Действие дрейфа генов целиком зависит от соотношения между факторами N , s , u и m . Например, дрейф генов может эффективно контролировать частоты генов при $N < 1/2s$, если u и m настолько малы, что ими можно пренебречь. И наоборот, умеренные частоты мутирования и миграции могут свести на нет действие дрейфа. Чрезвычайно важную роль играет в природе сочетание дрейфа генов с отбором. Эти взаимодействия более подробно рассматриваются в гл. 13.

Популяционно-генетический подход к эволюции

Классические генетики исследовали поведение генов, изучая родословные семей. Однако поколения P , F_1 , F_2 и F_3 формальных генетиков всего лишь искусственная абстракция. В природе происходит не просто объединение мутантного аллеля с нормальным в одной из особей F_1 и передача его половине гамет, продуцируемых этой особью. В естественных условиях, вне генетической лабора-

тории или опытной делянки, мутация, возникшая у отдельного организма, не остается в пределах родословной одной семьи, а включается в генофонд популяции. И здесь ей предстоит, если она гибельна или благоприятна, изменение частоты.

Отсюда следует, что генетику популяций нельзя изучать должным образом, не принимая во внимание воздействие, оказываемое естественным отбором на наследственные изменения. Первоначально обособленные пути менделизма и дарвинизма должны слиться.

Это слияние произошло в тридцатых годах и непосредственно привело к современной или, как ее называют, синтетической теории эволюции. Начало этой теории заложил популяционно-генетический подход к эволюции. Характер происшедшего синтеза отражают названия трех классических работ, относящихся к этому раннему периоду: «Генетическая теория естественного отбора» (Fisher, 1930), «Эволюция в менделевских популяциях» (Wright, 1931), «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937).

Популяционно-генетический подход непосредственно привел к решению проблем, связанных с микроэволюцией. Кроме того, оказалось, что распространение того же популяционного подхода на другие области биологии, такие, как систематика низших категорий и палеонтология, дает возможность по-новому осветить проблемы видообразования и макроэволюции и тем самым расширить основы современной эволюционной теории.

МУТАЦИИ

Введение

Мутацией называют внезапное наследственное изменение какого-либо фенотипического признака, вызванное резким структурным или функциональным изменением в генетическом материале. Генетический материал организован в иерархию структурно-функциональных единиц, начиная с отдельных участков внутри гена до целых хромосом и геномов. Соответственно этому существуют разные типы мутаций — от генных до геномных.

Внезапные наследственные изменения фенотипа могут быть вызваны не только структурными изменениями генов или хромосом, но также и другими генетическими процессами. Помимо истинных мутаций, существуют мутации ложные. Фенотипические изменения сами по себе не позволяют судить о связанных с ними генетических процессах. На основе одних лишь прямых наблюдений трудно различать разные типы истинных и ложных мутаций.

Для наших целей можно не вдаваться в разного рода сложности, которых немало в весьма широкой проблеме мутаций. Главное внимание в этой главе сосредоточено на некоторых общих чертах генных мутаций, имеющих первостепенное значение для эволюции.

Генные мутации

Генная мутация представляет собой изменение последовательности нуклеотидов в пределах одного гена, что в свою очередь изменяет характер его действия. Другими словами, это молекулярное изменение в гене, вызывающее измененный фенотипический эффект. Допустим, что какой-то ген содержит в некоторой своей точке триплет ЦТТ, который кодирует одну из аминокислот в полипептидной цепи, а именно глутаминовую кислоту. Триплет ЦТТ в результате замены всего лишь одного нуклеотида может превратиться в триплет ГТТ. Такое изменение триплета приводит к тому, что в полипептидной цепи, образующейся под действием данного гена, на месте глутаминовой кислоты окажется глутамин. Исходная и мутантная молекулы белка отличаются друг от друга, что вполне может повлечь за собой другие, вторичные фенотипические различия.

Стабильность генов на протяжении последовательных поколений клеток и особей, а следовательно, и консервативность наследственности обусловлены точностью процесса копирования при реп-

ликации гена. Однако процесс копирования несовершенен. Время от времени при копировании возникают ошибки. Генные мутации можно рассматривать как такие ошибки копирования.

Новый мутантный аллель добросовестно реплицируется до тех пор, пока не возникнет следующее мутационное изменение. Таким образом, в результате генной мутации появляется пара или серия гомологичных аллелей. И наоборот, существование аллельной изменчивости по любому гену в конечном счете означает, что этот ген в то или иное время претерпел мутацию.

Любой ген, входящий в состав генотипа, по-видимому, подвержен мутированию. Во всяком случае в генах, контролирующих весьма разнообразные признаки, мутации наблюдаются. Например, у *Drosophila melanogaster* известны мутанты со слегка сморщенными крыльями, сильно укороченными крыльями или вообще бескрылые; мутанты с белыми или пурпурными глазами; мутанты с разнообразными изменениями щетинок и т. п. Хорошо известны биохимические мутации у микроорганизмов, воздействующие на те или иные этапы их метаболизма; подобные мутации существуют и у высших организмов, хотя в этом случае изучать их гораздо труднее. На рис. 5.1 представлен ряд мутантных разновидностей смородинового томата (*Lycopersicon pimpinellifolium*), различающихся по форме листьев.

По степени фенотипического проявления генные мутации варьируют в широком диапазоне — от мутаций со слабыми эффектами до мутаций, вызывающих значительные изменения фенотипа. Эти два экстремальных типа называются соответственно малыми мутациями и макромутациями. Хорошо заметные, но не обладающие сильным действием мутации, показанные на рис. 5.1, типичны для средней части диапазона. Примерами малых мутаций служат мутанты *Drosophila melanogaster* со статистически незначительными отклонениями от нормальной жизнеспособности или от нормального числа щетинок. Примером макромутации служит мутант *tetraaptera* у *D. melanogaster* с четырьмя крыльями вместо двух. Он представляет собой резкое отклонение от двукрылости, характерной для сем. *Drosophilidae* и для отряда *Diptera*.

У диплоидных животных и растений значительную долю новых мутаций составляют рецессивные мутации, а гены дикого типа доминируют. Важное следствие рецессивности многих мутантных аллелей заключается в том, что они не подвергаются действию отбора немедленно и непосредственно, но могут сохраняться в диплоидной популяции на протяжении многих поколений.

Частота мутаций

Спонтанные частоты мутаций для разных генов нескольких организмов представлены в табл. 5.1. Здесь следует обратить внимание на ряд моментов. Во-первых, как показывают данные, получен-

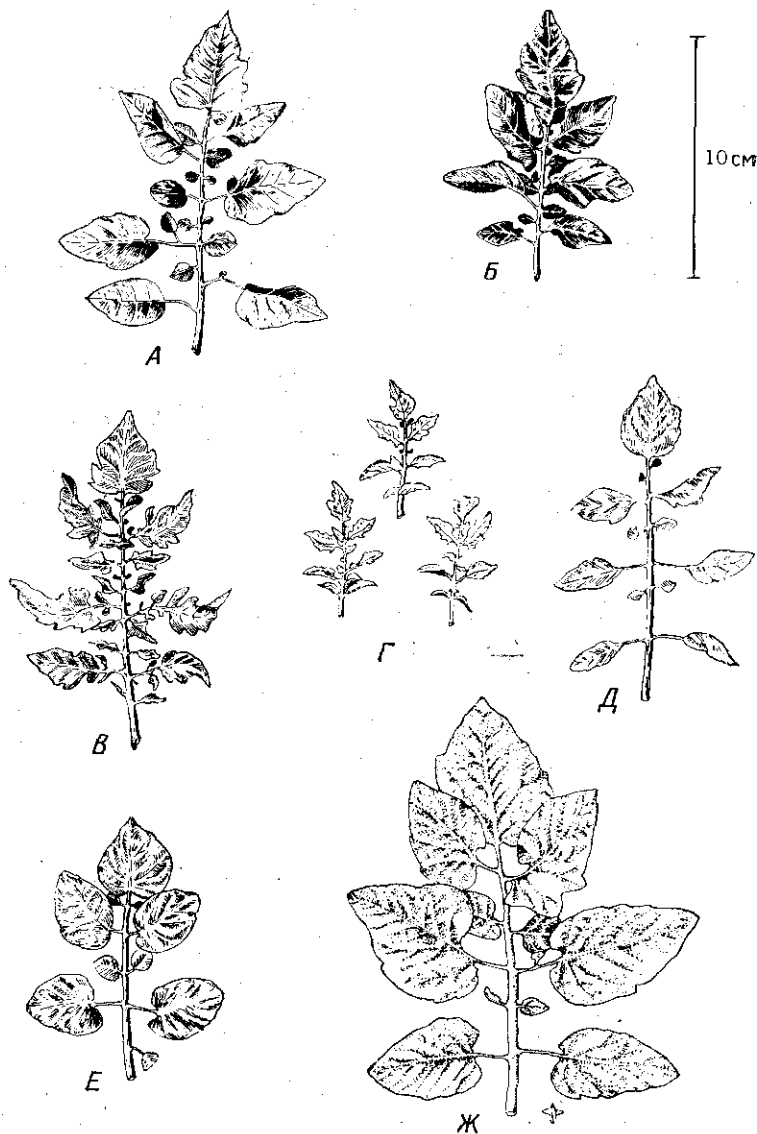


Рис. 5.1. Мутантные формы листьев у смородинового томата (*Lycopersicon pimpinellifolium*) (по Stubbe, 1960).

А. Нормальная форма. Б. *Accumbens*. В. *Bipinnata*. Г. *Diminuta*. Д. *Carinata*. Е. *Dwarf*. Ж. *Bullosa*.

ные для человека, дрозофилы и кукурузы, частоты мутирования разных генов у одного и того же вида варьируют в довольно широких пределах. Во-вторых, частота мутаций у бактерий гораздо ниже, чем у высших организмов. В таблицу включены лишь несколько бактериальных генов, представляющих собой типичные примеры, выбранные из гораздо более многочисленных данных. Как показывает таблица, частота мутаций (μ) для генов бактерий лежит в пределах от 10^{-7} до 10^{-10} ; для генов кукурузы $\mu = 10^{-4}$ — 10^{-6} . В этом же диапазоне находятся частоты мутаций у дрозофилы, человека и мыши. Гены бактерий, по-видимому, более стабильны, чем гены высших многоклеточных организмов.

Таблица 5.1

Оценка спонтанных частот мутаций для нескольких видов
(данные взяты из разных источников)

Вид	Ген	Среднее число новых мутантов на 1 млн. гамет
Мышь (<i>Mus musculus</i>)	Пегой окраски	17
	Розовоглазости	8,5
Человек (<i>Homo sapiens</i>)	Ахондроплазии	40—120
	Гемофилии А	20—40
	Гемофилии В	5—10
	Хореи Гентингтона	<1
Плодовая мушка (<i>Drosophila melanogaster</i>)	Желтой окраски тела	120
	Темно-серой окраски тела	20
	Различные летали	10
Кукуруза (<i>Zea mays</i>)	Окраски растения	490
	Ингибитора окраски	110
	Сахаристый эндосперм	2
	Сморщенные семена	1
	Восковидно-крахмалистый эндосперм	<1
Бактерии	Устойчивости к пенициллину у <i>Staphylococcus</i>	0,1
	Устойчивости к фагу у <i>Escherichia coli</i>	0,03
	Устойчивости к стрептомицину у <i>Escherichia coli</i>	0,0004

Имеются основания считать, что по крайней мере некоторые оценки частоты мутаций у высших организмов завышены. Источ-

ников ошибок может быть несколько. Один из них — трудность в различении истинных внутригенных мутаций и редких рекомбинаций очень тесно сцепленных генных единиц. Эти два явления могут приводить к одинаковому результату, а именно к резкому фенотипическому изменению, передающемуся по наследству. Любой обширный набор мутаций какого-либо диплоидного организма, наблюдаемый на фенотипическом уровне, по всей вероятности, содержит, помимо истинных генных мутаций, некоторую долю необнаруженных редких рекомбинаций, что искажает оценку частоты мутаций в сторону повышения.

Еще один источник ошибок представляет собой воздействие генов-регуляторов на проявление предположительно мутабельных рассматриваемых генов. Ген A в результате мутации может перейти из доминантного состояния в рецессивное ($A \rightarrow a$); при этом могут возникнуть гомозиготы aa , а затем, по-видимому, происходит обратная мутация к A . Фактически же мы наблюдаем появление фенотипа A в инбредном потомстве гомозиготного мутанта aa , обычно размножающегося в чистоте. Одно из вероятных объяснений — возникновение обратной мутации ($a \rightarrow A$). Возможно также, что генотип aa остается неизменным, но его фенотипическое проявление внезапно подавляется геном-супрессором, находящимся в другом локусе, а быть может, вновь возникшим мутантом этого гена-супрессора. Такой процесс может легко привести к завышенной оценке частоты мутирования гена A .

Если даже истинная частота мутаций у высших организмов на один или два порядка ниже, чем показывают современные оценки, то все же эта частота окажется достаточной, чтобы поддерживать уровень мутационной изменчивости в популяциях. В популяции средней величины, продуцирующей от 10 до 100 млн. гамет, на каждый ген в среднем будет возникать по крайней мере по несколько новых мутаций в каждом поколении.

Генотипический контроль

У *Drosophila melanogaster* есть один ген, который вызывает высокую частоту мутаций других генов данного комплемента. Этот ген-мутатор обозначают символом Hi . У мух, гомозиготных по гену Hi , частота мутаций в 10 раз выше обычной; у гетерозигот по этому гену частота мутаций выше обычной в 2—7 раз. Ген Hi индуцирует как видимые, так и летальные мутации многих генов. Он вызывает также инверсии — один из типов хромосомных мутаций (Ives, 1950; Hinton, Ives, Evans, 1952).

Мы уже описывали генные мутации как случайные ошибки копирования, происходящие во время воспроизведения гена, однако, как показывают данные о действии генов-мутаторов, существует и другой аспект мутационного процесса. Возникновение новой му-

тационной изменчивости, которая имеет важное значение для долгосрочного успеха данного вида в эволюции, не может быть целиком предоставлено воле случая, этому должны способствовать гены-мутаторы. Частота мутаций у данного вида частично может быть одним из контролируемых генотипом компонентов всей его генетической системы.

У близкородственных видов *Drosophila willistoni* и *D. prosaltans*, обитающих в тропических областях Америки, частота мутаций различна. В табл. 5.2 представлены частоты летальных мутаций в хромосомах II и III у этих двух видов.

Таблица 5.2
Частота мутаций у двух близкородственных видов
Drosophila willistoni и *D. prosaltans*

Вид	Частота мутаций	
	хромосома II	хромосома III
<i>D. willistoni</i>	$2,2 \cdot 10^{-5}$	$3,0 \cdot 10^{-5}$
<i>D. prosaltans</i>	$1,1 \cdot 10^{-5}$	$2,1 \cdot 10^{-5}$

Вид *D. willistoni*, у которого частота мутаций выше, обычен, широко распространен и занимает разнообразные экологические ниши, тогда как другой вид (*D. prosaltans*) встречается редко и ограничен узкими экологическими условиями. Было высказано весьма правдоподобное мнение, что высокая частота мутаций у *D. willistoni*, поставляя новые варианты, способствует повышению экологического разнообразия, а тем самым и обилию этого вида (Dobzhansky, Spassky, Spassky, 1952).

Адаптивная ценность

Большинство новых мутантов характеризуется более низкой жизнеспособностью, чем нормальный, или дикий, тип. Снижение жизнеспособности может быть выражено в разной степени — от чуть заметного субвитального состояния до полuletальности и летальности. При оценке жизнеспособности мутантов *Drosophila melanogaster*, возникших в результате мутаций в X-хромосоме, 90% оказались менее жизнеспособными, чем нормальные мухи, а 10% были супервитальными, т. е. обладали повышенной жизнеспособностью. Среди 90% мух с пониженной жизнеспособностью наблюдается весь диапазон изменений от слабой субвитальности (45%) через промежуточные стадии понижения жизнеспособности до полuletальности (6%) и летальности (14%) (Тимофеев-Ресовский, 1940).

Вообще адаптивная ценность новых мутантов обычно бывает понижена. Адаптивная ценность складывается из плодовитости и функ-

циональной полезности морфологических признаков, а также физиологической жизнеспособности. Многие мутанты неплодовиты независимо от того, обладают они нормальной жизнеспособностью или нет. Морфологические макромутации обычно сопровождаются нарушениями функциональной эффективности. Из обширной выборки индуцированных мутантов ячменя (*Hordeum sativum*) у 99% адаптивная ценность была понижена (Gustafsson, 1951).

Этим наблюдениям легко дать объяснение. Все гены, входящие в состав генотипа нормальной, или дикой, формы, на протяжении многих поколений подвергались естественному отбору; они прошли сквозь сито отбора, в результате чего сохранились те из них, которые обладают максимальной адаптивной ценностью. Следует ожидать, что любые изменения в таких генах почти наверное окажутся изменениями к худшему, подобно тому как копанье наугад в часовом механизме скорее нарушит, чем усовершенствует его «функциональную эффективность».

Генные мутации нередко называют «случайными» изменениями в генах. В данном контексте термин «случайные» требует разъяснения. Мутационные изменения на самом деле могут быть неслучайными на молекулярном уровне. Возможно, что некоторые изменения последовательности нуклеотидов в цепи ДНК возникают чаще, чем другие. Так называемая случайность мутационного процесса относится не к изменениям молекулярного строения, а к адаптивным свойствам мутантных генов. Мутации случайны в том смысле, что они не направлены в сторону какого-либо нынешнего или будущего состояния приспособленности данного организма.

И все же какая-то небольшая доля массы генных мутаций у генетически хорошо изученных организмов в том или другом отношении превосходит стандартный тип. В одной выборке мутантов ячменя примерно 0,1—0,2% мутантов обладали повышенной урожайностью в стандартной среде или в той среде, из которой происходили родительские формы (Gustafsson, 1951).

Мутант, обладающий пониженной адаптивной ценностью в стандартных условиях среды, может оказаться более приспособленным в каких-либо других условиях. Один из мутантов *Drosophila funebris* — мутант *eversae* — при 15°C обладает пониженной (98%) жизнеспособностью по сравнению с жизнеспособностью дикого типа, но при 24°C его жизнеспособность выше (104%) (Dobzhansky, 1951). Шесть мутантов львиного зева (*Antirrhinum majus*) в нормальных условиях теплицы проявляли более низкие качества, чем родительская линия, но при создании в теплице разного рода аномальных условий они превосходили родительскую линию по способности к росту (Brücher, 1943; Gustafsson, 1951).

Эти данные об адаптивном превосходстве некоторых новых мутантов по сравнению с диким типом, будь то в стандартной или в новой среде, очень важны, так как они показывают, что мута-

ционный процесс может служить отправной точкой эволюционного развития. Важное значение имеют также данные о высокой частоте вредных мутаций; эти последние данные исключают возможность того, что мутационное давление играет роль направляющей силы эволюции, хотя подобное мнение кое-где еще сохраняется.

Относительное значение в эволюции малых мутаций и макромутаций

Большинство эволюционных генетиков подчеркивают важную роль в эволюции малых мутаций. Согласно же мнению меньшинства, к которому принадлежит Гольдшмидт (Goldschmidt, 1940, 1952, 1953, 1955) и некоторые другие ученые, главную роль в эволюции играют макромутации. В прошлом между сторонниками двух указанных противоположных точек зрения было много споров, которые, однако, излишни, поскольку эти взгляды не исключают, а, напротив, дополняют друг друга. В эволюции играют роль как малые мутации, так и макромутации.

Как сырье для эволюционных изменений малые мутации обладают некоторыми явными преимуществами. Каждая малая мутация вызывает лишь небольшой фенотипический эффект — к лучшему или к худшему. Поэтому аллель, возникший в результате малой мутации и обладающий слабым преимуществом, может включиться в уже существующий генотип, не вызывая сколько-нибудь резкой дисгармонии. При помощи ряда малых мутаций, происходящих в разных локусах, можно создать тот или иной количественный адаптивный эффект, не нарушая функциональной эффективности организма во время промежуточных стадий этого процесса.

Иногда одна-единственная мутация, затрагивающая какую-либо ключевую структуру или функцию, может открыть перед своим обладателем новые возможности. У столь разных организмов, как бактерии и млекопитающие, известны примеры устойчивости к определенным токсинам, обусловленные мутацией по одному гену. Устойчивая мутантная линия получает возможность заселить токсичную среду, закрытую для чувствительного родительского типа. Мутантная бескрылая муха будет обладать преимуществом в овеваемом ветрами островном местобитании, где нормальная крылатая форма не могла бы выжить.

Такая единичная макромутация не обязательно действует одна. Ее действие может регулироваться серией генов-модификаторов, каждый из которых сам по себе обладает незначительным эффектом. Именно в таких случаях мы имеем дело с совместным эволюционным действием макромутаций и малых мутаций.

Прямые данные о типах генных изменений, которые имеют эволюционное значение, получены при генетических исследованиях межрасовых гибридов. Как показывают эти данные, дифференци-

ровку каждой из близких рас обуславливают различные генные системы. Межрасовые различия у растений и животных обычно контролируются системами множественных генов, что подтверждает гипотезу об эволюционном значении малых мутаций. Однако в группах дивергирующих природных популяций наблюдаются также различия по признакам, контролируемым единичными генами, хотя такие случаи довольно редки. Обычно генная система, определяющая различия между расами у высших организмов, состоит из одного главного гена и нескольких генов-модификаторов. Подобного рода генная система позволяет предполагать эволюционное изменение, основанное на видимой мутации, сопровождающейся различными малыми мутациями.

Вероятность сохранения новой мутации

Каждый отдельный мутантный аллель при своем первом возникновении бывает редок. Перед ним встает проблема сохранения в родительской популяции. Согласно закону Харди—Вайнберга, частота нового мутантного аллеля не может увеличиваться за счет одного лишь процесса воспроизведения. Вероятность же чисто случайной элиминации мутантного аллеля, напротив, очень велика.

Фишер (Fisher, 1930, 1958) вычислил вероятность сохранения нового мутантного аллеля, возникшего у одной особи в обширной популяции (табл. 5.3). Как показывают его данные, шансы на сохранение единичной мутации заметно понижаются с каждым поколением. Если мутантный аллель в селективном отношении нейтрален, то вероятность его исчезновения к 31-му поколению составляет 94%, а к 127-му — 98%. Если он обладает небольшим селективным преимуществом (порядка 1%), то вероятность его исчезновения несколько снижается (93 и 97% в поколениях 31 и 127 соответственно), но все еще остается высокой.

Таблица 5.3

Вероятность исчезновения мутации, возникшей у одной особи (Fisher, 1930, 1958)

Число поколений	Вероятность исчезновения при условии	
	нейтральности	1%-ного селективного преимущества
1	0,368	0,364
3	0,626	0,620
7	0,790	0,782
15	0,887	0,878
31	0,941	0,931
63	0,970	0,959
127	0,985	0,973

Введение

Популяция может приобрести новый аллель (например, аллель A_2 гена A) в результате либо мутации, возникающей у одной из особей данной популяции, либо иммиграции носителя этого аллеля из другой популяции. Этот последний процесс и есть поток генов.

Миграция относится к числу факторов, оказывающих влияние на изменчивость популяции лишь в том случае, если пришельцы отличаются от той популяции, в которую они вступают. Иммигрант, приносящий аллель A_1 в популяцию, содержащую ген A_1 в своем генофонде, не оказывает влияния на ее изменчивость; но иммигрант, вносящий в эту же самую популяцию аллель A_2 , изменяет ее генетический состав.

Носитель нового аллеля A_2 мог приобрести этот аллель в результате происшедшей перед этим мутации. В истории данного вида аллель A_2 , возможно, дивергировал путем мутации от предковой формы, т. е. от гена A . Таким образом, для того чтобы поток генов служил источником изменчивости, необходимо предварительное наличие мутаций. А поэтому поток генов можно рассматривать как запаздывающий эффект мутационного процесса.

Тем не менее в каждый данный момент прямым и непосредственным источником некоторой изменчивости в популяции может быть иммиграция в нее из других популяций носителей аллелей, отличных от имеющихся в ее генофонде. Некоторые мутантные аллели, никогда, по-видимому, не возникающие в данной популяции, могут поступать в нее из соседних популяций. Конечным источником изменчивости популяции-реципиента служат, следовательно, генные мутации, возникшие в какой-то момент в прошлом где-то в другом месте; однако непосредственной причиной изменчивости, реально действующей в данный момент в данном месте, является поток генов.

Скорость иммиграции

Скорость потока генов (m) варьирует количественно от 0 до 1, где $m=0$ означает полное отсутствие иммигрирующих аллелей, а $m=1$ означает «затопление» иммигрантами в течение одного поколения. В общем виде

$$m = \frac{\text{Число иммигрантов на 1 поколение}}{\text{Общее число особей}}$$

Если на каждые 1000 гамет в каждом поколении приходится по одному иммигранту, то $m=0,001$.

Обозначим частоту данного аллеля среди исконных членов популяции q_0 , а среди иммигрантов — q_m . В таком случае частота этого аллеля (q) в смешанной популяции (Falconer, 1960) составит

$$q = m(q_m - q_0) + q_0.$$

Изменение частоты гена за одно поколение (Δq) за счет потока генов (Falconer, 1960)

$$\Delta q = m(q_m - q_0).$$

Если, например, частота данного аллеля среди исконных членов популяции составляет $q_0=0,3$, среди иммигрантов равна $q_m=0,5$, а скорость миграции $m=0,001$, то изменение частоты аллеля в результате иммиграции в одно поколение

$$\Delta q = 0,0002.$$

Скорость изменения частоты гена в популяции, обусловленная потоком генов, зависит, таким образом, от двух факторов: 1) от различия в частоте аллеля между исконной популяцией и иммигрантами и 2) от скорости иммиграции (Falconer, 1960).

Типы расселения

Носителями потока генов у подвижных высших животных являются отдельные организмы, у сидячих морских животных — свободноплавающие личинки, у высших растений — пыльца и семена, а у низших растений и грибов — споры. Расселение представляет собой одну из нормальных стадий жизненного цикла. У всех организмов, в том числе и у сидячих, по-видимому, имеется свободноживущая подвижная стадия, при помощи которой происходит расселение.

Но при этом огромное большинство расселяющихся единиц, в том числе и отдельные особи подвижных животных, обычно остаются поблизости от места своего происхождения или от родной территории. Для них характерна также некоторая степень оседлости. Совместное действие этих двух аспектов — расселения и оседлости — определяет пространственное распределение особей и их генов из поколения в поколение.

Эти две взаимодополняющие стороны четко выявились при изучении области распространения пыльцы сосны. Пыльцу сосны Кальтера (*Pinus coulteri*) метили радиоактивным фосфором, а затем, создав возможность для ее рассеяния ветром, выявляли при помощи счетчика Гейгера—Мюллера и методом радиоавтографии. Партии пыльцы объемом 1 л помещали в сосуды, которые подве-

шивали сверху дном на высоте 3,5 м. В ясный день при слабом ветре пыльца медленно высыпалась из сосуда. По радиусам, отходящим в разных направлениях от точек распространения пыльцы, ставились с равномерными интервалами ловушки для пыльцы. Количество пыльцы, попадавшей в разные ловушки, определяли по уровню радиоактивности (Colwell, 1951).

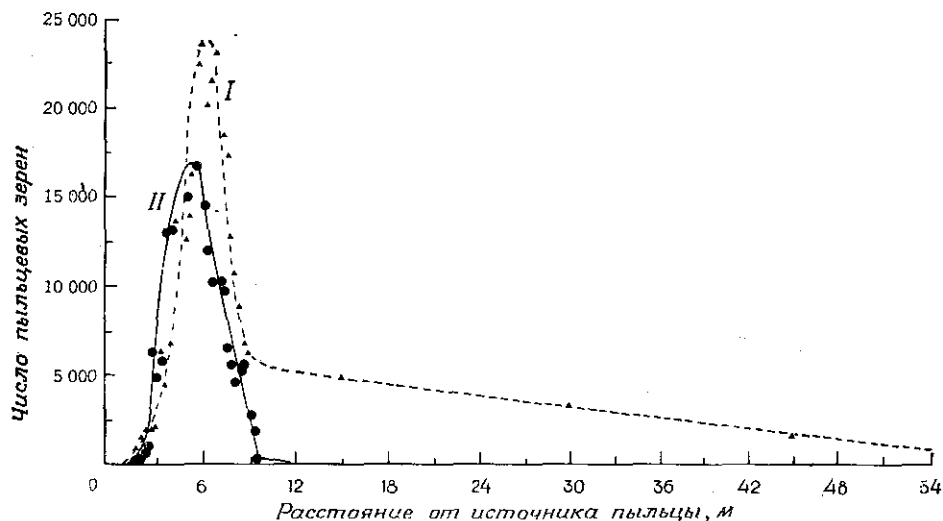


Рис. 6.1. Количество сосновой пыльцы, переносимой слабым ветром на различные расстояния от источника (Colwell, 1951).

I — прямо в направлении ветра от источника; II — по радиусу, расположенному под углом 45° к направлению ветра.

Результаты этих экспериментов представлены на рис. 6.1. Основная масса пыльцы рассеивалась в направлении ветра на расстоянии от 3 до 9 м. За пределами этой зоны максимальной концентрации количество рассеянной пыльцы быстро снижалось. На расстоянии 45 м и более от сосуда можно было обнаружить лишь небольшие количества пыльцы. Эти результаты означают, что в сосновом лесу женская шишка будет буквально засыпана пыльцой с соседних деревьев и получит некоторое, но весьма незначительное количество пыльцы от деревьев, находящихся на расстоянии нескольких десятков метров (Colwell, 1951).

В Техасе на протяжении 6 лет проводилось усиленное изучение локальной популяции игуаны *Sceloporus olivaceus*. Было обнаружено, что большая часть особей обоего пола остается в радиусе 60—90 м от места вылупления. Некоторые особи, однако, отходят подальше — вплоть до 500 м — от этого места. Тенденция к более широкому расселению несколько чаще наблюдается у самцов, чем

у самок (Blair, 1960). Характер расселения *S. olivaceus* представлен в виде диаграммы на рис. 6.2.

Уже давно высказывались предположения, что в различии между широко расселяющимися и более оседлыми особями у подвижных животных участвует генотипический фактор. Это предположе-

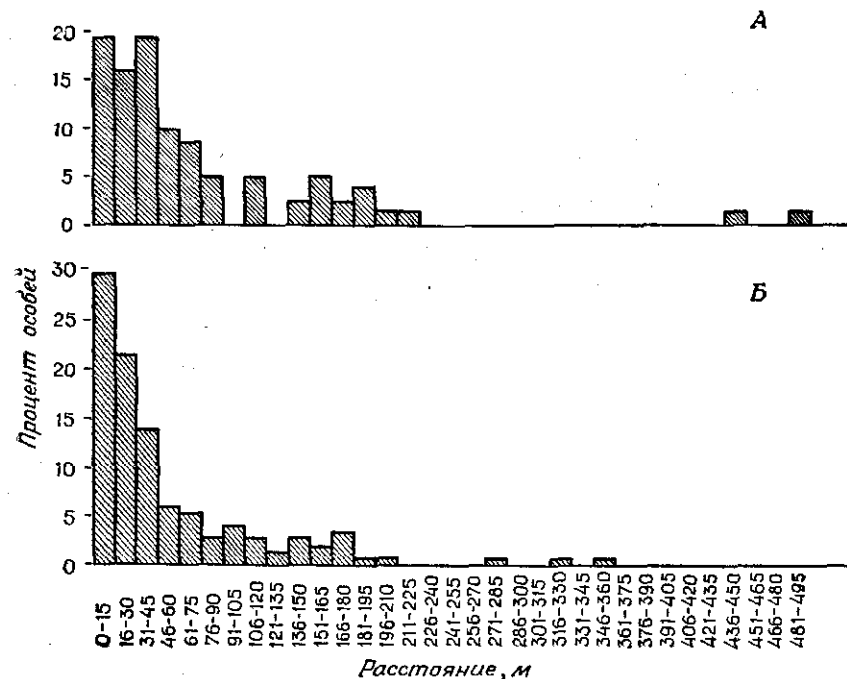


Рис. 6.2. Относительное количество самцов (А) и самок (Б) игуаны *Sceloporus olivaceus*, расселяющихся на разные расстояния от места вылупления до местонахождения половозрелых животных (Blair, 1960).

ние подтвердили результаты экспериментов, проведенных недавно на полевках (*Microtus pennsylvanicus* и *M. ochrogaster*). Используя в качестве маркеров гены, контролирующие синтез белков, удалось установить, что активно расселяющиеся полевки генотипически отличаются от нерасселяющихся. Тенденция к расселению сопровождается более высокой агрессивностью (Krebs et al., 1973).

Изучение расселения с целью установить скорости распространения генов проводилось на *Drosophila pseudoobscura*. Генетически помеченных мух выпускали на волю, а затем вновь вылавливали на разных расстояниях от места выпуска. Как обычно, большинство мух оставалось поблизости от того места, где их выпустили, но некоторые расселялись в самых разнообразных направлениях на значительные расстояния. Результаты этих первых эксперимен-

тов показали, что спустя 10 мес или через несколько поколений после выпуска 95% потомков выпущенных мух оказывается в пределах окружности радиусом 1,76 км (Dobzhansky, Wright, 1947). Недавно эти эксперименты были повторены и заново проанализированы, причем оказалось, что скорость расселения мух выше, чем считали по первоначальным оценкам (Crumpacker, Williams, 1973; Dobzhansky, Powell, 1974; см. также Johnston, Heed, 1976).

В природе широко распространено сочетание оседлости с расселением некоторых особей на большие расстояния. Описанные выше примеры достаточно типичны; аналогичные примеры можно наблюдать у мышей, птиц, пчел, бабочек, растений, опыляемых насекомыми или птицами, и у семян, распространяемых ветром.

Популяционно-генетические следствия, вытекающие из расселения подобного типа, совершенно очевидны. Интербридинг у свободно скрещивающихся организмов происходит главным образом между близкими соседями. По прошествии ряда поколений это приводит к значительному инбридингу, несмотря на систему свободного скрещивания. Тесный инбридинг дополняется, однако, отдаленными неродственными скрещиваниями с иммигрантами, будь то особи или гаметы; это обеспечивает небольшой, но значимый обмен генами между особями данной популяции, находящимися на больших расстояниях друг от друга. Короче говоря, во многих популяциях наблюдается сочетание значительного инбридинга с некоторой долей свободного скрещивания.

Панмиктические единицы и соседства

Данные о типах расселения позволяют нам глубже понять структуру популяций. В популяции организмов с перекрестным оплодотворением размеры группы, действительно скрещивающейся внутри себя, меньше, обычно гораздо меньше, размеров самой популяции. Поэтому необходимо различать некоторые субпопуляционные единицы.

Группа, в пределах которой происходит случайное скрещивание, называется панмиктической единицей (Wright, 1943a). Это реальная единица в популяциях с локальным свободным скрещиванием. Число особей в такой панмиктической единице обычно обозначают через N или N_e , однако ввиду того, что символ N часто используют также в более общем смысле, а символ N_e — для обозначения других вещей, мы во избежание путаницы будем обозначать панмиктическую единицу символом N_n . Величина N_n зависит от плотности популяции и скорости миграции. Следует отметить, что в панмиктической популяции происходит известный инбридинг, доля которого составляет $1/N_n$.

Более общее применение имеет такая субпопуляционная единица, как соседство (neighborhood; Wright, 1946). Некоторые авторы

рассматривают соседство как синоним панмиктической единицы, и при известных условиях эти две единицы действительно равнозначны. Однако Райт (Wright, 1946) в своей первоначальной формулировке концепции соседства, которой мы здесь придерживаемся, проводит тонкое различие между панмиктическими единицами и соседствами. Соседство — это то же самое, что и панмиктическая единица, там, где панмиксия носит локальный характер. Но во многих реальных ситуациях система скрещивания приводит к сильным отклонениям от локальной панмиксии. В таких случаях соседство соответствует деривату чисто теоретической панмиктической единицы; или, выражаясь иными словами, теоретическая панмиктическая единица служит неким стандартом, из которого можно вывести величину соседства. Величину соседства мы здесь также будем обозначать символом N_n .

В основе концепции соседства лежат два допущения: 1) вероятность соединения гамет уменьшается с увеличением расстояния между родительскими особями; 2) в панмиктической популяции имеет место инбридинг, доля которого составляет, как указывалось выше, $1/N_n$. В результате подобного распределения по вероятности скрещивания в большой непрерывной популяции в каждом поколении происходит некоторый локальный инбридинг. Величина панмиктической единицы, в которой доля инбридинга из поколения в поколение одинакова, соответствует величине соседства. Иными словами, множитель $1/N_n$ используется для выведения величины соседства в тех случаях, когда случайного локального скрещивания не происходит.

Область, занимаемая соседством в непрерывной популяции, — это пространство, занимаемое в среднем N_n особями. Важный фактор, влияющий на эту величину, — среднее квадратичное отклонение расстояний, на которые происходит расселение популяции (σ). Отсюда следует, что соседство при распределении особей в двумерном пространстве занимает площадь, имеющую форму окружности с радиусом 2σ . В этой окружности сосредоточено 86,5% родителей особей, находящихся в центре этой области.

Если популяция имеет линейную конфигурацию, то область соседства представляет собой полосу длиной $3,5\sigma$. Полоса такого размера включает в себя примерно 92,4% родителей особей, находящихся в пределах этой полосы. [Математическое описание приведенных выше рассуждений см. в работе Wright, 1946; словесные формулировки составлены с помощью д-ра Флейка (Flake).]

Обширную непрерывную популяцию можно рассматривать как ряд перекрывающихся соседств. Совершенно очевидно, что скорость миграции — это фактор, оказывающий влияние на величину соседства. С увеличением m увеличивается и N_n . При высоких значениях m большая непрерывная популяция приближается к панмиксии в широких масштабах (хотя не обязательно достигает

Оценки величины соседств у некоторых организмов

Вид	Место	N_n	Источник данных
<i>Drosophila pseudoobscura</i>	Калифорния	500—1000	Dobzhansky, Wright (1943)
То же	»	Меньше	Wallace (1966)
»	»	Больше	Crumacker, Williams (1973); Dobzhansky, Powell (1974)
»	Колорадо	3240—6480	Crumacker, Williams (1973)
<i>Ceraea nemoralis</i>	Англия	Обычно 190—2850, иногда до 12 000	Greenwood (1974, 1976)
<i>Sceloporus olivaceus</i>	Техас	225—270	Blair (1960); Kerster (1964)
<i>Linanthus parryae</i> (сем. Синюховые)	Калифорния	14—27	Wright (1943b)
<i>Phlox pilosa</i> (сем. Синюховые)	Иллинойс	Больше	Epling, Lewis, Ball (1960)
<i>Liatrix aspera</i> (сем. Сложноцветные)	»	75—282	Levin, Kerster (1968)
<i>Lithospermum carolinense</i> (сем. Бурачниковые)	»	30—191	Levin, Kerster (1969)
		~4	Kerster, Levin (1968)

ее). При низких же значениях m большая непрерывная популяция распадается на скрещивающиеся внутри себя группы, т. е. на небольшие соседства.

Теоретически в большой непрерывной популяции может возникнуть значительная локальная дифференциация, если размеры случайно скрещивающейся группы невелики. Представим себе непрерывную полиморфную популяцию со свободным скрещиванием при отсутствии отбора. Если $N_n=1000$ или более, то следует ожидать возникновения небольшой региональной расовой дифференциации (помимо результатов действия отбора). Но если $N_n=100$, то возможно образование региональных рас; если же $N_n=10$, то локальные расы могут образоваться в отсутствие отбора (Wright, 1943a).

Оценки величины соседств

Различные авторы в разное время пытались оценить величину соседств у разнообразных организмов. Это нелегкая задача, сопряженная с рядом методических затруднений. Несколько таких оценок приведено в табл. 6.1.

Для большинства перечисленных в таблице видов размеры соседств относительно невелики. У игуаны *Sceloporus olivaceus* величина соседства $N_n=225-270$, пожалуй, ближе к 225, а занимаемая им площадь представляет собой окружность радиусом 213 м. У флокса (*Phlox pilosa*) величина соседства составляет 75—282 растения, а его площадь имеет диаметр 4,4—5,2 м. Оба эти примера довольно далеки от широкой панмиксии.

Еще большее отступление от широкой панмиксии наблюдается у *Lithospermum carolinense* (сем. Бурачниковые), у которых соседство занимает участок диаметром 4 м, а его эффективная величина равна примерно 4 растениям. Точно так же у некоторых диких популяций домовый мыши (*Mus musculus*) скрещивающиеся группы представляют собой очень маленькие изолированные субпопуляции, состоящие примерно из 4 особей (DeFries, McClearn, 1972, см. также Selander, 1970). При таких малых размерах скрещивающихся групп благоприятные условия для локальной расовой дифференциации создаются в результате одного лишь инбридинга, без вмешательства отбора.

У наземной улитки *Ceraea nemoralis* и у дрозофилы соседства, напротив, нередко достигают значительных размеров.

Введение

Мутационный процесс и поток генов могут создать в популяции изменчивость по единичным генам. Если в результате таких первичных процессов возникает аллельная изменчивость по двум или большему числу генов, то тем самым создается почва для действия вторичного процесса — рекомбинации. В результате рекомбинации новые аллели, носителями которых первоначально, вероятно, были разные особи, могут сочетаться в одном генотипе. Кроме того, в процессе рекомбинации число различных генотипов в популяции может увеличиться; этот процесс превращает небольшой первоначальный запас изменчивости по множественным генам в гораздо более значительное количество генотипической изменчивости.

Процесс рекомбинации

Допустим, что в популяции диплоидных организмов, размножающихся половым путем, в двух независимых генах *A* и *B* возникли новые мутации. Допустим далее, что носителями мутантных аллелей (*a* и *b*) первоначально были разные особи с генотипами *AaBB* и *AABb* соответственно. При этом может начаться процесс рекомбинации, слагающийся из следующих этапов: 1) скрещивание между носителями различных мутантных аллелей: *AaBB* × *AABb*; 2) появление в F_1 гетерозигот по двум генам *AaBb* (помимо других типов); 3) независимое распределение гамет с образованием четырех классов гамет — *AB*, *Ab*, *aB* и *ab*; 4) образование в F_2 девяти различных генотипов — *AABB*, ..., *aabb*.

Большую часть этих девяти генотипов составляют новые генотипы. В начале процесса в популяции было три генотипа (*AABB*, *AaBB* и *AABb*); спустя два поколения она содержала девять генотипов, в том числе такие новые рекомбинантные типы, как *aBb* и *aabb*.

Для того чтобы произошла рекомбинация, гены *A* и *B* не обязательно должны быть независимы. Гены *A* и *B* могут рекомбинироваться, находясь в разных хромосомах или же в разных локусах одной хромосомы. Сцепление, если только оно не слишком тесное, снижает частоту рекомбинаций, но не предотвращает их образования.

Количество генотипической изменчивости

Допустим, что число отдельных генов, присутствующих в двух аллельных формах, возрастает в арифметической прогрессии (2, 3, ..., *n*). Число диплоидных генотипов возрастает при этом по экспоненте (3^2 , 3^3 , ..., 3^n). Вообще число возможных диплоидных генотипов (*g*) равно 3^n .

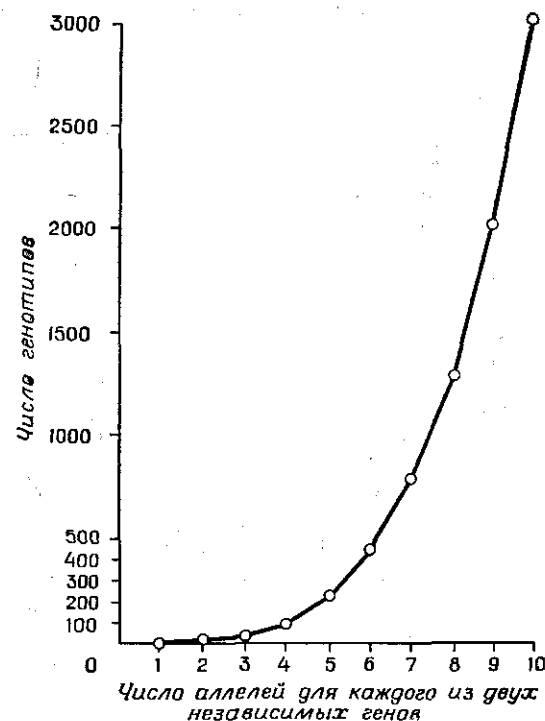


Рис. 7.1. Возрастание рекомбинационной генотипической изменчивости с увеличением числа аллелей в каждом из двух отдельных локусов (Grant, 1963).

Как мы видели выше, два отдельных гена (*A* и *B*), каждый из которых представлен двумя аллельными формами, могут образовывать по 9 генотипов, т. е. $g=3^2$. Согласно менделевской генетике, тригибридное скрещивание с участием трех генов (*A*, *B* и *C*) дает 27 генотипов ($g=3^3$).

Сцепление нарушает частоты рекомбинантных типов, но не изменяет общего числа возможных типов. Если отдельные гены не сцеплены между собой, то гетерозиготы по двум или по многим генам дают различные рекомбинации с определенными частотами. Если гены сцеплены, но могут быть разделены в результате крос-

синговера, то рекомбинанты все же образуются, но с более низкими частотами, пропорциональными силе сцепления.

Полиморфные гены обычно представлены в природных популяциях множественными аллелями. Поэтому в таких случаях для определения числа возможных генотипов следует возвести в n -ю степень не 3, а какое-нибудь большее число. Общая формула для возможного числа диплоидных генотипов (g), выражаемая через n (число отдельных генов) и r (число аллелей каждого гена), имеет вид

$$g = \left[\frac{r(r+1)}{2} \right]^n.$$

Рассмотрим применение этой формулы для случая всего двух отдельных генов с различным числом аллелей. Результаты представлены графически на рис. 7.1. Индивидуальная изменчивость, обусловленная рекомбинацией, быстро возрастает по мере того, как в соответствии с арифметической прогрессией увеличивается число аллелей в этих двух локусах.

Таблица 7.1

Число диплоидных генотипов, которые могут возникнуть в результате рекомбинаций между различным числом отдельных генов, каждый из которых имеет разное число аллелей (Grant, 1963)

Число аллелей каждого гена	Число генотипов при рекомбинации между				
	2 генами	3 генами	4 генами	5 генами	n генами
2	9	27	81	243	3^n
3	36	216	1 296	7 776	
4	100	1 000	10 000	100 000	
5	225	3 375	50 625	759 375	
6	441	9 261	194 481	4 084 101	
7	784	21 952	614 656	17 210 368	
8	1296	46 656	1 679 616	60 466 176	
9	2025	91 125	4 100 625	184 528 125	
10	3025	166 375	9 150 625	503 284 375	
r	$\left[\frac{r(r+1)}{2} \right]^2$	$\left[\frac{r(r+1)}{2} \right]^3$	$\left[\frac{r(r+1)}{2} \right]^4$	$\left[\frac{r(r+1)}{2} \right]^5$	$\left[\frac{r(r+1)}{2} \right]^n$

Рассмотрим далее генотипическую изменчивость, возникающую при наличии множественных аллелей более чем в двух локусах. Некоторые примеры приведены в табл. 7.1. Как показывает таблица, в результате рекомбинации 5 генов, каждый из которых имеет по 10 аллелей, может возникнуть полмиллиарда генотипов. Если выйти за пределы этой таблицы и рассмотреть случай 6 несцепленных локусов с 10 или более аллелями в каждом, то окажется, что число диплоидных рекомбинантов исчисляется в миллиардах.

При генетическом изучении природных популяций высших животных и растений в большинстве случаев обнаруживается, что они полиморфны по разным генам. Допущения, лежащие в основе приведенных выше численных примеров, нельзя считать нереалистичными; скорее они слишком занижены.

Очевидно, что рекомбинация представляет собой механизм, создающий огромные количества индивидуальной генотипической изменчивости. При наличии умеренного полиморфизма всего по нескольким несцепленным генам из этой генной изменчивости путем рекомбинации может возникнуть астрономическое число генотипов. При умеренной генной изменчивости число рекомбинантов вполне может оказаться выше общего числа особей данного вида. Именно по причине рекомбинации у организмов с половым размножением две особи, развивающиеся из разных зигот, никогда не бывают совершенно одинаковыми в генотипическом отношении.

Рекомбинация и мутация

Рекомбинация сцепленных генов происходит в результате кроссинговера. Если сцепленные гены занимают локусы, находящиеся очень близко друг от друга, то кроссинговер наблюдается редко. Появление рекомбинантов среди потомков в этом случае также наблюдается редко. Рекомбинанты ведут себя так же, как и мутанты.

Сходство между редкими рекомбинантами и мутантами иллюстрирует следующая модель. Два тесно сцепленных гена, A и B , регулируют сходные процессы и могут замещать друг друга. Иными словами, нормальный фенотип создается либо двумя доминантными аллелями (AB), либо одним из этих доминантных аллелей (A или B). Гетерозиготы по двум генам $\frac{Ab}{aB}$ имеют нормальный фенотип и обычно размножаются в чистоте. Но изредка между локусами A и B происходит кроссинговер, в результате чего возникает некоторое число гамет ab . Эти гаметы дают зиготы $aabb$, имеющие «мутантный» фенотип и размножающиеся в чистоте по отклоняющемуся признаку. Если кроссинговер между A и B происходит с частотой, сравнимой с частотой мутаций, то отличить такой редкий рекомбинант от мутанта обычными методами невозможно.

При помощи тонкого генетического анализа у *Drosophila melanogaster*, *Zea mays* и некоторых грибов было выявлено несколько случаев, соответствующих описанной выше общей модели. У дрозофилы кроссоверы встречались с частотой 0,00026, а возможно, даже еще реже. У кукурузы (*Zea mays*) имеется сложный ген A , определяющий окраску зерен и других частей растения; этот ген состоит из двух лежащих рядом субгенов, которые изредка реком-

бинируют, давая формы, внешне сходные с мутантами (см. обзор Grant, 1975, гл. 4).

Из этих данных следует, что в любой группе непроанализированных мутантных форм, по всей вероятности, содержится, помимо настоящих генных мутантов, некоторое число редких рекомбинантов. Существующие оценки частоты спонтанных генных мутаций, особенно у высших растений и животных, могут оказаться поэтому слишком высокими, как уже отмечалось в гл. 5. Вполне возможно, что истинные генные мутации у высших организмов встречаются реже, чем это считается в настоящее время.

Значение рекомбинации

Сложные фенотипические признаки определяются не единичными генами, а их сочетаниями. Подобные сочетания генов состоят из аллелей, обладающих гармоничным совместным действием. Рекомбинация — это тот механизм, который производит сборку генных сочетаний.

Рекомбинация играет важную роль у всех организмов. Во всех царствах живого мира, в том числе у бактерий и вирусов, существуют те или иные способы обмена генетическим материалом. У эукариотов главным способом, обеспечивающим рекомбинацию, служит половое размножение, а у прокариотов соответствующие функции выполняют разного рода парасексуальные механизмы, приводящие в конечном счете к тому же результату.

Хотя рекомбинация существует во всех основных группах, ее относительное значение у разных организмов весьма различно. У высших животных, где роль рекомбинации особенно велика, она обеспечивается облигатным половым размножением, большим числом хромосом и другими особенностями генетической системы. Противоположная ситуация имеет место у бактерий и вирусов, которые благополучно существуют при минимальной степени рекомбинации. Высшие растения занимают промежуточное положение между этими двумя крайностями в отношении обычного уровня комбинативной изменчивости.

Эти широкие различия коррелируют со сложностью организмов. Бактерии обладают относительно простой организацией и относительно простым генотипом. Важные жизненные функции, как, например, способность синтезировать некоторые необходимые метаболиты, могут определяться у них единичными генами; новые простые функции такого рода нередко, по-видимому, возникают в результате генной мутации в сочетании с естественным отбором.

В невероятно сложном генотипе того или иного высшего животного роль каждого единичного гена в отдельности относительно меньше. Здесь фенотипические признаки, обладающие адаптивной ценностью, в большинстве случаев определяются сочетаниями ге-

нов, причем обычно очень сложными сочетаниями. Поэтому механизмы, при помощи которых возникают рекомбинации генов, имеют существенное значение.

Эволюция новых сложных признаков начинается с возникновения изменчивости по множественным генам и кончается закреплением нового адаптивного сочетания генов в данной популяции. Рекомбинация всего лишь одна из важных точек в середине этого процесса.

Сначала появляются мутации по одному или нескольким генам, которые затем рассеиваются благодаря потоку генов. Мутантные аллели, если они рецессивны, могут сохраняться в популяции в диплоидном состоянии, не проявляясь на протяжении многих поколений. Диплоидное состояние служит хранилищем для рецессивной мутационной изменчивости, а половое размножение служит ключом к этому хранилищу, выявляя гомозиготных рецессивных выщепенцев и различные рекомбинантные типы. Некоторые сочетания аллелей могут превысить по приспособительной ценности предковый генотип либо в предковой, либо в какой-либо новой среде. Сборку этих сочетаний обеспечила рекомбинация. Их закрепление в популяции зависит уже от других факторов, которые нам еще предстоит рассмотреть.

Итак, хотя мутационный процесс и служит исходным источником генетической изменчивости, главным эффективным источником изменчивости у организмов с половым размножением является рекомбинация. Рекомбинация создает большую часть той индивидуальной генотипической изменчивости в скрещивающейся популяции, над которой впоследствии предстоит работать естественному отбору и дрейфу генов.

Глава 8

ОСНОВНАЯ ТЕОРИЯ ОТБОРА

Введение

Естественный отбор складывается из ряда различных процессов. С одной стороны, мы располагаем первоначальной дарвиновской концепцией отбора, а с другой — современной генетической теорией отбора. В рамках последней теории мы, кроме того, должны различать разные типы отбора. Наконец, процессы отбора действуют на разных уровнях биологической организации. Простейшая форма естественного отбора отражена в однолокусной модели.

Однолокусная модель

Допустим, что некая обширная популяция изменчива по гену A . Эта популяция содержит с высокой частотой аллель A предкового или дикого типа и с низкой частотой — новый мутантный аллель a . Если носители аллеля a оставляют больше потомков, т. е. вносят больший вклад в следующее поколение, чем носители аллеля A , и если такое дифференциальное размножение этих двух аллелей происходит систематически из поколения в поколение, то частота аллеля a в популяции будет постепенно возрастать, а частота аллеля A снижаться.

Это простейшая форма естественного отбора. Она позволяет сформулировать определение, применимое к однолокусной модели. В этом смысле естественный отбор представляет собой дифференциальное и неслучайное размножение различных альтернативных аллелей в некой популяции.

Естественный отбор происходит в том случае, когда носители одного аллеля (a) постоянно и систематически, на протяжении ряда последовательных поколений размножаются более успешно, чем носители альтернативного аллеля (A). Дифференциальное размножение альтернативных аллелей не является случайным.

Чтобы изменилась частота аллелей, селективное преимущество аллеля a по сравнению с аллелем A не обязательно должно быть

большим. Предпочитаемый аллель a может обладать лишь незначительным преимуществом над другими конкурирующими аллелями, а частота его будет тем не менее возрастать.

Коэффициент отбора

Селективное преимущество одного аллеля над альтернативным аллелем (или аллелями) можно выразить в процентах или в виде коэффициента отбора (s), величина которого изменяется в диапазоне от 0 до 1.

Количественное значение коэффициента отбора выводится из относительных частот альтернативных аллелей. Допустим, что в некой большой популяции a — предпочитаемый аллель, а A — аллель, которому отбор не благоприятствует. В этой популяции на каждые 100 аллелей a , передаваемых следующему поколению, будет передаваться также некоторое число аллелей A (от 100 до 0). Коэффициент отбора есть функция этого отношения. Величину s можно определить по формуле

$$s = 1 - \frac{\text{Частота размножения аллеля, которому не благоприятствует отбор}}{\text{Частота размножения аллеля, которому благоприятствует отбор}}$$

Рассмотрим следующие численные примеры:

1) Относительная частота размножения аллелей a и A в одном поколении составляет $100a : 99A$. Отсюда $s = 1 - 99/100 = 0,01$, т. е. аллель a обладает 1%-ным селективным преимуществом.

2) Вклады альтернативных аллелей в следующее поколение составляют $1000a : 999A$. Отсюда $s = 0,001$, а селективное преимущество аллеля a равно 0,1%.

3) Соотношение аллелей в одном поколении составляет $100a : 50A$; $s = 0,5$.

4) Экстремальный случай — $100a : 0A$. Здесь $s = 1$; это означает полное замещение гена за одно поколение.

5) Противоположный экстремальный случай — $100a : 100A$. Здесь $s = 0$; никакого отбора не происходит.

Важно отметить, что селективное преимущество аллеля a соответствует принципу «все или ничего» лишь в четвертом случае. Во всех других случаях оно представляет собой лишь статистическое различие в частотах размножения. В любом данном поколении скрещивающейся популяции некоторые отдельные носители аллеля a могут потерпеть неудачу в размножении, а некоторые отдельные носители аллеля A могут достигнуть в общем большего успеха, чем носители аллеля a в среднем. Изменения же в генофонде определяются суммарным вкладом в размножение всех носителей аллеля a и всех носителей аллеля A .

В размножении популяции участвует случайный компонент. Этот случайный компонент может влиять на относительную частоту

ту продукции аллелей A и a либо в каких-то местах, либо в отдельных поколениях. Но эти случайные различия в размножении носителей аллелей A и a не есть отбор. Отбор происходит только при том условии, что в дифференциальном размножении носителей альтернативных аллелей участвует также неслучайный компонент.

Именно поэтому в приведенном выше определении отбора говорится о «дифференциальном и неслучайном» размножении; и по этой же причине мы специально подчеркнули, что популяция должна иметь большие размеры.

Скорость изменения и его степень

Изменения в частоте аллелей, обусловленные отбором, могут быть выражены в любой степени вплоть до полного замещения. Новый аллель a , появившись за счет мутации или потока генов, может вначале содержаться в популяции с низкой частотой. Но до тех пор, пока аллель a обладает хоть каким-то селективным преимуществом по сравнению с существовавшим до него в популяции аллелем A , частота аллеля a будет возрастать, а частота аллеля A — снижаться. Конечным результатом — при наличии достаточного времени — может оказаться полное замещение в популяции аллеля A аллелем a .

Совершенно очевидно, что эти изменения будут происходить быстрее при высоком коэффициенте отбора и медленнее — при низком коэффициенте. Скорость изменения частоты аллелей прямо пропорциональна величине s .

Однако для каждого данного значения s скорость изменения частоты аллелей различна при разных частотах аллелей. В случае диплоидной популяции и доминантности того аллеля, которому благоприятствует отбор, изменение частоты аллеля происходит быстро при низких и промежуточных его частотах, но падает при высоких частотах. Так, частота доминантного аллеля, обладающего 1%-ным селективным преимуществом ($s=0,01$), может возрасти с 0,01 до 98% примерно за 6000 поколений; но потребуются более 5000 поколений, чтобы его частота повысилась с 98 до 99%, и примерно 1 000 000 поколений, чтобы она повысилась с 99 до 100%. Если же аллель, которому благоприятствует отбор, рецессивен, то изменение его частоты происходит очень медленно при низких частотах, но ускоряется при промежуточных частотах.

В предшествующих рассуждениях допускалось, что частота аллеля, которому благоприятствует отбор, будет непрерывно повышаться вплоть до полного его закрепления в популяции. Это упрощающее допущение, но по ряду причин его нельзя считать безусловно реалистичным.

Коэффициент отбора не обязательно остается постоянным на всем протяжении длительного процесса отбора, но может испыты-

вать колебания и резкие изменения. В таких случаях тот или иной ген может обладать селективным преимуществом на одном этапе истории данной популяции и оказаться селективно неблагоприятным на другом ее этапе. Кроме того, с течением времени в популяцию в результате мутационного процесса и потока генов могут включаться другие аллели. В связи с этим допущение всего лишь о двух конкурирующих аллелях в популяции нереалистично само по себе.

Наконец, в диплоидной популяции два или большее число аллелей включены в соответствующие гомозиготы или гетерозиготы, например аллели A и a в AA , aa и Aa ; при этом отбор оказывает дифференцирующее действие не на аллели, а на генотипы, в которые входят эти аллели. Вполне возможно, что генотип aa будет превосходить генотип AA , но гетерозигота Aa окажется более ценной в селективном отношении, чем гомозигота aa , и в таком случае популяция будет перманентно оставаться полиморфной по аллелям A и a . В этом случае аллель a никогда не достигнет полного закрепления в результате отбора. Более подробно эта ситуация описывается в гл. 11. Здесь же мы ограничимся замечанием, что популяционные генетики все больше склоняются к мнению, согласно которому частота многих аллелей, контролируемых отбором, очевидно, стабилизируется на разных уровнях, не достигая 100%-ного уровня.

Приспособленность

Какова основа этих изменений в частоте аллелей? Почему происходит систематическое повышение частоты аллеля a относительно частоты аллеля A ? Во-первых, в основе селективного преимущества, по-видимому, лежит различие по какому-то фенотипическому признаку, контролируемому геном A . Во-вторых, такой фенотипический признак должен иметь некоторое значение для выживания и размножения. Носители аллеля a должны превосходить носителей аллеля A по какому-то жизненно важному свойству, влияющему на успех размножения.

Вопрос о селективном преимуществе или селективном дефекте любого данного аллеля влечет за собой, таким образом, постановку важных вопросов о действии гена, генетически контролируемом развитии, взаимодействии между генами и взаимодействии между генотипом и средой. Некоторые из этих вопросов обсуждаются в гл. 9. Здесь мы просто примем допущение, что носители аллеля a обладают известным преимуществом по сравнению с носителями аллеля A в отношении выживания или плодовитости.

Это подводит нас к концепции приспособленности (известной также под названием адаптивной ценности или селективной ценности) в популяционной генетике. Приспособленность генотипа —

это среднее число потомков, оставленных этим генотипом, по сравнению со средним числом потомков у других конкурирующих с ним генотипов. Приспособленность, таким образом, представляет собой чисто количественную и операционную концепцию. Это количественная мера успеха размножения.

Приспособленность (обозначаемая символом w) есть функция коэффициента отбора ($w=1-s$). Если отношение частот размножения аллелей составляет 99 A : 100 a , то, как уже отмечалось, $s=0,01$; теперь мы можем добавить к этому, что $w_A=0,99$. Или, короче, $w_A=99 A/100 a=0,99$.

Высокая приспособленность в том смысле, в каком этот термин используется в популяционной генетике, не обязательно подразумевает «выживание наиболее приспособленных», а синонимичный ему термин «адаптивная ценность» не обязательно означает, что генотип, обладающий высокой адаптивной ценностью, особенно хорошо приспособлен к своей среде. Такая ситуация возможна. Однако возможно также, что высокая приспособленность или высокая адаптивная ценность представляют собой исключительно результат высокой плодовитости. Высокая приспособленность означает детерминированный генетически успех в размножении; она не указывает на какие-то определенные причины этого успеха, которые могут сильно варьировать в разных случаях.

Дарвиновская концепция отбора

Популяционная генетика и современная эволюционная теория приравнивают естественный отбор к дифференциальному размножению альтернативных форм генов, генотипов или других воспроизводимых единиц. Первоначальная дарвиновская концепция была несколько иной. Дарвин и его последователи подчеркивали важнейшее значение некоторых изменчивых видовых признаков, от которых зависит жизнь или смерть в «борьбе за существование».

Рассуждения Дарвина в «Происхождении видов» (1859, 1872) можно суммировать следующим образом. Отдельные особи данного вида конкурируют между собой за жизненные ресурсы. Между этими особями имеются мелкие различия по некоторым признакам, и эти различия нередко наследуются. Некоторые варианты лучше приспособлены к тому, чтобы выжить в борьбе за существование, чем другие. Соответственно первые будут размножаться преимущественно и передавать свои благоприятные признаки последующим поколениям.

Дарвин иллюстрировал свою точку зрения на примере жирафа. Он сделал вполне правдоподобное допущение, что в одной из предковых популяций жирафов отдельные особи слегка различались по длине шеи и передних ног. В периоды недостатка корма в их родной саванне животные высокого и низкого роста должны были

вступать в конкуренцию за листву деревьев. В такие периоды более высокие животные могли добираться до листьев, растущих на верхних ветвях, которые были недоступны для животных низкого роста. Последние поэтому погибали, а вместе с ними исчезали и такие их признаки, как короткая шея и короткие ноги. И напротив, длинная шея и длинные ноги современного жирафа — результат преимущественного выживания и размножения из поколения в поколение более высоких особей (Darwin, 1872, гл. 7).

Дарвин писал (Darwin, 1859, гл. 4):

«Можно ли... считать невероятным, чтобы другие изменения, полезные в каком-нибудь отношении для существ в их великой и сложной жизненной битве, появлялись в длинном ряду последовательных поколений? Но если такие изменения появляются, то может ли мы (помня, что родится гораздо больше особей, чем может выжить) сомневаться в том, что особи, обладающие хотя бы самым незначительным преимуществом перед остальными, будут иметь больше шансов на выживание и продолжение своего рода? С другой стороны, мы можем быть уверены, что всякое изменение, сколько-нибудь вредное, будет неукоснительно подвергаться истреблению. Сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменений и уничтожение вредных я назвал Естественным Отбором».

Компоненты приспособленности

Дифференциальное размножение представляет собой конечный результат многочисленных компонентов, перечисленных ниже:

Дифференциальная смертность в раннем и молодом возрасте.

Дифференциальная смертность на стадии половой зрелости.

Дифференциальная выживаемость.

Дифференциальное стремление к спариванию и успешность последнего.

Дифференциальная фертильность.

Дифференциальная плодовитость.

В дарвиновской теории естественного отбора подчеркивались первые два или три из этих компонентов. В созданной им позднее теории полового отбора (Darwin, 1871) был добавлен четвертый компонент. Что же касается популяционно-генетической теории отбора, то в ее определении естественного отбора главный упор делается на конечный результат — дифференциальное размножение; на практике эта теория часто подчеркивает важную роль трех последних компонентов, из которых складывается размножение. Различие между этими двумя школами отражает различия в их профессиональных особенностях: Дарвин и его последователи были полевыми биологами, тогда как основы современной теории отбора были заложены лабораторными исследователями и статистиками.

Ретроспективно было бы желательным обозначить разными техническими терминами различные участвующие в отборе процессы, как это сделал сам Дарвин в отношении полового отбора. Но на самом деле мы теперь пользуемся одним термином, прилагая его к очень широкому кругу процессов. Мы можем обходиться существующей терминологией, поскольку между дарвиновской и популяционно-генетической концепциями отбора нет внутреннего противоречия, но, пользуясь этой терминологией, мы должны все время помнить о составной природе современной концепции отбора и быть готовыми, когда это окажется необходимым, различать его отдельные субпроцессы.

Следует различать две основные формы отбора. В первом случае селективное преимущество типа *a* над типом *A* обусловлено лучшей адаптированностью к некой критической ситуации в среде. В таких случаях отбор совершенствует приспособления организмов, из которых складывается популяция, как это представлял себе Дарвин. Во втором случае типы *a* оставляют больше потомков, чем типы *A*, вследствие более сильного стремления к размножению или более высокой плодовитости, независимо от того, обладают они превосходством в отношении других жизненных аспектов или нет. Эта форма отбора не обязательно ведет к повышению приспособленности. Напротив, она может привести к распространению признаков, которые окажутся вредными для популяции или для вида в целом.

Отсюда следует, что необходимо также различать разные типы приспособленности. В популяционной генетике под высокой приспособленностью понимают, как уже отмечалось, относительно большое число оставляемых потомков, и само по себе оно не указывает на причины этой высокой приспособленности. Полезно различать две широкие категории приспособленности: 1) адаптированность, или степень приспособления особи или популяции к условиям своей среды, и обусловленную этим способность оставлять больше потомков; 2) успех размножения как таковой.

ПРОЯВЛЕНИЕ ГЕНА И ЕГО СВЯЗЬ С ОТБОРОМ

Введение

Может возникнуть вопрос: действует ли естественный отбор на гены или на фенотипы? Отбор непосредственно действует на фенотипы и лишь косвенно — на лежащие в их основе гены. Между прямым действием отбора и возникающим в результате изменением частоты гена лежит, следовательно, вся сложная цепь событий, при помощи которых действие гена переводится в фенотипические признаки.

Таким образом, для того чтобы понять деятельность естественного отбора, необходимо учитывать фенотипическое проявление генов. Один комплекс вопросов группируется вокруг типа фенотипического проявления в зависимости от фона, создаваемого средой; другой комплекс касается степени изменчивости фенотипа; а третий — разнообразных способов действия и взаимодействия генов.

Относительность селективной ценности

Рассмотрим сначала следствия, вытекающие из совершенно очевидных взаимоотношений. Данный генотип детерминирует проявление одного и того же фенотипического признака в ряде различных сред. В некоторых средах данный фенотип обладает известным селективным преимуществом; в других средах он может иметь иное селективное преимущество, не давать никакого преимущества или даже быть неблагоприятным в селективном отношении. Следовательно, в одних средах отбор будет благоприятствовать генотипу, детерминирующему этот фенотип, а в других средах будет благоприятствовать ему меньше или даже не благоприятствовать вовсе.

Короче говоря, селективная ценность того или иного аллеля или генотипа не есть некое внутренне присущее ему свойство, а зависит от взаимоотношений между фенотипом и средой.

Простым примером служит окраска раковины у европейской наземной улитки *Cerata nemoralis*. Эта улитка живет в разнообразных местообитаниях — от темных буковых лесов с сомкнутым пологом до открытых, залитых солнцем лугов. Она полиморфна по окраске раковины, которая может быть бурой, розовой или желтой. Эти различия в окраске раковины детерминируются од-

ним полиморфным геном. Аллель бурой окраски обуславливает образование бурых раковин, а аллель желтой окраски — желтых во всем диапазоне разнообразных сред, в которых обитает эта улитка.

Улиток поедают дрозды и другие птицы, руководствующиеся зрением при добывании пищи. Бурые раковины обеспечивают защитную окраску, затрудняющую обнаружение улиток птицами в буковых лесах, а желтые — на лугах. В результате такого избирательного выедания улиток птицами бурая окраска раковины преобладает в популяциях, обитающих в лесах, а желтая — в популяциях лугов. Селективные ценности аллелей коричневой и желтой окраски связаны, таким образом, с типом местообитания и при перемене последнего приобретают прямо противоположные значения (более подробно об этом см. Cain, Sheppard, 1954; Sheppard, 1959; Lamotte, 1959; Jones, 1973).

Drosophila pseudoobscura в западной части Северной Америки полиморфна по инверсиям в третьей хромосоме. Каждая инверсия имеет название и буквенное обозначение: Стандарт (*ST*), Чирикава (*CH*), Эрроухед (*AR*) и т. д. (см. гл. 4). Установлено, что некоторые инверсии в гетерозиготном состоянии дают своим носителям селективное преимущество по сравнению с гомозиготами по этим инверсиям. Однако адаптивное превосходство гетерозиготных генотипов проявляется только в определенных условиях среды. Так, гетерозиготы *ST/CH* обладают более высокой селективной ценностью, чем гомозиготы *ST/ST* и *CH/CH*, при температуре 21—25 °С, но не при 16 °С. Высокая селективная ценность гетерозиготы *ST/CH* проявляется лишь в том случае, когда мух выращивают в перенаселенных популяционных ящиках. При температуре 21 °С гетерозиготы *ST/CH* обладают преимуществом, если их кормят определенным видом дрожжей (*Kloeckera*); если же их кормят другими дрожжами (*Zygosaccharomyces*), такого преимущества не наблюдается (см. обзор Dobzhansky, 1970, гл. 5).

Изменяемость фенотипа

Фенотип представляет собой продукт взаимодействия генотипа и среды в процессе развития. Каждый отдельный фенотипический признак — результат не только влияний, оказываемых во время развития средой, но и результат действия генов. Кроме того, участие факторов среды в формировании фенотипических признаков различается как в отношении разных признаков, так и в отношении разных организмов. У человека, например, участие среды в формировании фенотипических признаков незначительно, если речь идет о группах крови, значительно в случае веса тела и очень велико в сфере умственного развития и поведения.

Если процесс отбора действует на какой-либо фенотипический признак, который детерминируется в основном генотипическим компонентом развития, тогда как влияние среды незначительно, то воздействие отбора на состав генофонда будет немедленным и относительно прямым. Однако отбор окажется гораздо менее эффективным — его действие будет осуществляться с большей задержкой — в случае таких фенотипических признаков, которые в значительной степени формируются средой. Способность модификации реагировать соответствующими фенотипическими модификациями на широкий диапазон условий среды препятствует эффективности отбора, связанного со средой.

Плейотропия

Ген обычно обладает различными и нередко не связанными между собой фенотипическими эффектами, или, иными словами, каждый данный ген воздействует на более чем один фенотипический признак. Это явление известно под названием плейотропии. Плейотропия усложняет действие отбора.

Представьте себе, что некий плейотропный аллель оказывает два различных действия — одно благоприятное, а другое неблагоприятное. Селективная ценность этого аллеля для всех практических целей определяется при этом чистым результатом, получаемым от сопоставления создаваемых им селективных преимуществ с его неблагоприятными селективными эффектами. Как только неблагоприятные эффекты начинают перевешивать преимущества, отбор перестает благоприятствовать этому аллелю и начинает действовать против него.

Селекционеры и животноводы постоянно сталкиваются с этой проблемой при искусственном отборе. Некоторые выгодные с хозяйственной точки зрения признаки, такие, как очень высокая урожайность, просто невозможно бывает закрепить в популяции культурных растений или домашних животных, если они коррелируют с очень неблагоприятными признаками, например с пониженной фертильностью. Несомненно, во многих природных популяциях плейотропные влияния подобным же образом сдерживают эффекты естественного отбора.

Модификаторы экспрессивности

На фенотипическое проявление данного гена или сочетания генов оказывают влияние другие гены комплемента, известные под названием модификаторов. В этом и в следующем разделах мы рассмотрим роли генов-модификаторов двух типов: модификаторов экспрессивности и модификаторов доминантности.

Экспрессивность — это степень фенотипического проявления данного гена или сочетания генов. У ряда особей, имеющих одинаковую конституцию по данному гену и выросших или выращивавшихся в стандартной среде, могут наблюдаться разные степени фенотипического проявления этого гена. Так, различные особи и линии дрозофилы могут иметь разное число щетинок, хотя их конституция по главному гену, контролирующему щетинки, одинакова и хотя они выращивались в одной и той же среде. О таком гене говорят, что он обладает варьирующей экспрессивностью.

Варирующая экспрессивность может быть вызвана модификаторами экспрессивности. Плюс-модификаторы усиливают фенотипическое проявление главного гена, а минус-модификаторы подавляют его. Отдельные организмы, несмотря на их генотипическое единообразие в отношении главного гена, генетически различны по своим наборам модификаторов экспрессивности. На действие генов-модификаторов могут, кроме того, оказывать влияние условия среды, вводящие еще один осложняющий фактор. Варирующая экспрессивность представляет собой, таким образом, результат сложных взаимодействий между плюс- и минус-модификаторами и факторами среды. А это взаимодействие в свою очередь осложняется влиянием отбора.

Допустим, что некая популяция мономорфна по одному из главных генов или сочетанию генов, определяющему какой-либо фенотипический признак, но содержит латентную изменчивость в системе генов-модификаторов. В результате действия минус-модификаторов экспрессивности данный фенотипический признак не проявляется в одной среде (E_1), в которой он обладал бы адаптивной ценностью, и лишь слабо проявляется в другой среде (E_2), в которой он имеет определенное селективное преимущество. Конечно, в среде E_1 отбор был бы неэффективным. Однако можно ожидать, что отбор создаст системы модификаторов, которые усилят фенотипическое проявление данного гена в среде E_2 . Этот новый набор модификаторов может, таким образом, иметь эффекты, которые переносятся в среду E_1 . При этом достигается проявление признака, и он может стабилизироваться под действием отбора как в среде E_1 , так и в среде E_2 .

Уоддингтон (Waddington, 1953, 1956) провел интересные эксперименты на *Drosophila melanogaster* и получил данные, которые, по-видимому, подтверждают описанную выше модель. В основу этих экспериментов был положен известный факт, а именно что некоторые отклоняющиеся фенотипы (crossveinless, bithorax) можно индуцировать у небольшого числа взрослых мух при помощи резких внешних воздействий (высокая температура, эфир) на яйца или куколки. Индуцированные таким образом фенотипические изменения обычно не передаются по наследству, но в экс-

периментах Уоддингтона они в конце концов стали наследственными.

Уоддингтон оказывал шоковое воздействие (обработка теплом или эфиром) на исходные популяции мух на стадиях яйца или куколки; получив соответствующие фенотипические реакции у некоторых из взрослых мух, он проводил отбор на отклоняющиеся фенотипы. Весь этот процесс повторялся из поколения в поколение на протяжении 24—29 поколений. Это был фактически искусственный отбор по отклоняющемуся фенотипическому признаку, проводившийся в аномальной среде, в которой этот признак проявляется.

Отбор оказался эффективным. К концу эксперимента в происходящих от этой популяции поколениях мух частота особей, у которых проявлялась фенотипическая реакция на шоковое воздействие, достоверно повысилась по сравнению с их частотой в предковых поколениях, т. е. в начале эксперимента. Кроме того, у некоторых из выведенных таким образом мух отклоняющийся фенотип проявлялся не только в аномальной среде, в которой производился отбор, но и в нормальной среде, по реакциям на которую отбор не производился. В поздних поколениях у некоторых мух наблюдались отклоняющиеся признаки, даже если их не помещали в аномальную внешнюю среду.

Результаты, полученные Уоддингтоном, можно интерпретировать по-разному. Одно из правдоподобных объяснений состоит в том, что процесс отбора привел к созданию наборов модификаторов, которые усиливают экспрессивность измененных признаков крыла или груди в аномальной среде. Эти новые эффективные модификаторы влияли на фенотипическое проявление не только в аномальной среде, но обладали, кроме того, побочным действием, наблюдавшимся также и в обычной среде. (Оригинальное описание этих экспериментов см. в работах Waddington, 1953; 1956; различные объяснения — Waddington, 1957; Stern, 1958, 1959; Bateman, 1959; обзор — Grant, 1963, стр. 206—211).

Из представленной выше модели с участием модификаторов экспрессивности вытекают следствия, важные для эволюционной теории. Модель указывает, что отбор на некоторый комплекс генов-модификаторов, проводимый в одной среде, может создать генотип, который дает начало непредсказуемым фенотипическим проявлениям в других средах. Новые потенциальные возможности для фенотипического проявления могут иногда создаваться непреднамеренно при отборе на модификаторы экспрессивности. Таким образом, популяция, в которой происходит отбор применительно к одной новой среде, может приобрести генотипически контролируемые фенотипы, которые в качестве побочного результата оказываются «преадаптированными» еще и к другим новым средам.

Модификаторы доминантности

Соотношение доминантности и рецессивности в паре аллелей у диплоидного организма может происходить из относительной силы действия самих этих двух аллелей, однако этим дело не ограничивается, поскольку доминантность и рецессивность вызываются также действием других генов, известных как модификаторы доминантности. Та или иная гетерозиготная пара аллелей может давать доминантный фенотип на одном генетическом фоне и промежуточный фенотип на другом фоне. Один генетический фон обладает набором мощных модификаторов доминантности — генов-модификаторов, усиливающих фенотипическое проявление доминантного аллеля, тогда как другой генетический фон имеет слабый или различающийся в каком-либо другом отношении набор модификаторов.

Напомним, что новые мутации в большинстве случаев бывают вредными и рецессивными. Вредное воздействие мутаций — неизбежное следствие случайности мутационного процесса в организме, который перед этим на протяжении многих поколений подвергался отбору. Рецессивность же не представляет собой свойство, внутренне присущее мутационному процессу. Так почему же новые мутации в большинстве своем бывают рецессивными?

Фишер (Fisher, 1930, 1958) высказал мнение, что естественный отбор создал у диплоидных организмов системы модификаторов, которые усиливают и стабилизируют действие нормальных аллелей дикого типа. Эти модификаторы доминантности будут благоприятными постольку, поскольку они защищают диплоидный организм от непосредственных вредных воздействий большинства новых мутаций. Модификаторы доминантности дают возможность популяции диплоидных организмов держать про запас как вредные, так и другие мутации в рецессивном состоянии; при этом такие мутации подвергаются медленному действию отбора, который оказывает влияние на относительно небольшое число гомозиготных рецессивных выщепенцев.

Фишерова теория происхождения доминантности согласуется с большинством данных, относящихся к явлениям доминантности и к мутационному процессу, и дает единое объяснение различным наблюдаемым фактам, однако она не была подтверждена применительно к филогенетическим аспектам проблемы. Мы не можем утверждать, что у того или иного диплоидного вида доминантность возникла так, как это считает Фишер. Его теория привлекательна, но она остается недоказанной и вызывает возражения. Теория Фишера подверглась критике со стороны одних авторов (Crosby, 1963; Ewens, 1965) и была взята под защиту — с моей точки зрения, успешно — другими (Mayo, 1966; Sheppard, Ford, 1966).

Генотип как единица отбора

Совершенно очевидно, что однолокусная модель отбора представляет собой сверхупрощение. Однолокусная модель биологически реалистична и соответствует нескольким подлинным случаям, например конкуренции между клонами бактерий, различающимися лишь по одному гену. Но применительно к большинству ситуаций у эукариотов эту модель следует рассматривать как некую абстракцию, полезную для разъяснения более сложных процессов, происходящих в действительности.

Фенотипические признаки, на которые действует отбор у высших организмов, за редкими исключениями, детерминируются не единичными генами, а сочетаниями генов. Отбор не имеет возможности производить выбор между аллелями одного гена, а должен действовать на альтернативные формы генной системы, состоящей из многих компонентов.

Главная форма отбора происходит не среди самих генов и даже не среди генных систем, а среди особей данной популяции. А отдельный организм, особенно у высокоразвитых форм жизни, представляет собой сложный механизм, состоящий из многих органов, выполняющих различные функции. Эти разнообразные органы должны гармонически сочетаться друг с другом, а их функции должны быть координированы. Изменение одного признака, возможно вполне благоприятное в отношении специфической функции этого признака, может оказать неблагоприятные побочные воздействия на другие функции организма. В таких случаях отбор сохранит новый признак или элиминирует его в зависимости от того, дает ли этот признак отдельному организму в целом чистый выигрыш или чистый проигрыш.

Конечный результат в тех случаях, когда отбор проявляет противоположные тенденции, нередко оказывается компромиссным. Жизнь полна таких компромиссов. Яркое оперение райских птиц выполняет полезную роль в брачном поведении, но вместе с тем делает птицу заметной для хищников. Это противоречие разрешается при помощи компромисса: великолепное оперение украшает самцов, которыми можно пожертвовать, а у самок окраска очень неброская.

ПРИМЕРЫ ОТБОРА

Типы имеющихся данных

На протяжении многих лет эффективность естественного отбора — его способность вызывать изменения, как это предсказывает теория отбора, — подвергается проверке и получает подтверждение в бесчисленных исследованиях, которые проводятся на разных видах животных, растений и микроорганизмов. В зависимости от того, какой подход использовался в этих исследованиях, их можно разбить на три группы: 1) селекционные эксперименты, проводимые в лаборатории или на опытных делянках; 2) наблюдения в неконтролируемых природных популяциях; 3) прослеживание последовательных изменений, вызываемых искусственным отбором у культурных растений и домашних животных. В этой главе мы рассмотрим несколько примеров, иллюстрирующих каждый из этих подходов.

Иллинойский эксперимент по селекции кукурузы

На Экспериментальной сельскохозяйственной станции штата Иллинойс начиная с 1896 г. проводится длительный эксперимент по селекции кукурузы (*Zea mays*). Искусственный отбор в различных линиях, полученных от изменчивой исходной популяции, производился по нескольким признакам: по содержанию в зернах белка и масла и по высоте расположения початка. Полученные результаты изложены в ряде работ (Winter, 1929; Woodworth, Leng, Jugenheimer, 1952; Bonnett, 1954; Leng, 1960).

Отбор на содержание белка в зернах проводился параллельно в двух линиях: в «высокой» линии (с высоким содержанием белка) и в «низкой» линии, которые велись с 1896 г. от одной и той же исходной популяции с содержанием белка 10,9%. В каждом следующем поколении (кукуруза — однолетнее растение, дающее по одному поколению в год) собирали большое число початков и определяли содержание белка в некоторых их зернах. Часть початков с наивысшим содержанием белка в зернах относили к «высокой» линии и использовали в качестве семян для следующего поколения. Аналогичным образом часть початков с самым низким содержанием белка использовали в качестве семян для каждого нового поколения «низкой» линии. В первые годы проведения эксперимента эта часть составляла 24 початка из 120 в

каждой линии, а в последние годы — 12 из 60. В 1959 г. в этом селекционном эксперименте было получено 60-е поколение растений.

Реакция на отбор проявилась сразу и продолжалась долго. В высокой линии содержание белка возросло от 10,9% в нулевом поколении до 13,8% в 5-м и 19,4% в 50-м поколениях. В низкой линии содержание белка упало с 10,9% в нулевом поколении до 9,6% в 5-м и 4,9% в 50-м поколениях. Результаты отбора в этих

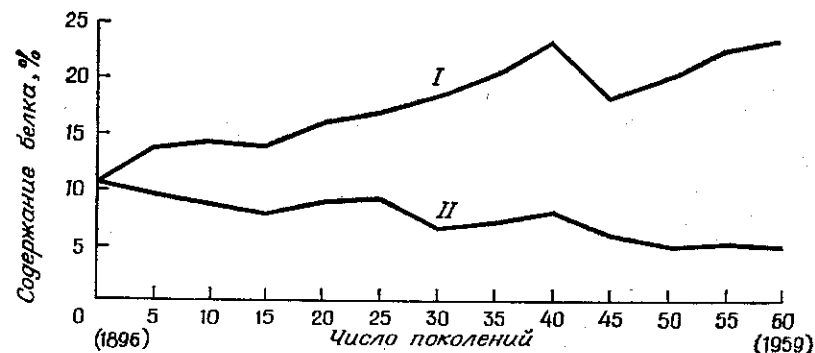


Рис. 10.1. Реакция на отбор на высокое (I) или низкое (II) содержание белка в зернах кукурузы (*Zea mays*), проводившийся в 60 поколениях (по данным Woodworth, Leng, Jugenheimer, 1952; Leng, 1960).

двух линиях вплоть до 60-го поколения представлены на рис. 10.1. Отбор на содержание масла в зернах вызвал еще более сильную реакцию, чем отбор на содержание белка (Woodworth, Leng, Jugenheimer, 1952; Leng, 1960).

Отбор на содержание белка или масла привел к неожиданным коррелятивным изменениям разных морфологических признаков. Так, у растений, происходящих от линии с высоким содержанием белка, початки были мелкие, с полупрозрачными кремнистыми зернами, а у линии с низким содержанием белка початки были крупные, с продолговатыми крахмалистыми зернами (Woodworth, Leng, Jugenheimer, 1952).

Отбор по высоте расположения початка над уровнем почвы начался с исходной популяции, выращенной в 1903 г., в которой початок располагался у разных особей на высоте от 109 до 142 см. В каждом поколении выбирали растения, у которых початки были расположены ближе всего к поверхности почвы, и они служили родительскими растениями для следующего поколения «низкой» линии. Параллельно таким же способом велась «высокая» линия. Обе линии провели через 25 поколений (до 1928 г.).

В этом случае также наблюдалась хорошо выраженная реакция на отбор. В 24-м поколении (1927 г.) средняя высота расположения початка была равна 20,3 см в «низкой» и 306 см в «высокой» линии. Как и при отборе на содержание белка, в этих хорошо отселектированных линиях возникали непредсказуемые изменения, коррелирующие с признаком, по которому производился отбор. Линия с низко расположенным початком зацветала раньше обычных сроков, а линия с высоко расположенным початком — на 10—14 дней позже (Bonnett, 1954).

Zea mays — свободно скрещивающееся и высокогетерозиготное растение, в популяциях которого содержатся большие запасы генетической изменчивости. Постепенные и длительные реакции на отбор, наблюдавшиеся в иллинойском эксперименте, соответствуют представлениям о том, что отбираемые признаки определяются многими генами, которые в исходной популяции были полиморфными. Возможно, что в процессе этого длительного эксперимента возникла новая комбинативная изменчивость, благодаря которой отбор продолжал вызывать изменения в обоих направлениях; вполне возможно также, что за это время возникла и новая мутационная изменчивость. Отбор вызвал коррелятивные изменения других признаков, продемонстрировав тем самым сложность и интегрированность генотипа.

Жизнеспособность у дрозофилы

Добржанский и Спаский (Dobzhansky, Spassky, 1947) поставили на дрозофиле эксперимент, спланированный таким образом, чтобы возникающие в популяции изменения вызывались естественным отбором, а не сознательным вмешательством экспериментатора. Следовательно, эта работа дополняет иллинойский эксперимент по селекции кукурузы, в котором ведущим фактором был искусственный отбор.

Исходными популяциями служили линии *Drosophila pseudoobscura* с пониженной жизнеспособностью. Жизнеспособность этих линий выражалась количественно в процентах от нормальной жизнеспособности. Семь родственных линий были использованы в качестве исходных популяций для закладки культуры в семи повторностях. Каждую культуру разделили на четыре субкультуры, которые содержали в разных условиях. Вкратце эти условия можно охарактеризовать следующим образом: 1) облучение и скученность; 2) скученность без облучения; 3) облучение без скученности; 4) ни скученности, ни облучения.

Линии, содержащиеся в условиях 1 и 2, переводили в гомозиготное состояние по определенным хромосомам, с тем чтобы облегчить проявление новых мутаций; линии, содержащиеся в ус-

ловиях 3 и 4, поддерживали в гетерозиготном состоянии по этим же хромосомам. Линии в условиях 3 и 4 служили контролем для линий в условиях 1 и 2 соответственно. Все линии велись в лаборатории в течение 50 поколений. Проверки на жизнеспособность и по другим признакам проводили через каждые несколько поколений и в конце эксперимента.

Рассмотрим сначала изменения в одной из семи линий, содержащихся в условиях 2. Жизнеспособность этой линии в начале эксперимента составляла 29% (от нормальной жизнеспособности). Самцов и самок помещали в пробирку с кормом и давали им возможность откладывать неограниченные количества яиц, что быстро приводило к перенаселенности культуры. Случайную выборку из этой культуры переносили в новую пробирку и давали ей вновь размножаться. Линию вели таким образом на протяжении 50 поколений.

Предполагалось, что скученность в пробирках и сильная конкуренция за корм приведут к повышению частоты любых мутантных форм, обладающих большей мощностью, чем их сибсы. Эти ожидания оправдались. За время эксперимента жизнеспособность линии повысилась с 29 до 90%.

У большей части других линий, содержащихся в условиях 2, также наблюдалось повышение жизнеспособности. В одной линии жизнеспособность повысилась от 60 до почти 100%, в другой — от 30 до более чем 80%. В общем жизнеспособность повысилась у пяти из семи линий, содержащихся в условиях 2.

Семь линий в условиях 1 содержались в общем так же, как и предыдущая серия, с той разницей, что самцов каждого нового поколения до переноса в новую пробирку подвергали рентгеновскому облучению с целью повысить число новых мутаций. В шести из семи таких облученных линий наблюдалось повышение жизнеспособности, иногда довольно значительное: от 29 до 103% в одной и от 65 до 115% в другой линии.

В общей сложности в 11 из 14 линий, содержащихся в условиях интенсивной конкуренции за корм в перенаселенных культурах, отмечалось заметное повышение жизнеспособности за 50 поколений. В контрольных линиях (условия 3 и 4) аналогичного повышения жизнеспособности не происходило. Микроэволюционные изменения в первых двух сериях (условия 1 и 2) связаны с частично гомозиготной конституцией, облегчающей проявление новых генетических изменений, и с дифференциальной смертностью, зависящей от доступности пищи. Короче говоря, в перенаселенных сериях имел место естественный отбор, вызвавший обнаружимые эффекты, тогда как в контрольных сериях изменений не наблюдалось.

Меланизм у березовой пяденицы

Березовая пяденица (*Biston betularia*) широко распространена в Англии. Она активна ночью, а днем отдыхает на стволах или ветвях деревьев, где ее поедают малиновки, дрозды и другие насекомоядные птицы. Эти птицы охотятся, руководствуясь зрением. Нас интересуют в данном случае две формы этой бабочки: так называемая типичная форма — белая с черными пятнышками — и меланистическая форма с черным телом и черными крыльями, известная под названием *carbonaria*. Типичная форма хорошо сливается с фоном, образуемым корой, покрытой лишайником, и эта защитная окраска предохраняет бабочек от уничтожения птицами. Что касается меланистической формы, то она четко выступает на сероватом фоне коры, поросшей лишайником, но зато сливается с корой, покрытой сажей (рис. 10.2) (Ford, 1964; гл. 14; Kettlewell, 1956, 1973).

Типичная и меланистическая формы различаются по одному гену *C*. Меланистическая форма возникла в результате редкой доминантной мутации этого гена. Типичная форма имеет генотип *cc*, а меланистическая — *Cc* или *CC*.

Среда, в которой обитает березовая пяденица, резко изменилась в результате происшедшей в Англии промышленной революции. Одним из побочных эффектов индустриализации были дым и сажа, извергавшиеся на прежде не загрязненную сельскую местность Англии. Лишайники исчезли, а стволы и ветви деревьев почернели от копоти. Эти изменения оказали глубокое влияние на состав популяций *Biston* в промышленных районах.

Популяции березовой пяденицы в доиндустриальной Англии состояли почти исключительно из типичной формы, и в незагрязненных районах страны состав популяций все еще остается прежним.

Меланистическая форма *carbonaria* впервые привлекла к себе внимание как редкий мутант в 1848 г. в Манчестере. В период между 1848 и 1898 гг. частота этой формы в промышленных районах быстро возрастала; она стала обычной формой, тогда как типичная сероватая форма стала редкой. Частота аллеля *C*, обуславливающего черную окраску, согласно оценкам, повысилась с 1 до 99% за 50 поколений с 1848 по 1898 г. Ввиду такого сильного изменения частоты генов можно считать, что аллель *C* дает очень большое селективное преимущество (Ford, 1964; Kettlewell, 1956, 1973).

Фактором отбора служат насекомоядные птицы, ориентирующиеся при помощи зрения. Окраска типичной формы делает ее незаметной на коре, поросшей лишайником, а меланистическая окраска несет защитные функции на закопченной коре (рис. 10.2). В исследованиях с выпуском и последующим отловом бабочек

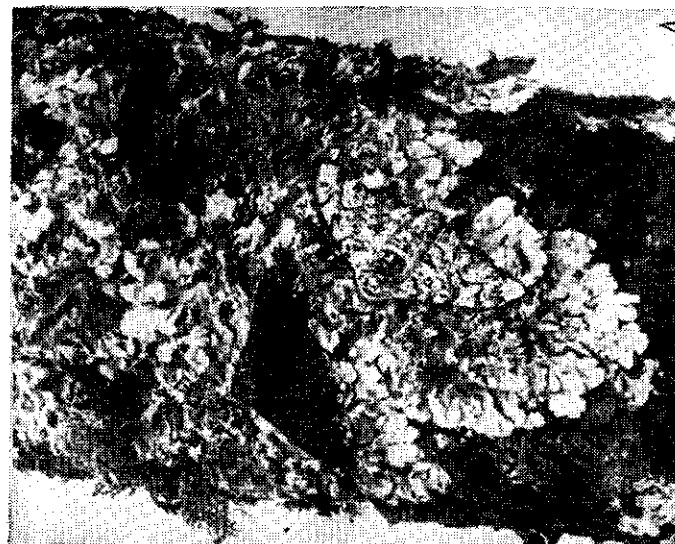


Рис. 10.2. Типичная и меланистическая формы березовой пяденицы (*Biston betularia*) на покрытом лишайниками (А) и на закопченном (Б) стволах деревьев (с фотографии, любезно предоставленной д-ром Н. В. Д. Kettlewell). На фото А едва видна типичная сероватая форма, сидящая ниже и немного правее меланистической.

было установлено, что в незагрязненных районах выживаемость типичной формы вдвое выше, чем выживаемость меланистов; вблизи промышленного города Бирмингема наблюдается обратная картина: выживаемость меланистов вдвое выше по сравнению с выживаемостью типичной формы (Kettlewell, 1956). Изменение субстрата, вызванное индустриализацией, привело к реверсии относительных селективных ценностей аллелей *c* и *C*.

Ген *C* оказывает плейотропное воздействие на физиологическую мощь, что может привести к созданию вторичных селективных ценностей в отношении других факторов. Меланистическая форма оказывается более живучей, чем типичная, в стрессовых условиях в лаборатории, а возможно, также и в природе. В незагрязненных районах этот благоприятный плейотропный эффект аллеля *carbo-pagia* сводится на нет сильным отрицательным отбором — уничтожением птицами. В закопченных районах, однако, популяции бабочек могут использовать физиологические преимущества, предоставляемые им этим аллелем.

Параллельные изменения серой или коричневой окраски в черную наблюдались в Англии в тот же период и у ряда других видов бабочек; подобная эволюция меланизма у бабочек произошла с некоторым сдвигом по времени в промышленных районах Центральной Европы и на северо-востоке США (Owen, 1961; Ford, 1964; Kettlewell, 1973).

Окраска раковины у наземных улиток

Европейская наземная улитка (*Cerpea nemoralis*) обычна в разнообразных местообитаниях — в лесах, на лугах, в живых изгородях — в Англии и Западной Европе. В популяциях этой улитки обычно наблюдается полиморфизм по окраске раковины, которая может быть бурой, розовой или желтой (рис. 10.3). Окраска раковины детерминируется рядом множественных аллелей, среди которых наибольшей доминантностью обладает аллель бурой, а наибольшей рецессивностью — аллель желтой окраски (Cain, Sheppard, 1954; Sheppard, 1959; Lamotte, 1959; Jones, 1973).

Цвет раковины играет главную роль в защитной окраске этих улиток. Дрозды и другие птицы находят улиток при помощи зрения и уничтожают значительно большую долю особей, окраска которых контрастирует с фоном, чем особей с криптической окраской. Конечно, контрастность или криптический характер окраски целиком зависят от фона.

Одно из местообитаний *Cerpea nemoralis* — густые буковые леса. Для этих лесов характерна подстилка из красно-бурых опавших листьев, которая круглый год имеет примерно одинаковый вид. Здесь окраска улиток с бурыми и розовыми раковинами оказывается покровительственной, и эти формы здесь обычны. Улит-

ки с желтой раковиной в буковых лесах встречаются редко, но они обычны на зеленых лугах (Cain, Sheppard, 1954; Sheppard, 1959).

Cerpea nemoralis встречается еще в одном местообитании — в смешанных лиственных лесах. В этих лесах характер фона изменяется со сменой времен года. Ранней весной подстилка бывает бурой от опавших листьев, но к лету она становится зеленой. И селективные ценности раковин разного цвета здесь также из-

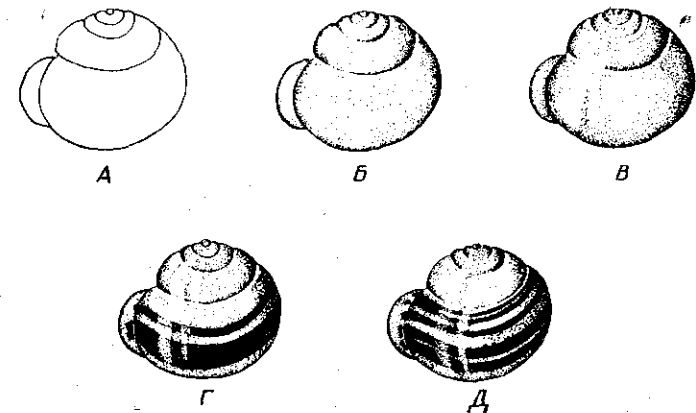


Рис. 10.3. Полиморфизм у европейской наземной улитки *Cerpea nemoralis*. А. Желтая раковина. Б. Розовая раковина. В. Бурая раковина. Г. Раковина с двумя полосами. Д. Раковина с пятью полосами.

меняются со сменой времен года. Ранней весной бурая и розовая окраска лучше защищают от уничтожения птицами, а летом это преимущество переходит к желтым улиткам. В полиморфных популяциях улиток, обитающих в лиственных лесах, в течение года происходят циклические изменения относительных частот разных форм (Cain, Sheppard, 1954; Sheppard, 1959).

Окраска раковины несет не только защитные функции. Имеются данные, свидетельствующие о различной физиологической выносливости разных цветовых форм. Желтая форма, по-видимому, легче переносит экстремальные температуры, как высокие, так и низкие, чем розовая. Большая устойчивость желтой формы к колебаниям температуры, конечно, должна давать ей преимущество в открытых луговых местообитаниях и в областях с жарким летом. Эта форма, как уже отмечалось, действительно достигает высокой частоты на лугах; частота ее повышается по географической трансекте от северных районов Европы к югу (Lamotte, 1959; Jones, 1973).

К числу других признаков раковины относится характер полосатости. Раковины бывают бесполосые и полосатые, а число полос колеблется от 1 до 5 (рис. 10.3). Наличие или отсутствие

полос детерминирован геном *B*, тесно сцепленным с геном, детерминирующим окраску раковины. В локусе *B* аллель бесполосости доминирует над аллелем полосатости. Число полос контролируется особым локусом. В результате рекомбинации образуются всевозможные сочетания окраски и полосатости раковины (Cain, Sheppard, 1954; Sheppard, 1959).

Роль естественного отбора в отношении характера полосатости менее ясна, чем в отношении окраски раковины. Известно, что у других животных темные полосы, опоясывающие тело, участвуют в образовании защитной окраски в полужизненных местобитаниях, где игра света и теней создает разбитые контуры. Возможно, что такую же функцию несут полосы на раковинах у *Sepaea nemoralis*. Во всяком случае в некоторых местобитаниях полосатая раковина лучше защищает улиток от уничтожения птицами. Возможно также, что изменчивость по характеру полосатости контролируется дрейфом генов; в одной из последующих глав мы еще вернемся к этой проблеме.

Устойчивость к токсинам

Когда в сороковых и пятидесятых годах в медицине впервые стали применять пенициллин, стрептомицин и другие антибиотики, они в небольших дозах эффективно уничтожали болезнетворные микроорганизмы. Однако вскоре после того, как применение антибиотиков расширилось, их эффективность начала снижаться и для достижения желаемых результатов приходилось использовать более высокие дозы. Существуют штаммы бактерий, устойчивые к антибиотикам и чувствительные к ним. Появление устойчивых штаммов обусловлено спонтанными мутациями, возникающими с некоторой низкой частотой. Таким образом, применение антибиотиков в низких или умеренных дозах приводит в действие процесс отбора, благоприятствующий появлению устойчивых штаммов.

Такие микроэволюционные изменения были обнаружены в лабораторных экспериментах. Примером служит селекционный эксперимент, проведенный на одном из штаммов (№ 209 P) *Micrococcus pyogenes aureus* (*Staphylococcus aureus*) — патогенной бактерии, вызывающей нагноение ран и пищевые отравления (McVeigh, Hobdy, 1952).

Исходная популяция, от которой произошел этот штамм, была чувствительна к различным антибиотикам, и ее рост подавлялся очень незначительными дозами этих веществ. Изоляты, взятые из исходной популяции, были использованы для закладки субкультур, которые выращивали на ряде культуральных сред, содержащих пенициллин и другие специфические антибиотики во все возрастающих концентрациях. В результате у разных штаммов

возникла устойчивость к этим антибиотикам. Наибольшее повышение устойчивости происходило в течение первых 10—20 пересевов, после чего устойчивость возрастала более медленно. Устойчивость к разным антибиотикам повысилась в разной степени:

к хлоромидетину	в 193 раза
к ауреомицину	в 210 раз
к Na-пенициллину	в 187 000 раз
к стрептомицину	в 250 000 раз

У возникших таким образом устойчивых штаммов наблюдаются и другие изменения. Они обычно растут медленнее, чем исходный чувствительный штамм. Устойчивый к пенициллину штамм в значительной степени утратил свою патогенность и способность расти в анаэробных условиях. Поэтому в обычных условиях, т. е. при отсутствии в среде антибиотиков, чувствительная форма превосходит устойчивую. Если удалить из культуральной среды антибиотики, то среди бактерий начинается отбор, направленный в противоположную сторону, т. е. на сохранение чувствительной формы.

Аналогичные микроэволюционные изменения возникли у нескольких видов насекомых-вредителей в результате широкого применения инсектицидов. Хорошо известным примером служит появление штаммов комнатной мухи (*Musca domestica*), устойчивых к ДДТ. Другой пример — эволюция устойчивых к цианиду штаммов щитовок (*Aonidiella aurantii* и другие виды) на плантациях цитрусовых в Калифорнии.

В живом мире встречаются разного рода токсины и процесс эволюционного приспособления к ним происходит не только в условиях сельскохозяйственной и медицинской практики, но и в естественных условиях. Например, кактус *Lophocereus schottii*, растущий в Мексике, содержит алкалоиды, токсичные для большинства видов дрозофилы. Однако *Drosophila pachea* устойчива к этому алкалоиду и размножается в гниющих стеблях кактуса. В этом чрезвычайно своеобразном месте размножения *D. pachea* не испытывает конкуренции со стороны других видов *Drosophila* (Kircher, Heed, 1970).

Одомашнивание

Многие виды растений и животных сильно изменяются в процессе одомашнивания, при котором искусственный отбор сочетается с естественным. История выведения сортов культурных растений и пород домашних животных дает множество хороших примеров эффективности селекции. Дарвин в «Происхождении видов» перечисляет различия между диким скалистым голубем и домаш-

ним голубем, в том числе такими специализированными породами, как турман и дутыш, в качестве примера глубоких эволюционных изменений, которые может вызвать искусственный отбор. Нетрудно вспомнить и другие примеры: собака, домашний скот, томаты, тыква и т. п. В следующем разделе мы рассмотрим один из таких примеров — кукурузу.

Эволюция кукурузы

Кукуруза или маис (*Zea mays*) — один из представителей трибы *Maydeae* семейства злаков (*Gramineae*). Она резко отличается от всех других членов своей трибы и семейства по ряду признаков, в частности по расположению органов размножения и по строению колоса, или початка. Кукурузный початок — очень сложная и высокоспециализированная часть растения; ничего подобного нет ни у одного другого представителя семейства злаков. Но тем не менее современная кукуруза с ее своеобразным початком и другими признаками произошла от диких злаков, растущих в тропических и субтропических областях Америки.

Соответствующие данные были получены в результате сравнительно-морфологических, таксономических, генетических, цитогенетических, этноботанических, археологических и палинологических исследований. Ведущая роль в получении этих данных принадлежит Мангельсдорфу (*Mangelsdorf*), Галина́ (*Galinat*), Харлану (*Harlan*) и другим. По некоторым вопросам между разными исследователями существуют расхождения во мнениях. Более подробно с этой проблемой можно ознакомиться в ряде интересных и важных работ (*Mangelsdorf*, 1958, 1959; *Mangelsdorf*, *MacNeish*, *Galinat*, 1964; *Mangelsdorf*, *Dick*, *Camara-Hernandez*, 1967; *Anderson*, *Brown*, 1952; *Galinat*, 1970, 1971 a, 1971 b; *De Wet*, *Harlan*, *Grant*, 1971; *De Wet*, *Harlan*, 1972; *Wilkes*, 1967, 1972). Итоги исследований в этой области подведены в монографии Мангельсдорфа (*Mangelsdorf*, 1974).

У *Zea mays* тычиночные и пестичные колоски находятся в разных соцветиях. Кукуруза, таким образом, однополостветковое однодомное растение, что необычно для злаков. Несущая пыльцу метелка располагается на вершине кукурузного стебля, а початки, в которых находятся зерна, развиваются в пазухах листьев в средней части стебля (рис. 10.4). Початок кукурузы представляет собой колос, состоящий из толстого центрального стержня, несущего много рядов пестичных колосков, а позднее — столько же рядов зрелых зерен. Початок в целом покрыт модифицированными листовыми обертками. Зерна прочно прикрепляются к стержню; зерна голые, т. е. не покрыты пленками (шелуха или мякина), как у других злаков (рис. 10.5).

У других злаков каждое зерно покрыто отдельной пленкой и отделяется от соцветия в качестве самостоятельной единицы, что сильно повышает эффективность распространения семян. Сочета-



Рис. 10.4. Форма побега у двух сортов кукурузы (*Zea mays*) — зубовидной (А) и разрывной (Б).

ние противоположных признаков у кукурузного початка — прочно прикрепленные голые зерна и листовые обертки, одевающие початок в целом, — сильно снижает возможность распространения семян, однако эти же самые признаки очень ценны в сельскохозяйственном плане, поскольку они облегчают сбор урожая и сводят к минимуму потери зерна. Лучшие современные сорта кукурузы отличаются крупными размерами отдельных зерен и почат-

ка в целом (рис. 10.5, А). У некоторых примитивных сортов *Zea mays*, а также и у ее диких родичей зерна мелкие, а початки маленькие (рис. 10.5, Б); при этом зерна у них твердые и кремнистые в отличие от мучнистых или сахаристых зерен лучших сортов, которые легче размолоть или разжевать.

Высокоурожайным новейшим сортам необходим мощный, хорошо облиственный стебель, чтобы синтезировать и запасать те

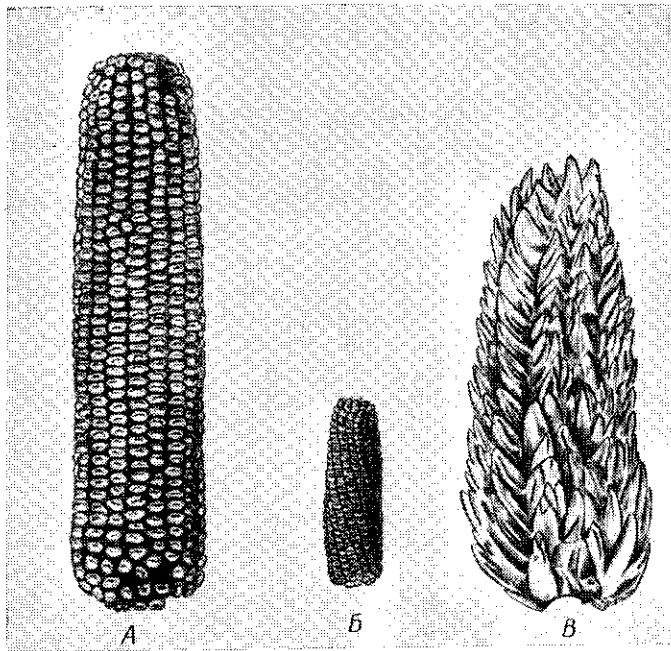


Рис. 10.5. Початки трех сортов кукурузы: зубовидной (А), аргентинской разрывной (Б) и пленчатой (В) (Mangelsdorf, 1958).

вещества, ради которых их выращивают. Новые сорта отвечают этим требованиям. Современная кукуруза — гигант по сравнению с другими однолетними травянистыми растениями; она не ниже некоторых видов бамбука и гораздо выше примитивных сортов кукурузы (рис. 10.4). Эти и другие качества наиболее хорошо отселектированных сортов кукурузы полезны человеку, и он их создавал путем искусственного отбора на протяжении многих поколений.

Разные племена американских индейцев начали выращивать кукурузу уже по крайней мере 7000 лет назад. Центры культуры кукурузы возникли в восточной и юго-западной частях Север-

ной Америки, в Мексике, Центральной Америке и в районе Анд. У сортов кукурузы, выращиваемых в этих центрах, все еще сохраняются некоторые примитивные признаки; о других признаках можно судить по остаткам давно вымерших сортов, найденным при археологических раскопках.

Разрывная (лопающаяся) кукуруза — относительно невысокое растение с несколькими побегами, отходящими от основания

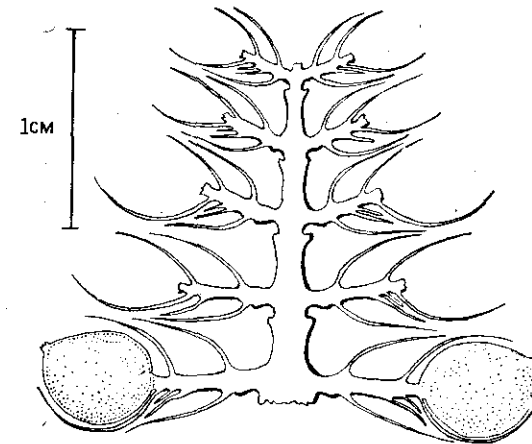


Рис. 10.6. Продольный разрез нижней части ископаемого кукурузного початка из пещеры Бат-Кэйв; верхний конец початка не сохранился (Mangelsdorf, 1958).

растения, и с небольшими початками, на которых сидят мелкие твердые зерна (рис. 10.5, Б). У пленчатой кукурузы проявляется другой примитивный признак — зерна покрыты пленками, как у других злаков (рис. 10.5, В).

Важную находку представляет собой ископаемый кукурузный початок, найденный в Бат-Кэйв (штат Нью-Мексико), в пещере, в которой жили первобытные люди, выращивавшие примитивный сорт кукурузы. Этот початок маленький, меньше, чем у разрывной кукурузы. Зерна, такие же мелкие, как у разрывной кукурузы, сидят на длинных плодоножках, отходящих от сравнительно тонкого центрального стержня, и покрыты пленками, как у пленчатой кукурузы (рис. 10.6). Возможно, что верхний конец колоса нес тычиночные колоски. При помощи радиоуглеродного и других методов было установлено, что возраст самых старых экземпляров кукурузы, найденных в Бат-Кэйв, составляет 3500—4300 лет. У более древних ископаемых початков, найденных в Теуакан-Воллей (Мексика), возраст которых достигает почти 7000 лет, также обнаружено сочетание признаков разрывной и пленчатой кукурузы; колосья были обоеполыми с тычиночными соцветиями на конце.

Среди еще более древних ископаемых остатков из Мехико найдены пыльцевые зерна, сходные с пыльцевыми зернами современной кукурузы. Возраст этих остатков оценивается в 80 000 лет. Хотя определение на основании одних только пыльцевых зерен, без других частей растения, нельзя считать вполне надежным, весьма вероятно, что найденная в Мехико пыльца принадлежит какой-нибудь предковой дикой форме кукурузы.

Мангельсдорф скрестил современную разрывную кукурузу с пленчатой, получив синтетический сорт, сочетающий в себе примитивные признаки каждого из родительских сортов. Эта пленчато-разрывная кукуруза имеет узкое обоеполое соцветие, типичное для злаков, с женскими цветками в нижней и мужскими в верхней части. Зерна покрыты пленчатыми чешуями и легко отделяются после созревания. По-видимому, синтетическая пленчато-разрывная кукуруза представляет собой одну из возможных ранних стадий в эволюции кукурузы (рис. 10.7, Б).

В тропических и субтропических областях Америки есть две группы диких злаков, которые близки *Zea mays* и считаются возможными дикими предками кукурузы. К первой группе относится *Zea mexicana* (теосинте), а ко второй — небольшой род *Tripsacum* (рис. 10.7, А и В). Из этих двух групп к *Zea mays* более близка *Z. mexicana*.

Теосинте (*Zea mexicana*) — однолетнее растение, широко распространенное в Мексике и Центральной Америке, где оно часто встречается в качестве сорняка на кукурузных полях или вблизи них. *Z. mays* и *Z. mexicana* можно искусственно скрещивать, а в Мексике они скрещиваются в природе, причем гибриды F_1 плодотивы. У *Z. mexicana* так же, как у *Z. mays*, имеются отдельные тычиночные и пестичные колоски, однако пестичные колоски имеют у нее вид разветвленной системы тонких колосьев, окруженных листовой оберткой. У *Z. mexicana* каждый из собранных в колос пестичных колосков защищен особой отдельной оберткой (плюской); у *Z. mays* такие плюски имеются, но они редуцированы и служат для повышения прочности, а не для защиты. У *Z. mexicana* стержень колоса расчленяется, так что зерна легко отделяются друг от друга. У теосинте нет початка (рис. 10.7, В).

Разные виды *Tripsacum*, в том числе *T. dactyloides*, широко распространены в теплых областях Нового Света. В отличие от *Zea mays* и *Z. mexicana* *Tripsacum* — многолетники и несут обоеполое соцветие (рис. 10.7, А). Соцветие *Tripsacum* мало отличается от соцветия синтетической пленчато-разрывной кукурузы, упоминавшейся выше. *Tripsacum* успешно скрещивается с *Zea mays*, но не скрещивается с *Z. mexicana*, и гибриды F_1 , если их удастся получить, более или менее стерильны.

Таким образом, считается, что предками *Zea mays* могли быть: 1) *Tripsacum*; 2) какая-то вымершая дикая форма пленчато-раз-



Рис. 10.7. Колосья трех родичей современной кукурузы, обладающих примитивными признаками (Mangelsdorf, 1958; Wilkes, 1967).

А. *Tripsacum dactyloides* — верхние колоски мужские, а нижние — женские. Б. Синтетическая пленчато-разрывная кукуруза — верхние колоски мужские, а нижние — женские. В. *Zea mexicana* — ветвящиеся ряды женских колосков.

рывной кукурузы (Mangelsdorf, 1958, 1974); 3) *Zea mexicana* (Galinat, 1971 a; De Wet, Harlan, 1972). Некоторые ученые склоняются к третьей гипотезе, предполагающей происхождение кукурузы от теосинте (*Z. mexicana*), однако эта гипотеза не подкреплена палеоботаническими данными. Что же касается второй гипотезы, то следует отметить, что найденные в Бат-Кэйв и Теуакан-Воллей ископаемые початки относятся по типу к пленчато-

разрывной кукурузе. Хотя среди тех, кто изучает эволюцию кукурузы, все еще существуют разногласия во мнениях, доказательства в пользу второй гипотезы, по-видимому, перевешивают все остальные.

Морфологические различия между *Zea mays* и теми дикими злаками, которые были ее предками, какими бы именно они ни оказались, очень велики. И все же эти различия можно объяснить как результат взаимодействия между генетической изменчивостью, с одной стороны, и естественным и искусственным отбором — с другой. Современные сорта кукурузы обладают большими запасами генетической изменчивости. Частично эта изменчивость обусловлена мутационным процессом, а также спонтанной гибридизацией между разными сортами кукурузы и между кукурузой и ее родичами, теосинте и *Tripsacum* (Mangelsdorf, 1974).

Установлено, что некоторые крупные изменения по отдельным морфологическим признакам *Zea mays* вызваны единичными генами и простыми генными системами. Так, например, пленчатые чешуи пленчатой кукурузы обусловлены мутантным аллелем гена *Tu* (tunicate), находящегося в 4-й хромосоме. Различие между сидячими и стебельчатыми пестичными колосками — другой пример наблюдаемого у кукурузы различия, имеющего простую генетическую основу, но важного в филогенетическом плане. Различие между кремнистыми и относительно мягкими зёрнами также определяется единичным геном (Mangelsdorf, 1958; Galinat, 1971a). Некоторые морфологические изменения, возникшие в процессе эволюции, могут поэтому быть результатом искусственного отбора по относительно небольшому числу главных генов и их модификаторов. Другие морфологические и физиологические изменения, сопровождавшие эволюцию кукурузы, обусловлены отбором по более сложным системам множественных факторов.

Заключение

Мы рассмотрели примеры, в которых отбор мутаций, возникающих в единичных генах, приводит к относительно простым эволюционным изменениям (меланистические формы березовой пяденицы; бактерии, устойчивые к антибиотикам). В других рассмотренных случаях происходит отбор по признакам, обусловленным многими генами (содержание белка в зёрнах кукурузы). Но в эволюции самой кукурузы от ее диких предков мы сталкиваемся с изменениями более крупного масштаба — с изменениями целого комплекса признаков, определяемого сочетанием ряда генов. Меланистическая форма березовой пяденицы остается пяденицей, но современная кукуруза — это в сущности новый тип растения для семейства злаков.

Критики теории отбора давно уже высказывали мнение, что отбор лишен созидательной силы; он может отметить неприспособленным, но нельзя ожидать, чтобы в сочетании со слепым мутационным процессом он мог создать что-либо новое (см., например, Koestler, Smythies, 1969).

При такого рода критике упускается из виду, что комплексы признаков детерминируются не простыми генами, но сочетаниями генов. Как мы убедились ранее, половое размножение — механизм, который обеспечивает сборку сочетаний аллелей, определяющих новые комплексы признаков. А отбор — это механизм, который может привести к закреплению в популяциях новых сочетаний аллелей, если они окажутся благоприятными. В этом свете отбор представляет собой механизм, способный вызывать в высшей степени маловероятные события (Fisher, 1930, 1958; Huxley, 1943, стр. 474—475).

Кукурузный початок — маловероятное явление в семействе злаков. Каковы шансы на то, что кукурузный початок мог бы возникнуть без механизма отбора?

Направленный отбор

Процесс отбора проявляется в различных формах и на разных уровнях биологической организации. В этой главе будут рассмотрены основные типы отбора и уровни, на которых он происходит.

Отбор, обсуждавшийся в предшествующих главах, известен под названием направленного (или прогрессивного) отбора. Направленный отбор вызывает прогрессивное, или направленное в одну сторону, изменение генетического состава популяции (рис. 11.1). Он происходит в тех случаях, когда популяция находится в процессе приспособления к новой среде или же когда происходит постепенное изменение среды, а вслед за ней и постепенное изменение популяции. Хорошим примером первой ситуации служит увеличение частоты меланистической формы *Biston betularia* и других бабочек при внезапном изменении среды, а именно ее загрязнении промышленными отходами (гл. 10). Вторую ситуацию, в которой возникает направленный отбор, иллюстрируют постепенные изменения, происходящие в среде, как, например, изменения многих климатических факторов.

Стабилизирующий отбор

Совершенно иной характер носит стабилизирующий отбор. Если популяция хорошо приспособлена к данной среде, которая остается стабильной, то главное действие отбора состоит в элиминации плохо приспособленных и периферических вариаций, возникающих в результате мутационного процесса, потока генов, расщепления и рекомбинации. Таким образом, сохраняются те генотипы, приспособленность которых доказана, тогда как плохо приспособленные формы «выпалываются». Это и есть стабилизирующий отбор.

Действие стабилизирующего отбора графически представлено на рис. 11.1. Предполагается, что генетическая изменчивость популяции имеет нормальное распределение, т. е. по каждому изменчивому и измеримому признаку основная масса особей группируется вблизи среднего значения этого признака для данной популяции, а крайние значения наблюдаются лишь у немногих особей. Под действием стабилизирующего отбора эти особи, находящиеся по краям кривой нормального распределения, элиминируются из поколения в поколение. Преимущественное размно-

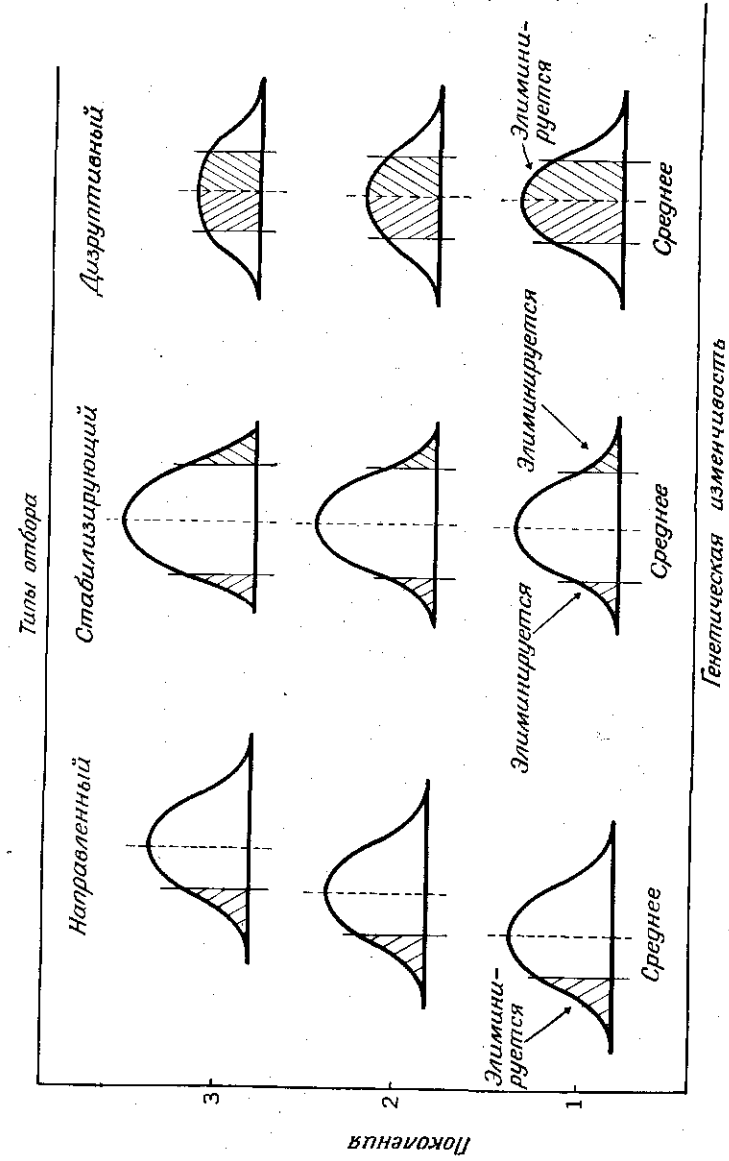


Рис. 11.1. Воздействие отбора трех различных типов на генетическую изменчивость в популяции.

жение особей, у которых значения признаков близки к среднему для данной популяции, приводит к постоянству модальных значений во времени. В отличие от этого при направленном отборе происходит элиминация крайних генетических вариантов на одной стороне кривой, в результате чего значение средней в ряду последовательных поколений смещается (рис. 11.1).

Праут (Prout, 1962) провел эксперимент по стабилизирующему отбору у *Drosophila melanogaster*. В качестве изменчивого признака он использовал время развития мух. В линии, подвергнутой стабилизирующему отбору, в каждом поколении отбирали особей, время развития которых приближалось к среднему значению. В результате такого стабилизирующего отбора в ряде поколений дисперсия по времени развития в этой линии уменьшилась по сравнению с дисперсией в исходном поколении и в контрольных линиях, не подвергавшихся отбору.

Стабилизирующий отбор происходит везде и всюду, хотя заметить его трудно; это наиболее обычный тип отбора в природе. Мы уже приводили в качестве яркого примера направленного отбора березовую пяденицу (*Biston betularia*), однако при этом ничего не было сказано о комплементарной роли стабилизирующего отбора в популяциях этой бабочки. До развития промышленности редкие меланистические мутанты элиминировались из популяции стабилизирующим отбором, который, вероятно, продолжался много веков, а в измененной индустриальной среде, в которой обитают новые популяции, состоящие главным образом из меланистов, снова действует стабилизирующий отбор, устраняя появляющиеся время от времени светлые варианты.

Дизруптивный отбор

Дизруптивный отбор (известный также как разрушающий или разрывающий отбор) благоприятствует сохранению крайних типов и элиминации промежуточных. В результате он приводит к сохранению и усилению полиморфизма (рис. 11.1).

Рассмотрим вновь эксперимент Праута (Prout, 1962) с отбором на время развития у *Drosophila melanogaster*. Одна линия дрозофилы была подвергнута дизруптивному отбору; для этого в каждом поколении отбирали мух, вылуплявшихся раньше всех, и скрещивали их с мухами, вылуплявшимися позже всех. Через ряд поколений это привело к увеличению дисперсии по времени развития в сравнении с контрольными линиями, не подвергавшимися отбору.

Ряд экспериментов по дизруптивному отбору у *D. melanogaster* провели Тудэй и его сотрудники. В одном из этих экспериментов (Thoday, Voam, 1959), который мы здесь опишем, производился отбор на число щетинок на теле в необычных экспериментальных условиях.

Отбор производился одновременно на большое число щетинок в группе «высоких» линий и на малое их число в группе «низких» линий. Этот дизруптивный отбор был направлен на то, чтобы разделить исходную популяцию на различные «высокие» и «низкие» субпопуляции. Но «высокие» и «низкие» линии постоянно скрещивались между собой, так что между ними все время происходил обмен генами, действие которого было направлено против

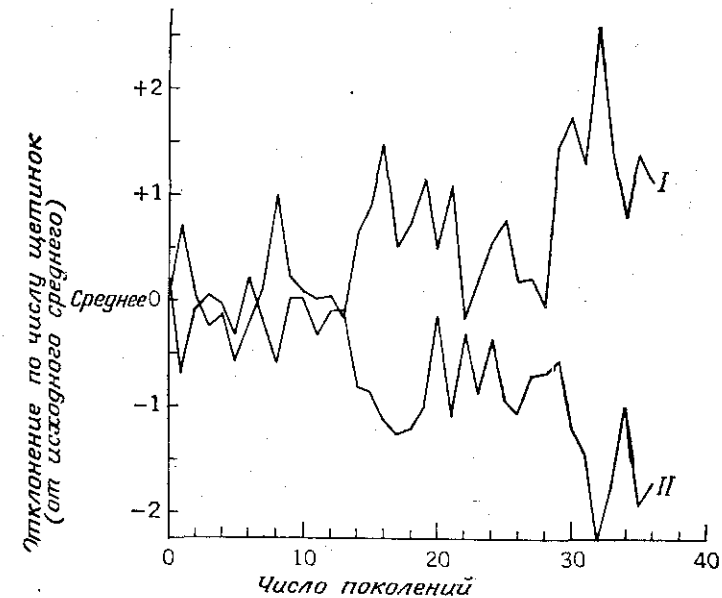


Рис. 11.2. Реакция на дизруптивный отбор по числу щетинок у *Drosophila melanogaster* в условиях максимального обмена генами.

Объяснения см. в тексте. (Thoday, Voam, 1959.) I — «высокая» линия; II — «низкая линия».

действия дизруптивного отбора. Эксперимент продолжался таким образом до 36-го поколения.

В первых поколениях между «высокими» и «низкими» линиями не наблюдалось значительной дивергенции. Они начали дивергировать в 14-м поколении, а после 30-го поколения разошлись очень сильно. На рис. 11.2 представлены кривые изменения числа щетинок в одной «высокой» и одной «низкой» линиях, дивергировавших в результате отбора. Следует отметить, что «высокая» и «низкая» линии в этом эксперименте находятся в совершенно ином положении, нежели в описанном выше селекционном эксперименте с кукурузой (рис. 10.1); в эксперименте с кукурузой «высокая» и «низкая» линии были изолированы друг от друга, а в эксперименте с дрозофилой их скрещивали между собой. Как

показал последний эксперимент, дизруптивный отбор может взять верх над потоком генов.

Эксперименты Стримса и Пиментела (Streams, Pimentel, 1961) на *Drosophila melanogaster* интересны количественным подходом к взаимодействию между дизруптивным отбором и потоком генов. Эти авторы использовали четыре уровня потока генов — 6, 20, 50 и 0% (в контрольных линиях) и дизруптивный отбор двух интенсивностей — умеренный и сильный. Сильный дизруптивный отбор оказывал свое действие при 20%-ном потоке генов, но был неэффективен при 50%-ном потоке. Что касается умеренного дизруптивного отбора, то его действие не могло проявляться даже при слабом (6%) потоке генов.

Более подробные сведения, касающиеся экспериментов с дизруптивным отбором у дрозофилы, можно найти в ряде оригинальных работ (Thoday, Voam, 1959; Millicent, Thoday, 1961; Thoday, Gibson, 1970; Thoday, 1972; Streams, Pimentel, 1961; Soans, Pimentel, Soans, 1974).

Дизруптивный отбор в природе

Эффективность дизруптивного отбора в экспериментальных условиях установлена достаточно хорошо. Теперь следует выяснить, какова его роль в природных популяциях. Здесь мы стоим на менее твердой почве, и нам приходится говорить о некоторых вероятностях и возможностях, а не о бесспорных фактах.

Одна из возможных в природе ситуаций, в которых, вероятно, вступает в действие дизруптивный отбор, возникает в тех случаях, когда хорошо дифференцированные полиморфные типы обладают явным селективным преимуществом по сравнению со слабо дифференцированными полиморфными типами. Примером служит половой диморфизм: самки и самцы с хорошо дифференцированными вторичными половыми признаками спариваются и размножаются более успешно, чем различные промежуточные типы (интерсексы и т. д.).

Вторая возможная ситуация возникает в тех случаях, когда полиморфная популяция занимает гетерогенное местообитание. Считается, что в таком местообитании разные типы специализируются к различным нишам или субнишам и соответственно живут в основном в этих специальных нишах. Так, морфа *A* может обладать более высокой приспособленностью в субнише *A'*, но более низкой — в субнише *B'*, тогда как морфа *B* процветает в субнише *B'*, но не в *A'*. Это предполагаемое соответствие между разными морфами полиморфной популяции и набором субниш в гетерогенном местообитании могло возникнуть в результате дизруптивного отбора. И наоборот, дизруптивный отбор в такой

ситуации мог бы дать возможность полиморфной популяции заселить более обширный диапазон субниш в занимаемом ею местообитании (Levene, 1953). Эта гипотеза достаточно правдоподобна, но твердых доказательств в ее пользу пока еще маловато.

Примером, который, по-видимому, подтверждает описанную выше модель, служит желтушка (*Colias eurytheme*). Самки этой североамериканской бабочки полиморфны по окраске крыльев — встречаются самки с оранжевыми и самки с белыми крыльями. Этот полиморфизм обусловлен единичным геном.

В середине лета в нескольких местностях в Калифорнии пик активности у белой и оранжевой форм наблюдается в разное время дня: белая форма более активна рано утром и в позднее послеполуденное время, а оранжевая форма — в полдень; по-видимому, эти две морфы предпочитают разную температуру и разную влажность. Кроме того, наблюдается и сезонная изменчивость частоты двух цветовых морф в калифорнийских популяциях: осенью, с понижением температуры, частота белой морфы возрастает (Hovanitz, 1953; Remington, 1954). Как показывают физиологические исследования, пигментация крыльев играет важную роль в регуляции температуры у *Colias eurytheme* (Watt, 1969). Таким образом, создается впечатление, что полиморфизм окраски у этого вида расширяет диапазон температур и продолжительность сезона, в пределах которых его популяции сохраняют активность.

Третья ситуация, в которой проявляется действие дизруптивного отбора в природе, наблюдается у растений при некоторых особых условиях. Представим себе популяцию растений, которая, будучи прикреплена к определенному месту, свободно скрещивается и при этом занимает участок, лежащий по обе стороны от границы между двумя экологически различными зонами, различающимися, например, по типу почвы или по рельефу местности. В таких случаях у двух половин данной популяции растений нередко развиваются разные комплексы приспособительных признаков. И такая дифференциация сохраняется, несмотря на скрещивание между ними. Почти несомненно, что главным регулирующим фактором в подобной ситуации служит дизруптивный отбор.

Высокогорный вид сосны *Pinus albicaulis* встречается в горах Сьерра-Невада в Калифорнии на границе древесной растительности и непосредственно над ней. Популяции, растущие на склонах гор, вплоть до границы леса, состоят из прямостоячих деревьев — обычная для этого вида форма роста. Выше границы древесной растительности этот вид представлен низкорослым стелющимся стлаником. Древовидная и стланиковая популяции переходят одна в другую, и между ними происходит перекрестное опыление при помощи ветра, о чем свидетельствует наличие особей промежуточного типа; однако каждая из них под влиянием ди-

вергентных давлений отбора сохраняет соответственно в своей субальпийской и альпийской экологических зонах различные формы роста. Аналогичные различия по обе стороны узкого пояса вдоль границы древесной растительности наблюдаются и у других высокогорных видов хвойных, а также у ив (Clausen, 1965).

Другая группа примеров, иллюстрирующих действие такого же комплекса сил, относится к пастбищным злакам, произрастающим в районе свинцовых рудников в Уэльсе. В этих районах обычная для пастбищных лугов почва, не содержащая сколько-нибудь значительных количеств свинца, на отвалах резко переходит в почву с высоким содержанием свинца. *Agrostis tenuis* и другие виды злаков образуют в этом районе непрерывные популяции, область распространения которых захватывает районы с различными типами почвы. Генетическое единство таких популяций поддерживается благодаря перекрестному опылению при помощи ветра. Тем не менее между субпопуляциями, растущими на пастбищных почвах и не переносящими свинец, и толерантными к свинцу субпопуляциями, растущими на отвалах, возникает слабая расовая дивергенция (Jain, Bradshaw, 1966; Antonovics, 1971).

Уравновешивающий отбор

Гетерозиготы нередко превосходят соответствующие типы гомозигот по общей мощности или по тому или иному компоненту жизнеспособности, например по способности к конкуренции или по устойчивости к заболеваниям. Таким превосходством могут обладать генотипы, гетерозиготные по единичному гену или по целому блоку генов.

Если гетерозигота Aa обладает селективным преимуществом по сравнению с одной или с обеими гомозиготами, то отбор способствует сохранению в популяции обеих аллелей (A и a). В генофонде создается равновесная частота аллелей A и a , точный уровень которой определяется относительными селективными ценностями альтернативных типов. Но до тех пор, пока частоты аллелей контролируются отбором, ни аллель A , ни аллель a не элиминируются. В популяции поддерживается состояние сбалансированного полиморфизма.

Отбор, благоприятствующий гетерозиготам, известен под названием уравновешивающего отбора (а также превосходства или преимущества гетерозигот).

При уравновешивающем отборе не происходит полного закрепления или элиминации альтернативных аллелей или блоков генов как было описано выше; единицей, которой благоприятствует отбор, в данном случае оказывается гетерозиготная пара аллелей

или сочетание генов. Это имеет известное отношение к вопросу об ожидаемых результатах направленного отбора в сбалансированной полиморфной системе. Полагают, что направленный отбор в сочетании с уравновешивающим приводит не к замене в генофонде одного гена или блока генов другим, а к ряду переходов от одной гетерозиготной комбинации к другой, например $A_1A_2 \rightarrow A_2A_3 \rightarrow A_3A_4$ (Lerner, 1954, стр. 113—114).

Сбалансированный полиморфизм, основанный на превосходстве гетерозигот,— явление, которое распространено довольно широко. Среди животных оно наблюдается, например, у прямокрылых, кур, мышей, человека и разных видов дрозофилы; среди растений оно обнаружено у кукурузы (*Zea mays*), ячменя (*Hordeum sativum*), *Arabidopsis* и *Oenothera*. Наиболее подробно превосходство гетерозигот изучено у *Drosophila pseudoobscura*, на примере которой оно и будет описано в следующем разделе.

Превосходство гетерозигот у *Drosophila pseudoobscura*

Дикий североамериканский вид *D. pseudoobscura* известен своей изменчивостью по хромосоме III. У этого вида (как отмечалось в гл. 4) описано 16 типов хромосомы III, отличающихся друг от друга по инверсиям. Все типы инверсий, выявляемые цитологически в хромосомах слюнных желез личинок, получили названия (Стандарт, Эрроухед, Чирикава, Тимберлайн, Пайкс-Пик и т. д.) и буквенные обозначения (ST , AR , CH , TL , PP и т. д.). Большая часть популяций полиморфна по некоторым типам инверсий, и в них встречаются различные возможные гомозиготы и гетерозиготы.

Инвертированные участки хромосомы различаются как по содержащимся в них генам, так и по своим цитологическим признакам. Популяция, полиморфная по инверсиям ST , CH и AR , содержит не только хромосомы трех разных типов, но и три разных набора генов в инвертированных участках; поэтому генотипы ST/CH , ST/AR и CH/AR гетерозиготны не только по инверсиям, но и по генам. Но инверсии предотвращают эффективную рекомбинацию генов в гетерозиготах по инверсиям. Следовательно, полиморфизм по инверсиям у *D. pseudoobscura* одновременно представляет собой полиморфизм по блокам генов, которые остаются интактными из поколения в поколение.

Добржанский и его школа изучали полиморфизм по инверсиям в природных популяциях *D. pseudoobscura* по всему ареалу этого вида. Наиболее обширные выборки в течение многих лет отбирали из некоторых популяций Сьерра-Невады и Сан-Джасинто (Калифорния). Кроме того, проводились многочисленные лабораторные эксперименты в популяционных ящиках с линиями

мух, отловленных в тех же самых природных популяциях в Калифорнии.

В этих калифорнийских горных популяциях обычно встречаются инверсии *ST*, *CH* и *AR*; встречаются также, но с низкой частотой, инверсии *TL*, *PP* и *SC*. Нередко частота гетерозигот по инверсиям бывает выше той, которую следовало бы ожидать на основании равновесия Харди—Вайнберга. Действительную частоту различных типов инверсий в гаметном фонде определяют соответствующими методами взятия выборок из популяции; на основании полученных данных по формуле Харди—Вайнберга вычисляют ожидаемую частоту гетерозиготных генотипов. Затем эту ожидаемую частоту сопоставляют с действительной частотой гетерозигот по инверсиям. При этом в определенное время года в природных популяциях постоянно обнаруживается статистически значимый избыток гетерозигот.

Так, в выборках, взятых в мае 1952 г. в горах Сан-Джасинто из одной популяции, полиморфной по пяти инверсиям, были обнаружены значительные различия между фактическими и ожидаемыми частотами гетерозигот и гомозигот по инверсиям (табл. 11.1). Данные табл. 11.1 показывают, что наблюдается устойчивый избыток гетерозигот и соответствующий недостаток гомозигот по сравнению с тем, чего следовало бы ожидать, исходя из формулы Харди—Вайнберга.

Таблица 11.1

Наблюдаемые и ожидаемые частоты гетерозигот и гомозигот по инверсиям в хромосоме III (данные Epling, Mitchell, Mattoni, 1953)

Тип	Наблюдаемые частоты	Ожидаемые частоты
<i>ST/CH</i>	0,232	0,168
<i>ST/AR</i>	0,232	0,168
Все гетерозиготы	0,830	0,724
<i>ST/ST</i>	0,134	0,184
Все гомозиготы	0,170	0,276

Наблюдаемые отклонения от равновесия Харди—Вайнберга можно объяснить на основании отбора в пользу гетерозигот. Один из способов проверки этой гипотезы состоит в том, чтобы сравнить частоты гетерозигот и гомозигот по инверсиям в выборке яиц, взятых из природной популяции, с их частотами в выборке взрослых мух. При этом выяснилось, что соотношение гетерозиготных и гомозиготных генотипов в выборках яиц соответствует формуле Харди—Вайнберга. Недостаток гомозигот в выборках взрослых особей, вероятно, вызывается дифференциальной смерт-

ностью в период развития от яйца до взрослых стадий, действующей в пользу гетерозигот (Dobzhansky, Levene, 1951).

Параллельные данные о превосходстве гетерозигот были получены для искусственных популяций, выращенных в популяционных ящиках. Основателями этих искусственных популяций служили линии мух, взятые из природных популяций Сан-Джасинто и несущие хромосомы *ST*, *CH* и *AR*. Популяционные ящики содержали в тепле и допускали возникновение в них перенаселенности. На стадии яйца соотношение гомозигот и гетерозигот по инверсиям соответствует формуле Харди—Вайнберга. Однако на стадии взрослых особей в тех же самых искусственных популяциях наблюдался достоверный избыток гетерозигот по инверсиям (Dobzhansky, 1947a).

Изучение развития и поведения мух показало, что более высокую приспособленность гетерозигот по инверсиям можно разложить на ряд различных компонентов: более высокая жизнеспособность на стадиях, предшествующих достижению половой зрелости; более высокая скорость развития; большая продолжительность жизни, плодовитость и быстрота нахождения брачного партнера (Moos, 1955; Dobzhansky, 1970, стр. 137—138).

Следует снова подчеркнуть, что превосходство гетерозигот проявляется только при определенных температуре, корме и плотности популяции; в отсутствие нужных условий, будь то природные или искусственные популяции, гетерозиготы по инверсиям теряют свое селективное преимущество перед гомозиготами.

Важно отметить, что природные популяции периодически действительно сталкиваются с условиями среды, приводящими к проявлению превосходства гетерозигот. В этих популяциях если не постоянно, то во всяком случае с перерывами действует уравновешивающий отбор. Такого прерывистого действия достаточно для постоянного сохранения сбалансированного полиморфизма. В прохладную погоду в начале лета (май и июнь) в природных популяциях возрастает частота хромосом *AR* и *CH*, а в жаркую летнюю погоду и осенью (с июля до сентября или октября) возрастает частота хромосом *ST*, однако эти изменения никогда не доходят до полного закрепления или элиминации (Dobzhansky, 1943, 1947b, 1948). Таким образом, уравновешивающий отбор способствует расширению периода в течение года, на протяжении которого может существовать популяция, по сравнению с тем периодом, в течение которого она, вероятно, существовала бы, будучи мономорфной.

Половой отбор

Во многих группах животных существует ясно выраженный половой диморфизм. Этот диморфизм обычно заключается в разнице в у самцов ограниченных полом признаков — признаков, ко-

торые лишь косвенно связаны с размножением. Такие вторичные половые признаки можно разделить на два обширных класса: 1) признаки, относящиеся к размерам, силе и разного рода придаткам (например, более крупные размеры самцов у морских львов или рога у самцов оленей); 2) украшения и демонстрационное поведение (например, яркое оперение селезней, яркие пятна на шее у самцов колибри, особые типы песен, брачное поведение).

В «Происхождении человека и половом отборе» Дарвин (1871) рассматривает известные в его время примеры вторичных половых признаков у самцов животных, принадлежащих к весьма широкому кругу групп, и предлагает для их объяснения теорию полового отбора.

Дарвин представлял себе половой отбор как процесс, дополняющий более общий и более широко распространенный процесс естественного отбора. Последний, по словам Дарвина, создал адаптивные признаки данного вида в целом, в том числе извечные приспособления, общие для обоих полов, а также первичные половые различия, непосредственно связанные с размножением. Когда все эти общие признаки получили объяснение на основе естественного отбора в первоначальном дарвиновском смысле слова, оказалось, что за рамками этого объяснения остается обширный класс специальных признаков, свойственных только самцам. Такие вторичные половые признаки, как рога оленя или яркое оперение селезней, не представляют собой приспособлений, благоприятных для вида в целом; не являются они также необходимыми и для размножения. Однако можно предполагать, что эти признаки повышают вероятность успешного спаривания для тех самцов, которые ими обладают. Теория полового отбора была введена для того, чтобы объяснить развитие таких специальных мужских признаков.

Дарвин описывает процесс, предложенный им в качестве объяснения, следующим образом (Darwin, 1871): «... половой отбор... зависит от тех преимуществ, исключительно по отношению к воспроизведению, которыми обладают известные особи над другими особями того же пола и вида». Далее он объясняет (я здесь несколько перефразировал утверждение Дарвина, сохранив его терминологию): когда оба пола ведут совершенно одинаковый образ жизни, но у самца органы чувств и передвижения значительно более развиты, чем у самки, то возможно, что самцам нередко удавалось приобрести эти признаки не потому, что они лучше приспособлены к выживанию в борьбе за существование, а потому, что они обладают известными преимуществами над другими самцами при размножении. «В подобных случаях должен был вступить в действие половой отбор».

История развития теории полового отбора со времени своего возникновения в 1871 г. шла извилистым путем. Она вызывала споры еще во времена Дарвина. Затем эта тема была предана забвению. Когда в период новейших эволюционных исследований интерес к ней возродился, она предстала в новом контексте, в котором те же самые явления рассматривались с иных альтернативных точек зрения. Половой отбор снова стал одной из проблем, вызывающих разногласия, пусть не очень резкие. При подобном положении дел трудно, а по-видимому, даже и невозможно определить роль и значение полового отбора хоть с какой-то степенью точности.

Никаких особых теоретических проблем, касающихся полового отбора, не существует. Половой отбор — одна из нескольких форм естественного отбора (а не некий альтернативный процесс, каким его представляли в системе концепций XIX в.). Точнее, это некая форма отбора, опять-таки одна из нескольких, при которой селективному действию подвергаются конкурирующие члены одной из подгрупп данной популяции. В данном случае подгруппа — это особи мужского пола, а признаки, подвергаемые отбору, — это те признаки, которые влияют на успех спаривания.

Серьезная трудность возникает в связи с тем, что вторичные половые признаки образуют весьма разнородную совокупность. Они выполняют разнообразные функции в жизни популяции. Их образование нельзя приписать какой-либо одной форме отбора. Рассматривая различия в размерах между особями разного пола, следует иметь в виду не только половой отбор, но и отбор, способствующий экологической дивергенции (см. часть V). Разного рода атрибуты самцов могут служить как для занятия территории или достижения доминирующего положения в иерархической структуре сообщества, так и для завоевания самок. Различные украшения самцов, их демонстрационное поведение, пение и запахи служат для стимуляции самок в процессе ухаживания, но одновременно представляют собой видоспецифичные опознавательные признаки. В последнем случае они могли быть созданы и в результате отбора, направленного на репродуктивную изоляцию (см. часть V), и в результате полового отбора. Таким образом, здесь мы имеем дело с действием целой смеси селективных процессов, а при таких условиях трудно выявить эффекты одного лишь полового отбора.

Одна группа случаев, в которых половой отбор определенно играет важную роль, — это млекопитающие и птицы с полигамной системой размножения. При полигамии самые сильные самцы собирают вокруг себя целый гарем из самок и охраняют его или ту территорию, на которой находятся их самки, отгоняя своих более слабых собратьев; в результате последним достается мало самок или не достается их вовсе.

Многие млекопитающие и некоторые птицы полигамны. Среди млекопитающих полигамия характерна для оленей, крупного рогатого скота, баранов, для большинства антилоп, для слонов, тюленей, морских львов, моржей и павианов; среди птиц — для кур, фазанов и павлинов. У самцов этих животных хорошо развиты вторичные половые признаки, отсутствующие у родственных групп, которым несвойственна полигамия.

Так, у полигамных кур, фазанов и павлинов самцы заметно крупнее, более драчливы и имеют гораздо более нарядное оперение, чем самки, тогда как у моногамных тетерева, кеклика и тундряной куропатки различия между особями разного пола относительно невелики. У моржей и морских львов самцы очень крупные; у многих копытных они украшены рогами, а у павианов они крупные и агрессивные. В отличие от этого у моногамных волков и у некоторых моногамных видов обезьян, у представителей семейств кошачьих, у которых детенышей вырашивает в основном мать, и у колониальных, но неполигамных грызунов самцы и самки имеют примерно одинаковые размеры и силу (Darwin, 1871, гл. 8).

Гейст (Geist, 1971) тщательно изучал репродуктивное поведение снежного барана (*Ovis canadensis*) в природе и в неволе. У половозрелых самцов, как это хорошо известно, имеются большие тяжелые рога и кости черепа сильно утолщены. В период гона между самцами происходят поединки за обладание самками. Поединки нередко бывают очень жестокими и побежденные животные получают серьезные раны, а иногда и гибнут. Эти наблюдения над поведением баранов и других жвачных во время гона не соответствуют общепринятым представлениям о том, что брачное поведение самцов обычно сводится к безобидному блефу и другого рода демонстрациям. В поединках баранов, безусловно, присутствуют элементы, демонстрирующие их притязания на определенное место в иерархии, но эта демонстрация в случае необходимости подкрепляется дракой.

Самцы, вышедшие победителями из поединков, занимают доминирующее положение в иерархической структуре своего стада. Они отгоняют других самцов от самок, но сами свободно спариваются с самками. Система скрещивания у снежного барана не исключает некоторого спаривания между самцами и самками, занимающими подчиненное положение, но она обеспечивает преимущественное участие в размножении доминантных самцов. Поэтому последние, вероятно, производят больше ягнят, чем самцы, занимающие подчиненное положение. Отсюда следует, что некоторые признаки рогов и черепа у самцов снежного барана, а также их навыки нападения и защиты в битвах друг с другом, по-видимому, возникли в результате полового отбора (см. Geist, 1971).

Что касается самцов неполигамных групп, то объяснить происхождение у них связанных с брачным поведением признаков при помощи полового отбора гораздо труднее. Это не означает, что половой отбор, хотя бы в некоторых случаях, не имеет к ним отношения. Развитие демонстрационных признаков у самцов в некоторых неполигамных группах может быть результатом совместного действия обычного индивидуального отбора и полового отбора. Развитию таких признаков на начальных стадиях может способствовать направленный отбор, благоприятствуя ухаживанию и спариванию; а в дальнейшем под действием полового отбора в результате преимущественного спаривания тех самцов, у которых эти признаки развиты сильнее, последние могут достигнуть крайнего выражения (Maug, 1972).

Отбор на субиндивидуальных уровнях

Все обсуждавшиеся до сих пор типы отбора происходят на уровне особи, и в сущности отбор в основном совершается именно на этом уровне организации. Однако селективные процессы могут также проводить различие между воспроизводимыми биологическими единицами, находящимися на более низкой ступени иерархии биологической организации. В этом разделе мы познакомим читателя с несколькими типами субиндивидуального отбора.

У цветковых растений мужские гаметы находятся в независимой структуре — мужском гаметофите, состоящем из пыльцевого зерна и пыльцевой трубки. Гетерозиготное растение производит генетически различные классы пыльцы, и в некоторых случаях среди пыльцевых зерен происходит расщепление по генетическим факторам, определяющим жизнеспособность пыльцы, ее способность к прорастанию или скорость роста пыльцевых трубок. Кроме того, пыльца обычно продуцируется и попадает на рыльце в большем количестве, чем это необходимо для оплодотворения, что вызывает конкуренцию между пыльцевыми зернами или пыльцевыми трубками.

Такая конкуренция в тех случаях, когда пыльца расщепляется по факторам роста, приводит к тому, что некоторые классы мужских гамет оказываются более эффективными в смысле оплодотворения, чем другие, а следовательно, и чаще участвуют в образовании зародышей или эндосперма. Если с фактором роста пыльцы сцеплен какой-либо ген-маркер, определяющий видимый морфологический признак, то в таком случае вместо ожидаемого менделевского соотношения по этому гену наблюдается измененное соотношение. Морфологический тип, детерминируемый маркирующим аллелем, порожденным более эффективной пыльцой, присутствует в поколении семян или проростков в избытке, при недостатке противоположного морфологического типа.

Изменение соотношения разных типов при расщеплении, обусловленное отбором, направленным против некоторых классов пыльцы, хорошо известно у ряда видов цветковых растений. Хорошо проанализирован случай сцепленных генов: *Su* (определяющего тип эндосперма) и *Ga* (контролирующего рост пыльцевой трубки) у кукурузы (*Zea mays*). Гетерозиготы *Su/su* обычно дают зерна, расщепляющиеся по характеру эндосперма на два класса (крахмалистый и сахаристый эндосперм) в соотношении, соответствующем закону Менделя. Но если аллель *su* (сахаристый эндосперм) сцеплен с аллелем *ga* (медленный рост пыльцевой трубки) в гетерозиготе *SuGa/suga* и такая гетерозигота используется в качестве отцовской особи, так что сцепленный участок *su-ga* передается через пыльцу, то в следующем поколении среди зерен наблюдается явная нехватка сахаристого типа (Mangelsdorf, Jones, 1926).

Некоторые генетически контролируемые отклонения мейоза у *Drosophila melanogaster* приводят к тому, что одна из хромосом гомологичной пары включается в более эффективно функционирующую сперму, чем другая. Нарушенное расщепление хромосом в мейозе ведет к повышению частоты хромосомы одного типа в гаметном фонде по сравнению с частотой ее гомолога. Этот процесс известен под названием мейотического драйва.

Подобные же изменения частоты происходят у генов, которые несут эти две гомологичные хромосомы, и у фенотипов, которые детерминируются этими генами. В одном случае соотношение полов изменяется в сторону избытка самок, в другом — происходит повышение частоты одной рецессивной летали (Sandler, Novitski, 1957; Hiraizumi, Sandler, Crow, 1960).

Мейотический драйв — это в сущности процесс дифференциального размножения гомологичных хромосом. Таким образом, он, по-видимому, представляет собой некую форму межхромосомного отбора.

Однолокусная модель отбора была введена в гл. 8 как полезная абстракция, как переходная ступень на пути к пониманию процессов отбора в настоящих популяциях. Логически необходимо, однако, предположить, что процесс отбора по одному гену действительно происходил на очень ранних стадиях эволюции, когда преобладающими единицами биологической организации были геноподобные частицы. Процессы, очень близкие к отбору на уровне гена, происходят и до сих пор при дифференциальном размножении вирусных частиц или бактериальных клеток, различающихся по одному вирусному или бактериальному гену.

Междемовый отбор

Перейдем теперь к вопросу об отборе на уровне локальной популяции или к междемовому отбору. Междемовый отбор пред-

ставляет собой дифференциальное размножение разных локальных популяций.

Здесь необходимо сделать небольшое отступление, касающееся терминологии. «Междемовый отбор» — общий термин. Одним из его синонимов является термин «популяционный отбор». Термин «групповой отбор» также иногда используют в качестве синонима междемового отбора, однако здесь мы его будем применять только к особому случаю междемового отбора, когда популяции, подвергающиеся отбору, представляют собой сообщества. Родственный отбор, как указывает самый смысл слова, — это отбор, основанный на родстве; он представляет собой еще более специальный тип отбора. Родственный отбор тесно смыкается с групповым отбором в тех случаях, когда, как это часто бывает, сообщество образовано родственными особями.

В этом разделе мы рассмотрим междемовый отбор в общем виде, а затем упомянем о некоторых вероятных примерах группового отбора. К групповому отбору мы еще раз вернемся в гл. 37.

Биологи-популяционисты далеки от единодушия в вопросе о том, существует ли на самом деле междемовый отбор. Уильямс (Williams, 1966) и некоторые другие авторы считают, что нет никакой необходимости постулировать процесс междемового отбора, поскольку несколько модифицированные формы отбора на уровне особей способны вызывать эффекты, приписываемые популяционному отбору. Райт (Wright, 1931, 1956, 1960) и другие исследователи, в том числе и автор данной книги, полагают, что междемовый отбор — реальный процесс, происходящий в природе при некоторых ситуациях. Противоположные точки зрения изложены Уильямсом (Williams, 1971) и Александром (Alexander, 1974).

Райт (Wright, 1931, 1960) сравнивает популяционные системы двух типов — большую непрерывную популяцию и ряд мелких полуизолированных колоний — в отношении теоретической эффективности отбора. Предполагается, что общая величина (N) обеих популяционных систем одинакова и что организмы свободно скрещиваются между собой.

В большой непрерывной популяции отбор относительно неэффективен в смысле повышения частоты благоприятных, но редких рецессивных мутаций. Кроме того, любой тенденции к повышению частоты какого-либо благоприятного аллеля в одной части данной обширной популяции противодействует скрещивание с соседними субпопуляциями, в которых этот аллель редок. Подобным же образом благоприятные новые генные сочетания, которым удалось образоваться в какой-нибудь локальной доле данной популяции, разбиваются на части и элиминируются в результате скрещивания с особями соседних долей.

Все эти трудности в значительной степени устраняются в популяционной системе, по своей структуре напоминающей ряд отдельных островков. Здесь отбор или дрейф генов может быстро и эффективно повысить частоту какого-либо редкого благоприятного аллеля в одной или нескольких мелких колониях. Новые благоприятные сочетания генов также могут легко закрепиться в одной или нескольких мелких колониях. Изоляция защищает генофонды этих колоний от «затопления» в результате миграции из других, не обладающих столь благоприятными генами колоний, и от скрещивания с ними. До сих пор эта модель обходится одним лишь индивидуальным отбором или — для некоторых колоний — индивидуальным отбором в сочетании с дрейфом генов.

Допустим теперь, что среда, в которой находится данная популяционная система, изменилась, в результате чего приспособленность прежних генотипов понизилась. В новой среде новые благоприятные гены или сочетания генов, закрепившиеся в некоторых колониях, обладают высокой потенциальной приспособительной ценностью для популяционной системы в целом. Теперь имеются все условия для того, чтобы вступил в действие междемовый отбор. Менее приспособленные колонии постепенно сокращаются и вымирают, а колонии, которые более приспособлены, расширяются и замещают их по всей области, занимаемой данной популяционной системой. Такая подразделившаяся популяционная система приобретает новый набор приспособительных признаков в результате индивидуального отбора в пределах некоторых колоний, за которым следует дифференциальное размножение разных колоний.

Органический мир обладает рядом черт, которые трудно объяснить на основе индивидуального отбора, но которым легко дать объяснение, если рассматривать их как результат действия междемового отбора. Первая из них — половое размножение, благоприятное для будущих поколений данной популяции, но не для самих родительских типов. Вторая черта — альтруистическое поведение у общественных животных, идущее на пользу сообществу, но нередко подвергающее опасности ту особь, которая его проявляет. Третья черта — приспособительные признаки стерильной касты рабочих у общественных насекомых.

Тип отбора, обуславливающий эволюцию пола, усиленно обсуждался на протяжении многих лет и в настоящее время вновь привлек к себе внимание. Некоторые эволюционисты, в том числе и автор данной книги, склоняются к мысли, что междемовый или межвидовой отбор играет важную роль в эволюции пола. Подобное мнение основано на том, что половое размножение дает преимущества популяции в будущих поколениях, создавая запас комбинативной изменчивости, но в процессе рекомбинации роди-

тельские генотипы разрушаются. Однако в проведенных недавно модельных экспериментах было показано, что индивидуальный отбор может благоприятствовать половому размножению при некоторых допустимых условиях (Williams, 1975; Felsenstein, Yokoyama, 1976). Но вопрос о том, следует ли считать развитие пола в результате индивидуального отбора вероятным процессом или же это требует слишком большой натяжки, лежит в иной плоскости и остается пока открытым.

Одна из проблем, касающаяся альтруистического поведения, состоит в том, чтобы разделить селективное преимущество поведения такого типа на его значение для отдельной особи и для сообщества в целом. Рассмотрим такую полезную для сообщества черту поведения общественного животного, как защитные действия против врагов. Какая доля этой черты обусловлена максимальным успехом в размножении отдельных обладающих этой чертой особей, а какая доля, если таковая имеется, — повышенным успехом в размножении данного сообщества? У общественных животных трудно выделить отдельную особь и ее успех или неудачу в размножении из всего сообщества, поскольку то, что благоприятно для особи, часто бывает благоприятно для всей группы и наоборот. Самому мне кажется, что альтруистическое поведение частично возникло в результате междемового отбора.

В настоящее время принято приписывать альтруизм родственному отбору. Однако это не означает безусловного исключения междемового отбора, как иногда думают, поскольку родственный отбор во многих реальных ситуациях очень близок к междемовому отбору, о чем уже говорилось ранее.

В качестве примера общественных насекомых рассмотрим медоносную пчелу (*Apis mellifica*). Пчелиный улей или колония представляет собой популяцию, состоящую из самок (матки), самцов (трутни) и бесполок особей (рабочие). Матки и трутни фертильны, но бесполезны в экономическом отношении.

Важные функции добывания пищи, защиты и поддержания колонии и выращивания молоди выполняют рабочие особи, обладающие соматическими и поведенческими адаптациями для выполнения этих функций. Носители главных приспособлений, благодаря которым колония существует, — это рабочие особи. Между тем рабочие особи, будучи бесполоыми, не размножаются как таковые, а поэтому не имеют возможности передавать гены, определяющие их приспособительные черты, следующим поколениям. Эту задачу выполняют матки и трутни. Следовательно, если бы матки и трутни не несли генов, которые обеспечивают развитие умелых и прилежных рабочих пчел, то улей не мог бы процветать, а оказался бы элиминированным в результате конкуренции с другими ульями, содержащими лучше приспособленных рабочих особей. Подобный процесс замещения одной линии пчелиных

семей другой действительно наблюдался за последние годы в разных частях земного шара (см. Michener, 1975). Создается четкое впечатление, что единицей отбора в этом случае служит колония как целое (см. Darwin, 1872, а также Grant, 1963).

Общественные пчелы представляют собой один из примеров крайней интегрированности сообщества в мире животных. И эффекты междомового отбора выражены у них очень ярко. Отсюда следует, что у животных с менее высоко интегрированной структурой сообщества, как, например, у многих млекопитающих и птиц, эффекты междомового отбора проявляются, вероятно, не столь сильно, хотя *некоторые* их признаки все же могут быть результатом отбора этого типа.

Отбор на уровне вида

На видовом уровне биологической организации действует несколько типов отбора: 1) отбор, приводящий к экологической изоляции; 2) отбор, приводящий к репродуктивной изоляции; 3) замещение видов. Эти типы отбора упоминаются здесь лишь для того, чтобы придать законченность нашему обзору; они обсуждаются в части V, посвященной явлениям видообразования.

Конкуренция

На процесс отбора оказывают влияние разного рода взаимодействия между особями. Наиболее обычное из этих взаимодействий — конкуренция за необходимое сырье, за источники энергии или жизненное пространство. Естественный отбор действует наиболее эффективно в условиях конкуренции, и, напротив, в отсутствие конкуренции давление отбора ослабевает.

Это обобщение подтверждают результаты многочисленных селекционных экспериментов, проведенных на *Drosophila pseudoobscura*. Селективные преимущества различных гомозигот и гетерозигот по инверсиям (*ST/ST*, *ST/CH*, *ST/AR* и т. п.) проявляются только в перенаселенных популяционных ящиках и не проявляются в малонаселенных (см. гл. 9).

Вероятно, было бы правильным сказать, что отбор может происходить в отсутствие конкуренции, особенно в тех случаях, когда селективными силами служат физические факторы среды, но что эффективность отбора гораздо выше при наличии конкуренции.

Сукачев (1928) сравнивал жизнеспособности трех линий одуванчика (*Taraxacum officinale*), размножающихся бесполом путем, на экспериментальных делянках под Ленинградом. Линии были обозначены как биотипы А, В и С. Они выращивались в чистых открытых насаждениях (расстояния между растениями 18 см), в чистых сомкнутых насаждениях (расстояние между растениями 3 см) и в смешанных насаждениях (А, В и С). Естественную гибель растений в различных насаждениях измеряли по прошествии двух лет.

Нас здесь интересуют чистые насаждения двух типов. Жизнеспособность трех линий, выраженная как процент особей, выживших к концу двухлетнего периода, представлена в табл. 12.1. Линия С оказалась наиболее жизнеспособной в открытых насаждениях. Однако в сомкнутых насаждениях, т. е. в условиях конкуренции, линия В превосходила две другие. По-видимому, генотипически детерминированная способность выдерживать воздействия физических факторов среды отличается от способности победить при сильной конкуренции (Сукачев, 1928).

Аналогичные эксперименты, проведенные в дальнейшем на растениях и на насекомых, привели к созданию концепции способности к конкуренции как особого свойства организма, которое контролируется генетически. У ячменя (*Hordeum sativum*) и у

Таблица 12.1

Относительная жизнеспособность трех линий одуванчика в чистых насаждениях (Сукачев, 1928)

Линия	Выживание, %	
	открытое насаждение	сомкнутое насаждение
А	77	27
В	69	49
С	90	24

мучных хрущаков (*Tribolium castaneum* и *T. confusum*) разные генотипы различаются по степени конкурентоспособности (Sakai, Gotoh, 1955; Lerner, Ho, 1961). Эксперименты, проведенные на ячмене, показывают, что конкурентоспособность и общая мощность — разные признаки.

У высших позвоночных способность к конкуренции нередко принимает форму агрессивного поведения. Агрессивное поведение обычно сочетается с конкуренцией, выражается более ярко, а иногда и исключительно в условиях скученности и представляет собой один из способов преодоления конкуренции (Wilson, 1971).

Смеси генотипов в условиях конкуренции

Конкурентоспособность данного генотипа нередко проявляется в очень разной степени в чистом сомкнутом и в смешанном сомкнутом насаждении. У пшеницы (*Triticum vulgare*) и у овса (*Avena sativa*) при совместном выращивании двух сортов в условиях конкуренции число растений при сборе урожая и общая урожайность оказались выше, чем при выращивании каждого сорта по отдельности (Gustafsson, 1951). Аналогичным образом экспериментальные популяции *Drosophila pseudoobscura*, полиморфные по инверсиям, превосходят мономорфные популяции по общей биомассе мух, развившихся на данном количестве корма (Beardmore, Dobzhansky, Pavlovsky, 1960).

Кроме того, генотип особи, успешно конкурирующей с другими особями того же генотипа, не обязательно окажется победителем в полиморфной смеси генотипов. И наоборот, конкурент, относительно слабый в чистом сомкнутом насаждении, может оказаться доминирующим членом смешанного насаждения (Gustafsson, 1951).

Такое положение вещей выявилось в другой серии экспериментов, проведенных Сукачевым (1928) на *Taraxacum*. Он выращивал линии А, В и С на экспериментальных делянках в чистых

и смешанных сомкнутых насаждениях и подсчитывал число цветущих корзинок на одно растение; этот признак служит хорошим показателем мощности и плодоносности растений. Полученные им результаты приведены в табл. 12.2. Как показывают данные, относительная конкурентоспособность генотипа С, самая низкая в чистом насаждении, в полиморфной смеси оказалась самой высокой.

Таблица 12.2

Сравнение плодовитости трех линий одуванчика в сомкнутых насаждениях (Сукачев, 1928)

Линия	Число корзинок на одно растение	
	чистое насаждение	смешанное насаждение
А	20—35	1—8
В	34—43	12—20
С	8—11	16—23

Сходные результаты неоднократно наблюдались при односортовых и смешанных посевах ячменя, пшеницы, тимофеевки (*Phleum pratense*) и других злаков (Gustafsson, 1951). Кроме того, и в этом случае эксперименты с мономорфными и полиморфными популяциями *Drosophila melanogaster* и *Tribolium castaneum* (Lewontin, 1955; Sokal, Karten, 1964) дали аналогичные результаты.

Факторы, зависящие от плотности

Действие некоторых факторов среды, играющих роль селективных сил, становится более выраженным по мере увеличения плотности популяции. Те факторы среды, действие которых усиливается с увеличением плотности популяции, называются факторами, зависящими от плотности; в отличие от них факторы, действие которых не коррелирует с плотностью популяции, называются факторами, не зависящими от плотности.

Вообще действие физических факторов среды (температуры, влажности, наводнений, вулканических извержений и т. п.) обычно не зависит от плотности, тогда как действие биотических факторов, как правило, зависит от плотности популяции.

Хорошим примером фактора, зависящего от плотности, служат инфекционные заболевания. По мере повышения плотности популяции заболеваемость и смертность увеличиваются, и на некотором уровне возросшей плотности может вспыхнуть эпидемия. Если же величина популяции уменьшается, то возбудитель болез-

ни становится менее активным, а при крайней диспергированности популяций этот фактор может совершенно прекратить свое действие.

Конкуренция представляет собой фактор, зависящий от плотности. Действие растительноядных животных на популяцию растений или действие хищников на популяцию жертвы — это также факторы, зависящие от плотности.

Обычно зависящие от плотности факторы оказывают на численность популяции стабилизирующее влияние. Когда популяция становится слишком плотной, такой фактор вызывает сокращение ее численности; но когда популяция становится слишком малочисленной, его действие становится перmissiveм, создавая возможность для восстановления численности.

Зависящие от плотности факторы обычно проявляют свое селективное действие, когда плотность популяции достигает определенного порогового уровня или превышает его. Под влиянием болезнетворных организмов в популяции, достигшей известной плотности, начинается отбор на устойчивость к соответствующим заболеваниям, и с повышением плотности этот отбор усиливается. Иными словами, селективная ценность гена, определяющего устойчивость к тому или иному заболеванию, не постоянна, а изменяется с изменением плотности популяции. Селективная ценность данного гена может изменяться в широком диапазоне — от буквально нулевой в сильно диспергированной популяции она достигает положительного значения при пороговой плотности и обеспечивает высокое преимущество при высоких плотностях популяции.

Отбор, зависящий от частоты

У насекомых и у растений обнаружен ряд случаев, в которых селективная ценность данного гена или генотипа варьирует в зависимости от его частоты. Эта ситуация известна под названием отбора, зависящего от частоты. Селективная ценность гена обычно находится в обратной зависимости от его частоты. Иными словами, данный ген или генотип обычно обладает более высоким селективным преимуществом, когда частота его невелика, чем при высокой частоте. Известны, однако, и такие примеры, когда низкая частота гена невыгодна в селективном отношении.

Хорошими примерами селективной ценности, зависящей от частоты, служит подражательная окраска, которой обладают различные виды бабочек. Успех подражательной окраски в качестве средства защиты от птиц, уничтожающих бабочек, связан с тем, что подражающий вид относительно редок по сравнению с видом, служащим моделью. Насекомоядные птицы научаются избегать бабочек, служащих моделью, которых они узнают по внеш-

нему виду неприятные или токсичные свойства которых они познали на опыте. Подражающий вид извлекает пользу из своего сходства с моделью косвенным образом. Если численность подражающего вида сильно повышается, то он, на собственную беду, нарушает выработавшиеся у насекомоядных птиц реакции. Поэтому селективная ценность подражательной окраски велика, когда ее обладатели встречаются редко, но снижается при увеличении их частоты.

В экспериментальных популяциях несколько видов *Drosophila*, в том числе *D. melanogaster*, *D. pseudoobscura*, *D. paulistorum* и *D. willistoni*, сравнивался успех в спаривании у мутантных самцов и у самцов дикого типа. Оказалось, что успешность спаривания у самцов определенного типа варьирует в зависимости от их частоты в экспериментальной популяции. Преимуществом обладают те самцы, которые встречаются редко, независимо от того, относятся ли они к мутантному или дикому типу (Ehman, Spiess, 1969).

Другими примерами зависящей от частоты селективной ценности у насекомых служат один из ферментных локусов и одна инверсия у *Drosophila melanogaster*, а также черный мутант у *Tribolium castaneum* (Kojima, Yarbrough, 1967; Nassar, Muhs, Cook, 1973; Sokal, Karten, 1964). Среди аналогичных примеров у растений можно назвать ген, определяющий характер семенной оболочки у *Phaseolus lunatus* и различные типы венчика у *Phlox drummondii* (Harding, Allard, Smeltzer, 1966; Levin, 1972).

ДРЕЙФ ГЕНОВ

Общие соображения

Согласно закону Харди—Вайнберга, частота аллеля, который нейтрален в селективном отношении, обычно остается постоянной из поколения в поколение. Следует, однако, помнить (см. гл. 3), что этот закон применим лишь к очень большим популяциям. Предсказываемое им постоянство частоты аллеля представляет собой статистическую среднюю для большого числа испытаний; размножение гена в большой популяции удовлетворяет условию большого числа испытаний. В каждом наборе из малого числа испытаний, как, например, при размножении гена в небольшой популяции, следует ожидать отклонений от средней частоты аллелей за счет одной лишь случайности.

Случайные изменения частот аллелей и генотипов из поколения в поколение в небольшой популяции известны под названием дрейфа генов. Дрейф генов соответствует случайному компоненту в скорости размножения генов. В небольшой полиморфной популяции дрейф генов приводит к двум характерным явлениям: сначала к флуктуациям частоты аллеля из поколения в поколение, а в конце концов к полному закреплению или элиминации данного аллеля.

Мы предположили, что изучаемый аллель нейтрален в селективном отношении. Это упрощающее, но не обязательное допущение. Допустим теперь, что интересующий нас аллель обладает небольшим преимуществом или несколько неблагоприятен в селективном отношении. Предсказанное изменение частоты аллеля из поколения в поколение и в этих случаях представляет собой статистическую среднюю и опять-таки подвержено случайным отклонениям.

Если, например, в популяции, полиморфной по аллелям A и a , аллель a имеет 0,1%-ное селективное преимущество ($s=0,001$), то, согласно закону Харди—Вайнберга, соотношение этих двух аллелей в генофонде следующего поколения составит $1000 a : 999 A$. Это среднее соотношение действительно наблюдается в больших популяциях; что же касается небольших популяций, то в них следует ожидать значительных отклонений от него, вызванных случайными факторами.

Таким образом, действие отбора само по себе не исключает возможности действия дрейфа генов. В сущности есть основания полагать, что самая главная эволюционная роль дрейфа генов — это его совместное действие с отбором.

Эффект величины популяции

Будет ли дрейф генов оказывать существенное влияние на частоты аллелей в данной популяции или нет, зависит от четырех факторов: 1) размеров популяции (N); 2) селективной ценности данного аллеля (s); 3) давления мутаций (u); 4) величины потока генов (m). Отмеченные четыре фактора взаимодействуют друг с другом. Взаимоотношения этих факторов изучал Райт (Wright, 1931), выразивший их в количественной форме.

Рассмотрим сначала размеры популяции. Как отмечалось выше, случайные флуктуации частоты аллелей пренебрежимо малы в большой, а не в маленькой популяции. В маленькой популяции за счет одной лишь случайности частота какого-либо аллеля за одно или несколько последовательных поколений может измениться от низкой до высокой или же аллель может закрепиться.

Как показал Райт (Wright, 1931), теоретическое распространение частот аллелей в очень маленьких изолированных популяциях описывается U-образной кривой (рис. 13.1). Допустим, что некий аллель (A_1) селективно нейтрален ($s=0$) и представляет собой один из ряда полиморфных аллелей в серии небольших изолированных популяций (величина которых равна N). Следует ожидать, что в большинстве полиморфных популяций этот аллель будет приближаться либо к исчезновению, либо к закреплению, и лишь в относительно немногих популяциях он будет сохраняться со средней частотой (кривая I на рис. 13.1).

Распределение частот аллелей в небольших популяциях (величина которых равна N) можно сравнить с их распределением для ряда больших популяций (величина которых равна $4N$); в последнем случае в большинстве популяций изучаемый аллель содержится со средней частотой (кривая II на рис. 13.1).

Кривую, представленную на рис. 13.1, можно также использовать для показа теоретического распределения частот аллелей (ось абсцисс) в ряду полиморфных генов (ось ординат) одной популяции. Большинство полиморфных генов в маленькой популяции (кривая I) имеют крайние частоты, а в большой (кривая II) — средние частоты.

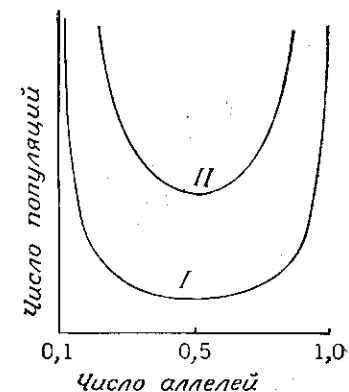


Рис. 13.1. Частота данного аллеля в серии популяций, относящихся по размерам к двум классам (по Wright, 1931).

I — небольшие популяции (N);
 II — большие популяции ($4N$);
 $s=0$.

Эффект отбора

В предыдущем разделе было принято допущение, что рассматриваемый аллель полиморфного гена селективно нейтрален; это допущение отражено в симметричности U-образных кривых. В ряде небольших популяций этот селективно нейтральный аллель приближается либо к закреплению, либо к элиминации, причем в равной мере. Однако если аллель обладает небольшим селек-

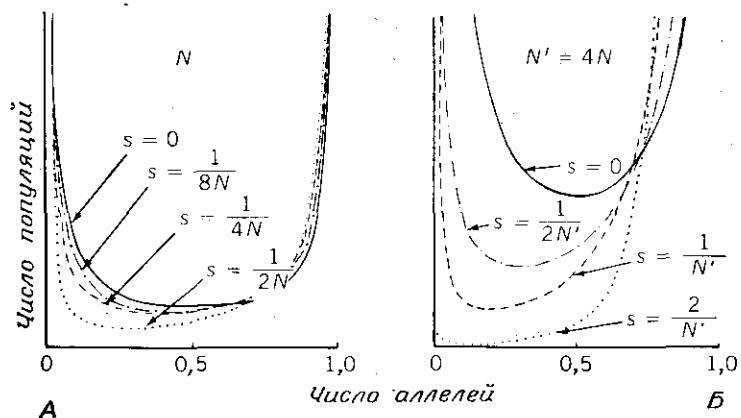


Рис. 13.2. Ожидаемые распределения частот аллелей при разных значениях s и двух значениях N (Wright, 1931).

А. В маленькой популяции. Б. В популяции, которая в 4 раза больше, при эквивалентных интенсивностях отбора.

тивным преимуществом в малых популяциях, то кривая сохраняет U-образную форму, но смещается и становится асимметричной. Направление, в котором происходит смещение кривой, зависит от того, благоприятен или неблагоприятен данный аллель в селективном отношении, а степень смещения — от величины селективной ценности (рис. 13.2, А). Аллель, обладающий небольшим селективным преимуществом, обычно присутствует в серии небольших изолированных популяций либо с высокой, либо с низкой частотой, но чаще с высокой.

В этом случае снова группы небольших популяций отличаются от групп больших популяций по ожидаемому поведению генов. Отбор регулирует частоты генов в больших популяциях более эффективно, чем в малых, при эквивалентных значениях s (рис. 13.2).

Словесное описание кривых, представленных на рис. 13.2, можно сформулировать и по-иному, сказав, что отбор теоретически оказывает относительно небольшое влияние на частоты генов в популяциях, величина которых ниже известного критического

уровня, тогда как одна лишь случайность, по-видимому, способна весьма эффективно регулировать частоты генов при тех же самых условиях (Wright, 1931). Следует ожидать, что в маленькой популяции дрейф генов возьмет верх над слабыми давлениями отбора.

Это заставляет поставить вопрос о том, сколь мала «маленькая» популяция и сколь велика «большая», когда речь идет о действии дрейфа генов. Критическое значение N , при котором дрейф становится эффективным, зависит от s . Зависимость между N и s представлена в табл. 13.1.

Таблица 13.1

Зависимость между величиной популяции, селективной ценностью и дрейфом генов (Wright, 1931)

Сила, регулирующая частоты аллелей	N	s
Дрейф генов	$\leq \frac{1}{2s}$	$\approx \frac{1}{2N}$
Отбор	$\geq \frac{1}{4s}$	$\approx \frac{1}{4N}$
Отбор и дрейф генов	От $\frac{1}{4s}$ до $\frac{1}{2s}$	От $\frac{1}{4N}$ до $\frac{1}{2N}$

Эти зависимости можно наглядно изобразить, построив линейный график (рис. 13.3). Как показывает график, если значение N низко по сравнению со значениями s , то преобладает дрейф генов; при относительно высоких N преобладает отбор; существует также область перекрытия, где дрейф и отбор могут действовать совместно.

Эти общие зависимости легко перевести в конкретные цифры. Допустим, что селективная ценность данного аллеля $s=0,01$. Его частота регулируется дрейфом генов при $N \leq 50$. Но если селективная ценность аллеля $s=0,001$, то его частота будет регулироваться дрейфом при $N \leq 500$. Таким образом, в общем виде при довольно низкой селективной ценности аллеля дрейф генов может привести к его закреплению или элиминации при совсем малой величине популяции, но при очень низкой селективной ценности аллеля дрейф может регулировать его частоту в популяции среднего размера.

Величина области перекрытия, в которой действуют дрейф и отбор, также варьирует в зависимости от величины s . В приведенных выше численных примерах эта область соответствует $N=25-50$ для $s=0,01$ и $N=250-500$ для $s=0,001$.

Возможность совместного действия отбора и дрейфа теоретически имеет очень важное значение для эволюции. Райт (Wright, 1931, 1949, 1960) указывает, что какой-либо благоприятный ген может гораздо быстрее закрепиться при помощи отбора и дрейфа в популяционной системе островного типа, чем при помощи одного только отбора в непрерывной большой популяции такого же общего размера. Недавно была вычислена сравнительная вероятность закрепления первоначально редкого гена с небольшим селективным преимуществом в популяциях этих двух типов —

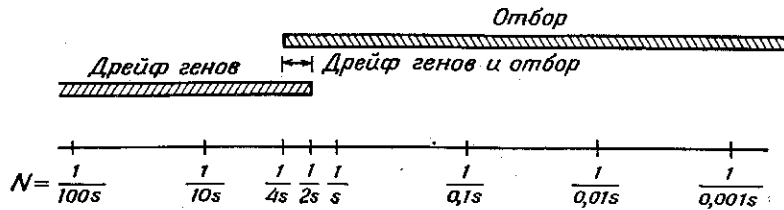


Рис. 13.3. Области действия дрейфа генов и отбора, соответствующие различным соотношениям N и s (Grant, 1963).

единой непрерывной и подразделенной на отдельные колонии — содержащих по 10^6 особей каждая; оказалось, что в подразделенной популяции эта вероятность на порядок выше (Flake, Grant, 1974).

Эффект потока генов

Райт (Wright, 1931) предложил ряд уравнений для описания взаимодействия между потоком и дрейфом генов. Частоты аллелей регулируются дрейфом генов в том случае, когда

$$N \leq \frac{1}{2m} \quad \text{или} \quad m \leq \frac{1}{2N}.$$

Частоты аллелей регулируются потоком генов в том случае, когда

$$N \geq \frac{1}{4m} \quad \text{или} \quad m \geq \frac{1}{4N}.$$

а обе силы действуют при промежуточных размерах популяции:

$$N = \frac{1}{4m} \quad \text{до} \quad \frac{1}{2m}.$$

Например, если $N = 100$, то критическое значение $m = \frac{1}{2N} = 0,005$.

Таким образом, иммиграция посторонних аллелей со скоростями, превышающими $m = 0,005$, может предотвратить дрейф генов в популяциях, состоящих из 100 или менее скрещивающихся особей.

Вообще незначительный поток генов может предотвратить дрейф. Для того чтобы мог происходить дрейф генов, маленькая популяция должна быть довольно хорошо изолирована. Но при наличии изоляции, при низких значениях как N , так и m , дрейф может оказывать существенное воздействие на частоты генов.

Действие частоты мутаций описывается уравнениями, аналогичными уравнениям для потока генов. Частота аллелей регулируется давлением мутаций, когда $N \geq \frac{1}{4u}$, и дрейфом генов, когда $N \leq \frac{1}{2u}$. В небольших популяциях высокая частота мутаций может препятствовать дрейфу генов.

Закрепление сочетаний генов

Совместное действие отбора и дрейфа генов в маленьких популяциях, по-видимому, способствует закреплению не только отдельных генов, но и их сочетаний. Последнее может играть очень важную роль в эволюции.

Допустим, что некая большая популяция содержит два редких мутантных аллеля a и b двух несцепленных между собой генов A и B . Большинство особей в этой популяции имеет генотип $AABV$; кроме того, в ней есть несколько особей, несущих мутантные аллели $AaBV$ и $AABb$. Допустим далее, что сочетание генов $aabb$ имеет высокую адаптивность в каких-то новых условиях среды.

В большой популяции в результате полового процесса изредка будет возникать сочетание генов $aabb$, однако оно будет немедленно разрушаться этим же самым процессом. Отбору трудно «подхватить» это сочетание, и поэтому его частота повышается очень медленно.

Небольшой изолят этой же самой популяции может случайно иметь среднюю или высокую частоту в общем редких аллелей a и b . При этом в каждом поколении будет возникать и подвергаться отбору пропорционально большее число зигот $aabb$. После этого отбор получает возможность эффективно действовать таким образом, что и в дальнейшем будет повышаться частота генотипа $aabb$. Следовательно, закрепление нового сочетания генов может быть достигнуто быстрее в некоторых небольших колониях при помощи отбора и дрейфа генов, чем при помощи одного только отбора в больших популяциях.

Экспериментальные данные

Керр и Райт (Kerr, Wright, 1954) подвергли проверке теорию дрейфа генов в экспериментах с серией очень мелких популяций *Drosophila melanogaster*, полиморфных по одному из генов, детерми-

нирующих щетинки, fogked (*f*). Они создали 96 идентичных линий, для каждой из которых было взято по 4 самки и 4 самца. Исходная частота мутантного аллеля fogked в каждой линии была равна 0,5. Все эти 96 линий поддерживали в течение 16 поколений путем случайного выбора в каждом поколении родительских особей (4 самок и 4 самцов) для следующего поколения.

К 16-му поколению в 41 линии произошло закрепление аллеля дикого типа; в 29 линиях закрепился аллель fogked, а 26 линий продолжали оставаться полиморфными.

Был проведен также параллельный эксперимент с использованием мутантного аллеля Bag (*B*), обуславливающего полосковидные глаза у *D. melanogaster*. Здесь было заложено 108 линий, поддерживавшихся таким же методом, как и в предыдущем эксперименте. Мутация Bag неблагоприятна в селективном отношении. К 10-му поколению аллель дикого типа закрепился в 95 линиях, аллель Bag — в 3 линиях, а 10 линий оставались полиморфными (Wright, Kerr, 1954).

Очевидно, что в небольшой экспериментальной популяции значительная доля полиморфных генов закрепляется в результате дрейфа. Иногда эти гены закрепляются, несмотря на противодействие со стороны отбора. Чаше закрепление происходит в результате совместного действия дрейфа и отбора, как в случае закрепления 95 линий дикого типа в эксперименте с мутацией Bag.

Совместное действие отбора и дрейфа было продемонстрировано и в других экспериментальных исследованиях. Одна группа экспериментов была поставлена на лабораторных популяциях *Drosophila pseudoobscura*, различающихся по инверсиям (Dobzhansky, Pavlovsky, 1957; Dobzhansky, Spassky, 1962). Другой эксперимент с однолетним травянистым растением *Gilia*, проводившийся на протяжении 17 лет, касался мощности и фертильности в серии родственных инбредных линий (Grant, 1966a).

Дрейф в природных популяциях

В природе часто встречаются три ситуации, когда величина популяции может быть достаточно мала, чтобы допустить эффективное действие дрейфа, сопровождаемое или не сопровождаемое отбором: 1) популяционная система состоит из ряда изолированных колоний, размеры которых постоянно остаются небольшими; 2) популяция обычно имеет большие размеры, но периодически сильно сокращается, а затем вновь восстанавливается за счет нескольких выживших особей; 3) большая популяция дает начало изолированным дочерним колониям, каждая из которых создается одной или несколькими особями-основательницами. Новые колонии проходят, таким образом, в своих первых поко-

лениях сквозь «узкое горлышко» низкой численности, хотя в дальнейшем их размеры могут возрасти; это так называемый «принцип основателя», выдвинутый Майром (Mayr, 1942, 1963).

Если дрейф играет эффективную роль (опять-таки совместно с отбором или без него, но скорее при его участии), то следует ожидать, что изменчивость колоний будет проявлять следующие характерные черты. Во-первых, небольшие колонии — сестринские колонии при ситуации 1 и дочерние колонии в первых поколениях при ситуациях 2 и 3 — должны быть генетически довольно однородными. Во-вторых, между колониями должна проявляться довольно существенная изменчивость по генетически детерминированным признакам. Следует ожидать, что эта локальная расовая дифференциация должна быть выражена наиболее ясно в серии небольших сестринских колоний (ситуация 1), но проявляется также в некоторых сериях более крупных популяций, происходящих от небольших колоний (ситуации 2 и 3). И в-третьих, график распределения межколониальной изменчивости должен носить несколько незакономерный и случайный характер.

Характер изменчивости детально изучался у ряда групп растений с колониальной структурой популяционных систем. В некоторых из этих групп характер изменчивости соответствует приведенным выше ожиданиям, что позволяет предполагать эффективное действие дрейфа генов.

Некоторые виды кипариса (*Cupressus* spp.) в Калифорнии образуют ряд изолированных рощиц, причем в каждой рощице деревья обладают своими отличительными морфологическими признаками (Wolf, 1948; Grant, 1958). Тот же самый тип изменчивости обнаружен у таких травянистых растений, образующих популяционные системы в форме ряда колоний, как *Gilia achilleaefolia* в Калифорнии, группы *Erysimum candicum* и *Nigella arvensis* на островах Эгейского моря (Grant, 1958; Snogerup, 1967; Strid, 1970). Представление о роли дрейфа во всех этих примерах подтверждается тем, что родственные виды *Juniperus*, *Gilia* и *Nigella* в других областях образуют большие непрерывные популяции с иным типом изменчивости, а именно с постепенной интерградацией по географическим трансектам.

Случайная локальная изменчивость наблюдается также в некоторых популяционных системах европейской наземной улитки *Serapea nemoralis* по такому признаку, как наличие или отсутствие полос на раковине (рис. 10.3). Этот признак окраски раковины определяется одной парой аллелей, причем аллель бесполосости доминирует над аллелем полосатости (см. гл. 10). Частота бесполосого фенотипа и аллеля бесполосости широко варьирует в различных колониях в тех областях Франции, где популяции *Serapea nemoralis* имеют колониальную структуру (рис. 13.4). Однако в больших популяциях европейской наземной улитки частота алле-

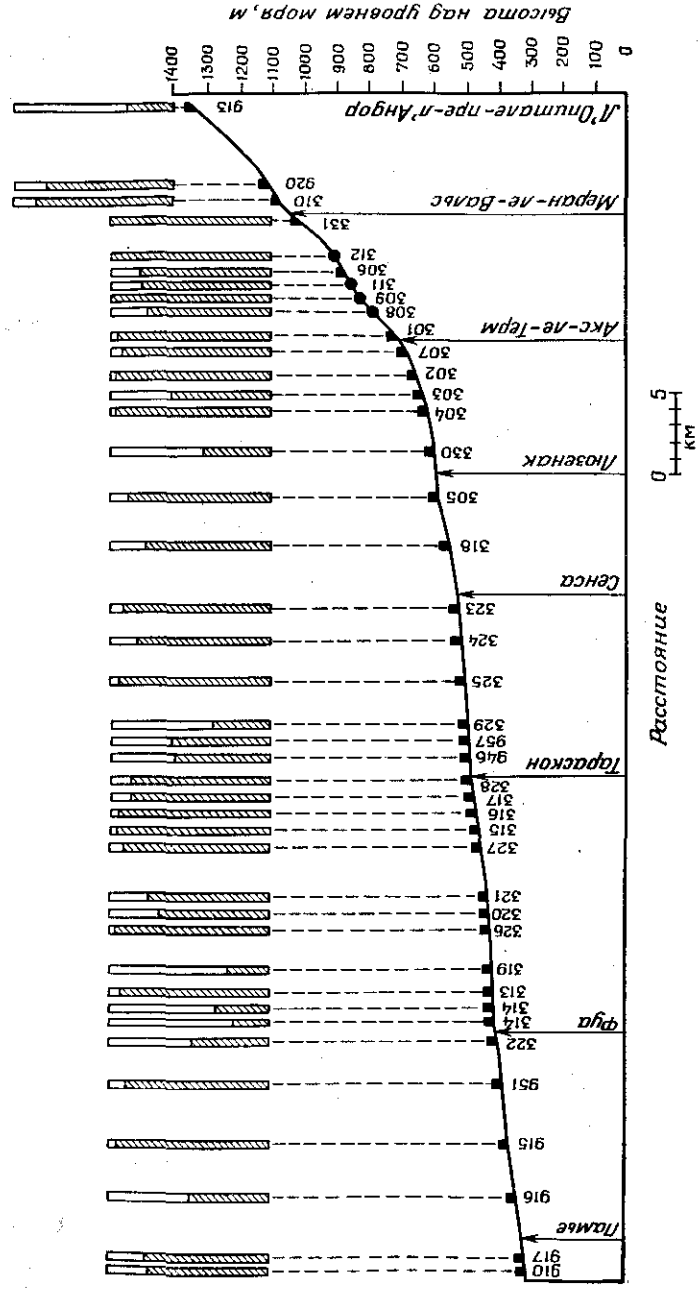


Рис. 13.4. Соотношение полосатых (защитрхованные участки) и бесполосых (белые участки) раковин в колониях *Serres petrogalis* в долине реки Аржеж в Пиренеях (Франция) (Lapointe, 1951).

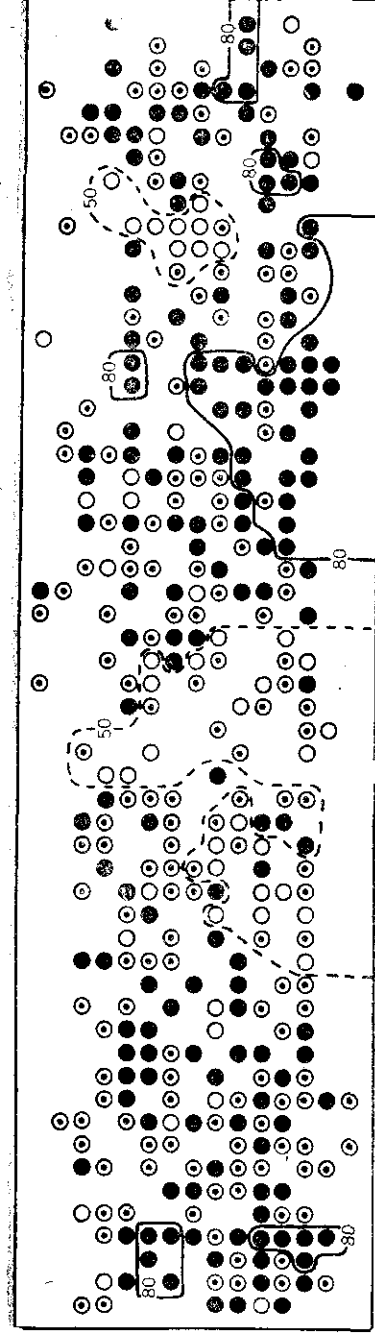


Рис. 13.5. Детальный график распределения трех генотипов по одному ферментному локусу (эстераза-3) у домовой мыши (*Mus musculus*) в одной половине амбара в Техасе (Selander, 1970). Кружками обозначено местонахождение отдельных мышей в момент поймки (черные кружки — гомозиготы SS, белые кружки — гомозиготы MM, кружки с точкой — гетерозиготы MS). Обратите внимание на скопление сходных генотипов в небольших участках и на локальную дифференцировку по частоте аллелей.

ля бесполости варьирует по географическим трансектам еще более постепенно (Lamotte, 1951, 1959).

Незакономерная локальная расовая изменчивость часто встречается у растений, улиток, бабочек, мышей (рис. 13.5) и в других группах, в которых она коррелирована с популяционной системой колониального типа. Характер изменчивости и его корреляция со структурой популяции представляют собой веские доводы в пользу того, что в таких случаях эффективно действует дрейф генов.

Аллели, определяющие группы крови в популяциях человека

Некоторые из самых веских данных в пользу дрейфа генов в природных популяциях относятся к человеку. На всем протяжении человеческой истории во многих частях земного шара существовали популяции, величина которых благоприятствовала дрейфу генов. На стадии собирательства и охоты были обычны небольшие изолированные или полуизолированные популяции, состоявшие из 200—500 взрослых особей. В разных частях света существуют небольшие изолированные сельскохозяйственные или рыболовецкие общины. Некоторые религиозные секты образуют небольшие изолированные популяции, скрещивающиеся внутри себя, потому что религиозные верования запрещают их членам браки с посторонними.

Благодаря большому количеству данных, собранных по группам крови системы АВ0 и других систем в больших и малых популяциях человека, а также простоты генетической основы этих систем, группы крови служат удобным показателем генетического сходства или различия между популяциями. Полиморфизм по группам крови системы АВ0 был кратко описан в гл. 2.

Интересным примером служит полярное племя эскимосов, обитающих близ Туле на севере Гренландии. Это небольшое племя, в состав которого входит 271 человек, а может быть и менее, на протяжении многих поколений находилось в полной изоляции. До тех пор пока они не встретились с другим племенем эскимосов, обитающим в северной части Баффиновой Земли и затратившим несколько лет на поиски полярных эскимосов, последние считали себя единственными обитателями Земли.

Оказалось, что популяция полярных эскимосов заметно отличается от главных популяций эскимосов по частоте аллелей, определяющих группы крови. В более крупных популяциях гренландских эскимосов частота аллеля I^A составляет 27—40% (табл. 13.2). Сходные частоты аллеля I^A обнаружены в популяциях эскимосов Баффиновой Земли, Лабрадора и Аляски. Но племя полярных эскимосов отклоняется от этой нормы, так как у

Таблица 13.2
Частота аллелей, определяющих группы крови системы АВ0 у популяций эскимосов в Гренландии (Laughlin, 1950)

Область	Частота аллеля, %		
	I^A	I^B	I^0
Нанорталик, округ Юлианехоб (южная часть Гренландии)	27	3	70
К югу от Нанорталика	35	5	60
Мыс Фарвель	33	3	64
Яковсхавн	29	5	66
Ангмагссалик (восточная часть Гренландии)	40	11	49
Туле (северная часть Гренландии)	9	3	84

них частота аллеля I^A равна 9% (табл. 13.2). Вместе с тем у полярных эскимосов обнаружена крайне высокая частота аллеля I^0 по сравнению с частотами этого аллеля в популяциях эскимосов в Гренландии и в других местах (Laughlin, 1950).

Заметная локальная дифференциация по группам крови АВ0 наблюдается также в других небольших изолированных популяциях человека: у племен аборигенов в южной части Австралии, у религиозной секты данкеров в восточной части Северной Америки, у еврейской общины в Риме и у некоторых горных и островных деревенских общин в Японии (Birdsell, 1950; Glass, Sacks, Jahn, Hess, 1952; Dunn, Dunn, 1957; Nei, Imaizumi, 1966).

Религиозная секта данкеров была основана в Германии в начале XVIII века, а позднее ее члены эмигрировали на восток США. Члены этой секты вступают в брак главным образом друг с другом, в результате чего они на протяжении многих поколений оставались репродуктивно изолированными от популяций Германии и Америки, среди которых жили. Некоторые общины данкеров очень малы; в состав одной общины на юге Пенсильвании в период ее изучения в начале пятидесятых годов входило всего 90 взрослых. Весьма примечательно, что пенсильванские данкеры отклоняются от обычных германских и американских популяций по крови и по другим признакам (Glass, Sacks, Jahn, Hess, 1952).

В табл. 13.3 приведены частоты аллелей гена I у пенсильванских данкеров и у родственников им по расовой принадлежности популяций Западной Германии и восточной части США. Совершенно очевидно, что популяции Западной Германии и США сходны по частоте разных генов. Что касается пенсильванских данкеров, то они отличаются как от своих германских предков,

Таблица 13.3

Частота аллелей, определяющих группы крови системы АВ0, у трех родственных популяций, принадлежащих к кавказской расе (Glass, Sacks, Jahn, Hess, 1952)

Популяция	Частота аллеля, %		
	I^A	I^B	I^0
Данкеры Западной Германии	29	7	64
Данкеры восточной части США	26	4	70
Данкеры в Пенсильвании	38	2	60

так и от своих нынешних американских соседей: частота аллеля I^A у них существенно выше, а аллель I^B близок к вымиранию (Glass, Sacks, Jahn, Hess, 1952).

Пенсильванские данкеры отличаются от популяций своих предков и своих теперешних соседей и по другим признакам, например по форме мочки уха или по типу волос. В этой маленькой скрещивающейся в себе группе были обнаружены существенные отличия частот аллелей по пяти разным генам от частот, типичных для окружающих популяций (Glass, Sacks, Jahn, Hess, 1952).

Аллели гена I не нейтральны в селективном отношении. В некоторых популяциях человека обнаружена положительная корреляция между заболеваемостью язвой желудка и генотипом I^0I^0 и между заболеваемостью раком желудка и генотипами $I^A I^A$ и $I^A I^0$. Данные о селективном значении аллелей гена I используют иногда в качестве довода против дрейфа генов. Этот довод основан, однако, на неверном представлении о том, что дрейф генов и отбор — взаимоисключающие силы, а поэтому его нельзя считать убедительным.

Заключение

Вывод о том, что в маленьких популяциях частоты аллелей в значительной степени регулируются дрейфом генов, вытекает из вероятностных законов и подтверждается результатами экспериментальных исследований. Следующий вопрос касается возможной роли дрейфа генов в природных популяциях. Играет ли дрейф генов существенную роль в эволюции?

Этот вопрос стоял в центре длительной дискуссии между современными специалистами по теории эволюции. Участников этой дискуссии можно грубо разделить на две партии: «верующих» и «неверующих». По моему мнению, «неверующие» выдвинули несколько слабых возражений и неверных выводов. Например, часто

утверждается, что если можно доказать действие отбора в данной популяции, то тем самым исключается дрейф генов, так как необходимость в нем отпадает (Fisher, Ford, 1947; Ford, 1955, 1964; Mayr, 1963). Подобное рассуждение исходит из того, что предметом спора служит дилемма: дрейф генов или отбор, причем отбор всегда побеждает; к тому же оно отвлекает внимание от более важного в эволюционном отношении предмета спора: отбор и дрейф генов или же один только отбор?

Рассмотрим в качестве примера ген I в небольших изолированных популяциях человека. Противники дрейфа заявляют, что если в этих популяциях действует отбор, то дрейф уже не нужен. Однако никто не считает дрейф *единственным* фактором, регулирующим частоты аллелей гена в небольших изолированных популяциях; утверждается лишь, что дрейф генов — *один* из факторов, действующих в таких ситуациях.

Еще одно возражение, часто выдвигаемое против роли дрейфа генов, состоит в том, что эффективность этого фактора в природных популяциях не была доказана. При этом правила, касающиеся получения данных в экспериментальных популяциях, неправомерно распространяют на гораздо более сложные ситуации в природе. Мы не можем регулировать переменные факторы в природных популяциях подобно тому, как мы это делаем в экспериментах, а поэтому мы не можем точно идентифицировать и охарактеризовать количественно все факторы, действующие в природе. Однако мы можем искать в природе ситуации, совместимые (или несовместимые) с теоретическими или экспериментальными данными.

Наилучшим доказательством значения дрейфа генов в микроэволюции служит характер случайной локальной дифференциации в серии перманентно или периодически изолированных маленьких колоний. Дифференциация подобного типа многократно обнаруживалась в различных группах животных и растений, популяции которых представляют собой систему колоний. Эта дифференциация, если и не доказывает, то по крайней мере сильно склоняет к мнению о том, что дрейф генов играет важную роль в популяционных системах такого типа.

Генетический груз

Естественный отбор имеет как позитивный, так и негативный аспекты. Он влечет за собой предпочтительное выживание и размножение одних генотипов и предпочтительную элиминацию и невозможность размножения других. Данная глава посвящена этому второму аспекту.

Утрата популяцией некоторой доли генотипов в результате действия отбора совершенно очевидна в тех случаях, когда избирательная элиминация проявляется в форме смертности в дарвиновском смысле, т. е. имеется налицо труп, который можно увидеть. Однако отбор, как мы видели ранее (см. гл. 8), обуславливает, кроме того, успех или неудачу в одной лишь фазе размножения. Особи, обладающие данным генотипом, могут быть физически крепкими, но ввиду их низкой плодовитости их вклад в следующее поколение окажется пониженным. В этом случае нет трупа, который можно было бы увидеть. Однако частота генов, определяющих низкую плодовитость, снижается, и они в конечном счете могут совершенно исчезнуть.

Невозможность размножения той или иной особи, обусловленная отбором в его негативном аспекте, проявляется ли она в форме избирательной смертности или неудавшегося размножения как такового, известна под названием генетической гибели (или гибели, обусловленной отбором). Генетическая гибель снижает репродуктивный потенциал данной популяции.

Популяция обладала бы более высокой численностью, если бы не потери за счет генетической гибели. Поэтому генетическая гибель представляет собой, по крайней мере потенциально, некое бремя для популяции. Это бремя называют генетическим грузом. Генетический груз определяется (Wallace, 1968) как $1 - (\text{средняя приспособленность популяции})$. Его можно представить себе также как общую сумму всех случаев генетической гибели на поколение. Различают несколько типов генетического груза (Vries, 1969; Stow, 1970), в том числе такие главные его типы, как мутационный, сегрегационный и субституционный грузы. Эти типы груза коррелированы с разными типами отбора.

Мутационный груз — неизбежный побочный продукт мутационного процесса. Этот процесс порождает вредные мутации, которые должны быть выметены стабилизирующим отбором.

Сегрегационный груз существует в популяциях, которые используют преимущества, создаваемые превосходством гетерозигот.

При этом в каждом поколении происходит выщепление менее приспособленных гомозигот, понижающих среднюю приспособленность популяции. Гомозиготы представляют собой плату за уравнивающий отбор.

Направленный отбор порождает субституционный груз. Замещение старого аллеля новым, превосходящим его аллелем влечет за собой генетическую гибель носителей старого аллеля. Суммарная гибель за счет отбора, происходящая при полном замещении какого-либо гена, — суммарный субституционный груз — может быть очень велика, поскольку частота старого аллеля, обреченного на замещение, в начале этого процесса обычно бывает высокой.

Полиморфизм по белкам

Электрофоретическое исследование ферментов в ряде популяций дрозофилы, позвоночных животных и растений показало, что для довольно значительной части ферментных локусов характерен полиморфизм. Так, у *Drosophila pseudoobscura* из 24 ферментных локусов полиморфизм обнаружен в 43% локусов, а у *D. willistoni* доля полиморфных локусов еще выше (см. гл. 2). Принято считать, что процент полиморфных локусов, выявляемых методами электрофореза, можно принять за показатель полиморфности генотипа в целом.

Многочисленность полиморфных генов — как выявленных, так и предсказываемых путем экстраполяции данных по выявленным генам — противоречит ожиданиям, основанным на рассмотрении генетического груза. Каждый случай сбалансированного полиморфизма в данной популяции создает определенный сегрегационный груз, поскольку такой полиморфизм влечет за собой непрерывное выщепление гомозигот, жизнеспособность которых понижена. С возрастанием числа независимых локусов со сбалансированным полиморфизмом этот сегрегационный груз возрастает по экспоненте. Казалось бы, в какой-то момент популяция окажется не в состоянии нести этот сегрегационный груз. А между тем высокополиморфные популяции дрозофилы процветают.

Одна школа исследователей во главе с Кимура попыталась разрешить эту дилемму, постулировав, что полиморфизм по белкам на самом деле не поддерживается отбором. Согласно их гипотезе, аллели генов, детерминирующих ферменты, нейтральны в селективном отношении и дрейфуют с различной частотой в популяциях (Kimura, 1968; King, Jukes, 1969). При такой постановке проблема действительно исчезает.

Но правильно ли сделанное ими допущение? Результаты экспериментов на дрозофиле показывают, что нет. У дрозофилы полиморфизм по белкам не проявляет случайных флуктуаций и случайной географической изменчивости, чего следовало бы ожидать, если

бы аллели были селективно нейтральными; напротив, для этого полиморфизма характерна определенным образом упорядоченная изменчивость, а это позволяет предполагать, что в данном случае полиморфизм поддерживается уравнивающим отбором (Ayala, Anderson, 1973; Ayala, Trasey, 1974; Ayala, Gilpin, 1974).

Естественно допустить, что некоторые полиморфные гены нейтральны или почти нейтральны в отношении отбора. Однако многие другие контролируются уравнивающим отбором, и, следовательно, должны вносить известный вклад в сегрегационный груз. Эту проблему нельзя отбросить, прибегнув к таким упрощенческим допущениям, как широкое распространение селективной нейтральности. Она еще ожидает своего решения.

Вероятно, следует еще раз проверить правильность предположения о том, что данные о полиморфизме ферментных локусов, полученные электрофоретическими методами, можно считать типичными для генотипа в целом. По-видимому, мы неправомочны оценивать общую частоту полиморфизма путем простой экстраполяции данных о частоте полиморфизма по белкам. Суммарный полиморфизм и сегрегационный груз в популяциях может оказаться не таким большим, как это считают многие авторы в настоящее время.

Холдейновская плата за отбор

Субституционный груз тесно связан с тем, что Холдейн (Haldane, 1957, 1960) назвал платой за отбор и что составляет основной предмет обсуждения этой главы. По холдейновской концепции плата за отбор — это общее число смертей, вызванных отбором в процессе полного замещения одного гена другим. Следовательно, плата за отбор — это то же самое, что и кумулятивный субституционный груз за ряд поколений, а субституционный груз — то же самое, что приращение платы за отбор за каждое поколение.

Две первые работы Холдейна (Haldane, 1957, 1960) содержат математический анализ суммарного или кумулятивного субституционного груза в зависимости от величины популяции в каждом поколении. Он рассматривает влияние, оказываемое на эту зависимость интенсивностью отбора и другими факторами, а также влияние платы за отбор на скорость эволюции. Эта проблема была вновь исследована рядом ученых, сформулировавших ее по-новому (Crow, 1970; Crow, Kimura, 1970; Flake, Grant, 1974).

Число особей, элиминируемых отбором в процессе полного замещения одного аллеля другим (ΣD), во много раз больше числа взрослых особей в любом отдельно взятом поколении (N). Между ΣD и N существует вполне определенная зависимость, выражаемая коэффициентом платы (C). В общем виде если N имеет постоянное значение, то $\Sigma D = C \cdot N$.

Формула для C для одного локуса в гаплоидной системе (которая в алгебраическом смысле гораздо проще, чем для диплоидной системы), выводится следующим образом. Плата, приходящаяся на одно поколение, равна отношению

$$\frac{\omega_1 s q}{\omega} \quad \text{или} \quad \frac{\omega_1 - \bar{\omega}}{\bar{\omega}}$$

где ω_1 — приспособленность аллеля, которому благоприятствует отбор, $\bar{\omega}$ — средняя приспособленность популяции, а q — частота менее приспособленного аллеля. Суммарная плата за полное замещение одного аллеля другим составит при этом

$$C = \sum \frac{\omega_1 - \bar{\omega}}{\bar{\omega}}$$

Значение C зависит, таким образом, от исходной частоты аллеля, которому благоприятствует отбор, и от скорости замещения. Это значение велико в случае низкой исходной частоты аллеля, которому благоприятствует отбор, и уменьшается с повышением исходной частоты. Кроу и Кимура (Crow, Kimura, 1970) приводят следующие значения C для разных изменений частот генов (q) в диплоидной системе при отсутствии доминантности:

q	C
0,001—0,999	13,81
0,01—0,99	9,19
0,1—0,9	4,39
0,2—0,8	2,77

При постоянной исходной частоте генов значение C изменяется в зависимости от скорости замещения. Скорость замещения зависит в свою очередь от интенсивности отбора, и поэтому s или ω входят в формулу для вычисления величины C . Суммарное число гибелей за счет отбора при замещении одного гена другим оказывается практически независимым от интенсивности отбора; но число поколений, на которые распределяются гибнущие в процессе отбора особи, измеряется интенсивностью отбора (s).

Холдейн (Haldane, 1957) получил численные оценки платы за отбор в типичной ситуации. Он исходил из того, что существует некая обширная диплоидная популяция, содержащая благоприятный мутантный аллель с низкой исходной частотой. Предполагается, что этот новый аллель обладает умеренным селективным преимуществом по сравнению со старым аллелем. При этих условиях суммарное число особей, гибнущих в процессе полного замещения одного гена другим, обычно в 10—20, а иногда даже в 100 раз выше числа размножающихся особей в одном поколении ($C = 10—100$). Приняв в качестве репрезентативного какое-то конкретное число, следует ожидать, что в среднем число особей, гиб-

нущих за счет отбора в процессе замещения гена, примерно в 30 раз больше числа взрослых особей на одно поколение ($\Sigma D = 30 N$; $C = 30$).

Плата за отбор и скорость эволюции

Если скорость замещения (s) высока, то замещение одного гена другим будет происходить быстро, во всяком случае в теории. Однако на самом деле популяция может оказаться не в состоянии уплатить ту цену, в которую обходится интенсивный отбор. Слишком сильное давление отбора может привести популяцию к гибели.

Число генетических смертей, которое может выдержать популяция в каждом отдельном поколении, строго ограничено. Поэтому процесс замещения одного гена другим должен происходить на протяжении многих поколений, для того чтобы популяция могла постоянно сохранять достаточную численность; это условие устанавливает верхний предел скорости эволюционного изменения для отдельного гена. В том случае, когда $\Sigma D = 30 N$, замещение гена может произойти за 300, но никак не за 30 поколений (Haldane, 1957).

Плата за отбор по двум или большему числу независимых генов еще выше. Эта плата возрастает экспоненциально с увеличением числа независимых генов, одновременно подвергающихся отбору (Haldane, 1957). Поэтому в популяции, непрерывно сохраняющей жизнеспособность, теоретическая максимальная скорость, с которой может происходить эволюционное изменение по нескольким или многим генам одновременно, должна быть гораздо ниже, чем для любого отдельного признака, определяемого единичным геном. Таким образом, если замещение единичного гена может произойти всего за 100 поколений, то на замещение двух независимых генов, отбор по которым происходит одновременно, может потребоваться минимум 200 поколений.

Как отмечалось выше, скорость замещения для любого данного числа независимых генов, определяющих отдельные признаки, каждый из которых детерминирован единичным геном, строго ограничена. Ограничение скорости эволюции становится еще более жестким, если это же самое число независимых генов входит в качестве составных частей в новое адаптивное сочетание генов, потому что при этом на пути быстрого замещения множества генов встают два связанных между собой препятствия. К высокой плате за отбор, направленный на замещение множества генов, добавляется непрерывное разрушение благоприятного сочетания генов в результате полового процесса. Действие этих двух факторов проявляется с особой силой, когда аллели, входящие в состав нового сочетания генов, все еще редки в данной популяции.

Все эти соображения заставляют считать, что эволюционные изменения сложных признаков и сочетаний признаков обычно про-

исходят с умеренной быстротой или медленно. Эмпирические данные относительно скоростей эволюции в некоторых линиях, эволюционирующих медленно или с умеренной быстротой, укладываются в теоретические пределы, устанавливаемые платой за отбор (Haldane, 1957).

Известно, однако, несколько примеров быстро протекающей эволюции, скорость которой превышает теоретический предел. Один из них будет здесь описан.

Некоторые расы *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae) занимают в штате Юта местообитания плейстоценового возраста. Считается, что возраст этих местообитаний составляет 4000 лет. Следовательно, расовая дифференциация у *Mimulus guttatus* происходила в штате Юта в течение 4000 лет, за которые это травянистое растение могло пройти через 4000 поколений (Lindsay, Vickery, 1967). Различия в признаках между разными расами другого травянистого растения *Potentilla grandulosa* (Rosaceae) обусловлено аллельными различиями по крайней мере по 100 генам (Clausen, Hiesey, 1958). Допустим, что генетические различия между расами *Mimulus* того же порядка, что и у *Potentilla*. В таком случае замещение 100 генов должно было произойти за 4000 поколений, т. е. в среднем за каждые 40 поколений замещалось по одному гену. Эту оценку следует считать умеренной в отношении как времени, так и числа генов.

Таким образом, скорость эволюции некоторых организмов, очевидно, превышала потолок, устанавливаемый терпимой платой за отбор. Возникает естественный вопрос: как это им удалось?

Сцепление генов и взаимодействие генов; их влияние на ограничение, налагаемое платой за отбор

В своей первоначальной модели Холдейн постулировал большую величину популяции, независимость двух или большего числа генов, одновременно претерпевающих замещение, и ряд других условий. Эти условия, несомненно, нередко реализуются в природе. Столь же верно, что в природных популяциях часто встречаются отклонения от этих условий. Некоторые из таких отклонений ослабляют ограничение, налагаемое на скорость эволюции платой за отбор (ср. Grant, Flake, 1974b).

Допустим, что отдельные гены, входящие в новое приспособительное сочетание генов, тесно сцеплены между собой, образуя суперген. Гены, входящие в состав этого супергена, могут замещаться с такой же скоростью и за ту же плату, что и один ген. Плата за отбор для одного супергена не выше, чем для единичного менделевского гена. Если гены, составляющие суперген, тесно сцеплены между собой, то популяция может приобрести новое

приспособительное сочетание генов за сроки, ограниченные такой же платой за отбор, как и при замещении одного гена (Grant, Flake, 1974b).

Некоторые типы взаимодействия между генами также, очевидно, снижают плату за замещение многих генов. Так, вероятно, обстоит дело в тех случаях, когда селективные преимущества или недостатки отдельных генов, подвергающихся отбору одновременно, коррелированы между собой. Различные аллели, которым благоприятствует отбор, могут иногда встречаться вместе в одном и том же генотипе; и наоборот, различные аллели, которым отбор не благоприятствует, могут встречаться также вместе в одном и том же альтернативном генотипе. В таком случае генетическая гибель, обусловленная многочисленными отдельными генами, сведется к гибели сравнительно небольшого числа особей. Это в свою очередь сделает возможной более высокую скорость эволюции для того или иного признака, контролируемого множественными генами (Mayr, 1963; Mettler, Gregg, 1969).

Влияние структуры популяции на ограничение, налагаемое платой за отбор

Отклонения от допущения большой непрерывной популяции также могут снизить ограничение, налагаемое платой за отбор на скорость замещения множества генов. Рассмотрим популяционную структуру двух типов: серию популяций-основательниц и подразделенную, или колониальную, популяционную систему (Grant, Flake, 1974).

Следует помнить, что плата за отбор достигает наивысшего уровня при низкой частоте тех аллелей, которым благоприятствует отбор. Если частота этих аллелей может быть повышена за счет случайных неселективных факторов, то это позволит избежать наиболее обременительной части общего субституционного груза. Механизм для подобных изменений существует в популяциях-основательницах.

У вида, обладающего тенденцией к расселению, обширная полиморфная предковая популяция может дать начало серии дочерних колоний, закладываемых одной или несколькими особями. Такие дочерние колонии, или популяции-основательницы, берут начало от неслучайной выборки из предкового генофонда. Аллели, бывшие ранее редкими, могут достигнуть средней или высокой частоты под действием частично случайных факторов в период закрепления некоторых из новых дочерних колоний. Эти колонии просто избегают значительной части субституционного груза. И они могут выдерживать более низкую плату, налагаемую отбором за все дальнейшее повышение частоты генов, вплоть до полного замещения.

Селективная гибель неумолимо собирает с популяции среднюю пошлину за любую данную интенсивность отбора. Популяция, однако, обладает определенным репродуктивным потенциалом, который позволяет компенсировать нормальную долю случайной гибели, а также известную часть селективной гибели. При некоторых типах популяционной структуры уровень случайной смертности может варьировать, повышаясь или понижаясь. В тех случаях, когда смертность понижается, создаются условия для более высокой селективной гибели.

Возьмем в качестве стандарта обширную непрерывную популяцию. Ее общая сумма селективной и случайной гибели устанавливает предел скорости эволюции. Рассмотрим теперь популяцию такого же размера, как стандартная, и подверженную тем же самым внешним воздействиям, но разделенную на части. В такой разделенной популяции уровень случайной смертности будет различным в разных колониях. Колонии с более низкой случайной смертностью могут выдержать более тяжелое, чем в среднем, бремя селективной гибели, а поэтому могут позволить себе эволюционировать с более высокой скоростью, чем большая стандартная популяция.

Проблема приобретенных признаков

Глава 15

ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ МОДИФИКАЦИИ

Теория наследования приобретенных признаков

Вопрос о том, наследуются или не наследуются приобретенные признаки, почти сто лет был основным предметом дискуссий в эволюционной биологии. Сторонники традиционных представлений о наследовании приобретенных признаков, несмотря на неоднократные опровержения их теории, не сдавали своих позиций. В некоторых случаях эти повторные выдвижения теории были научным анахронизмом.

Основная причина такой длительной дискуссии заключается не в недостатке данных, поскольку по ряду аспектов этой проблемы фактического материала более чем достаточно, хотя по другим ее аспектам такого материала следовало бы иметь гораздо больше. Главным источником путаницы в прошлом было отсутствие точно определенного термина «приобретенный признак» или скорее неумение дать такое определение.

Приобретенные признаки могут быть либо наследственными, либо ненаследственными, о чем свидетельствуют такие примеры, как передающиеся по наследству инфекционные заболевания и фенотипические модификации соответственно. Необходимо различать два типа приобретенных признаков: фенотипические признаки, определяемые вновь приобретенным генетическим материалом, и признаки, возникающие в результате фенотипических реакций на внешние стимулы, т. е. фенотипические модификации. Эти два типа приобретенных признаков играют совершенно разную роль в наследственности и эволюции.

Концепция о ненаследовании фенотипических модификаций в настоящее время настолько твердо установлена и общепринята и кажется такой далекой от дискуссионной стадии, что представляется излишним напомнить самим себе, сколь она недавнего происхождения. Противоположная точка зрения — представление о наследовании приобретенных признаков типа фенотипических реакций — разделялась всеми на протяжении большей части истории биологии — от Гиппократов до Ламарка и Дарвина. В частно-

сти, учение Лысенко, распространившееся в Советском Союзе в период с 1939 по 1964 г., представляет собой возрождение устаревших взглядов на наследственность, имевших столетнюю давность.

Современная точка зрения, согласно которой фенотипические модификации не наследуются, имеет гораздо более короткую историю. Впервые она была высказана Вейсманом (Weismann) в его книгах «Очерки о наследственности» (1889—1892) и «Зародышевая плазма» (1893). Однако взгляды Вейсмана не были приняты сразу; некоторые американские биологи все еще возражали против них в тридцатых годах, французские биологи продолжали игнорировать их в пятидесятых годах и еще в шестидесятых годах они отвергались советскими биологами.

Разногласия между вейсманизмом и традиционными взглядами на наследственность, которые обычно называют ламаркизмом, были вначале сосредоточены вокруг проводимого Вейсманом разграничения между сомой и зародышевой плазмой. Вейсман выделял категорию соматогенных вариаций. Под ними он имел в виду реакции соматических тканей или организма в целом на внешние воздействия, в том числе на повреждения, и результаты упражнения и неупражнения. Он убедительно или почти вполне убедительно доказывал, что поскольку сома отделена от русла наследственности, то и соматогенные вариации не могут попасть в это русло.

Разделение на зародышевую плазму и сому вскоре уступило место разделению на генотип и фенотип (Johannsen, 1911). Первое разделение носит чисто анатомический характер, тогда как второе имеет генетическую и морфогенетическую основу. Концепция генотипа—фенотипа более совершенна и имеет гораздо более широкое приложение. Некоторые соматогенные вариации могут быть наследственными. Однако фенотипические признаки никогда не передаются по наследству. А поэтому фенотипические реакции на внешние стимулы ненаследственны.

Принцип ненаследуемости фенотипических модификаций оставляет, однако, за бортом те признаки, которые детерминируются приобретенным генетическим материалом. Такие признаки могут стать наследственными и тем самым играть определенную роль в эволюции.

В части IV настоящей книги два отмеченных типа приобретенных признаков рассматриваются по отдельности: в этой главе мы обсудим фенотипические модификации, а эффектам приобретенного генетического материала посвятим гл. 16 и 17.

Фенотип

Генотип — это вся совокупность генов данного организма, а фенотип — его особый набор выражений признаков. Между генотипом и фенотипом находятся длительные и сложные процессы дей-

ствия гена и процессы развития. Эти процессы протекают в определенной среде и находятся под ее влиянием. Фенотипическое выражение признака представляет собой, таким образом, результат действия двух наборов факторов: детерминирующих генотипических факторов и условий среды, в которой происходит развитие.

Каждый генотип в разных средах способен дать начало определенному спектру фенотипов. В этом смысле генотип можно пред-

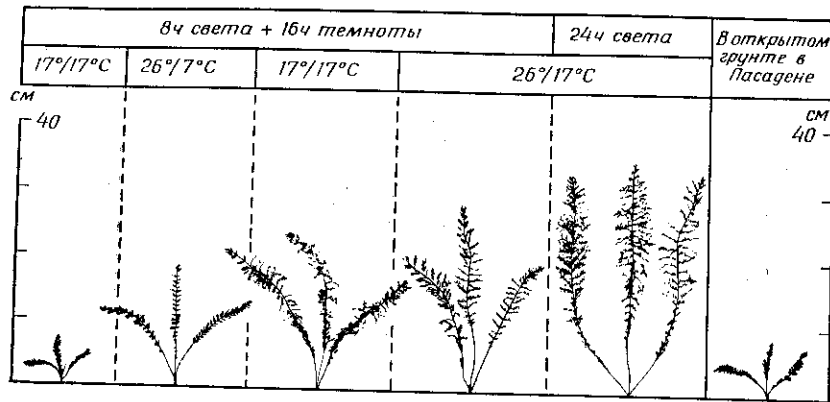


Рис. 15.1 Ростовые реакции отдельных частей одного растения *Achillea borealis* из Сьюарда (Аляска) в шести разных условиях (Clausen, Keck and Hiesey, 1948). Первая цифра относится к дневной температуре, а вторая — к ночной. Период роста продолжался 3,5 мес.

ставить себе как «норму реакции» (Johannsen, 1911). Иными словами, действия генотипа нельзя считать ни жестко predetermined, ни неограниченными; генотип может детерминировать ряд фенотипических выражений в пределах, установленных самим генотипом (Johannsen, 1911).

Широкий спектр фенотипических выражений легко продемонстрировать у растений, способных к вегетативному размножению. Для этого достаточно взять одно растение, разделить его на части и размножить эти части при различных условиях среды в фитотроне или в вегетационном домике.

Хорошим примером служит экспериментальное изучение реакций на внешние условия у сложноцветных группы *Achillea millefolium* (Clausen, Keck, Hiesey, 1948), многолетних травянистых растений, которые можно размножить вегетативным путем. В Пасадене (штат Калифорния) части одного и того же растения выращивали в разных камерах фитотрона, а также в открытом грунте зимой. Все регулируемые среды различались по продолжительности светового периода, дневным и ночным температурам.

В типичном эксперименте шесть частей одного растения *Achillea borealis* из Сьюарда (Аляска) выращивали в течение 3,5 мес в пяти регулируемых средах в фитотроне и в шестой среде — в открытом грунте. Различные ростовые реакции, наблюдавшиеся к концу экспериментального периода, изображены на рис. 15.1. Генотип этого растения обуславливал хороший рост в одних условиях (длинные теплые дни) и слабый рост в других (короткие дни). Другие генотипы этого же вида реагировали на эти условия по-иному (Clausen, Keck, Hiesey, 1948).

Приспособительные свойства фенотипических модификаций

Фенотипические реакции на нормальные изменения в среде обычно носят приспособительный характер. Это можно видеть на примере листьев растений, находящихся на свету и в тени. У листьев, находящихся в тени («теневые листья»), площадь поверхности больше, что увеличивает их фотосинтетическую способность и компенсирует более низкую освещенность, тогда как у листьев, находящихся на солнце («солнечные листья»), площадь поверхности меньше, что понижает транспирацию и потери воды. Один и тот же генотип способен обеспечить развитие листьев этих двух типов в условиях сильной и слабой освещенности. Способность растения к подобным различным фенотипическим реакциям, обусловленная генотипически, дает ему возможность приспособляться к варьирующим условиям освещения.

Диапазон фенотипической модифицируемости в разных крупных группах высших организмов весьма различен. Высшие растения, и в частности травянистые растения, характеризуются большой фенотипической пластичностью. На противоположном конце этого диапазона находятся насекомые, отличающиеся крайне низкой фенотипической гибкостью. Эти различия в степени модифицируемости организма непосредственно связаны с различиями в типе развития указанных двух групп. Растительный организм развивается из точек роста, которые подвержены сильному воздействию факторов среды, преобладающих в период формирования его новых частей, так что «солнечные листья» появляются на ярком свете, а «теневые листья» — при слабой освещенности и так далее.

В отличие от этого организм взрослого насекомого развивается внутри твердого наружного скелета, который формируется на одной из предшествующих стадий развития. Главные внешние признаки организма насекомого закладываются задолго до того, как они приобретают функциональное значение, а к тому времени, когда их можно начать использовать, они успевают принять окончательную форму, не поддающуюся изменениям.

Помимо этих различий в типе развития существуют также более глубокие различия в стратегии приспособления особи к колеблющимся условиям среды. Насекомые подвижны, а растения прикреплены к определенному месту. Взрослые насекомые в известных пределах могут приспосабливаться к переменным факторам среды, переходя в более теплое место в холодную погоду или в более влажное — при засухе, т. е. выбирая себе наиболее подходящее местообитание. Растение же, удерживаемое на одном месте корнями, не имеет выбора; для него главным средством индивидуального приспособления к изменениям среды служит способность к фенотипическим модификациям.

Как типы фенотипических модификаций, так и их диапазон зависят от потребностей организма. Поэтому весьма вероятно, что генотипы подвергались отбору на способность к проявлению приспособительных фенотипических реакций на изменение условий среды.

Роль фенотипических модификаций в эволюции

Фенотипические модификации охраняют отдельный организм от стрессовых воздействий среды и в той мере, в какой это им удается, создают буфер, противостоящий отбору, осуществляемому средой. Теоретически популяция, состоящая из генотипов, могущих обеспечить полный спектр приспособительных фенотипических реакций, вовсе не будет реагировать на давление естественного отбора.

Фенотипическая пластичность оказывает задерживающее влияние на селективное воздействие среды, и этот задерживающий эффект сказывается как на негативных, так и на позитивных аспектах отбора. Фенотипическая пластичность обуславливает запаздывание элиминирующего действия отбора; она дает возможность популяции оставаться в среде, которая изменилась неблагоприятным образом. Эта отсрочка элиминации увеличивает шансы популяции на приобретение в результате мутационного процесса, потока генов и рекомбинации новых генетических вариаций, которые дадут ей возможность создать генотипическую реакцию на новые неблагоприятные условия среды.

Глава 16

ТРАНСДУКЦИЯ И ИНДУКЦИЯ

Трансформация

Первый заслуживающий доверия случай наследственного изменения, возникшего в результате приобретения чужого генетического материала, был обнаружен у пневмококка. Трансформация у пневмококка была открыта Гриффитом (Griffith) в 1928 г., а в 1944 г. Эвери, Мак-Леод и Мак-Карти (Avery, Macleod, McCarty) получили ее *in vitro*. Все основные факты, связанные с этими открытиями, в настоящее время общеизвестны.

Штаммы пневмококка различаются по характеру поверхности оболочки бактериальной клетки, которая может быть гладкой или шероховатой, и степени вирулентности, коррелированной с характером поверхности. Эти различия наследственны. Если выращивать один штамм бактерий на стерильном экстракте, содержащем ДНК другого штамма, то клеточная поверхность некоторых дочерних клеток первого штамма по своему виду начинает напоминать клеточную поверхность второго штамма; такие дочерние клетки приобретают также и вирулентность, характерную для клеток второго штамма. Эти изменения передаются по наследству. Наследственные признаки штамма-донора передаются штамму-реципиенту через ДНК донора, находящуюся в стерильной ростовой среде (Avery, Macleod, McCarty, 1944).

Наследственные трансформации, вызываемые стерильными экстрактами, обнаружены и у бактерий других родов (*Neisseria* и *Streptococcus*), и притом по другим признакам — по устойчивости к пенициллину и стрептомицину (см. Hayes, 1968, гл. 20).

Эти трансформации бактерий наблюдаются в лаборатории. Возникает вопрос: происходит ли у бактерий аналогичный процесс в естественных условиях? Природным аналогом трансформации является трансдукция.

Трансдукция

В естественных условиях бактериальные вирусы, или фаги, иногда переносят генетический материал из одной бактериальной клетки в другую. Этот перенос бактериального генетического материала фагом известен под названием трансдукции.

В общем процесс трансдукции протекает следующим образом: фаг заражает какую-либо бактериальную клетку и размножается в ней за счет ее ДНК. Затем дочерняя фаговая частица заражает

другую бактериальную клетку и вносит при этом генетический материал первой клетки-хозяина во вторую клетку-хозяина. Наиболее успешную трансдукцию осуществляют умеренные фаги, которые не вызывают полного разрушения бактерии-хозяина. Трансдуцированные бактерии продолжают при этом свое существование и воспроизводят свои измененные признаки.

Установлено, что трансдукция происходит у бактерий таких родов, как *Salmonella*, *Escherichia*, *Pseudomonas*, *Staphylococcus*, и некоторых других. К числу признаков, передаваемых путем трансдукции, относятся способность к синтезу тех или иных веществ, устойчивость к антибиотикам и подвижность (см. Hayes, 1968, гл. 21). В одном случае конверсии у *Clostridium* изменяется тип токсина, вырабатываемого бактерией. Один из штаммов *Clostridium botulinum*, который обычно вызывает ботулизм у человека и животных, при заражении определенным фагом превращается в другой штамм *Clostridium*, вызывающий газовую гангрену (Eklund, Poysky, Meyers, Pelroy, 1974).

Индукция мозаицизма у *Drosophila melanogaster*

Явления, аналогичные трансформации, обнаружены и у многоклеточных организмов. Для обозначения этих явлений используют термин «индукция». В этом случае под индукцией понимают наследственное изменение, происходящее в многоклеточных организмах под действием чужеродной ДНК. Имеющиеся у нас сведения об индукции все еще очень отрывочны и неполны.

Один из немногих установленных примеров относится к мозаицизму тела у *D. melanogaster*. Яйца, содержащие зародыши *D. melanogaster* дикого типа на ранних стадиях развития, обрабатывали раствором, содержащим ДНК мух со специфическими мутантными признаками. В качестве генетических маркеров использовали мутации, изменяющие пигментацию тела, форму щетинок и окраску глаз (Fox, Yoon, 1966, 1970).

Из обработанных таким образом зародышей развивались взрослые мухи, обладавшие тем же фенотипическим признаком, что и мутантный штамм, послуживший донором трансформирующей ДНК. Более того, трансформированные признаки оказались наследственными. Однако трансформированные особи были мозаичными, т. е. участки мутантной ткани чередовались с нормальными участками; полной трансформации всего тела или какой-то его части не наблюдалось (Fox, Yoon, 1966, 1970).

Косвенные данные позволяют считать, что трансформирующая ДНК не включается в хромосомы мух-реципиентов. Вероятно, в некоторых клеточных линиях или секторах трансформирующая

ДНК попадает в какие-то другие части клетки. Такое распределение позволило бы объяснить мозаицизм фенотипических эффектов (Fox, Duggleby, Gelbart, Yoon, 1970; Fox, Yoon, Gelbart, 1971).

Индукция гибридной стерильности у *Drosophila paulistorum*

D. paulistorum — группа видов, состоящая из ряда зарождающихся видов или полувидов, обитающих в Центральной и Южной Америке. Гибриды между некоторыми из этих полувидов стерильны. Скрещивания между другими полувидами дают стерильных гибридных самцов. При иных скрещиваниях все потомство оказывается плодовитым. Мужская стерильность в тех случаях, когда она существует, частично определяется факторами, которые передаются через цитоплазму яйца. В конечном счете мужская стерильность гибридов обусловлена взаимодействием между этими цитоплазматическими факторами и хромосомами.

Предрасположенность к стерильности, таким образом, передается самками мух с определенной цитоплазматической конституцией их гибридным потомкам мужского рода. А поэтому возможно такое положение, когда скрещивание в одном направлении (например, Санта-Марта ♀ × Мезитас ♂) дает в F₁ стерильных самцов, а реципрокное скрещивание (Мезитас ♀ × Санта-Марта ♂) дает в F₁ фертильных самцов (Ehrman, Williamson, 1965; Williamson, Ehrman, 1967).

Уильямсон и Эрман (Williamson, Ehrman, 1967) приготовили гомогенат из цитоплазмы яиц линии Санта-Марта и ввели этот гомогенат самкам линии Мезитас. Обработанных таким образом самок Мезитас скрестили затем с самцами Санта-Марта. Обработанные самки Мезитас (в отличие от необработанных самок этой линии) производили стерильных мужских гибридов. Мужская стерильность индуцировалась инъекцией родителю женского пола цитоплазмы особого типа.

Какова природа цитоплазматических факторов, обуславливающих стерильность? На электронных микрофотографиях репродуктивных тканей стерильных самцов выявляется присутствие в цитоплазме частиц, сходных с вирусоподобным организмом *Mycoplasma* (Ehrman, Kernaghan, 1971).

Вероятная гипотеза, позволяющая объяснить эти разнородные группы фактов, состоит в том, что в клетках некоторых полувидов группы *Drosophila paulistorum* живут в качестве симбионтов *Mycoplasma* или какие-то сходные с ними организмы. У этих полувидов хромосомные гены так хорошо «спригнаны» к зараженной цитоплазме, что нормальная плодовитость не нарушается. Однако при скрещиваниях, в которых эти несущие симбионтов полувиды ис-

пользуются в качестве родительской особи женского пола, а не содержащие симбионтов линии — в качестве особи мужского пола, возникают сочетания цитоплазмы и хромосомных генов, «не пригнанные» друг к другу. Фенотипическим проявлением такого взаимодействия между цитоплазмой и ядром является мужская стерильность гибридов (Williamson, Ehrman, 1967; Ehrman, Kernaghan, 1971).

Индукция у льна

Реакция растений на количество содержащихся в их субстрате биогенных элементов N, P и K общеизвестна. Хороший рост и большие урожаи можно получать на богатых почвах, а на бедных почвах растения растут плохо. Хорошо известно также, что эти реакции представляют собой фенотипические модификации.

Исключение составляет лен (*Linum usitatissimum*), у которого эти индуцированные изменения, по-видимому, стали наследственными. Разные растения льна в исходных поколениях выращивали при различном содержании в почве N, P и K, и они реагировали на эти разные условия обычным образом. Однако в последующих поколениях потомки растений, у которых были индуцированы крупные размеры, сохраняли эти крупные размеры, несмотря на то, что содержание питательных веществ в почве было понижено; точно так же потомки индуцированных мелких растений оставались мелкими, несмотря на повышение уровня питательных веществ. Эти индуцированные различия в размерах сохранялись на протяжении 10 поколений. Скрещивания между полученными путем индукции крупными и мелкими растениями давали в F₁ гибриды промежуточных размеров, что подтверждало заключение о наследственном характере этих изменений (Durrant, 1962a, 1962b; Evans, Durrant, Rees, 1966).

Наследственные различия между индуцированными крупными и мелкими растениями в эксперименте со льном, по-видимому, не связаны с цитоплазмой. Однако между этими линиями обнаружены различия по содержанию ДНК в ядрах: у индуцированных крупных растений содержание ДНК в ядрах выше, чем у мелких растений (Evans, Durrant, Rees, 1966).

У махорки (*Nicotiana rustica*) сходные индуцированные изменения размеров, коррелированные с содержанием в среде питательных веществ, сохранялись на протяжении трех поколений (Hill, 1967).

Многие аспекты этих двух случаев в настоящее время непонятны и требуют дальнейших исследований.

Обесцвечивание у эвглены

Еще одним примером наследственного изменения, индуцированного средой, служит явление, известное как обесцвечивание и наблюдаемое у зеленого жгутикового *Euglena*. Обесцвечивание обусловлено перманентной утратой хлоропластов определенной клеточной линией.

Зеленая окраска эвглены создается фотосинтезирующим пигментом хлорофиллом, который находится в хлоропластах. Хлоропласты представляют собой ДНК-содержащие и обычно самовоспроизводящиеся органеллы цитоплазмы; это своего рода цитоплазматические гены. Для нормального развития и функционирования зеленых хлоропластов необходимы свет и другие факторы.

Euglena gracilis, которая на свету сама синтезирует необходимый ей сахар, можно выращивать в темноте на искусственной среде, содержащей сахар. В темноте хлорофилла не образуется, а впоследствии может нарушиться и воспроизведение самих пластид, число которых постепенно сокращается, пока они в конце концов вовсе не исчезают у данной клеточной линии. Эта потеря носит перманентный характер. Культура *Euglena gracilis*, утратившая свои хлоропласты в результате содержания в темноте, не может восстановить их, если ее вновь перенести на свет (см. Lewin, 1962).

Обесцвечивание у *Euglena gracilis* может вызываться помимо темноты и другими внешними факторами, в частности высокой температурой (32—35°C), облучением ультрафиолетом и воздействием антибиотиками, например стрептомицином и т. п. (Lewin, 1962).

Под влиянием таких факторов среды зеленая фотосинтезирующая линия *Euglena* может превратиться в бесцветную гетеротрофную линию, способную расти только на среде, содержащей сахар. Морфологически такая линия *Euglena* сходна с бесцветным эвгленоидом *Astasia longa*. Согласно одной из гипотез, касающейся филогении жгутиковых, лишённые окраски эвгленоиды возникли от зеленых эвглен в результате обесцвечивания (Lewin, 1962).

Введение

Эволюционная роль наследственной индукции остается на протяжении многих лет семейной тайной эволюционной биологии. Эта тема редко обсуждается в печати, не подвергалась она и сколько-нибудь глубокому изучению. Такое пренебрежение объясняется, вероятно, тем сходством, которое существует между наследственной индукцией и развенчанной ламаркистской теорией наследования приобретенных признаков.

А между тем отрывочные данные, изложенные в предыдущей главе, свидетельствуют о существовании наследственной индукции, и мы должны попытаться проанализировать эти данные, куда бы они нас ни приводили. Выводят же они нас за рамки синтетической теории эволюции. Эта глава представляет собой лишь предварительное обсуждение проблемы.

Для такого обсуждения важно разграничить различные типы индуцированных наследственных изменений. Суть проблемы составляет не индукция наследственных изменений под влиянием внешних факторов, как таковая. Излучение высокой энергии и химические мутагены также являются внешними факторами, которые индуцируют генные мутации. Но индуцированные этими факторами мутации ненаправленны; каждый мутагенный фактор индуцирует разнообразные типы мутаций. Нас же интересует индукция *направленных* наследственных изменений, вызываемых внешними факторами. Направленность наследственного изменения представляет собой результат приобретения (или утраты) преформированного генетического материала определенного типа. Именно такого рода изменения мы называем здесь наследственной индукцией.

В общем синтетическая теория эволюции начинается с наследственной изменчивости, возникающей в конечном счете в форме ненаправленных генных мутаций, и не охватывает направленных наследственных изменений. Поэтому для того, чтобы эта теория могла учитывать последний класс индуцированных изменений, нам, возможно, придется расширить наши теоретические представления и выйти за рамки синтетической теории.

Возможные примеры

Нас интересует теперь не то, происходит ли время от времени наследственная индукция, а то, оказывает ли она сколько-нибудь важное влияние на эволюцию. Рассмотрим несколько возможных примеров.

Как говорилось в гл. 16, фотосинтезирующее зеленое жгутиковое *Euglena* в результате обесцвечивания превращается в лишенный окраски эвгленоид типа *Astasia*. На этой основе выдвигается гипотеза, что лишенные окраски эвгленоиды произошли в процессе филогенеза от зеленых эвгленоидов путем обесцвечивания. Это правдоподобная, но непроверенная гипотеза.

Несмотря на то, что существование трансдукции у бактерий твердо установлено, никаких данных, которые бы свидетельствовали об участии этого процесса в эволюции бактерий, по-видимому, нет. Вместе с тем известно, что некоторые микроэволюционные изменения у бактерий управляются такими стандартными процессами, как мутационный процесс и отбор. Развитие, например, устойчивости к фагу начинается со спонтанного появления в колониях бактерий устойчивых к фагу мутантов. Эти мутации возникают с определенной низкой частотой, на которую не оказывает влияния наличие или отсутствие в среде фага. Таким образом микроэволюционное изменение протекает по обычной схеме. К негативным данным, касающимся роли трансдукции в эволюции бактерий, не следует, однако, относиться слишком серьезно, поскольку трансдукцию изучали главным образом с молекулярной, а не с эволюционной точки зрения.

В цитоплазме клеток всех эукариотических организмов содержится митохондрия. Цитоплазма эукариотических клеток зеленых жгутиковых и растений содержит, кроме того, хлоропласты. Митохондрии служат центрами дыхания клетки, а хлоропласты — центрами фотосинтеза. Как те, так и другие органеллы содержат ДНК и представляют собой самовоспроизводящиеся и полуавтономные компоненты эукариотической клетки.

Согласно одной давнейшей гипотезе, возрожденной и усовершенствованной в последние годы, митохондрии и хлоропласты происходят от свободно живущих прокариотов, заселивших примитивные эукариотические клетки и закрепившихся в цитоплазме в качестве постоянных симбионтов. Митохондрии рассматривают как гомологи аэробных бактерий, от которых и произошли эти органеллы, хлоропласты же, как полагают, произошли от сине-зеленых водорослей. Среди многочисленных сторонников этой гипотезы можно назвать Маргулис (Margulis, 1970) и Равена (Raven, 1970); противоположной точки зрения придерживаются Юззел и Шпольский (Uzzell, Spolsky, 1974).

В пользу теории симбиотического происхождения митохондрий и хлоропластов свидетельствует структурное и биохимическое сходство между этими клеточными органеллами и соответствующими типами современных прокариотов. ДНК митохондрий, подобно бактериальной ДНК, состоит из двух цепочек и имеет кольцевидную форму. Как хлоропласты, так и клетки сине-зеленых водорослей, помимо ДНК содержат фотосинтезирующий аппарат и тель-

да, сходные с рибосомами; как те, так и другие окружены мембраной. Кроме того, известно, что сине-зеленые водоросли имеют тенденцию к образованию симбиотических ассоциаций с различными современными эукариотическими организмами (Ris, Plaut, 1962).

Эти данные нельзя считать убедительными. Сходство между цитоплазматическими органеллами клетки и прокариотами может быть обусловлено общими предками или конвергенцией, причем возможность конвергенции исключена не была. Тем не менее симбиотическая гипотеза весьма привлекательна. Если она верна, то приобретение полезных в физиологическом отношении прокариотов примитивными эукариотами могло быть решающим шагом в эволюции жизни, сделавшим возможным последующее развитие растительного и животного царств.

Высказывались также предположения относительно симбиотического и прокариотического происхождения различных других органелл клетки. Так, предполагается, что жгутик у жгутиковых простейших происходит от спирохеты (Margulis, 1970). Капта-частицы в цитоплазме парамеции — симбиотические бактерии. Цитоплазматические факторы, обуславливающие стерильность у *Drosophila paulistorum* — это, быть может, *Mycoplasma* или сходные с ней организмы, как уже отмечалось в предыдущей главе.

Обсуждение

Генотип эукариотических организмов можно разделить на две части на основе степени внутренней интеграции и подверженности инвазии чужеродным генетическим материалом. Заключенный в хромосомах генотип имеет сложную структуру и высоко интегрирован. Чужеродной частице генетического материала было бы очень трудно закрепиться в хромосоме, хотя это и нельзя считать невозможным.

В отличие от хромосомных генов цитоплазматические гены интегрированы в меньшей степени. Кроме того, цитоплазма гораздо более подвержена внешним воздействиям, чем хромосомный набор, и, по-видимому, менее устойчива к проникновению чуждых генетических частиц. Цитоплазма — самое вероятное место для успешной наследственной индукции у эукариотов.

Для развития сложных признаков необходимо действие хорошо интегрированных генных систем. Такие генные системы могут создаваться и поддерживаться в хромосомном наборе, который становится штаб-квартирой и информационным центром сложных эукариотических организмов. Цитоплазматические гены играют вторичную и подчиненную роль. Поэтому роль наследственной индукции в эволюции должна быть также ограничена, и сфера ее

действия не должна выходить за пределы тех признаков, которые детерминируются цитоплазматическими генами.

Приобретение чужеродного генетического материала потенциально благоприятно для организма или для его потомков, и для осуществления генетического обмена имеются разнообразные механизмы. К числу таких механизмов принадлежат наследственная индукция и трансдукция. Вполне возможно, что это очень древние процессы. Однако они неупорядоченны и действуют по принципу «попадание — промах».

Эукариотические организмы обладают упорядоченным и точным механизмом, обеспечивающим объединение генетического материала различного происхождения. Этот механизм — половое размножение, которое действует не наугад, а канализировано в пределах видовых популяций. Упорядоченность полового процесса на стадиях мейоза и оплодотворения касается исключительно хромосомных генов. Можно утверждать, что половое размножение возникло вместе с эукариотическими организмами и в значительной мере вытеснило неупорядоченные парасексуальные способы обмена генетическим материалом, существовавшие у прокариотов, поскольку по достижении известной стадии органической сложности эти более примитивные и неэффективные способы оказались неудовлетворительными.

Генетики-эволюционисты, подобно представителям классической генетики, сосредоточивают внимание главным образом на поведении хромосомных генов, пренебрегая эффектами цитоплазмы. Закон Харди—Вайнберга, генетическая теория отбора и в сущности вся синтетическая теория эволюции основаны на менделировании хромосомных генов у организмов, размножающихся половым путем. Такой упор на хромосомный генотип вполне оправдан. Однако создающаяся в результате картина эволюционных процессов оказывается несколько несбалансированной и однобокой. Теперь нам необходимо побольше узнать об эволюционной роли наследственной индукции.

Часть V

Видообразование

Глава 18

РАСЫ И ВИДЫ

Введение

В частях II и III было рассмотрено действие эволюционных сил в пределах скрещивающейся популяции. Локальная популяция, однако, представляет собой одну из составных частей более обширной популяционной системы, она принадлежит к определенной расе и определенному подвиду. Если, как это обсуждалось в гл. 17, единичная скрещивающаяся популяция является ареной, на которой происходят эволюционные изменения, то для эволюционных сил такой ареной служит система соединяющихся между собой популяций — раса и вид.

Мы обратимся теперь к изучению эволюции на уровне рас и видов. Этот раздел эволюционных исследований известен под названием видообразования. Мы рассмотрим видообразование на тех основах, которые были заложены в частях II и III.

Прежде чем пытаться описывать эволюционные процессы, происходящие на уровне рас и видов, необходимо обсудить природу этих популяционных систем. Здесь будут рассмотрены три главные черты рас и видов: 1) типы популяционных систем и характер изменчивости у высших растений и животных (гл. 18); 2) преграды к скрещиванию и обмен генами внутри популяционных систем и между ними (гл. 19); 3) экологические взаимоотношения между видами (гл. 20). На фоне этих аспектов популяционных систем мы можем перейти в последующих главах части V к рассмотрению процессов, участвующих в образовании рас и видов.

Популяционные системы

У организмов с половым размножением локальная популяция представляет собой скрещивающуюся единицу, но эта единица не находится в полной изоляции. Популяционная система — раса или вид — состоит из многих таких локальных популяций; все эти популяции связаны друг с другом, так как благодаря постоянным

миграциям и обмену генами между ними происходит некоторое скрещивание. Расы и виды представляют собой более обширные скрещивающиеся группы, чем локальные популяции.

Члены данной локальной популяции имеют общий генофонд. Региональная когорта локальных популяций — раса — также имеет единый генофонд, но он обширнее. Еще более обширным и разнообразным генофондом обладает вид, представляющий собой сумму скрещивающихся между собой рас.

Видимый результат скрещивания между популяциями и между расами — это интерградация фенотипических признаков, которые подвержены региональной изменчивости в пределах вида. Именно эта интерградация фенотипических признаков дает нам первые надежные указания на существование скрещивания между популяциями и на те каналы, по которым оно происходит. Проследившая за интерградациями фенотипов, мы рано или поздно сталкиваемся с ясно выраженной прерывистостью в характере изменчивости. Эта прерывистость обозначает границу вида. Иными словами, скрещивание между популяциями и расами не может выходить за известные пределы, которые соответствуют границам вида.

Заметим в скобках, что мы используем здесь термин «вид» в том смысле, в каком он используется в эволюционной биологии. В некоторых разделах систематики этот термин приобрел другой смысл. В дальнейшем мы еще вернемся к вопросу о различных концепциях вида. Но здесь мы обсуждаем биологический, а не таксономический вид.

Как уже было сказано, границы биологического вида соответствуют пределам, в которых происходит скрещивание между популяциями и интерградация. Установив эти внешние границы, можно перейти к описанию некоторых типов внутривидовой изменчивости. Различные типы изменчивости, существующие в природе, делятся на три основных класса, которые будут рассмотрены по отдельности: 1) непрерывная географическая изменчивость, 2) прерывистая географическая изменчивость, 2) дифференциация экологических рас. В природе разные типы изменчивости нередко бывают перемешаны. Характер изменчивости данного вида может быть различным в разных частях занимаемой им области.

Аллопатрия и симпатрия

Пространственные взаимоотношения между локальными популяциями и между популяционными системами представляют собой важный фактор в определении степени происходящего между ними скрещивания, а следовательно, и типа развивающейся в результате этого изменчивости. Для описания пространственных взаимоотношений удобно пользоваться терминами «аллопатрия» и «симпатрия».

1. *Аллопатрия*. Популяции, обитающие в разных местах, называют аллопатрическими. Уровень скрещивания между такими популяциями зависит от пространственного расстояния между ними. Географические расы аллопатричны. В случае смежных географических рас интерградация может быть более или менее непрерывной; если такие расы разобщены, то степень скрещивания между ними снижается и интерградация прерывается.

2. *Симпатрия*. Две или несколько популяций, обитающих в одной и той же области, называют симпатрическими. Нескрещивающиеся между собой виды, сосуществующие в пределах одной и той же территории, симпатричны. Таким образом, термином «симпатрия» обозначают две различные ситуации, которые следовало бы различать. В первом случае популяции сосуществуют генетически, но не экологически, тогда как во втором они сосуществуют как генетически, так и экологически. Первая ситуация известна под названием смежной, а вторая — биотической симпатрии.

2а. *Смежная симпатрия*. Нередко можно наблюдать случаи, когда два или несколько местообитаний примыкают друг к другу и между ними имеются многочисленные поверхности раздела на протяжении обширных географических областей. Например, в саванне пятна редколесья чередуются с участками открытых лугов в шахматном порядке; в горной местности разные высотные зоны располагаются в форме концентрических колец. Популяции, которые населяют примыкающие друг к другу, но различающиеся местообитания, находятся в пределах своих нормальных ареалов расселения, так что со строго пространственной точки зрения скрещивание между ними возможно, однако они не живут или не растут друг подле друга. Это смежно-симпатрические популяции. Смежная симпатрия обычно характерна для экологических рас.

2б. *Биотическая симпатрия*. Рассмотрим теперь две или несколько популяций, живущих в одном и том же местообитании, например на пятнах редколесья в саванне. У таких популяций наблюдается не только перекрывание зон, в пределах которых рассеиваются их гаметы, но и возникновение контактов друг с другом в течение нерепродуктивных стадий цикла развития. Такие популяции являются биотически-симпатрическими.

3. *Парапатрия*. Эта третья ситуация носит промежуточный характер. Две популяции называют парапатрическими, если они занимают смежные, но неперекрывающиеся области и не скрещиваются между собой.

Непрерывная географическая изменчивость

Подобный тип изменчивости характерен для свободно скрещивающихся организмов, образующих большие непрерывные популяции. Примерами служат человек, дрозофила и многие виды лес-

ных деревьев и травянистых растений равнин. Локальные популяции полиморфны. Каждая локальная популяция обладает своей характерной для нее сбалансированностью полиморфных типов, возникающих в результате потока генов и различных видов отбора. Изменение частот этих полиморфных типов обычно наблюдается по географической трансекте.

Рассмотрим группы крови системы АВО в популяциях человека, населяющих Европу и Азию. Как показывает табл. 18.1, частота группы крови В — фенотипическое выражение гена I^B — изменяется от почти 40% в Азии до 5 и 6% в некоторых странах Западной Европы. Частота аллеля I^B снижается аналогичным образом от 30% в Азии до 4—5% в Западной Европе. Градиенты частоты аллеля I^B изображены также на рис. 18.1. Аллель I^B встречается с высокой частотой в Центральной Азии, но в Европе его частота постепенно падает, снижаясь до 0—5% в разных частях Западной Европы (рис. 18.1, А). Аналогичным образом — с востока на запад через всю Евразию — наблюдается соответственное повышение частоты аллелей I^A и I^O (Mouqant, 1954).

Наблюдаемый градиент объясняют неоднократно нашествиями монгольских племен в западную часть Азии и в Европу. Скрещивания монголов с народами, обитавшими на Западе, у которых, как принято считать, аллель I^B первоначально был редок, привели к повышению частоты этого аллеля в местных популяциях. Число монгольских завоевателей, доходивших до той или иной области, уменьшалось по мере увеличения расстояния от Монголии. Градиент частоты аллеля I^B , пересекающий Евразию, отражает, таким образом, постепенное уменьшение потока генов из Монголии во все более западные части Азии и Европы (Candela, 1942).

Таблица 18.1

Частота группы крови В и аллеля I^B в ряде популяций человека в Европе и Азии (по данным Mouqant, 1954)

Популяция	Число локальных популяций	Группа крови В, %	Аллель I^B , %
Шотландцы	5	8—14	5—9
Французы	2	6—8	4—6
Шведы	2	10—11	7—8
Швейцарцы	16	5—11	4—8
Поляки	1	17	14
Югославы	4	15—18	11—14
Венгры	1	17	15
Иранцы	2	22—23	16
Пакистанцы	3	32—36	24—26
Индусы из Центральной Индии	1	39	30

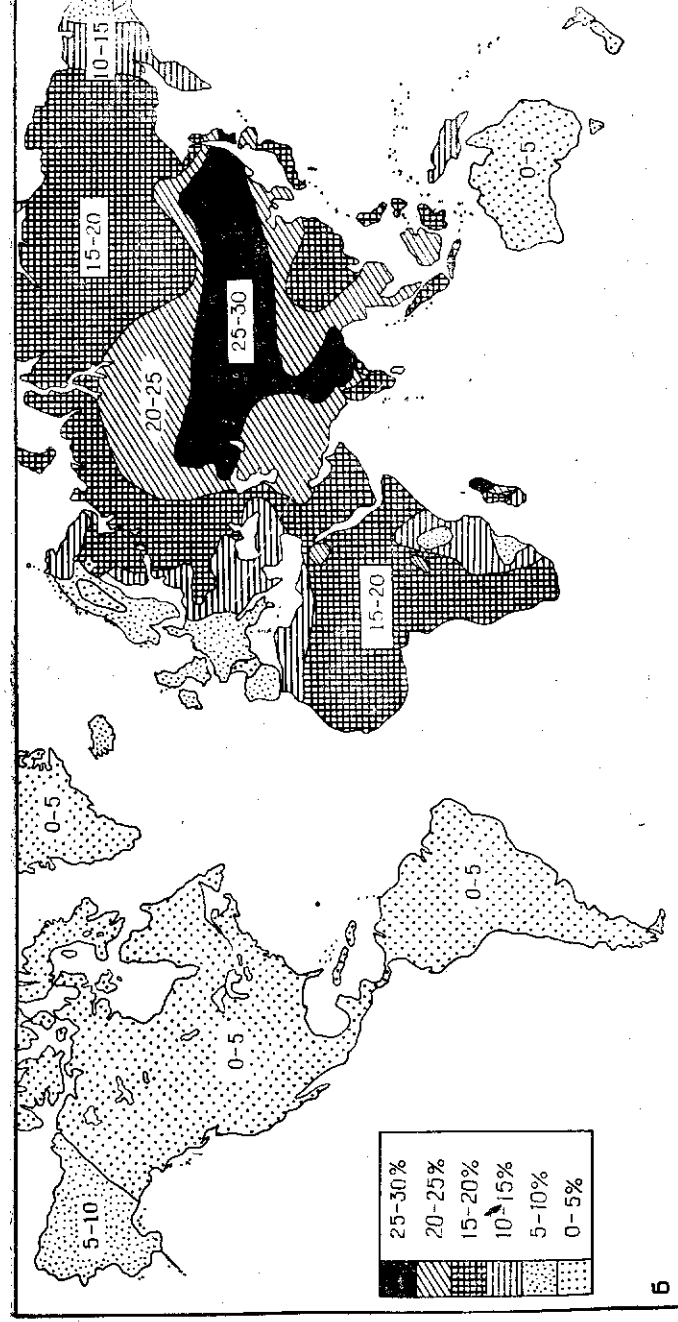
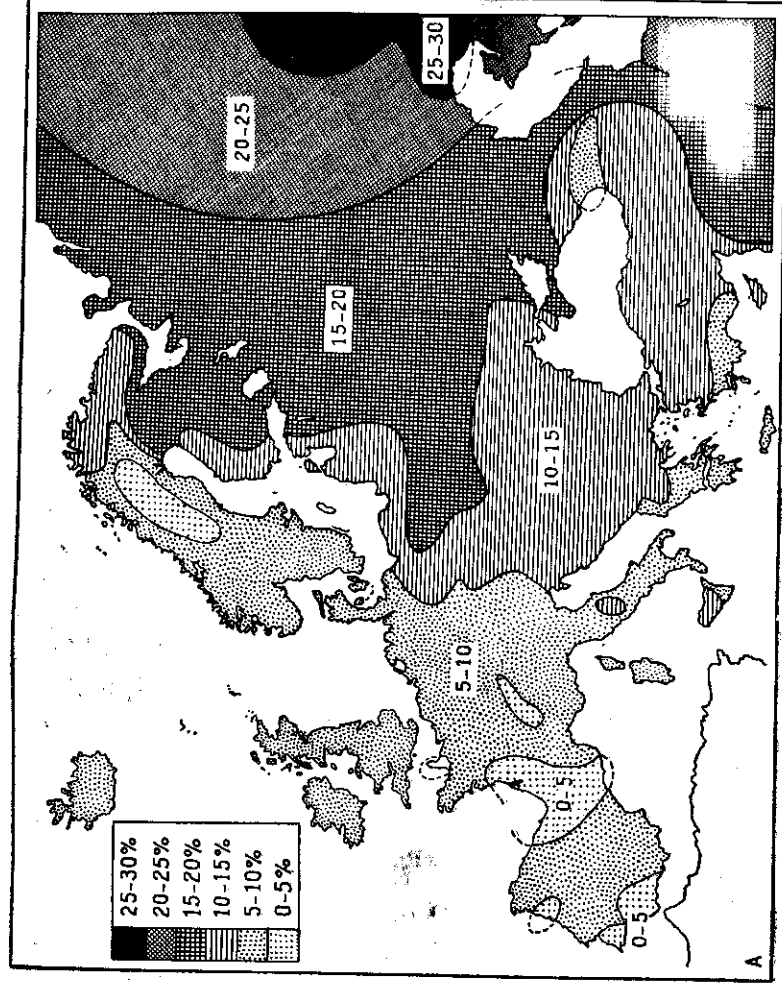


Рис. 18.1. Географическое распределение частот аллеля I^a в Европе (А) и по всему земному шару (Б) (Mourant, 1954).

Разные типы инверсий в хромосоме III у *Drosophila pseudoobscura* рассматривались выше в качестве примеров полиморфизма, микрорволюционных изменений (гл. 4) и уравнивающего отбора (гл. 11). Эти инверсии могут также служить примером непрерывной географической изменчивости, наблюдаемой у них в западной части Северной Америки.

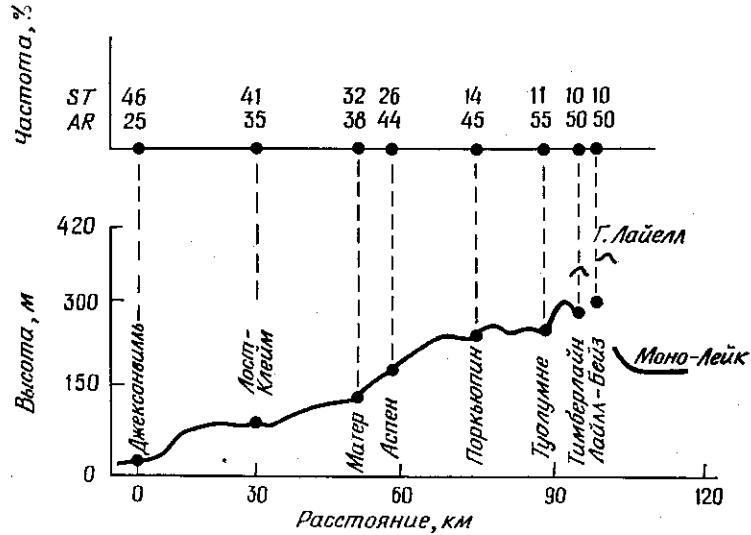


Рис. 18.2. Изменения среднегодовых частот инверсий ST и AR в популяциях *Drosophila pseudoobscura* по трансекте через горы Сьерра-Невада в Калифорнии (Dobzhansky, 1948).

На рис. 18.2 представлены среднегодовые частоты инверсий ST и AR через определенные интервалы по трансекте, проведенной в центральной части гор Сьерра-Невада в Калифорнии. Можно видеть постепенное повышение частоты инверсии AR и понижение частоты ST с увеличением высоты (Dobzhansky, 1948). Эта трансекта представляет собой один участок гораздо более обширной картины географической изменчивости, представленной на рис. 18.3. На трансекте, проходящей через юго-западную часть США, инверсия ST встречается с высокой частотой в Калифорнии, а к востоку частота ее снижается; частота инверсии AR повышается в направлении от Калифорнии к Аризоне и Нью-Мексико, а затем вновь снижается в Техасе. В отличие от этого частота инверсии Пайкс-Пик (PP) достигает максимального уровня в Техасе, а к западу снижается (рис. 18.3). Географическая изменчивость в еще более широких масштабах наблюдается к северу, в районе Скалистых гор (где отмечается высокая частота инверсии AR), и к

югу, в Мексике (где высока частота инверсии CH) (Dobzhansky, Epling, 1944).

Географическая расовая изменчивость реально существует в популяционных системах *Homo sapiens* в Евразии и *Drosophila*

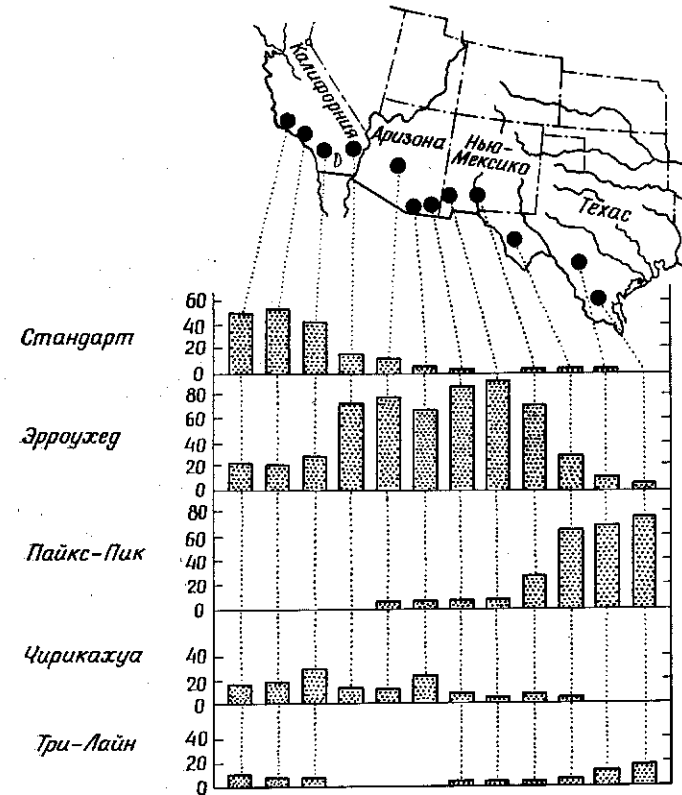


Рис. 18.3. Изменения частот пяти инверсий в популяциях *Drosophila pseudoobscura* по трансекте, идущей от Южной Калифорнии до Техаса (Dobzhansky, Epling, 1944).

pseudoobscura в Северной Америке. Но поскольку интерградация происходит очень постепенно, границы между расами проводятся довольно произвольно; поэтому отнесение данной популяции к той или иной расе также носит произвольный характер. Сколько рас следует выделять у *D. pseudoobscura*? Можно с равным основанием различать в пределах этого вида как четыре, так и сорок рас.

Для практических целей удобно проводить различие между локальными и географическими расами. У локальных рас отмеча-

ются относительно небольшие сдвиги в частотах полиморфных вариантов (например, расы *D. pseudoobscura* из Джексонвилля и Лост-Клейма; см. рис. 18.2), тогда как географические расы представляют собой региональные скопления локальных рас, достоверно различающихся по своим генофондам (например, популяционные системы *D. pseudoobscura* из Калифорнии, Аризона—Нью-Мексико и Техаса, см. рис. 18.3).

Постепенность интерградации не всегда бывает равномерной. В картине изменчивости данного вида могут то здесь, то там встречаться крутые градиенты. Подобные участки резких изменений генных частот на сравнительно коротких географических расстояниях создают естественные зоны для проведения границ между расами, что несколько уменьшает произвольность при подразделении вида на географические расы.

Разобщенные географические расы

Популяционная система островного типа развивается там, где области, пригодные для обитания данного вида, относительно малы и разделены большими промежутками. Примеры прерывистого распределения местообитания определенного типа общеизвестны: острова, образующие архипелаг,— для наземных организмов, цепи озер — для водных организмов, вершины гор — для альпийских видов, выходы горных пород на травянистой равнине и т. п.

В подобных случаях создается характерная картина изменчивости. В географической изменчивости выявляются разрывы, совпадающие с прерывистостью местообитания. Колонии, если они достаточно хорошо изолированы, становятся специфически приспособленными к условиям своей локальной среды. В результате вид превращается в ряд разобщенных и отличающихся друг от друга географических рас. Именно такая картина изменчивости должна возникнуть в результате уменьшения потока генов между колониями и под действием отбора или отбора в сочетании с дрейфом — в пределах каждой колонии.

Однолетнее травянистое растение *Gilia leptantha* (Polemoniaceae) встречается на прогалинах в сосновых лесах, растущих на горах на юге Калифорнии. В этих районах сосновые леса располагаются на средних и больших высотах ряда изолированных горных хребтов, разделенных многокилометровыми пространствами лишенной лесов низменности. Соответственно популяционная система *Gilia leptantha* имеет разобщенное распределение, показанное на рис. 18.4.

Кроме того, популяции, населяющие разные горные цепи, группируются в ясно выраженные географические расы. Четыре такие расы, различающиеся по морфологическим признакам цветка, систематики признают отдельными подвидами (рис. 18.4). Экспери-

менты показали, что эти четыре географические расы чрезвычайно плодovиты при скрещивании друг с другом.

Морфологические признаки цветка, по которым различаются эти расы, до некоторой степени конвергируют в тех областях, где

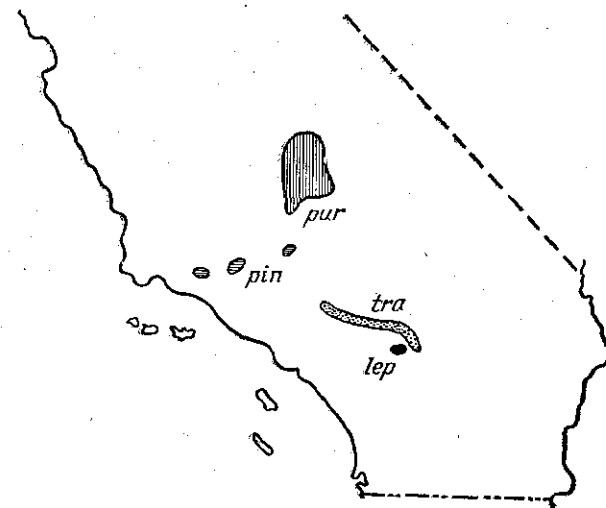
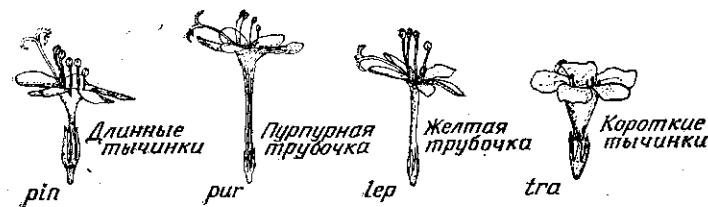


Рис. 18.1. Разобщенные географические расы *Gilia leptantha* (Polemoniaceae) на отдельных горных цепях в Южной Калифорнии (по данным Grant, Grant, 1956, 1960).

pin — *G. l. pinetorum*; pur — *G. l. putpusii*; lep — *G. l. leptantha*; tra — *G. l. transversa*.

расы соприкасаются наиболее тесно, но не образуют непрерывного градиента (Grant, Grant, 1956, 1960).

Один из близкородственных видов — *Gilia latiflora* — встречается на засушливых низменных равнинах и в долинах примерно в тех же районах на юге Калифорнии. Он образует непрерывные или полунепрерывные популяции на обширных пространствах. Его популяционная система состоит главным образом из непрерывного ряда интерградирующих географических рас (Grant, Grant, 1956, 1960). Прямо противоположные типы географической изменчиво-

сти у *Gilia latiflora* и *G. leptantha* коррелированы с популяционными структурами этих двух видов.

Большой интерес представляет характер географической изменчивости в группе *Nigella arvensis* в районе Эгейского моря на юго-востоке Европы. Область Эгейского моря, заключенного между континентальными частями Греции и Турции, имеет весьма слож-

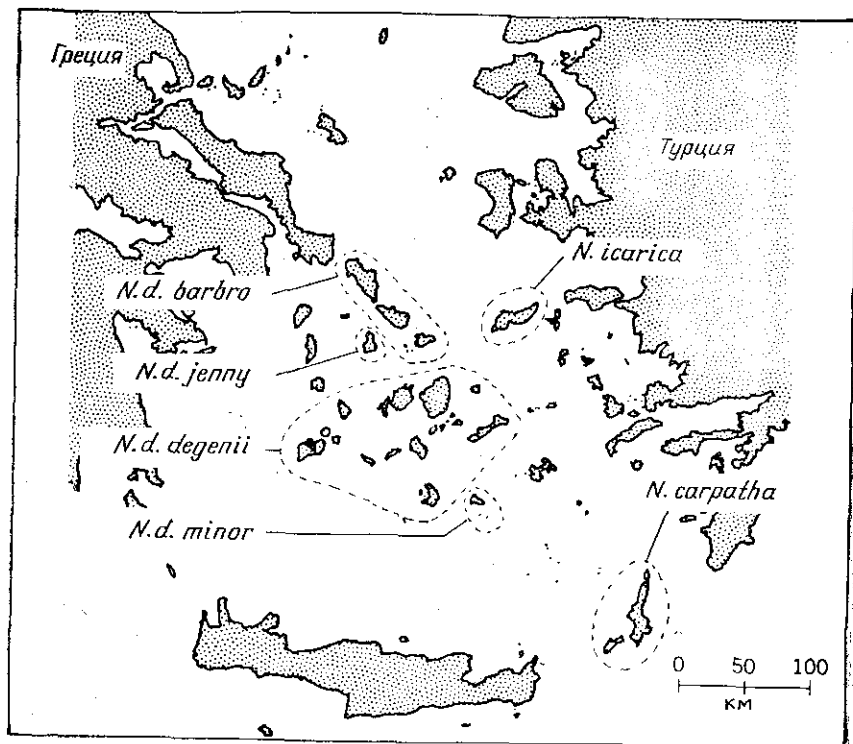


Рис. 18.5. Географические расы *Nigella degenii* (Ranunculaceae) на островах Киклады в Эгейском море. Показаны также ареалы двух эндемичных видов, близкородственных *N. degenii* (Strid, 1970).

ный рельеф вследствие находящихся здесь многочисленных островов.

Входящий в эту группу вид *Nigella degenii* целиком островной и распространен на архипелаге Киклады. Этот вид состоит из ряда более или менее обособленных локальных рас, населяющих отдельные острова. Локальные расы сгруппированы в четыре отдельные географические расы, распространение которых показано на рис. 18.5. Три других острова, расположенные по периферии архипелага Киклады, населены двумя близкородственными эндемич-

ными видами, *N. icarica* и *N. carpatha* (рис. 18.5). Собственно *N. arvensis*, который широко распространен в Европе, обладает непрерывной географической изменчивостью на материке, но на островах Крит и Родос этот вид также представлен четко выраженной отдельной расой (Strid, 1970).

Экологические расы

Третий из основных типов внутривидовой изменчивости — это дифференциация экологических рас. Генетически и фенотипически различные, но плодовитые при скрещивании между собой, расы приспособлены к разным местообитаниям в пределах одной и той же территории. Эти экологические расы симпатричны, обычно смежно-симпатричны. Такие расы скрещиваются между собой и интерградируют в многочисленных зонах контакта по всему ареалу данного вида. Но они сохраняют свои отличительные расовые признаки каждый в своем местообитании.

Gilia achilleaefolia (Polemoniaceae) встречается у подножий Береговых хребтов в Калифорнии. Это очень изменчивый вид. Крайними формами являются «солнечные» расы и «теневые» расы, различающиеся по следующим признакам: у «солнечных» рас, встречающихся на открытых, поросших травой полях, крупные сине-фиолетовые цветки собраны в маленькие головки и перекрестно опыляются пчелами; у «теневых» рас, растущих в лесах из виргинского дуба, мелкие одиночные бледно окрашенные и самоопыляющиеся цветки. Тенистые леса и открытые поля распределены в в районе Береговых хребтов в виде мозаики и такое же мозаичное распределение характерно для различных экологических рас *G. achilleaefolia*. «Солнечные» и «теневые» расы, дающие при скрещивании плодовитые гибриды, скрещиваются между собой и интерградируют в тех многочисленных точках, в которых соприкасаются их местообитания (Grant, 1954).

Экологические расы многообразны. К ним относятся высотные расы горных видов, расы по хозяину у насекомых и сезонные расы у организмов, у которых имеется два или несколько обособленных периодов размножения.

В горах Сьерра-Невада в Калифорнии на больших высотах несколько видов деревянистых растений представлены прямо-стоячей древовидной расой в субальпийской зоне и низкорослой кустарниковой расой в альпийской зоне. Такие соприкасающиеся и скрещивающиеся между собой высотные расы обнаружены у *Pinus albicaulis*, *P. murrayana*, *Tsuga mertensiana* и у двух видов ивы (*Salix*). Эти виды деревьев встречаются у границы лесной растительности в горах Сьерра-Невада. Однако рост этих видов возможен и выше верхней границы лесной растительности, которая является пределом лишь для распространения субальпийских

древовидных рас, тогда как ареал кустарниковых альпийских рас простирается вверх, выходя за эту границу (Clausen, 1965).

Расы по хозяину обычны у насекомых. Во многих группах насекомых каждый вид имеет очень узкий круг хозяев, на которых он может кормиться и размножаться. Например, в Северной Америке личинки яблонной пестрокрылки (*Rhagoletis pomonella* сем. Tephritidae) заражают плоды двух деревянистых представителей розоцветных — боярышника (*Crataegus*) и культурных яблонь (*Malus*). На яблоне и боярышнике живут разные расы пестрокрылки *Rhagoletis*. Поскольку во многих местах яблони и боярышник растут в тесной близости, расы по хозяину у *Rh. pomonella* смежно-симпатричны (Bush, 1969).

Пестрокрылки *Rhagoletis* спариваются на своих растениях-хозяевах, и эта черта биологии упрочивает их приверженность к определенному хозяину. Распознавание и предпочтение хозяина у *Rhagoletis* и близкого к нему рода *Procecidochares* контролируется одним геном. А следовательно, мутация, возникшая в этом гене, может положить начало формированию новой расы по хозяину (Bush, 1969; Huettel, Bush, 1972).

Биологические виды

Биологический вид — общая совокупность всех рас — представляет собой наиболее важную популяционную систему в природе и в эволюционной биологии. Ее можно наблюдать повсеместно — в пределах биотических сообществ и в пределах естественных групп. Так, семейство оленей (Cervidae) в Северной Америке состоит из следующих хорошо выраженных видов: белохвостый олень, чернохвостый олень, олень-вапити, американский лось, карibu (*Rangifer tarandus*); в Европе в это семейство входят лань, благородный олень, косуля, американский лось, северный олень (другая раса *Rangifer tarandus*), а прежде еще и *Megaloceros hibernicus*.

Биологические виды сохраняют обособленность благодаря механизмам репродуктивной изоляции, которые предотвращают или сильно снижают обмен генами между ними. Разнообразные формы репродуктивной изоляции будут рассмотрены в дальнейшем. Здесь достаточно указать, что преграды к размножению действительно существуют и что они обуславливают ту явно выраженную прерывистость в изменчивости, которая указывает границы между видами.

Наличие репродуктивной изоляции между популяционными системами наиболее очевидно в тех случаях, когда эти популяционные системы, будучи симпатрическими, сохраняют тем не менее различия по фенотипическим признакам. Симпатрические популяционные системы организмов, размножающихся половым путем,

представляют собой по существу самостоятельные биологические виды. Сохранение различных сочетаний признаков в условиях симпатрии — это проверка, производимая самой природой, и наилучший критерий, свидетельствующий о видовом статусе рассматриваемых популяционных систем.

Поскольку такое сохранение обособленности при симпатрии совершенно четко выражено в смысле видового статуса рассматриваемых единиц, удобно оформить это терминологически, обозначив такие единицы, как симпатрические виды. Тем самым проводится различие между данной ситуацией и менее ясным случаем аллопатрических видов.

Никто не подвергает сомнению тот факт, что хорошие биологические виды могут обитать на разных территориях. Желтая сосна и Веймутова сосна обладают четкими видовыми различиями независимо от того, растут ли они вместе в одном сосновом лесу или же в разных лесах. Однако не всегда обособленные аллопатрические популяционные системы представляют собой хорошие биологические виды; такие системы могут быть также разобщенными географическими расами, обладающими сходными чертами. Решение о том, к какому рангу принадлежат различающиеся между собой аллопатрические популяции, зависит от степени различия между ними, а это — понятие относительное; кроме того, оно зависит от наличия или отсутствия репродуктивной изоляции, что в таких случаях обычно невозможно бывает установить без специальных дальнейших исследований.

Степень фенотипического различия между двумя популяционными системами имеет меньшее значение в качестве признака, свидетельствующего об их статусе биологических видов, чем наличие репродуктивной изоляции. В сущности пары или множества морфологически очень сходных, но репродуктивно изолированных видов обнаружены во многих родах насекомых, цветковых растений, простейших и в других группах. Такие морфологически очень сходные виды получили название видов-двойников.

Например, при более детальном анализе оказалось, что обитающий в Европе малярийный комар, известный в старой литературе под названием *Anopheles maculipennis*, представляет собой комплекс из шести видов-двойников (все они были выделены в качестве самостоятельных видов и получили отдельные названия: *A. maculipennis sensu stricto*, *A. melanoon*, *A. messeae* и другие). Эти виды-двойники, хотя они репродуктивно изолированы, морфологически абсолютно неразличимы. Тем не менее они различаются по окраске яиц, морфологии хромосом, некоторым физиологическим признакам, поведению, а также по такому важному для медицины признаку, как то, являются ли они переносчиками малярии или нет (Майр, 1963).

Полувиды

Иногда в природе встречаются популяционные системы, которые нельзя отнести ни к хорошим видам, ни к хорошим расам. Примером таких систем следует считать промежуточные стадии дифференциации между разобщенными географическими расами и аллопатрическими видами или между экологическими расами и симпатрическими видами. Проблематичные популяционные систе-

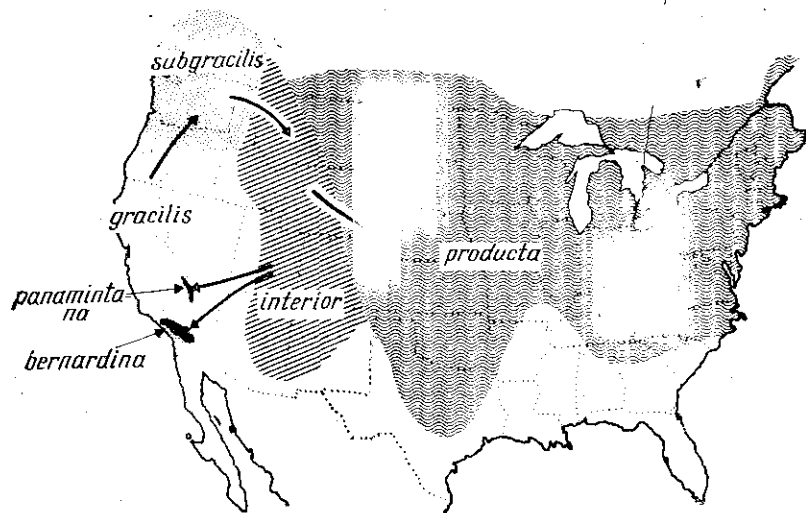


Рис. 18.6. Перекрывающееся кольцо рас у пчелы *Hoplitis producta* (Megachilidae) (Michener, 1947).

Интерградация от подвида *H. p. gracilis* к другим подвидам показана стрелками. Два промежуточных и терминальных подвида этой серии (*H. p. panamintana* и *H. p. bernardina*) симпатрически сосуществуют с *H. p. gracilis* в Южной Калифорнии.

мы этого типа связаны друг с другом разными уровнями потока генов; промежуточными между уровнями, типичными для рас, с одной стороны, и типичными для видов — с другой. В результате характер изменчивости в этих системах также оказывается промежуточным между интерградацией и прерывистостью.

В некоторых случаях в одной и той же совокупности популяционных систем можно найти смесь признаков, сходных с расовыми и видовыми. Так, популяционные системы могут интерградировать в одной части всей занимаемой ими области, но сосуществовать симпатрически, не скрещиваясь между собой, в другой ее части (рис. 18.6). Или же популяционные системы могут быть симпатрическими и изолированными в большинстве мест, но скрещиваться в одном или нескольких местах.

Таблица 18.2

Классификация популяционных систем у организмов, размножающихся половым путем

Уровень дивергенции	Тип популяционной системы	Географические особенности	Фенотипические особенности	Характер скрещивания
1	Локальные расы	Микрогеографическая протяженность	Относительно слабая дифференциация	Скрещиваются между собой; интерградируют непрерывно или полунепрерывно
2	Непрерывные географические расы	Аллопатрические		Как на уровне 1
	Разобщенные географические расы	Аллопатрические		
	Экологические расы	Смежно-симпатрические		
3	Аллопатрические полувиды	Аллопатрические		Промежуточный между уровнями 2 и 4
	Симпатрические полувиды	Симпатрические		
4	Аллопатрические виды	Аллопатрические	Репродуктивно изолированы; разделены разрывом	
	Симпатрические виды	Симпатрические		
5	Надвиды	Группа аллопатрических полувинов	Относительно сильная дифференциация	Как на уровне 4
	Сингамеон	Группа симпатрических полувинов		

Традиционных категорий «раса» и «вид» недостаточно для того, чтобы подвести под них все встречающиеся в природе ситуации. Необходима какая-то промежуточная категория для промежуточного состояния. Для обозначения популяционных систем, промежуточных между расами и видами в отношении скрещивания друг с другом, интерградации и репродуктивной изоляции, используют термин «полувид».

Множество полувинов представляет собой более обширную популяционную единицу, чем вид. Совокупность аллопатрических полувинов называют надвидом; совокупность симпатрических или по-

крайней мере маргинально-симпатрических полувида называется сингамеон.

Определения биологического вида, приводившиеся ранее в этой главе, применимы главным образом к совокупностям рас; в тех же случаях, когда составляющие их единицы не расы, а полувиды, они требуют некоторых уточнений. Биологический вид не во всех случаях представляет собой наиболее обширную скрещивающуюся группу. Это самая обширная группа при условии *нормального* скрещивания. Однако в исключительных случаях сингамеон — более всеобъемлющая популяционная система.

Разнообразие популяционных систем в природе требует более сложной системы, чем простое деление на расы и виды. Предшествующее обсуждение, проведенное в этой главе, — попытка представить такую систему (следуя одной из более ранних работ автора; Grant, 1963, гл. 12). На данном этапе представляется желательным суммировать все наши рассуждения; поэтому в табл. 18.2 приведен перечень различных популяционных систем с их краткими характеристиками.

Вид у однополых организмов

До сих пор речь шла о популяционных системах у организмов с половым размножением и перекрестным оплодотворением. Мы рассматривали скопления *скрещивающихся* популяций. Что касается однополых организмов, как бесполой, так и парасексуальных, то они требуют отдельного обсуждения. Биологическая концепция вида, изложенная в этой главе, неприменима к однополым организмам, да и не рассчитана на это.

Однополые организмы, безусловно, образуют популяции. Их колонии состоят из генотипически идентичных или сходных особей, занимающих специфическое местообитание и предъявляющих особые экологические требования к среде. Такие колонии представляют собой популяции, но популяции нескрещивающиеся. И эти однополые популяции не объединены в дискретные биологические виды.

Характер изменчивости у однополых организмов резко отличается от сочетания интерградации и прерывистости, наблюдаемого у организмов с половым размножением. Вместо этого у них наблюдается ряд однородных локальных (но не скрещивающихся) популяций, возникших в результате размножения одного или нескольких адаптивных генотипов. Генотип таких популяций нередко слегка изменяется в зависимости от местности. Если данная группа занимает широкий спектр местообитаний, расположенных на обширной площади, то число генотипически различных популяций может достигать нескольких сотен или тысяч, причем крайние формы могут очень сильно отличаться друг от друга. Общий диа-

пазон изменчивости в пределах такой популяционной системы сравним с диапазоном изменчивости в группе видов у организмов с половым размножением. Но эти диапазоны изменчивости не делятся естественным образом на расы и виды.

Биологическая концепция вида в таких случаях, очевидно, оказывается несостоятельной, точно так же как и любая другая практическая таксономическая концепция вида, поскольку изменчивость образует более или менее непрерывную сеть, не подразделенную на четко выраженные таксономические единицы.

Ботаники, сталкивающиеся с такой ситуацией во многих группах растений, пытались справиться с нею, введя специальную категорию — микровид. Микровид — это генотипически однородная популяция или популяционная система, обладающая собственными отличительными фенотипическими признаками, в группе однополых организмов. В таком случае группа родственных микровидов образует отдельный однополый комплекс (см. Grant, 1971).

Таксономический вид *Crepis occidentalis* (Compositae) представляет собой очень изменчивую группу многолетних травянистых растений, распространенную в западной части Северной Америки. Этот таксономический вид включает в себя диплоидную двуполовую популяционную систему — биологический вид, — распространение которой ограничено горами на востоке и на севере Калифорнии. По всей остальной области, занимаемой видом *Crepis occidentalis sensu lato*, от Британской Колумбии до южной части Калифорнии и от Тихоокеанского побережья до Великих равнин, эти популяции состоят из агамосперм-

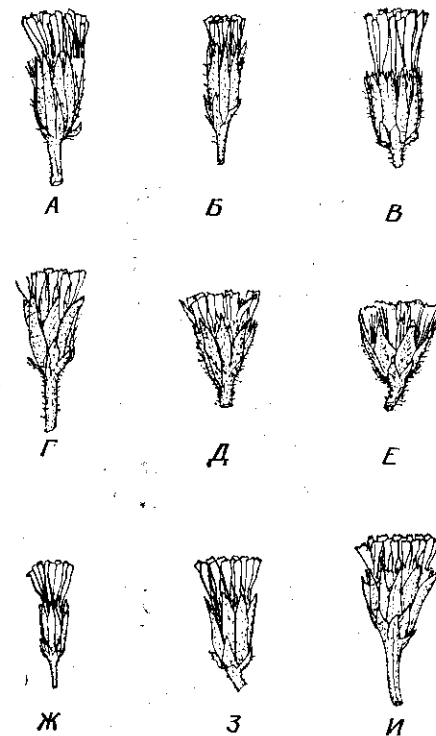


Рис. 18.7. Соцветия девяти агамоспермных микровидов *Crepis occidentalis sensu lato* (Compositae) (по Babcock, Stebbins, 1938).

А. *C. o. humilior* (штат Калифорния).
 Б. *C. o. nuttallii* (штат Вашингтон).
 В. *C. o. calyculata* (штат Колорадо).
 Г. *C. o. grayi* (штат Юта). Д. *C. o. elliptica* (северная часть штата Калифорния).
 Е. *C. o. deltoidea* (провинция Альберта).
 Ж. *C. o. rydbergii* (штат Монтана). З. *C. o. hamiltonensis* (северная часть штата Калифорния). И. *C. o. crassa* (штат Вашингтон).

ных типов, т. е. из растений, размножающихся семенами, которые образуются бесполом путем (Babcock, Stebbins, 1938).

Агамоспермные и, следовательно, однополые популяции однообразны. Однако разные агамоспермные типы заметно отличаются друг от друга по морфологическим признакам листьев, соцветий, плодов и других частей растения. В морфологической изменчивости у *Crepis occidentalis sensu lato* выявляются «сгустки», позволяющие разбить эту группу на 27 различных бесполок микровидов, каждый из которых обладает собственным географическим ареалом (Babcock, Stebbins, 1938). Соцветия нескольких из этих микровидов представлены на рис. 18.7.

Ситуация с аутогамными растениями заслуживает особого упоминания. Многие группы однолетних травянистых цветковых растений и некоторые группы многолетних растений аутогамны, т. е. автоматически самоопыляются и самооплодотворяются и, таким образом, размножаются половым путем, будучи, однако, однополыми. Но аутогамия и инбридинг обычно не бывают полными и дополняются некоторым перекрестным опылением. Перекрестное опыление, несмотря на его небольшое участие в общем размножении аутогамного растения, с биологической точки зрения весьма существенно и нередко оказывается достаточным для объединения особей в частично скрещивающиеся между собой популяции, а этих популяций — в виды.

Вид в систематике

Как и в популяционной биологии, в систематике вид также представляет собой основную единицу. Цели систематики и популяционной биологии одновременно и сходны, и различны. Систематика занимается формальной классификацией организмов, а популяционная или микросистематика — формальной классификацией на уровне расы и вида. Таким образом, в систематике вид — это прежде всего единица классификации. И главным критерием при выделении видов в систематике служит удобство и возможность практического использования для классификации, определения и расстановки в музейных коллекциях.

Разрывы в картине изменчивости, которые ограничивают биологические виды, служат также удобными пограничными вехами для распознавания таксономических видов. Семейство оленей в Северной Америке удобно с таксономической точки зрения и оправданно биологически делить на следующие виды: белохвостый олень, чернохвостый олень, олень-вапити, американский лось и карибу. В таких случаях, как этот, встречающихся у эукариотических организмов очень часто и повсеместно, таксономический вид оказывается синонимом биологического вида.

Но нередко создаются ситуации, в которых таксономический критерий вида не совпадает с критерием вида в популяционной биологии. В некоторых группах неудобно, трудно или даже невозможно распознавать биологические виды в таксономической практике. Существует три довольно обычных ситуации, в которых таксономический вид по необходимости расходится с биологическим видом.

Это, во-первых, популяционные системы организмов, которые размножаются половым путем и которые нельзя разделить на две взаимоисключающие категории — расы и виды, поскольку в них имеются также промежуточные категории — полувида. Система классификации, однако, содержит раз и навсегда установленную искусственную иерархию категорий: род, подрод, секция, вид, подвид и форма (секция = группа видов; подвид = раса). В этой иерархии нет места для групп, промежуточных между видом и подвидом; в таксономической системе нет категории, которая соответствовала бы полувиду популяционной биологии. В таксономии для того, чтобы были удовлетворены требования биномиальной или триниомальной номенклатуры, популяционную систему, находящуюся на полувидовом уровне дивергенции, надо рассматривать либо как самостоятельный вид, либо как подвид (расу) какого-либо другого вида.

Во-вторых, целый ряд трудностей создают виды-двойники. Таксономические виды должны быть распознаваемы по внешним морфологическим признакам, сохраняющимся у музейных экземпляров. Виды-двойники не удовлетворяют этому критерию. Тем не менее виды-двойники, судя по их репродуктивным взаимоотношениям, представляют собой настоящие биологические виды, независимо от того, удастся распознавать их в обычной таксономической практике или нет.

Третья область, в которой нет соответствия между двумя концепциями вида, — это бесполое и парасексуальные организмы. В систематике принято, и этого требуют правила номенклатуры, относить все организмы к тем или иным видам независимо от того, являются они двуполовыми или нет. Но ведь у бесполок организмов биологических видов попросту не существует.

Таким образом, между таксономической и популяционно-биологической системами классификации возникают противоречия в ряде важных областей. В таких случаях каждый раздел науки должен сохранять верность своим собственным целям. Решение проблемы заключается в признании законности обеих концепций вида — таксономической и популяционно-биологической. Семантической путаницы можно избежать, называя один вид таксономическим, а другой — биологическим, как это сделано в предшествующем обсуждении.

Последовательные виды

Палеонтолог, имеющий дело с эволюционными изменениями в геологическом времени, вынужден различать последовательные виды. Такие виды являются узловыми точками в филетическом эволюционном ряду, достаточно сильно различающимися, чтобы им можно было дать разные видовые названия. Например, линия слонов позднего кайнозоя состоит из пары последовательных видов— *Elephas planifrons* и *E. meridionalis*, которые с течением времени постепенно интерградируют (см. рис. 30.2).

Последовательные виды неравноценны биологическим видам. Они образуются в результате филетической эволюции, а не эволюционной дивергенции. Поэтому два последовательных вида не соответствуют двум биологическим видам.

ИЗОЛИРУЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ

Введение

Обмен генами между разными популяциями или популяционными системами уменьшается или блокируется разного рода преградами, известными под общим названием изолирующих механизмов. Ниже приведена классификация этих весьма разнообразных изолирующих механизмов.

I. Пространственные механизмы

1. Географическая изоляция

II. Механизмы, создаваемые средой

2. Экологическая изоляция

III. Репродуктивные механизмы

A. Внешние

3. Временная изоляция

4. Этологическая изоляция

5. Механическая изоляция

6. Изоляция гамет

B. Внутренние

7. Несовместимость

8. Нежизнеспособность гибридов

9. Стерильность гибридов

10. Разрушение гибридов

В этой классификации проводится глубокое различие между пространственной и репродуктивной изоляцией. При пространственной изоляции гаметы из разных популяций не встречаются друг с другом, потому что эти популяции живут в областях, разделенных расстояниями, которые слишком велики по сравнению с потенциальными возможностями организмов к расселению. Короче говоря, пространственная изоляция— это изоляция, создаваемая географическим расстоянием. В отличие от этого при репродуктивной изоляции преграды к скрещиванию порождаются свойствами самих организмов. Благодаря репродуктивной изоляции популяции могут обитать на одной и той же территории, совсем или почти совсем не обмениваясь между собой генами.

Эти два способа изоляции входят в определение рас и видов. Пространственная изоляция свойственна локальным популяциям, локальным расам и географическим расам. Хорошо развитая реп-

родуктивная изоляция — один из отличительных признаков биологических видов. Частичная или неполная репродуктивная изоляция характерна для полувидов.

Изоляция, создаваемая средой, или экологическая изоляция, — третья и в некотором роде промежуточная категория. В этом случае между популяциями существуют генетически обусловленные различия в отношении их экологических потребностей и предпочтений. Способность популяций жить на одной и той же территории определяется наличием соответствующих местообитаний и ниш и силой межвидовой конкуренции. Если сосуществование популяций действительно имеет место, то гибридизация между ними регулируется наличием местообитаний, пригодных для их гибридного потомства. Препяды к обмену генами имеют экологическую природу.

Экологическая изоляция представляет собой универсальную черту, характерную для всех видов, но она не является отличительным видовым признаком. Экологическая изоляция существует также между экологическими расами и между симпатрическими полувидами. Весьма возможно, что между географическими расами обычно имеется некоторая экологическая изоляция.

В приведенной выше классификации репродуктивная изоляция разделена на изоляцию, создаваемую внешними и внутренними препядами. Внешние препяды — это препяды, препятствующие встрече гамет или (у растений) гаметофитов, тогда как внутренние препяды начинают действовать после того, как гаметы или гаметофиты встретились друг с другом.

Экологическая и временная изоляция

Экологическая изоляция — следствие экологической дифференциации симпатрических видов. Подобная дифференциация широко распространена и проявляется во многих различных формах. Виды дрозофилы, обитающие в одном и том же районе Калифорнии или Бразилии, имеют различные пищевые предпочтения и питаются разными видами дрожжей. В Техасе некоторые виды дуба растут на разных почвах: один вид (*Quercus mohriana*) встречается на известняковой почве, другой (*Q. havardi*) — на песчаной, а третий (*Q. grisea*) — на выходах магматических пород.

Экологическая дифференциация на нерепродуктивных стадиях жизни в той или иной степени снижает шансы на успешную гибридизацию между симпатрическими видами и тем самым способствует их изоляции. В гл. 20 экологическая дифференциация между видами будет рассмотрена более подробно.

У большинства животных и растений существуют определенные сезоны размножения или цветения. Спаривание или перекрестное опыление происходят в определенное время года (например,

летом или осенью), а нередко и в определенное время суток (у одних видов днем, а у других ночью). Близкие виды могут различаться по тому, на какое время года или суток приходится у них период полового размножения. Такие межвидовые различия ведут к временной изоляции. К временной изоляции относятся сезонная изоляция и изоляция, обусловленная различными суточными циклами.

Два близких вида сосны, *Pinus radiata* и *P. attenuata*, оказываются в симпатрическом контакте в центральной части Калифорнийского побережья. Здесь у *P. radiata* пыльца осыпается рано, в феврале, а у *P. attenuata* — на 6 недель позднее, в апреле, так что между этими двумя видами существует сезонная изоляция (Stebbins, 1950). *Drosophila pseudoobscura* и *D. persimilis*, которые в западной части Северной Америки симпатричны на протяжении обширной области, скрещиваются в одно и то же время года, но в разное время суток: у *D. pseudoobscura* половая активность наблюдается по вечерам, а у *D. persimilis* — по утрам (Dobzhansky, 1951b).

Временная изоляция, подобно любой другой форме репродуктивной изоляции, может быть полной или частичной. У родственных видов растений, обитающих на одной и той же территории, пики цветения нередко приходятся на разное время, но периоды цветения перекрываются, т. е. имеет место частичная сезонная изоляция.

Механическая изоляция, этологическая изоляция и изоляция гамет

У высших животных и растений имеются сложные репродуктивные системы или цветки, состоящие из мужских и женских органов, которые структурно коадаптированы так, чтобы облегчать копуляцию, осеменение или опыление при нормальном внутривидовом спаривании. Если два вида организмов различаются по строению своих половых органов или цветков, то это препятствует копуляции, осеменению или опылению между особями разных видов. Подобные препятствия создают механическую изоляцию.

Механическая изоляция существует между двумя видами шалфея, *Salvia mellifera* и *S. apiana* (Labiatae), на юге Калифорнии. У *S. mellifera* типичный двугубый венчик, а тычинки и столбик выступают из нижней губы (рис. 19.1, А). Шалфей опыляют различные мелкие и среднего размера одиночные пчелы, которые переносят пыльцу с одного цветка на другой на своих спинках (рис. 19.1, Б). Для *S. apiana* характерны чрезвычайно своеобразные цветки с длинными, сильно выступающими наружу тычинками и столбиком и высокоспециализированным механизмом, обеспечивающим опыление (рис. 19.1, В и Г). Опыление у этого вида произ-

водят пчелы-плотники и шмели, которые переносят пыльцу на крыльях и на других частях тела (рис. 19,1, Д). Те насекомые, которые обычно производят опыление у *S. mellifera*, по большей части неспособны опылять цветки *S. ariana*, и наоборот. В этом случае имеет место механическая изоляция. Эта изоляция, однако, не

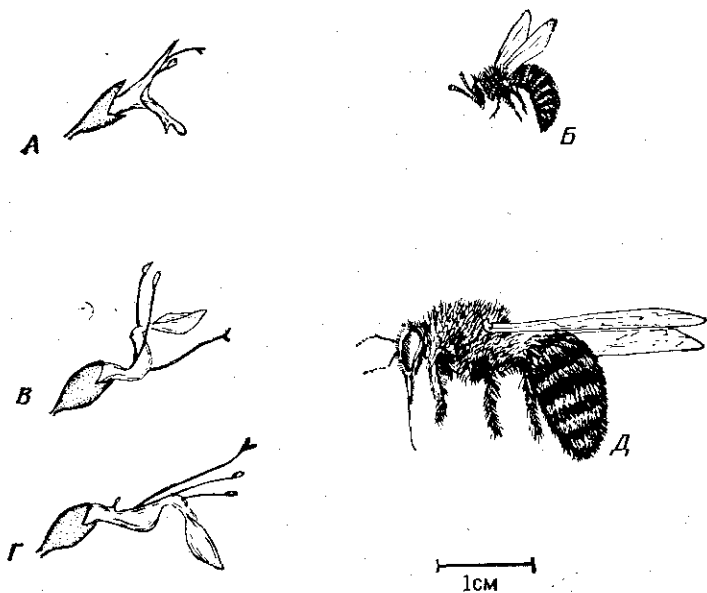


Рис. 19.1. Два вида шалфея и опыляющие их виды перепончатокрылых (Grant, Grant, 1964).

А. Цветок *Salvia mellifera*. Б. *Anthophora* — обычный опылитель *S. mellifera*. В и Г. Цветок *S. ariana* в обычном (В) и «опрокинутом» (Г) положениях. Д. Пчела-плотник *Xylocopa brasiliatorum* — обычный опылитель *S. ariana*. Все рисунки выполнены в одинаковом масштабе.

вообще эффективна, поскольку некоторые пчелы, имеющие промежуточные размеры, могут производить межвидовое перекрестное опыление и время от времени осуществляют его (Grant, Grant, 1964).

У высших животных копуляции обычно предшествует ухаживание. Ухаживание складывается из ряда стимулов (танцы, демонстрации, пение, феромоны и т. п.) и реакций на эти стимулы, которые подготавливают самок и самцов к копуляции. У видов, принадлежащих к той или иной группе, брачное поведение варьирует и сигналы видоспецифичны, так что самки данного вида не реагируют на самцов чужого вида. Поведенческие запреты на спаривание с особями чужого вида создают этологическую изоляцию. Этологическая изоляция играет ключевую роль в предотвращении

межвидовой гибридизации во многих группах животных, как позвоночных, так и беспозвоночных.

Многие водные организмы выделяют гаметы в воду. Наружное оплодотворение зависит при этом от встречи между свободноживущими яйцеклетками и сперматозоидами, которая в свою очередь провоцируется биохимическими веществами. Эти биохимические аттрактанты являются видоспецифичными. В результате взаимное привлечение и оплодотворение происходят между яйцеклетками и сперматозоидами одного и того же вида, но не между половыми клетками разных видов, находящимися в одном и том же водоеме. Это отсутствие взаимного притяжения у гамет разного происхождения и создает изоляцию гамет.

Классическим примером изоляции гамет служит морской еж *Strongylocentrotus*, у которого оплодотворение наружное и происходит в морской воде. В контролируемых экспериментальных условиях, когда смеси гамет помещали в сосуды с водой, внутри каждого из двух видов — *S. franciscanus* и *S. purpuratus* — свободно происходило оплодотворение; однако межвидовые оплодотворения ($S. f. \text{♀} \times S. p. \text{♂}$ и $S. p. \text{♀} \times S. f. \text{♂}$) были сильно подавлены.

Преграды, создаваемые несовместимостью, и нежизнеспособность гибридов

Вернемся к высшим животным и растениям, у которых имеет место внутреннее оплодотворение и зародыш развивается в материнском организме. Допустим, что внешние изолирующие организмы не сработали и произошла копуляция между особями разных видов или опыление чужим видом. В таких случаях образованию гибридов могут препятствовать разного рода внутренние преграды, вступающие в действие либо в родительском поколении, либо в F_1 .

У покрытосеменных растений между опылением и ростом проростка проходит много стадий развития. Первые четыре стадии происходят до оплодотворения: 1) прорастание пыльцевых зерен на рыльцах; 2) рост пыльцевой трубки в столбике; 3) прорастание пыльцевой трубки до зародышевого мешка в семяпочке; 4) освобождение ядер спермиев; 5) их притяжение к женским гаметам. Оплодотворение — самостоятельная стадия, которая у покрытосеменных происходит в два этапа: 6) оплодотворение яйца; 7) оплодотворение ядра эндосперма. Затем следуют первые стадии, наступающие после оплодотворения: 8) первые деления зиготы; 9) развитие эндосперма; 10) развитие зародыша; 11) формирование семени; 12) прорастание семени. А следующие стадии относятся уже к новому поколению: 13) закрепление молодого проростка; 14) рост проростка; 15) развитие зрелого растения.

На любой из этих стадий могут возникать преграды, блокирующие обмен генами, следующий за межвидовыми скрещиваниями.

Сходная последовательность стадий существует у млекопитающих: осеменение, миграция сперматозоидов, зачатие, имплантация, развитие зародыша, рождение, рост и развитие детеныша. У них также препятствия к успешной гибридизации могут возникать на любой стадии длительного процесса развития.

Все эти препятствия известны под общими названиями: 1) преграды, обусловленные несовместимостью, и 2) нежизнеспособность гибридов. Где следует проводить границу между этими двумя категориями? Рассмотрим две возможности, каждая из которых имеет свои преимущества и свои недостатки. Главное, о чем следует помнить, где бы мы ни решили провести линию раздела,— это то, что развитие — непрерывный процесс, который может быть заблокирован на любой из его многочисленных стадий.

Мы можем произвольно приписать все препятствия, действующие до оплодотворения, несовместимости, а действующие после него — нежизнеспособности гибридов. Это разумно с эмбриологической точки зрения, но не всегда практично. Селекционер или животновод могут произвести определенное скрещивание, но по неизвестным причинам им не удастся получить жизнеспособных особей. Стадию, на которой возникает препятствие, можно, конечно, определить при помощи дальнейших исследований, но это не имеет существенного значения для конечного результата искусственного (или естественного) скрещивания. Поэтому может оказаться более удобным проводить линию раздела между преградами несовместимости и нежизнеспособностью гибридов на более поздней стадии.

Другая возможность — дать такое определение несовместимости, которое включало бы в себя все разнообразие преград, действующих на всех стадиях, начиная с осеменения или опыления и вплоть до рождения детеныша, откладки яиц или созревания семян. В таком случае нежизнеспособность гибридов будет означать заметное подавление мощности и пороки развития у особей F_1 , проявляющиеся после рождения, вылупления или прорастания. Преграды, создаваемые несовместимостью на ранних стадиях, следующих за осеменением или опылением, аналогичны изоляции гамет у организмов с наружным оплодотворением.

Стерильность гибридов

Во многих группах животных и растений при межвидовых скрещиваниях образуются мощные, но стерильные гибриды F_1 ; хорошо известным примером таких гибридов служит мул (лошадь ♀ × Осел ♂). Проявления стерильности, хотя они по определению ограничиваются репродуктивной стадией гибридов F_1 , тем не менее

весьма неоднородны. Наблюдается изменчивость в отношении того, на какой именно стадии проявляется стерильность и каковы лежащие в ее основе генетические причины.

Развитие половых органов и течение мейоза — сложные процессы, которые могут быть легко нарушены в результате негармоничного взаимодействия генов у гибридов. Нарушения развития половых органов можно проиллюстрировать на примере некоторых межвидовых гибридов растений, у которых образуются цветки с abortивными пыльниками. У межвидовых гибридов животных процесс деления клеток зародышевого пути нередко прерывается вследствие генных нарушений: сперматогенез может прекратиться до начала мейотических делений или же мейоз может протекать aberrантно; в любом случае образования сперматозоидов не происходит. Нарушение сперматогенеза на стадиях, предшествующих мейозу,— основная непосредственная причина, вызывающая стерильность у самцов мула; нарушения мейоза — причина стерильности у гибридных самцов при некоторых скрещиваниях между разными видами *Drosophila* (например, *P. pseudoobscura* × *D. persimilis*).

К ограниченной полом стерильности и нежизнеспособности гибридов у двудомных растений или раздельнополых животных приложимо обобщение, известное под названием правила Холдейна. Гибриды F_1 от межвидовых скрещиваний у раздельнополых животных должны состоять, во всяком случае потенциально, из гетерогаметного пола (несущего хромосомы XY) и гомогаметного (XX) пола. Правило Холдейна гласит, что в тех случаях, когда в проявлении стерильности или нежизнеспособности гибридов существуют половые различия, они проявляются чаще у гетерогаметного, чем у гомогаметного пола. У большинства животных, в том числе у млекопитающих и у двукрылых, гетерогаметны самцы; мы только что упоминали о гибридной стерильности у лошадей и у дрозофилы. Из правила Холдейна имеются, однако, многочисленные исключения (см. White, 1973).

Третья стадия развития, на которой может проявляться гибридная стерильность,— это гаметофитное поколение у растений. У цветковых растений из продуктов мейоза непосредственно развиваются гаметофиты — пыльцевые зерна и зародышевые мешки, — которые содержат от двух до нескольких ядер и в которых формируются гаметы. Нежизнеспособность гаметофитов — обычная причина стерильности гибридов у цветковых растений. Мейоз завершается, но нормального развития пыльцы и зародышевых мешков не происходит.

Причины гибридной стерильности на генетическом уровне бывают тройными: генными, хромосомными и цитоплазматическими. Наиболее широко распространена и обычна генная стерильность. Неблагоприятные сочетания ядерных генов родительских типов,

принадлежащих к разным видам, могут приводить и действительно приводят к морфогенетическим и цитологическим отклонениям у гибридов F_1 , что препятствует образованию гамет. Генетический анализ геной стерильности у гибридов *Drosophila* (*D. pseudoobscura* × *D. persimilis*, *D. melanogaster* × *D. simulans* и т. п.) показывает, что гены, обуславливающие стерильность, расположены во всех или почти во всех хромосомах родительского вида (см. Dobzhansky, 1951a, гл. 8; 1970, гл. 10). Неблагоприятные взаимодействия между цитоплазматическими и ядерными генами также ведут к стерильности межвидовых гибридов в разных группах растений и животных.

Виды растений и животных различаются также по транслокациям, инверсиям и другим перестройкам, которые в гетерозиготном состоянии вызывают полустерильность или стерильность. Степень стерильности пропорциональна числу независимых перестроек: так гетерозиготность по одной транслокации дает 50%-ную стерильность, по двум независимым транслокациям — 75%-ную стерильность и т. д. Стерильность растений определяется гаметофитом. У гетерозигот по хромосомным перестройкам в результате мейоза образуются дочерние ядра, несущие нехватки и дубликации по определенным участкам; из таких ядер не получается функциональных пыльцевых зерен и семян. Хромосомная стерильность подобного типа очень часто встречается у межвидовых гибридов цветковых растений.

Течение мейоза у гибридов может быть нарушено либо генными факторами, либо различиями в строении хромосом. Как генная, так и хромосомная стерильность может выражаться в aberrантном течении мейоза. Но типы мейотических aberrаций различны. Генная стерильность обычна у гибридов животных, а хромосомная стерильность — у гибридов растений. Генетический анализ некоторых межвидовых гибридов растений показал, что хромосомная и генная стерильность часто сочетаются у одного и того же гибрида.

Разрушение гибридов

Допустим, что некий межвидовой гибрид достаточно жизнеспособен и плодовит, для того чтобы размножаться. В таком случае F_2 , B_1 , F_3 и другие последующие поколения потомков будут обычно содержать значительную долю нежизнеспособных, субвитальных, стерильных и полустерильных особей. Эти типы представляют собой неудачные продукты рекомбинации, возникшие при межвидовой гибридизации. Такое подавление мощности и плодовитости в гибридном потомстве называют разрушением гибридов (hybrid breakdown). Разрушение гибридов — последнее звено в последовательности преград, препятствующих обмену генами.

Разрушение гибридов неизменно обнаруживается в потомстве межвидовых гибридов у растений, где его легче наблюдать, чем

при большинстве скрещиваний у животных. Гибриды F_1 от скрещивания *Zauschneria cana* × *Z. septentrionalis* (Onagraceae) — мощные и полуфертильные, однако большинство растений F_2 карликовые, растут медленно, восприимчивы к ржавчине или стерильны. От одного скрещивания между этими видами было получено 2133 растений F_2 , но ни одно из них не обладало нормальной мощностью (Clausen, Keck, Hiesey, 1940). Среди F_2 от скрещивания *Layia gaillardoides* × *L. hieracioides* 80% особей были нежизнеспособны или субвитальны (Clausen, 1951). В поколениях F_2 — F_6 от скрещиваний *Gilia malior* × *G. modocensis* (Polemoniaceae), согласно оценкам, 75% зигот были полностью или частично нежизнеспособны, а среди растений, обладавших нормальной мощностью, было много (70% и более) стерильных и полустерильных (Grant, 1966).

Сочетания изолирующих механизмов

Лишь в редких случаях изоляция видов обеспечивается одним изолирующим механизмом, а возможно, таких случаев не бывает вовсе. Обычно несколько различных изолирующих механизмов действуют совместно.

Рассмотрим пару видов *D. pseudoobscura* и *D. persimilis*. Разделение этих видов создается целой группой различных изолирующих механизмов, к числу которых относятся: экологическая изоляция, временная изоляция, этологическая изоляция, стерильность гибридов и разрушение гибридов. Ни один из этих механизмов в отдельности не может предотвратить гибридизацию. Однако действуя совместно они создают полную изоляцию этих двух симпатрических видов в природе (Dobzhansky, 1951b, 1955).

Межвидовая конкуренция

Симпатрические виды взаимодействуют не только в репродуктивной, но и в вегетативной фазе. Эти экологические взаимодействия проявляются в разных формах. Симпатрические виды могут вступать в прямую конкуренцию за необходимые, но ограниченные ресурсы — пищу, воду, пространство и т. д.; они могут избегать конкуренции; возможна также промежуточная ситуация — косвенная и неявная конкуренция. Эти различные формы взаимодействия приводят к различным эволюционным эффектам.

Отсутствие межвидовой конкуренции характерно для симпатрических видов, относящихся к разным крупным таксономическим категориям, имеющих очень разные экологические потребности и выполняющих разные роли в биотическом сообществе. Подобные экологически хорошо дифференцированные группы могут не только не конкурировать между собой, но даже находиться в отношениях взаимной зависимости внутри своего биотического сообщества. Биотическое сообщество — экологическая единица, обладающая независимой энергетикой, а тем самым — это ассоциация симпатрических видов, играющих комплементарные роли в питании и энергетике. Мы здесь не будем вдаваться в подробности относительно взаимозависимости в биотических сообществах.

Межвидовая конкуренция превращается в действенный фактор, когда симпатрические виды имеют сходные экологические потребности вообще и, в частности, нуждаются в каком-то ресурсе, который имеется в ограниченном количестве. Виды, участвующие в конкуренции, часто находятся в более или менее близком родстве; однако они могут также находиться в отдаленном родстве, но конвергировать.

Межвидовая конкуренция имеет два широких аспекта. Первый аспект — пассивное использование разными видами одного и того же ресурса. Так, разные виды кустарников в сообществе пустыни, по всей вероятности, будут пассивно или неагрессивно конкурировать за ограниченные запасы грунтовых вод. Второй аспект, накладывающийся на первый, — это прямое подавление одного вида другим, конкурирующим с ним видом.

В листьях ряда растений вырабатываются химические вещества, которые вымываются в почву и подавляют прорастание и рост других растений, находящихся поблизости (Muller, 1966, 1970).

У животных подавление достигается путем агрессивного поведения или проявления превосходства, основанного на угрозах нападения. В пустыне Мохаве (Калифорния и Невада) местный снежный баран (*Ovis canadensis*) и одичавший осел (*Equus asinus*) конкурируют за воду и корм. При прямых столкновениях ослы побеждают баранов; когда ослы приближаются к источникам воды, занятым баранами, последние удаляются, а иногда вовсе покидают данную местность (Lausock, 1974).

Замещение видов

Межвидовой отбор заключается в увеличении численности и экологическом превосходстве одного вида по отношению к другому, конкурирующему с ним виду. Межвидовая конкуренция ведет к межвидовому отбору, при котором один вид обладает каким-либо присущим ему преимуществом над другим в отношении конкуренции. Так, например, после 1930 г. в Долине Смерти (Калифорния) наблюдается сильное повышение численности ослов, сопровождающееся заметным снижением численности снежных баранов.

Процесс межвидового отбора может продолжаться вплоть до замещения видов, при котором вид А полностью замещает вид В в какой-либо местности, если условия среды, в которых А обладает преимуществом, остаются постоянными. Таким образом динго (*Canis familiaris dingo*) на протяжении длительного исторического времени вытеснил сумчатого волка (*Thylacinus*) на большей части территории Австралии.

Замещение видов изучалось в лабораторных экспериментах на *Paramecium*, *Tribolium* и других организмах. В своих классических экспериментах на парамециях Гаузе (1934) выращивал *P. aurelia* и *P. caudatum* вместе в стеклянных сосудах на водной среде, содержащей различные соли и бактерии (*Bacillus pyocyaneus*), которые служили кормом этим простейшим; температура и состав среды поддерживались на постоянном уровне. *Paramecium aurelia* за несколько недель полностью заместила *P. caudatum*. Все повторения этого эксперимента, проводившиеся в идентичных условиях среды, всегда давали один и тот же результат. Но если условия изменяли, используя в качестве кормового организма другой штамм *Bacillus*, то *P. caudatum* замещала *P. aurelia*. В целом во всех случаях, когда два вида *Paramecium* вынуждали к конкуренции в однородной культуральной среде, один вид в конечном счете вытеснял другой.

Если, однако, смесь видов *Paramecium* помещают в неоднородную среду, то полное замещение одного из видов может и не произойти. Иллюстрацией служит эксперимент, в котором *P. aurelia* и *P. bursaria* помещали в пробирки, содержавшие вертикально стратифицированные суспензии кормовых дрожжей. При этом ока-

залось, что *P. aurelia* кормится главным образом в верхних слоях, а *P. bursaria* — на дне. При наличии такого рода разных кормовых ниш и различных пищевых предпочтений два вида могут продолжать сосуществовать долгое время (Гаузе, 1935).

Замещение видов несомненно часто происходит в природе. Этот процесс обычно трудно наблюдать и правильно интерпретировать в современной нам живой природе, если не считать нескольких ясно выраженных случаев, вроде сумчатого волка и динго в Австралии. Но косвенные данные о частых замещениях видов нельзя не заметить, рассматривая эволюционные изменения в геологическом масштабе времени. Согласно некоторым оценкам, 98% ныне живущих семейств позвоночных произошли от примерно 8 видов, существовавших в раннем мезозое, а 8 — это лишь очень небольшая часть того множества видов позвоночных, которые населяли Землю в то время (Wright, 1956).

Конкурентное исключение

Эксперименты Гаузе, наблюдения полевых биологов, в частности Гриннела (Grinnell) и Лэка (Lack), и математические уравнения Вольтерра (Volterra) и Лотки (Lotka) привели к созданию закона, известного под названием принципа конкурентного исключения (а также закона Гаузе, принципа Гаузе и принципа Лотки—Вольтерра; см. Hardin, 1960).

Принцип конкурентного исключения (как мы его здесь будем называть), начиная с 30-х годов, явился той точкой, к которой было приковано внимание экологов, и усиленно обсуждался многими авторами. Разные авторы формулируют этот принцип по-разному. Подробное рассмотрение возникновения разных формулировок увело бы нас далеко в сторону от нашего изложения; поэтому мы ограничимся тем, что приведем цитату из Лэка (Lack, 1947), которая отражает существо дела, а затем дадим общее определение принципа.

Лэк пишет (1947): «Теперь я совершенно изменил свою точку зрения, оценив в полной мере справедливость утверждения Гаузе о том, что два вида, обладающие одинаковой экологией, не могут сосуществовать в одной и той же области (Гаузе, 1934). Это простое следствие естественного отбора. Если два вида птиц встречаются совместно в одном и том же местообитании одной и той же области, питаются одной и той же пищей и имеют одинаковые другие экологические требования, то они будут конкурировать друг с другом; а поскольку вероятность того, что они одинаково хорошо приспособлены, пренебрежимо мала, один из них должен полностью элиминировать другой. Тем не менее три вида земляных вьюрков встречаются совместно в одном и том же местообитании на одних и тех же Галапагосских островах; то же самое

относится к двум видам насекомоядных древесных вьюрков. Очевидно, существует какой-то фактор, препятствующий эффективной конкуренции между этими видами.

Изложенные выше соображения заставили меня произвести общий обзор экологии воробьиных птиц (Lack, 1944a). Как показал этот обзор, большинство близких видов занимают различные местообитания или области, однако те из них, которые встречаются вместе в одном и том же местообитании, обычно отличаются друг от друга по биологии питания, а часто также по размерам, в том числе по величине клюва. Установлено, что это последнее различие в ряде случаев связано с различиями в пище, и такая корреляция, по-видимому, носит общий характер, поскольку трудно представить себе, каким иным способом близкие виды могли бы избежать конкуренции».

Принцип конкурентного исключения содержит два общих положения, относящиеся к симпатрическим видам: 1) если два вида занимают одну и ту же экологическую нишу, то один из них практически наверное превосходит другой в этой нише и в конце концов вытеснит менее приспособленный вид. Или, в более краткой форме, «сосуществование между полными конкурентами невозможно» (Hardin, 1960). Второе положение вытекает из первого: 2) если два вида сосуществуют в состоянии устойчивого равновесия, то они должны быть экологически дифференцированы, с тем чтобы они могли занимать различные ниши.

К принципу конкурентного исключения можно относиться по-разному: как к аксиоме и как к эмпирическому обобщению. Если рассматривать его как аксиому или закон природы, то он логичен, последователен и оказывается очень эвристичным. Если рассматривать его как эмпирическое обобщение, то, как будет показано далее, он оказывается широко приложимым, но не универсальным.

Сосуществование видов

Полное замещение одного вида другим — не единственный результат межвидовой конкуренции, о чем свидетельствует часто наблюдаемое в природе сосуществование близких видов со сходными экологическими потребностями. Полного замещения видов можно избежать одним из нескольких путей. Четыре таких пути приведены ниже (см. также Grant, 1963).

1. Замещение одного вида другим — длительный процесс. Поэтому следует ожидать, что, производя наблюдения в любой данный момент времени, мы обнаружим несколько пар конкурирующих видов, находящихся на стадии незавершенного замещения.

2. Экологически сходные виды могут сосуществовать, никогда не достигая стадии прямой межвидовой конкуренции. Так будет обстоять дело в том случае, если численность этих видов сдержи-

вается каким-то другим фактором, а не прямой конкуренцией. Например, численность популяций растительноядных животных в природных сообществах нередко удерживается на низком уровне хищниками и, следовательно, хищничество не допускает, чтобы межвидовая конкуренция за пищу между растительноядными превратилась в важный фактор, оказывающий влияние на сосуществование этих последних.

3. Условия среды могут обратимо изменяться в период действия межвидового отбора, в результате чего на одной стадии селективным преимуществом обладает вид *A*, а на другой — вид *B*. В таком случае эти два вида будут сосуществовать в условиях циклического равновесия.

4. Последний путь, имеющий важное значение в природе, возможен в неоднородной среде, в разных участках которой данный решающий фактор содержится в разных количествах. При этом вид *A* может превосходить вид *B* в одном участке среды, тогда как вид *B* обладает преимуществом в другом участке. При такой ситуации виды *A* и *B* могут сосуществовать, обитая частично или главным образом в соответствующих предпочитаемых ими участках среды. Лабораторные эксперименты, проведенные с *Paramecium*, *Drosophila* и другими организмами, весьма показательны в этом отношении (Гаузе, 1935; Ayala, 1969). Как уже говорилось выше, некоторые пары видов *Paramecium* способны к длительному сосуществованию, если их пища распределена по разным кормовым зонам, соответствующим различным пищевым предпочтениям каждого вида. Естественные местообитания, конечно, всегда неоднородны, причем часто, а может быть и как правило, такая неоднородность допускает некоторую экологическую сегрегацию симпатрических видов, а следовательно, непрерывное сосуществование.

Отбор, направленный на экологическую дифференциацию

Мы выяснили, что в одних ситуациях межвидовой отбор приводит к полному замещению видов, а в других — к экологической дивергенции и сосуществованию. Здесь будет описана модель второго процесса, при котором результатом межвидового отбора является экологическая дифференциация.

При построении этой модели были приняты следующие допущения: 1) имеются два экологически сходных и конкурирующих между собой вида *A* и *B*; 2) они обитают в неоднородной среде с участками E_1 , E_2 и E_3 ; 3) каждый из конкурирующих видов полиморфен и содержит по три формы ($A_1, A_2, A_3; B_1, B_2, B_3$), приспособленные соответственно к трем участкам среды (E_1, E_2 и E_3); 4) форма A_1 обладает превосходством в участке E_1 , а форма B_3 — в участке E_3 .

В начале процесса межвидового отбора вся ситуация выглядит следующим образом:

Среда	E_1	E_2	E_3
Вид <i>A</i>	A_1 (превосходящая форма)	A_2	A_3
Вид <i>B</i>	B_1	B_2	B_3 (превосходящая форма)

Если допустить нормальное течение межвидового отбора и пренебречь такими осложняющими факторами, как скрещивание между полиморфными типами в пределах каждого вида, то получится следующий конечный результат:

Среда	E_1	E_2	E_3
Вид <i>A</i>	A_1	A_2	
Вид <i>B</i>		B_2	B_3

Можно видеть, что между конкурирующими видами *A* и *B* возникает экологическая дивергенция. Каждый вид становится более узко специализированным к тем участкам общей для этих двух видов среды, в которых он обладает селективным преимуществом. Кроме того в процессе специализации каждый вид теряет некоторую долю своей генетической изменчивости.

Довольно значительное количество данных, касающихся природных популяций, согласуется с этой моделью.

Лэк (Lack, 1947) указывает, что вертикальное распространение белоглазки (*Zosterops palpebrosa*) в тех районах юго-восточной Азии, где она встречается одна, отличается от такового в районах, в которых она встречается совместно с другими видами *Zosterops*. В Бирме, где эта группа видов представлена единственным видом *Z. palpebrosa*, последний размножается на всех высотах — от уровня моря до высокогорий. Но на Малаккском полуострове и на Калимантане, где на средних и больших высотах обитает один из близких видов *Zosterops*, *Z. palpebrosa* ограничен низменностью. На островах Яве, Бали и Флорес, где один из близких видов *Zosterops* занимает самые высокие места, а другой — прибрежные зоны, *Z. palpebrosa* ограничен средними высотами.

Другая группа данных связана с явлением смещения признаков, которое будет описано ниже.

Смещение признаков

Смещение признаков можно наблюдать у некоторых пар видов, ареалы которых перекрываются, так что они оказываются симпатрическими в одной части своих ареалов и аллопатрическими в других. Попробуем сравнить аллопатрические и симпатрические

расы таких двух видов по их морфологическим, экологическим или поведенческим признакам. При этом нередко оказывается, что симпатрические расы двух таких видов различаются более четко, чем аллопатрические. Более высокая степень дифференциации симпатрических рас перекрывающихся симпатрических видов известна под названием смещения признаков (Brown, Wilson, 1956).

Смещение признаков наблюдается у ряда групп животных и у нескольких групп растений. Оно обнаружено у поползней (*Sitta*) в Евразии в отношении общих размеров тела и размеров клюва, у земляных вьюрков (*Geospiza*) Галапагосских островов в отношении тех же признаков, у североамериканских представителей муравьев рода *Lasius* в отношении ряда признаков и у других групп позвоночных и насекомых (Brown, Wilson, 1956).

Дифференциация признаков, по которым наблюдается явление смещения, может быть обусловлена разными типами отбора. Смещение признаков, относящихся к особенностям размножения, иногда возникает в результате отбора, направленного на усиление репродуктивной изоляции. Этот процесс нас здесь не интересует (см. гл. 24). Но симпатрическая дивергенция признаков, оказывающих влияние на успех в экологической фазе жизненного цикла, таких, как общие размеры тела и размеры клюва у птиц, скорее представляет собой результат межвидового отбора, направленного на экологическую дифференциацию (Brown, Wilson, 1956).

Экологическая ниша

«Экологическая ниша» — термин, имеющий очень важное значение при рассмотрении принципа конкурентного исключения. Как мы определяем этот термин? И можем ли мы дать ему такое определение, которое не зависело бы от принципа конкурентного исключения?

Много усилий было приложено к тому, чтобы найти удовлетворительное формальное определение ниши, либо словесное, либо математическое (см. Connell, Orias, 1964; Hutchinson, 1965; Levins, 1968; Krebs, 1973; Whittaker, Levin, Root, 1973; Pianka, 1974; Rejmanek, Jenik, 1975). Это весьма скользкая тема, и поиски пока не привели к успеху.

Хатчинсон (Hutchinson, 1965) начинает с того, что проводит различие между так называемой фундаментальной и реализованной нишами. Фундаментальная ниша, согласно Хатчинсону, — это определенный объем в многомерном пространстве, занимаемый данным видом, причем каждое измерение соответствует одному из изменяющихся факторов, необходимых для жизни вида. Принимается, что многомерный объем фундаментальной ниши не нарушается присутствием конкурентных видов. А реализованная ниша —

это фундаментальная ниша, ограниченная присутствием конкурентного вида.

Однако, как нам кажется, хатчинсоновское определение фундаментальной ниши относится к тому, что экологи растений и геоботаники издавна называли «экологической амплитудой» или «границами толерантности данного вида. Оно определяет потенциальную область, которую может занимать вид, а не его нишу. Хатчинсоновская же «реализованная ниша» представляет собой экологическую нишу. Включение эффектов межвидовой конкуренции в определение реализованной ниши очень важно.

Полевой натуралист знает, что такое экологическая ниша на практике, независимо от того, может он дать ей определение или нет. Грунтовые воды и поверхностные воды — это разные экологические ниши для корневой системы растений. Крупные семена и мелкие семена — разные кормовые ниши для зерноядных птиц. Хорошим примером разнообразия ниш служат кормовые зоны американских славков в еловых лесах на северо-востоке США (MacArthur, 1958). Пять симпатрических видов *Dendroica* питаются насекомыми в трех разных частях древесных крон. Они распределяются следующим образом:

Верхняя часть кроны: *Dendroica tigrina* и *D. fusca*

Средняя часть кроны: черногорлая древесная славка (*D. virens*) и каштановая древесная славка (*D. castanea*)

Нижняя часть дерева: желтоголовая древесная славка (*D. coronata*)

Существует также более тонкая дифференциация между видами *Dendroica*, питающимися в одной и той же зоне. Так, в средней зоне *D. castanea* ловит насекомых главным образом на лету, тогда как *D. virens* редко добывает себе пищу таким образом (MacArthur, 1958).

Существует бесконечное множество подобных примеров; все они показывают, что нишу можно охарактеризовать по двум категориям факторов: 1) местообитание или обширная область среды, к которой приспособлен данный вид; 2) ограничения, налагаемые на использование этой среды межвидовой конкуренцией и межвидовым отбором. Следовательно, нишу можно рассматривать как тот аспект среды, к которому данный вид узкоспециализирован.

Из этого логически вытекает представление о различиях в ширине ниш. Экологические ниши могут быть относительно узкими или относительно широкими. И ширина ниши, по-видимому, коррелирует со степенью специализации того вида, который ее занимает. Ряд экологов указывал на то, что ширина ниши уменьшается с усилением межвидовой конкуренции. Присутствие в

данном сообществе ряда экологически сходных видов способствует созданию узкой специализации и сокращению ширины ниши (Lack, 1944; Connell, Orias, 1964; Levins, 1968).

Влияние экологических требований

Межвидовая конкуренция за основные ресурсы среды приводит в действие процесс межвидового отбора, который в конечном счете может привести либо к экологической дивергенции, либо к полному замещению одного вида другим. Логично допустить, что межвидовой отбор будет протекать быстрее при наличии интенсивной межвидовой конкуренции. Общее правило, из которого имеется ряд исключений, гласит, что крупные животные и растения предъявляют к среде более высокие требования, чем мелкие организмы, и быстрее истощают ресурсы, количество которых ограничено. Следует ожидать, что эти различия между крупными и мелкими организмами ведут к коррелятивным различиям в интенсивности межвидовой конкуренции и скорости межвидового отбора.

Росс (Ross, 1957) изучал географическое и экологическое распространение шести близких видов цикадок в штате Иллинойс (группа *Erythroneura lawsoni*; Jassidae, Hemiptera). Эти мелкие насекомые питаются и размножаются на листьях платана (*Platanus occidentalis*) и, таким образом, их экологическая ниша очень ограничена. Тем не менее в группе *E. lawsoni* весьма обычна биотическая симпатрия и нередки случаи, когда в одной и той же нише сосуществует по нескольку видов. Попытки найти в таких симпатрических ассоциациях признаки межвидовой конкуренции не увенчались успехом.

Росс (Ross, 1957) приписывает это видимое отсутствие или слабость межвидовой конкуренции малым размерам цикадок, благодаря которым их популяции могут существовать в ограниченной нише, не истощая запасов пищи. Он сухо отмечает, что «было бы трудно представить себе полдюжины видов слонов, которые все сохранялись бы в качестве репродуктивных единиц, если бы их пища была ограничена листьями платана».

И далее он делает общий вывод: «Число видов, которые [могут] занимать одну и ту же нишу, обратно пропорционально пищевым требованиям, а следовательно, абсолютным размерам организма».

Характер распространения у ряда групп животных соответствует обобщению Росса. Знаменательно, что близкие виды крупных млекопитающих почти всегда аллопатричны, например африканский и индийский слоны, виды крупных кошек и медведей в большинстве видовых комбинаций. Двурогий и однорогий носороги в Южной Африке встречаются в одной и той же области, однако в пределах этой области они смежно-симпатричны и занимают раз-

ные ниши; кроме того, один вид редок. В отличие от этого у мелких грызунов весьма обычны биотически-симпатрические сочетания.

Противоположная крайность среди высокоорганизованных животных наблюдается, однако, у мелких насекомых, таких, как *Erythroneura*, *Drosophila* и *Anopheles*, у которых обычны биотически-симпатрические сочетания, состоящие из нескольких или многих видов.

Параллельные тенденции наблюдаются у высших растений в умеренном поясе. Близкие виды доминирующих деревьев в таких родах, как *Quercus* и *Pinus*, и многолетних травянистых растений в таких родах, как *Iris* и *Polemonium*, в большинстве случаев имеют аллопатрическое или смежно-симпатрическое распространение. Но мелкие однолетние травянистые растения, подобно *Gilia* и *Mentzelia*, образуют симпатрические сочетания из нескольких видов.

Личинки бабочек жадно поглощают листву растений, тогда как сами бабочки питаются на цветках в незначительной или умеренной степени. Очень показательны, что данный вид бабочек часто имеет широкую пищевую нишу на стадии имаго, но весьма узкую и специализированную пищевую нишу на личиночной стадии. Взрослые бабочки питаются на цветках широкого спектра видов, но откладывают яйца на специфических растениях-хозяевах, где в дальнейшем личинки завершают свое развитие.

У разных групп бабочек личинки имеют разных растений-хозяев. Так, у *Battus philenor* кормовым растением для личинок служит *Aristolochia*, у дананды (*Danaus plexippus*) — ваточник (*Asclepias*), а у желтушки (*Colias eurytheme*) — люцерна, клевер и вика (Fabaceae). Но имагинальные стадии этих же видов бабочек кормятся на широко перекрывающихся рядах видов. Параллельные различия между шириной пищевых ниш у личиночных и имагинальных стадий наблюдаются и во многих других группах бабочек. Таким образом, у усиленно питающихся личинок многих бабочек экологическая дифференциация зашла гораздо дальше, чем у взрослых бабочек, питающихся в слабой или умеренной степени.

Эволюционная дивергенция

Дивергенция между близкими эволюционными линиями, если она протекает постепенно и продолжается долго, проходит с течением времени через ряд стадий. Общая предковая популяция дает начало двум или более локальным расам, географическим расам, полувидам, биологическим видам и группам видов, последовательно сменяющим друг друга (рис. 21.1). Дивергенция может достигать самых высоких уровней — от рода до класса и типа.

Популяционные единицы и таксономические категории представляют собой отдельные стадии процесса эволюционной дивергенции. Если рассматривать высшие таксономические категории как продукты эволюции, то они представляют собой макроэволюционные проблемы. А нас здесь интересует процесс дивергенции на низших ступенях среднего уровня, т. е. на уровне рас и видов. Дивергенция на этих уровнях относится к проблемам видообразования.

Дивергенция на уровне рас и видов проявляется в трех главных направлениях. Переход от низших к высшим уровням на ветвящемся филогенетическом древе сопровождается: 1) возрастанием дифференциации генотипа; 2) возрастанием морфологической, физиологической и поведенческой дифференциации; 3) более сильной изоляцией (рис. 21.1).

Следует помнить, что все наши рассуждения носят весьма общий характер. Развитие в трех перечисленных выше направлениях может происходить в разных группах организмов с разной скоростью. В некоторых группах относительно небольшая степень генотипической дифференциации выливается в резко выраженную фенотипическую дифференциацию, тогда как в других группах генотипическая дифференциация выражена очень сильно, а фенотипическая — слабо. При рассмотрении обширной выборки растительных или животных групп можно видеть, что репродуктивная изоляция лишь в очень слабой степени коррелирована со степенью фенотипической дифференциации.

Последовательность стадий видообразования также подвержена изменчивости. Некоторые из средних стадий видообразования иногда выпадают. Возможна также реверсия процесса дивергенции. Подобные отклоняющиеся типы будут рассмотрены в дальнейшем. Здесь мы исключили все эти вариации, постулировав в начале раздела постепенную и длительную дивергенцию.

Обычный способ дивергенции, известный под названием географического видообразования, происходит в следующем порядке: 1) общая предковая популяция; 2) географические расы; 3) аллопатрические полувида; 4) биологические виды; 5) симпатрические виды. Такой способ видообразования, как мы увидим ниже, не универсален. Однако он хорошо установлен для некоторых групп,

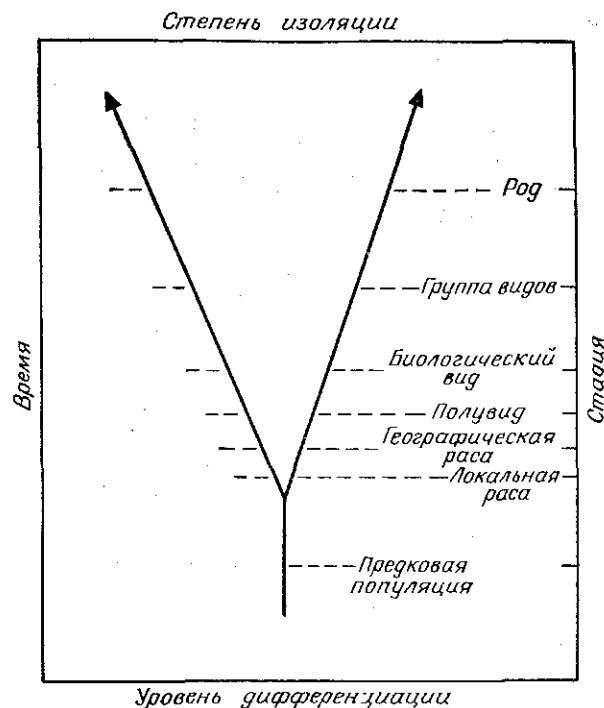


Рис. 21.1. Стадии дивергенции.

а кроме того, поскольку это процесс постепенный, то участвующие в нем группы проходят на пути к достижению видового статуса через все промежуточные стадии. Поэтому наш обзор процессов видообразования удобно начать с географического видообразования.

Факторы, участвующие в образовании рас

Образование рас, будь то локальные или географические, непрерывные или разобщенные расы, происходит под действием тех же эволюционных сил, которые обуславливают микроэволюционные изменения внутри популяций. Как уже говорилось (гл. 4 и 7),

к основным процессам, создающим изменчивость, относятся мутационный процесс, поток генов и рекомбинация, а к процессам, сортирующим возникшие изменения, — отбор и дрейф генов. Образование рас происходит в тех случаях, когда эти процессы протекают в разных направлениях (т. е. создают различные генофонды) в разных географических подразделениях области, занимаемой видом.

Роль отбора

Естественный отбор, несомненно, служит главной действующей силой, участвующей в формировании рас. О роли отбора в образовании рас свидетельствуют две группы явлений. Во-первых, мы постоянно убеждаемся в том, что расовые признаки носят приспособительный характер по отношению к той среде, в которой обитает данная раса. Во-вторых, у разных видов, населяющих сходные диапазоны сред, нередко можно наблюдать параллельную расовую изменчивость.

Одно из обобщений систематики животных, известное под названием правила Бергмана, касается видов теплокровных позвоночных, которые встречаются как в теплых, так и в холодных областях. Правило Бергмана гласит, что такие виды обычно представлены в областях с холодным климатом крупными расами, а в областях с теплым климатом — мелкими расами. Это правило подтвердилось в отношении примерно 75—90% видов птиц и 60—80% видов млекопитающих в различных фаунах. Тем самым его можно признать справедливым обобщением, из которого имеются некоторые исключения (см. Мауг, 1963).

Адаптивная ценность различий в размерах тела, о которых говорится в правиле Бергмана, зависит от термодинамических свойств нагретого тела. В холодном климате большое нагретое тело обладает преимуществом, поскольку оно сохраняет тепло вследствие низкого отношения площади поверхности к объему. В умеренно теплом климате это преимущество исчезает. А в жарком климате небольшие размеры тела могут создавать определенное преимущество в регуляции температуры, так как высокое отношение площади поверхности к объему способствует рассеянию тепла.

Если бы подобная расовая изменчивость размеров тела была обнаружена лишь в нескольких отдельных случаях, то основания для утверждения о том, что эта изменчивость адаптивна, а следовательно, контролируется отбором, были бы весьма шаткими. Однако, поскольку подобная тенденция в изменении размеров тела наблюдается у многих различных видов в разных фаунах и служит основанием для признания правила Бергмана, представление о контролирующей роли отбора становится вполне оправданным.

Другое связанное с этим экогеографическое правило, правило Аллена, относится к длине выступающих частей тела — ушей, носа, клюва, хвоста — у видов теплокровных животных, обитающих в различных климатических зонах. Согласно правилу Аллена, у рас данного вида птиц или млекопитающих, обитающих в холодных областях, выступающие части тела короче, чем у рас того же вида из теплых областей.

Эта общая тенденция, наблюдаемая в расовой изменчивости, подобно тенденциям в изменчивости размеров тела, связана с проблемами терморегуляции у теплокровных животных. Сильно выступающие части тела рассеивают тепло в окружающую среду. Поэтому теплокровному животному, обитающему в холодном климате невыгодно, чтобы эти части были длинными; в теплом же климате, напротив, сильно выступающие части тела создают определенную выгоду.

В различных группах животных наблюдаются многие другие упорядоченные элементы расовой изменчивости, имеющие, возможно, адаптивное значение. Более подробно об этом см. в обзорах Ренша (Rensch, 1960a, b) и Майра (Maug, 1963).

Параллельная расовая изменчивость, коррелированная с особенностями среды, обнаружена также у многих видов растений, занимающих обширные ареалы. Когда речь идет о растениях, то говорят обычно не об экогеографических правилах, а об «экотипах» (или адаптивных расах).

Виды растений, распространенные вдоль береговой линии, могут быть представлены стелющимися экотипами на песчаных дюнах и кустистыми экотипами на скалах. Виды древеснистых растений на высоких горах могут быть представлены древесными экотипами в субальпийской зоне и кустарниковыми стланиковыми экотипами в альпийской зоне (см. обсуждение вертикальных рас *Pinus* и т. д. в гл. 18). Такие экотипы или расы несомненно возникают в результате отбора, производимого средой. Имеется ряд обзоров, посвященных превосходным экспериментальным исследованиям экотипов у растений (Turesson, 1922, 1925; Clausen, Keck, Hiesey, 1940, 1948).

Роль дрейфа генов и интрогрессия

Случайная расовая изменчивость наблюдается у некоторых видов с колониальной популяционной системой. Под «случайной» мы подразумеваем отсутствие явной корреляции между расовыми различиями и различиями в среде по трансектам, проведенным через область, занимаемую данным видом. Иллюстрацией служит новогвинейская галатея (*Tanysiptera galatea*) на территории Новой Гвинеи (Maug, 1942).

Новая Гвинея — очень большой остров (около 2500 км в длину и от 160 до 800 км в ширину). На нем можно встретить самые

разнообразные типы климата и растительности — от вечнозеленого дождевого леса на одном конце до обнажающегося в сухое время года муссонного леса на другом конце. Новая Гвинея окружена многочисленными мелкими и средними островами, климат и растительность которых сходны с соседними частями главного острова.

Главный остров, т. е. собственно Новую Гвинею, населяют три расы *Tanysiptera galatea*, а именно *T. g. galatea*, *T. g. meyeri* и

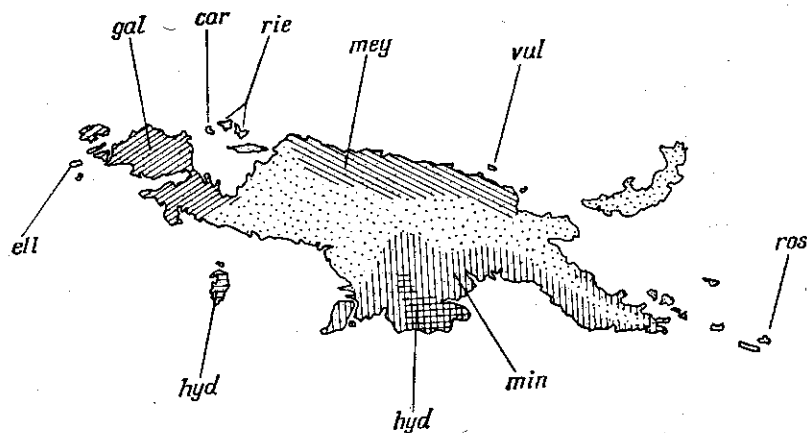


Рис. 21.2. Распределение рас галатей (группа *Tanysiptera galatea*) на территории Новой Гвинеи (Maug, 1942).

gal — *T. g. galatea*; mey — *T. g. meyeri*; min — *T. g. minor*; ell — *T. g. ellioti*; car — *T. g. caroliniae*; rie — *T. g. riedelti*; vul — *T. g. vulcani*; ros — *T. g. rosselliana*; hyd — *T. hydrocharis*.

T. g. minor. Эти расы распространены с перерывами от одного конца острова до другого (рис. 21.2). Они очень сходны. Пять других рас встречаются на некоторых из небольших соседних островов (рис. 21.2). Эти островные расы хорошо отличаются друг от друга и от рас, обитающих на соседних с ними частях главного острова, от которых они, возможно, произошли. Близкородственный вид *T. hydrocharis* встречается на двух небольших островах, а также в одной части главного острова (рис. 21.2).

Майр (Maug, 1942, 1954) объясняет подобную расовую изменчивость следующим образом. Ортодоксальная расовая изменчивость на собственно Новой Гвинее — продукт отбора в большой и широко скрещивающейся популяционной системе. Каждая из островных популяций была основана небольшим числом особей, мигрировавших с главного острова. Дрейф (или эффект основателя, по терминологии Майра) происходил в течение первых поколений колонистов, а в дальнейшем эти эффекты поддерживались благодаря пространственной изоляции от большой популяции

главного острова. Все эти факторы привели к заметной дивергенции рас, населяющих малые острова, от соседней и, возможно, предковой популяции главного острова. Популяция, населяющая один из малых островов, дивергировала так сильно, что достигла видового ранга — *T. hydrocharis*.

Нет необходимости допускать, что отбор не принимает участия в образовании рас в группе *T. galatea*. Как указывалось в гл. 13, дрейф и отбор обычно действуют в природных популяциях совместно. Биологически реалистичным различием, касающимся факторов, ответственных за образование рас, следует считать различие между отбором в больших популяциях, с одной стороны, и взаимодействием отбор — дрейф генов — с другой.

Известно много других случаев расовой изменчивости, соответствующих тому, что наблюдается в группе *Tanysiptera*. Одним из них служит группа *Nigella arvensis* (Ranunculaceae) на островах Киклады в Эгейском море и в прилежащих материковых областях (см. гл. 18 и рис. 18.5).

Интрогрессия представляет собой особый способ естественной гибридизации, известный главным образом у растений. Интрогрессия заключается в образовании естественных гибридов F_1 и их возвратном скрещивании с одним или обоими родительскими видами или полувидами. Нередко возвратное скрещивание происходит многократно в ряде последовательных поколений. В результате возникает поток некоторых генов от вида или полувида, служащего донором, в популяционную систему, служащую реципиентом. Интрогрессия — это доведение потока генов и рекомбинации до видового уровня.

В тех случаях, когда два вида или полувида, *A* и *B*, маргинально-симпатричны и между ними происходит интрогрессия, в зоне перекрывания возникают расы, конвергентные по различным морфологическим признакам и экологическим предпочтениям. В области, занятой видом *B*, вид *A* в результате интрогрессии дает начало расе, которая приближается к виду *B* по ряду признаков, и наоборот. Примеры этого выявлены у *Iris*, *Tradescantia*, *Helianthus*, *Gilia* и многих других групп растений (см. обзор Grant, 1971; Heiser, 1973b).

В данном случае, как и в случае дрейфа, не следует допускать отсутствие отбора. Интрогрессия порождает изменчивость, но отбор сортирует возникшие вариации, элиминируя одни и сохраняя другие. Интрогрессивные расы — продукт совместного действия интрогрессии и отбора.

Зарождающаяся репродуктивная изоляция

Между разными географическими расами одного и того же вида нередко существует частичная репродуктивная изоляция. Расы, обитающие в разных географических областях, скорее всего имеют

разные сезоны цветения или размножения. Столь же вероятно, что они имеют разные экологические потребности.

Между географическими расами могут также существовать частичные внутренние преграды. Искусственные межрасовые гибриды F_1 у травянистых цветковых растений обычно бывают полустерильны, а у их потомков F_2 обычно наблюдаются некоторые признаки разрушения гибридов. Между отдельными парами географических рас можно наблюдать, во всяком случае в неполной или зарождающейся форме, все известные механизмы репродуктивной изоляции, описанные в гл. 19.

Репродуктивная изоляция и изоляция, создаваемая средой, может развиваться и в самом деле развивается в качестве побочного продукта эволюционной дивергенции. Рассмотрим две географические расы какого-либо вида растений, обитающие в разных областях, в одной из которых климат прохладный и влажный, а в другой — теплый и сухой.

Эти две расы будут подвергаться отбору на приспособленность к разным климатическим, а возможно, и разным эдафическим факторам; это первая стадия экологической изоляции. У таких рас цветение, по всей вероятности, происходит в разное время года; в результате возникает частичная сезонная изоляция. В прохладных влажных и теплых сухих районах, по-видимому, обитают разные группы пчел, а по мере того, как местные расы растений приспособляются к обычно посещающим и опыляющим их видам пчел, в строении их цветков возникают изменения. Это приводит к зарождению механической или этологической изоляции, а может быть, и обеих сразу. Некоторые изменения в строении цветка, например изменение длины столбика, оказывают влияние на легкость скрещивания и могут привести к возникновению преграды несовместимости. Наконец, многочисленные генные различия, накапливаемые двумя такими расами за время их дифференциации, вполне могут привести к образованию у их гибридов каких-либо дисгармонизирующих продуктов рекомбинации. Так возникает частичная нежизнеспособность или полустерильность гибридов, а также разрушение гибридов.

Таким образом, дивергенция на расовом уровне неизбежно вызывает в качестве побочного эффекта некоторую репродуктивную изоляцию. Это создает основу для возможного будущего видообразования.

Географическая теория видообразования

Географическая теория видообразования была создана рядом зоологов, в числе которых следует назвать М. Вагнера, работавшего в конце XIX в., и К. Йордана, Д. Джордана, Ренша, Добржанского, Майра и других — в первой половине XX в.; позднее Клау-

зен, Стеббинс и другие распространили эту теорию и на видообразование у растений. Все теоретические рассуждения и фактические данные по этой проблеме ясно изложены Майром в его книге «Систематика и происхождение видов» (Мауг, 1942).

Согласно географической теории, биологические виды обычно возникают из географических рас. Пространственная изоляция — нормальная прелюдия к развитию репродуктивной изоляции. Последовательность стадий видообразования представлена на рис. 21.3. Вид, состоящий из непрерывных географических рас (рис. 21.3, Б), распадается на ряд разобщенных рас (рис. 21.3, В), Между разобщенными расами в качестве побочного продукта дивергенции развивается репродуктивная изоляция. После того как репродуктивная изоляция доходит до известной критической точки, дивергировавшие популяции могут обитать на одной и той же территории, не скрещиваясь между собой, и достигают тем самым видового статуса (рис. 21.3, Д).

Все стадии видообразования, которых требует географическая теория, — как промежуточные, так и терминальные — действительно обнаружены в разных группах животных и растений. Это самый убедительный довод в пользу географической теории.

Ряд примеров, относящихся к одной естественной группе, — видам гилии (Polemoniaceae), представлен на рис. 21.4. Все это однолетние диплоидные, преимущественно самоопыляющиеся растения пустынных и гористых районов американского юго-запада. В этой группе наблюдается следующая последовательность стадий (Grant, Grant, 1956, 1960): 1) вид, состоящий из непрерывных географических рас (рис. 21.4, *вверху слева*); 2) разобщенные и различающиеся географические расы (рис. 21.4, *вверху справа*;

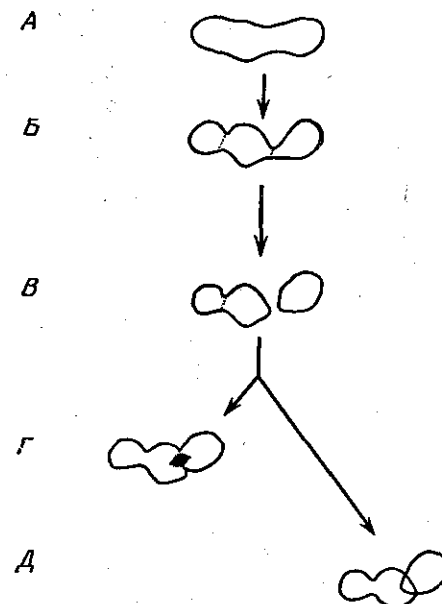


Рис. 21.3. Стадии географического видообразования (Мауг, 1942, с изменениями).

А. Широко распространенный однородный вид. Б. Политический вид с непрерывными расами. В. Политический вид с одной отделившейся и отличающейся расой. Г и Д. Миграция, ведущая к восстановлению контакта между отделившейся расой и основной частью вида. Г. Скрещивание и вторичная интерградация. Д. Скрещивания не происходит; популяции, бывшие прежде разобщенными, ведут себя как вновь образовавшиеся виды.

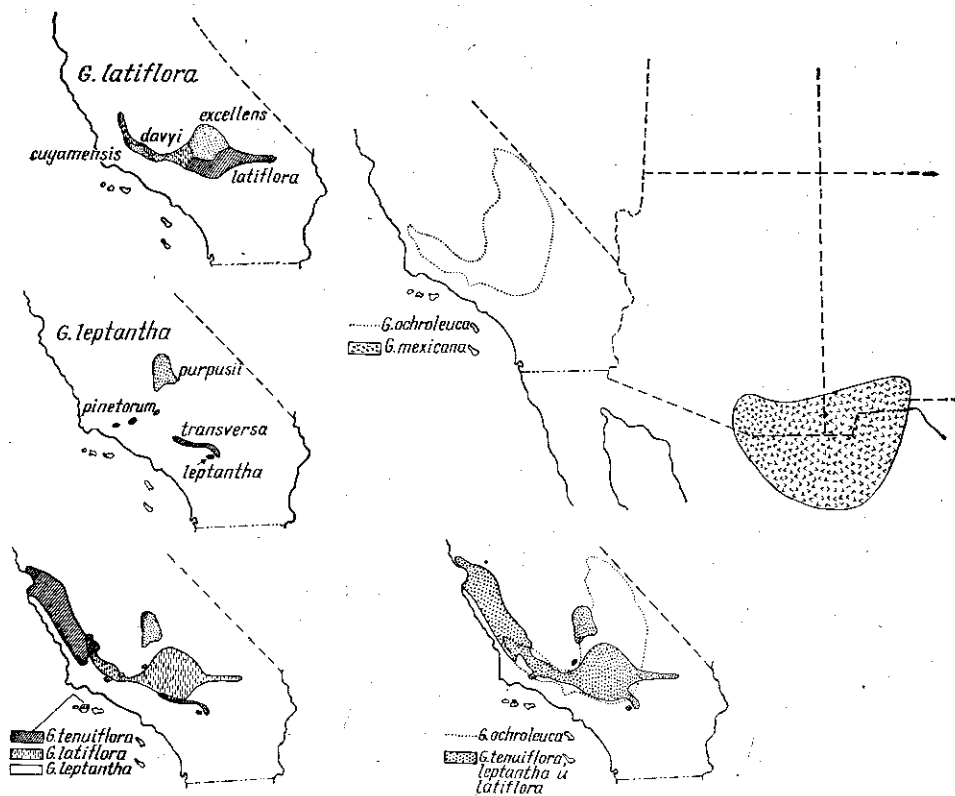


Рис. 21.4. Стадии географического видообразования у гилии (Polemoniaceae) (по данным Grant, Grant, 1956, 1960).

Объяснения см. в тексте.

см. также рис. 18.4); 3) сингамеон, состоящий из трех маргинально-симпатрических полувидов, время от времени образующих гибриды (рис. 21.4, в середине); 4) пара стерильных при скрещивании друг с другом аллопатрических видов (рис. 21.4, внизу слева); 5) пара стерильных при скрещивании друг с другом симпатрических видов (рис. 21.4, внизу справа).

Пограничные случаи между географическими расами и вполне сформировавшимися видами приобретают в этом контексте особенно большое значение. Такие пограничные случаи, или полувиды, довольно обычны, что хорошо известно каждому систематiku животных или растений. По мнению Майра (Mayr, 1942), 12,5% всех таксономических видов птиц Северной Америки занимают промежуточное положение между видами и полувидами, так что орнитологи относят их то к одной, то к другой из этих таксономических категорий. Примерами служат два вида американских

дятлов — *Colaptes cafer collaris* и золотистый дятел (*Colaptes auratus*), — а также два вида американских древесных славков — *Dendroica auduboni* и *D. coronata*.

Сравнимые примеры имеются во многих других группах животных и растений. В качестве одного такого примера из царства растений можно привести Веймутову сосну (*Pinus strobus*), растущую в восточной части Северной Америки, и *P. monticola*, растущую в западной части.

Особенно интересный тип пограничных случаев — цепочка интерградирующих рас А, В, С, D, Е, образующих широкое кольцо с перекрытием между формами А и Е. Расы А и Е представляют собой морфологически и экологически крайние типы в данной популяционной системе; они интерградируют в ряду А—В—С—D—Е. Если исходить только из этой особенности, то рассматриваемую популяционную систему можно считать обычным видом, состоящим из географических рас. Однако концевые и крайне различающиеся члены этого ряда, А и Е, сосуществуют симпатрически, а следовательно, отношения между ними соответствуют отношениям между симпатрическими видами.

Среди классических случаев колец перекрывающихся рас следует назвать большую синицу (*Parus major*) в Евразии, пеночку-весничку (*Phylloscopus trochiloides*) в Центральной Азии, серебрястых чаек (группа *Larus argentata*) на севере Евразии и Северной Америки и оленью мышь (*Peromyscus maniculatus*) в западной части Северной Америки. При новом исследовании некоторых из этих давно изученных случаев (например, *Parus major*) обнаруживается, что изоляция между концевыми расами менее полная, чем предполагалось прежде. Сравнительно недавно было описано много других случаев в различных родах птиц, амфибий, насекомых и покрытосеменных (см. обзор Майра, 1963). Кольцевое перекрытие рас у североамериканской одиночной пчелы *Hoplitis producta* (Megachilidae) представлено на рис. 18.6.

Реверсии дивергенции

Процесс географического видообразования нельзя считать непоколебимым. Эволюционная дивергенция от географических рас до биологических видов происходит лишь до тех пор, пока продолжают действовать эволюционные силы, создающие дивергенцию. Процесс дивергенции может прекратиться на любой стадии. У некоторых видов географические расы возникли очень давно. Дивергенция может не только прекратиться, но и изменить свое направление на любой стадии, вплоть до возникновения полной стерильности между близкими видами. Естественная гибридизация, обычная у высших растений и хорошо известная во многих группах животных, представляет собой реверсию процесса дивергенции.

Введение

Географическое видообразование, описанное в предыдущей главе, представляет собой один из нескольких способов видообразования, известных у высших организмов. Существуют, кроме того, некоторые способы видообразования, не связанные с географической изоляцией на промежуточных стадиях; эти способы теоретически возможны, но не проверены и вызывают значительные разногласия. Цель этой главы — обсудить в форме краткого обзора различные способы видообразования, как установленные, так и спорные.

Терминология, относящаяся к видообразованию, страдает некоторой избыточностью. Это объясняется тем, что разные ученые нередко используют разные термины для обозначения по существу одного и того же процесса или способа. Такое дублирование терминологии затемняет единство процессов. В этой главе мы примем для разных способов видообразования ряд определительных терминов, которые, по нашему мнению, наиболее удачны, и в процессе изложения укажем также на существующие синонимы.

Квантовое видообразование

При географическом видообразовании обычно наблюдается следующая последовательность: локальная раса—географическая раса—аллопатрический полувид—вид (как на рис. 21.1). В отличие от этого при квантовом видообразовании имеет место непосредственный переход от локальной расы к новому виду. Квантовое видообразование представляет собой, таким образом, сокращенный способ формирования видов. Различиям в путях образования соответствуют различия в контролирующих силах. В случае географического видообразования дивергенция контролируется отбором, а в случае квантового видообразования — сочетанием отбора и дрейфа генов.

Начальной точкой для квантового видообразования служит обширная полиморфная свободно скрещивающаяся предковая популяция. Допустим, что где-то за пределами области, занятой этим предковым видом, один или несколько мигрантов основали небольшую дочернюю колонию. Такая дочерняя колонию будет пространственно изолирована в занимаемой ею периферической местности.

Особи-основатели приносят в эту дочернюю колонию лишь небольшую и неслучайную выборку из генофонда предковой популяции. Поэтому в процессе основания новой колонии имеет место дрейф генов. Далее, поскольку особям-основателям вначале приходится скрещиваться между собой, в течение первых поколений в новой колонии происходит инбридинг и дополнительный дрейф генов.

Инбридинг в такой маленькой изолированной дочерней колонии ведет к образованию и закреплению новых гомозиготных сочетаний генов, которые обычно были бы разрушены в результате свободного скрещивания в предковой популяции. Это само по себе служит источником фенотипических новшеств. Однако существует еще и дополнительный источник новшеств.

Обычно в свободно скрещивающихся популяциях наблюдается образование гомеостатических буферных систем, обеспечивающих развитие «нормальных» фенотипов при наличии высокогетерозиготных генотипов. Иными словами, отбор в свободно скрещивающихся популяциях благоприятствует аллелям, которые взаимодействуют друг с другом в гетерозиготных сочетаниях, так, чтобы образовались нормальные фенотипы.

Отсюда вытекает, что вынужденный инбридинг и гомозиготность снимают эти гомеостатические буферы и допускают формирование новых фенотипов, часто коренным образом отличающихся от нормы. Такие новые фенотипы, появляющиеся в результате инбридинга в популяциях, для которых нормой служит свободное скрещивание, называют феноотклонениями. Феноотклонения хорошо известны из экспериментальных исследований на дрозофиле, курах, первоцвете, *Linanthus* и других животных и растениях. Они постоянно возникают в небольших дочерних колониях, происходящих от больших свободно скрещивающихся предковых популяций.

Следует, таким образом, различать новые фенотипы двух уровней: во-первых, простых гомозиготных выщепенцев, которые смегаются в предковых популяциях, но могут закрепиться в небольших изолированных дочерних колониях, и, во-вторых, феноотклонения.

Нет никаких гарантий, что новый фенотип, оказавшийся в дочерней колонии, будь то простой гомозиготный выщепенец или феноотклонение, будет обладать адаптивной ценностью в той среде, в которой находится эта колонию. Если он такой ценностью не обладает, то колонию вскоре вымрет. На самом деле большинство новых фенотипов, по всей вероятности, окажутся неудачниками и содержащие их колонии, вероятно, не смогут сохраниться. Но в длинном ряду проб, когда большая предковая популяция основывает многочисленные дочерние колонии, в разные периоды времени и в разных участках близ границы вида один или не-

сколько раз все же могут возникнуть генотипы и фенотипы, обладающие адаптивной ценностью.

Такие ценные в адаптивном отношении генотипы, когда они возникают, быстро закрепляются в дочерней колонии в результате совместного действия инбридинга, дрейфа и отбора. Эта колония, новые фенотипические признаки которой сохраняются отбором, может затем продолжать увеличивать свою численность и расселяться в качестве дивергирующей расы или вида.

Такой процесс видообразования был описан в классической работе Майра (Mayr, 1954). Затронутые здесь идеи связаны с более ранними концепциями генетического дрейфа (Wright, 1931) и квантовой эволюции (Simpson, 1944), обсуждаемыми в других главах этой книги.

В настоящее время известно несколько примеров возможного квантового видообразования. Вспомним характер изменчивости новогвинейских зимородков группы *Tanysiptera galatea*. Как отмечалось в гл. 21, островные расы *T. galatea*, происходящие, вероятно, от небольшого числа мигрантов из популяции главного острова, заметно отличаются от нее. Степень их дифференциации сильно отличается от обычной расовой изменчивости интергрирующих популяций того же вида на главном острове. Одна из островных популяций дивергировала до видового уровня (*T. hydrocharis*; см. рис. 21.2).

Некоторые виды дрозофилы на Гавайских островах, по-видимому, возникли в результате квантового видообразования. Возможную филогению гавайских дрозофил можно проследить по сходствам и различиям инверсионных типов, наблюдаемых в хромосомах клеток слюнных желез. Кроме того, установлению относительного возраста разных видов способствуют данные о возрасте тех островов, которые они населяют.

В группу *Drosophila planitibia* входит три близкородственных вида (*D. planitibia*, *D. heteroneura* и *D. silvestris*), имеющие одинаковую хромосомную формулу, т. е. несущие один и тот же набор инверсий в гомозиготном состоянии. Эти три вида распространены на двух островах следующим образом: *D. planitibia* на Мауи, а *D. heteroneura* и *D. silvestris* на Гавайи. Возраст острова Гавайи 700 000 лет, а остров Мауи возник раньше. Этот факт, в сочетании с гомологичностью хромосом, позволяет думать, что *D. planitibia* послужила предковым видом, от которого произошли *D. heteroneura* и *D. silvestris* (Carson, 1970).

Последовательность событий при одном таком видовом превращении (например, *D. planitibia* — *D. heteroneura*), вероятно, следующая: 1) колонизация острова Гавайи одним или несколькими мигрантами *D. planitibia* с острова Мауи, возможно, всего лишь одной оплодотворенной самкой; 2) закрепление генов, бывших прежде полиморфными, в новой дочерней колонии на острове

Гавайи; 3) закрепление сопровождается быстрой дивергенцией гавайской колонии вплоть до возникновения нового вида, *D. heteroneura* (Carson, 1970).

Второй дочерний вид, обитающий на острове Гавайи, *D. silvestris*, мог возникнуть в результате независимого акта колонизации от той же самой предковой популяции на Мауи или же путем дивергенции от той же самой первичной колонии основателей на Гавайи, от которой произошел вид *D. heteroneura* (Carson, 1970).

Весьма показательно, что на этих же самых двух островах наблюдаются параллельные случаи видообразования, очевидно квантового, в двух других группах видов дрозофилы (Carson, 1970).

Среди однолетних цветковых растений примером служит пара видов *Clarkia biloba* и *C. lingulata* (Onagraceae) в горах Сьерра-Невада в Калифорнии. Изучение хромосом и экологии явно свидетельствует о том, что широко распространенная *C. biloba* была предковой формой, а узкий эндемик *C. lingulata*, распространенный по периферии южной части области, занимаемой *C. biloba*, столь же явно представляет собой дочернюю форму. Эти два вида различаются по двум независимым транслокациям, которые создают хромосомную стерильность, и по признакам цветка, связанным с одной из транслокаций. По всей вероятности, полиморфная по хромосомам популяция *C. biloba* закрепила на южном краю области, занятой этим видом, в результате дрейфа генов и отбора, направленного на закрепление определенного набора транслокаций и генов, что в конечном счете привело к возникновению нового вида *C. lingulata*, отклоняющегося от *C. biloba* (Lewis, Roberts, 1956; Lewis, Raven, 1958; Lewis, 1962; Gottlieb, 1974). Этот способ видообразования, возможно, обычен у однолетних растений.

Термин «квантовое видообразование» был предложен для описанного здесь способа видообразования Грантом (Grant, 1963, 1971). Другие авторы используют для этого другие синонимы: видообразование путем генетической революции (Mayr, 1954); видообразование путем катастрофического отбора (Lewis, 1962); видообразование в результате чередования популяционных подъемов и спадов (Carson, 1971) и, в качестве близкого синонима, — гомосеквенциальное видообразование (Carson, 1970, 1971). Я отдаю предпочтение термину «квантовое видообразование», поскольку он перекликается с уже известным и более общим явлением квантовой эволюции (см. краткое обсуждение в гл. 30).

Сопоставление географического и квантового видообразования

Как географическое, так и квантовое видообразование начинаются в больших популяциях, размножающихся половым путем. Оба способа связаны с прохождением через период простран-

венной изоляции на пути к достижению видового статуса. На этом сходство кончается.

При географическом видообразовании аллопатрическим предшественником нового вида служит географическая раса; при квантовом видообразовании таким предшественником служит локальная раса. В первом случае в процессе участвует отбор, осуществляемый региональными факторами среды в большой свободно скрещивающейся популяции; а во втором случае — отбор в сочетании с инбридингом и дрейфом генов в маленьких дочерних колониях. При географическом видообразовании изменения происходят постепенно, медленно и носят консервативный характер, тогда как квантовое видообразование происходит быстро и может вызвать резкие изменения.

Различие в силах, регулирующих эти два способа видообразования, имеет некоторые последствия. Направленный отбор на новые сочетания генов, участвующий в географическом видообразовании, сопряжен с созданием большого субституционного генетического груза. Плата за подобный отбор, выражающаяся в числе генетических смертей, очень высока и ложится бременем на репродуктивный потенциал популяции. Это бремя в свою очередь ограничивает скорость эволюции, доводя избирательную смертность до таких уровней, которые популяция может выдержать (см. гл. 14).

Если, однако, родительская популяция перестает полагаться на направленный отбор, действующий в больших популяциях, а вместо этого подвергает несколько маленьких популяций совместному действию отбора и дрейфа генов, то она может до некоторой степени уменьшить плату за отбор, ограничивающую скорость этого процесса (см. гл. 14). Такая популяция сможет изменяться быстрее. Следовательно, при географическом видообразовании плата за отбор выступает в роли фактора, ограничивающего скорость эволюции; что касается квантового видообразования, то оно позволяет избежать этой ограничительной платы за отбор и, во всяком случае теоретически, может протекать быстрее, чем географическое видообразование.

Видообразование путем аллополиплоидии

Образование новых видов в результате возникновения аллополиплоидии давно известно у покрытосеменных и других наземных растений. Более того, это тот способ видообразования, для которого по любой из крупных групп организмов имеются хорошо документированные экспериментальные данные. Начнем с последовательного определения аллополиплоидии. Полиплоидными называют клетки, особи или популяции, содержащие три или более набора хромосом (или геномов); нас здесь, естественно, интере-

сует полиплоидия в популяциях. Аллополиплоидия (называемая также амфиплоидией) представляет собой гибридную полиплоидию или, точнее, полиплоидию, возникшую в результате межвидовых скрещиваний.

Допустим, что хромосомные наборы или геномы двух диплоидных видов различаются по нескольким или по многим хромосомным перестройкам, например транслокациям или инверсиям. Их геномы можно обозначить AA и BB соответственно, где A и B — структурно дифференцированные гаплоидные наборы. У межвидовых гибридов AB в первом поколении наблюдается хромосомная стерильность, вызванная нарушениями мейоза.

Допустим далее, что у стерильного гибрида AB происходит удвоение числа хромосом. У растений оно возникает спонтанно. Удвоение может произойти в соматических клетках, в результате чего развиваются тетраплоидный побег, а в конечном счете тетраплоидные цветки с геномом $AABB$. Или же диплоидный гибрид AB производит нередуцированные гаметы (AB) в качестве конечного результата aberrантного мейоза, а объединение двух таких нередуцированных диплоидных гамет дает в F_1 тетраплоидные зиготы с конституцией $AABB$.

У тетраплоидного растения ($AABB$), имеющего два набора хромосом A и два набора хромосом B , в мейозе происходит нормальная конъюгация хромосом с образованием бивалентов A/A и B/B , после чего хромосомы нормально расходятся к полюсам, так что получаются гаметы (AB), сбалансированные как по хромосомам, так и по генам. Такой аллотетраплоид плодovit. Для него характерно собственное гибридное сочетание морфологических, физиологических и экологических признаков, отличное от тех сочетаний, которыми обладали один и другой диплоидные родительские виды. И он размножается в чистоте, сохраняя свою промежуточную гибридную конституцию, благодаря внутривидовой конъюгации и расхождению хромосом (A/A и B/B) в мейозе.

Между этим аллотетраплоидом и его диплоидными родительскими видами существует преграда, создаваемая хромосомной стерильностью. Гибриды между ними, в тех случаях, когда они образуются, в F_1 триплоидны, а триплоиды у растений стерильны вследствие нарушений, возникающих в мейозе. Наш новый аллотетраплоид $AABB$ плодovit, обладает своим особым сочетанием признаков, в отношении которого он размножается в чистоте, и стерилен при скрещивании с наиболее близкими к нему диплоидными видами. Следовательно, этот аллотетраплоид представляет собой новый биологический вид гибридного происхождения.

Аллополиплоидия — весьма обычный способ видообразования у покрытосеменных, папоротников и некоторых других групп растений. Согласно недавним оценкам, 47% видов покрытосеменных

и 95% видов папоротникообразных (папоротники и близкие к ним группы) — полиплоиды. Большую часть полиплоидов составляют аллополиплоиды (см. Grant, 1971).

Среди широко распространенных культурных растений известно немало аллополиплоидов. Примерами служат американские сорта хлопка (*Gossypium hirsutum* и *G. barbadense*; $2n=4x=52$), пшеница (*Triticum aestivum*; $2n=6x=42$) и табак (*Nicotiana tabacum*; $2n=4x=48$) ($4x$ — тетраплоид; $6x$ — гексаплоид и т. п.). *Nicotiana tabacum* с геномом *SSTT* — аллотетраплоид, происходящий от двух южноамериканских диплоидов ($2n=24$), близкий к ныне существующим видам *N. tomentosiformis* (*TT*) и *N. silvestris* (*SS*) (Clausen, 1941).

Гибридное видообразование у растений

Аллополиплоидия — один из нескольких способов гибридного видообразования у растений. Под гибридным видообразованием подразумевается возникновение в потомстве естественного гибрида новой линии, размножающейся в чистоте и изолированной от родительских видов и от своих сибсов в гибридной популяции. Эта новая линия должна преодолеть такие препятствия, как гибридная стерильность и разрушение гибридов. Аллополиплоидия выполняет эту задачу. Есть и другие механизмы, достигающие той же конечной цели без изменения числа хромосомных наборов. Здесь приводится краткое описание двух таких механизмов (более детальное изложение см. Grant, 1971).

Допустим, что родительские виды различаются по двум или более независимым транслокациям (*P, Q, ...*). При этом один родительский вид будет иметь набор *PPQQ*, а другой — *ppqq*. Гибрид F_1 от такого скрещивания представляет собой гетерозиготу по двум (или по многим) транслокациям (*P/p Q/q*) и поэтому обладает той или иной степенью хромосомной стерильности. Однако в F_2 он может дать в результате расщепления несколько классов структурно гомозиготных плодовых форм.

Два из таких классов плодовых потомков — родительские типы, но они не являются новыми линиями. Кроме того, этот гибрид может дать гомозиготных рекомбинантов (*PPqq* и *ppQQ*), а это уже не только плодовые, но и новые типы. Более того, они отделены от родительских видов и друг от друга преградой, создаваемой хромосомной стерильностью, хотя в данном случае она выражена слабо.

Если число независимых транслокаций больше, то хромосомная стерильность, создающая преграды вокруг новых гомозиготных рекомбинантов, усиливается, и новая линия соответственно становится более изолированной. В основу описанной здесь модели были положены транслокации. Аналогичное воздействие на

стерильность оказывают независимые инверсии или транспозиции, которые можно использовать в этой модели, произведя соответствующие изменения.

Описанный выше процесс был назван рекомбинационным видообразованием. Его можно формально определить как возникновение в потомстве межвидового гибрида, обладающего хромосомной стерильностью, нового структурно гомозиготного рекомбинационного типа, плодового при скрещиваниях в пределах данной линии, но изолированного от других линий и от родительских видов преградой, создаваемой хромосомной стерильностью.

Процесс рекомбинационного видообразования обнаружен среди потомков экспериментальных гибридов *Nicotiana* (*Solanaceae*), *Elymus* (*Gramineae*) и *Gilia* (*Polemoniaceae*). Его роль в природе остается неясной. Вероятно, такое видообразование возникает время от времени, но реже, чем аллополиплоидия.

Внутренние изолирующие механизмы определяются генными факторами — генами, обуславливающими стерильность, гаметными летальными, генами несовместимости и т. п., а также сегментными перестройками, обуславливающими хромосомную стерильность. Теоретически, казалось бы, нет никаких причин, по которым в основе процесса, параллельного рекомбинационному видообразованию, не могли бы лежать не хромосомные перестройки, а генные факторы стерильности. Однако этот возможный способ гибридного видообразования еще не подвергся исчерпывающему изучению.

В некоторых группах растений межвидовые гибриды плодовые и изоляция между видами обеспечивается главным образом наружными преградами. Экологическая и сезонная изоляция, а также изоляция, обусловленная строением цветка, — главные преграды, разделяющие виды. Морфологические, физиологические и поведенческие различия между видами, ведущие к возникновению таких преград, находятся, конечно, под контролем генов. У потомков естественных межвидовых гибридов, если они появляются, происходит расщепление по генным различиям и по соответствующим признакам, определяющим внешнюю изоляцию. Это создает возможность для возникновения продуктов межвидовой рекомбинации с новыми сочетаниями признаков, закладывающих основу новых, внешне изолированных субпопуляций. Если внешняя изоляция сохраняется и в дальнейшем, то из этих субпопуляций могли бы возникнуть новые виды гибридного происхождения.

Вероятные примеры гибридного видообразования, происходящего путем расщепления и рекомбинации по признакам, определяющим наружные преграды, описаны в нескольких группах растений. Возможно, что вид живокости *Delphinium gypsophilum*, растущий у подножий гор в Калифорнии, возник именно так, от

скрещивания *D. recurvatum* × *D. hesperium* (Ranunculaceae) (Lewis, Epling, 1959). Аналогичные примеры обнаружены у *Amaranthus* (Amaranthaceae), *Carex* (Cyperaceae) и в других родах.

Мы не знаем, играет ли гибридное видообразование существенную роль в эволюции животных. Большинство эволюционистов животных отрицает это (см., например, Мауг, 1963; White, 1973). Однако время от времени появляются сообщения о, по-видимому, гибридном происхождении новых видов в разных группах животных (например, Miller, 1955—о дятлах и Ross, 1958—о цикадах); во всяком случае о такой возможности следует помнить. Этот вопрос требует дальнейших глубоких исследований.

Проблема симпатрического видообразования

Одной из спорных проблем эволюционной биологии остается симпатрическое видообразование. Дискуссии по этому поводу породили довольно большое число журнальных статей и книг. Один из возникающих при этом вопросов состоит в теоретической возможности симпатрического видообразования; на этот вопрос теперь можно ответить утвердительно. Затем встает вопрос о реальности существования симпатрического видообразования в природе; мнения по этому вопросу в настоящее время резко расходятся. В высказываниях за и против немало путаницы.

Необходимо представить проблему симпатрического видообразования в более ясной и четкой форме. Сначала мы уточним условия, при которых предположительно происходит симпатрическое видообразование, а затем можно перейти к обсуждению того, осуществим ли данный процесс при этих ограничительных условиях. Для нашей темы очень важны три группы условий.

Во-первых, необходимо уточнить, возникает ли интересующее нас симпатрическое видообразование в результате первичной дивергенции, или в результате гибридизации, или попеременно тем и другим путем. Видообразование путем аллополиплоидии является симпатрическим и широко распространено в растительном мире. Другие способы гибридного видообразования у растений также симпатричны и встречаются во всяком случае иногда, показывая тем самым, что аллополиплоидия не есть какой-то особый исключительный случай. Истинная проблема, таким образом, сосредоточена на возможности симпатрического видообразования в период первичной дивергенции.

Во-вторых, надо указать систему размножения организма, участвующего в симпатрическом видообразовании. Если это самооплодотворение, то особой проблемы не возникает. Сложная ситуация складывается при симпатрическом видообразовании у организмов со свободным скрещиванием вследствие затопляющего эффекта перекрестного оплодотворения.

В-третьих, какая микрогеографическая зона имеется в виду при употреблении термина «симпатрический»? Симпатрия может быть либо смежной, либо биотической (см. гл. 18), и при обсуждении данной проблемы следует проводить различие между этими двумя состояниями. Симпатрическое видообразование гораздо легче осуществимо в смежно-симпатрической, чем в биотически-симпатрической зоне.

Смежно-симпатрическое видообразование

Мы займемся здесь первичной дивергенцией в свободно скрещивающейся популяции, где дивергирующие линии занимают смежно-симпатрические зоны. Дивергенция вызывается дизруптивным отбором в соседних зонах, которые различаются по условиям среды, и до некоторой степени защищена от затопления благодаря частичному пространственному разделению этих зон.

Известен ряд конкретных примеров как у растений, так и у животных, когда дивергенция в таких условиях доходила до уровня расы. Одним из хороших примеров у растений служит, среди прочих, свободно скрещивающийся злак *Agrostis tenuis* в Великобритании, образовавший различные эдафические расы на разных примыкающих друг к другу типах почвы (Antonovics, 1971). Интересным примером у насекомых служит пестрокрылка *Rhagoletis* (Tephritidae).

Личинка яблонной пестрокрылки (*Rhagoletis pomonella*) в Северной Америке живет и кормится на плодах культурных яблонь (*Malus*) и местного боярышника (*Crataegus*). Популяции насекомого на яблонях и боярышнике принадлежат к разным расам. Пестрокрылки спариваются на растении-хозяине, после чего самки откладывают яйца на плоды. Личинки развиваются в плодах, и следующее поколение взрослых особей появляется и скрещивается опять-таки на растении-хозяине, завершая цикл (Bush, 1969a).

В плодородных районах на севере США боярышник и яблоня растут в непосредственной близости друг от друга. И расы *Rhagoletis pomonella*, обитающие на различных растениях-хозяевах, также находятся здесь в близком соседстве. То, что каждая раса пестрокрылки спаривается на соответствующем растении-хозяине, позволяет сохранить им расовую дифференциацию, несмотря на смежность их местообитания (Bush, 1969a).

Боярышник — уроженец Северной Америки, тогда как яблоня была ввезена на этот континент. Поэтому первоначальным растением-хозяином *Rhagoletis pomonella* служил, вероятно, боярышник. Известно, что пестрокрылка заражала яблоню в Северной Америке начиная с 1866 г. По-видимому, она переключилась с боярышника на яблоню в XIX в. (Bush, 1969a).

Образование этой новой расы по хозяину, возможно, произошло в какой-либо смежно-симпатрической зоне. Распознавание и предпочтение определенного растения-хозяина у близкого рода *Procecidochares*, а возможно, также у *Rhagoletis* контролируется единичным геном. Следует помнить, что спаривание происходит на растении-хозяине. Поэтому мутация гена, управляющего распознаванием хозяина, может положить начало процессу смежно-симпатрического расообразования (Bush, 1969a; Hueffel, Bush, 1972).

Все эти данные служат приемлемыми косвенными доказательствами возможности дивергенции до стадии рас по хозяину. Однако нас интересует проблема симпатрического образования видов.

Rhagoletis pomonella — один из четырех видов-двойников. Эти виды симпатричны, но заражают плоды растений, принадлежащих к разным семействам. Хозяевами представителей группы *Rh. pomonella* служат роды, относящиеся к следующим семействам:

<i>Rh. pomonella</i>	Rosaceae
<i>Rh. mendax</i>	Ericaceae
<i>Rh. cornivora</i>	Cornaceae
<i>Rh. zephyria</i>	Caprifoliaceae

Такое распределение по хозяевам могло возникнуть в результате перехода с представителей одного семейства растений на представителей другого в симпатрической зоне (Bush, 1969b).

Существование смежно-симпатрического видообразования у пестрокрылок доказывается путем экстраполяции от образования рас к образованию видов. Подобные экстраполяции рискованны. Тем не менее характер распространения этих пестрокрылок позволяет предполагать наличие у них смежно-симпатрической дивергенции на разных таксономических уровнях. Изучение этой проблемы продолжается.

Узкие видоспецифичные пищевые ниши обычны во многих группах насекомых. Соблазнительно предположить, что резкие переходы из одной пищевой ниши в другую, подобно тому как это было постулировано для пестрокрылок, служат обычным способом видообразования у насекомых.

Биотически-симпатрическое видообразование

Образование генетически отличной популяции в пределах биотически-симпатрической зоны у какого-либо свободно скрещивающегося организма сопряжено с серьезными затруднениями. Новая популяция подвержена затоплению и реабсорбции родитель-

ской популяцией. В обычных условиях такой процесс происходит в природе не может.

Симпатрическая дивергенция в перекрестнооплодотворяющейся популяции требует интенсивного дизруптивного отбора. Однако интенсивному отбору сопутствует тяжелый генетический груз, который может оказаться непосильным для данной популяции.

В экспериментальных популяциях *Drosophila melanogaster* и *Musca domestica* проводили сильный дизруптивный отбор. Эти эксперименты оказались успешными в том отношении, что между «высокими» и «низкими» по тому или иному признаку селекционными линиями возникла сильная дивергенция. Между этими дивергировавшими линиями создавалась также частичная репродуктивная изоляция (Thoday, Gibson, 1962, 1970; Streams, Pimentel, 1961; Pimentel, Smith, Soans, 1967; Soans, Pimentel, Soans, 1974).

Сами по себе эти результаты обнадеживают. Следует, однако, признать, что линии, выделенные в экспериментах по дизруптивному отбору, еще очень далеки от видового статуса.

Роль дизруптивного отбора облегчилась бы, если бы он сочетался с ассортативным скрещиванием. Такое сочетание факторов могло бы возникнуть, если бы признак, подвергающийся дизруптивному отбору, вызывал позитивное ассортативное скрещивание. В таких случаях дизруптивный отбор мог бы вызвать данную степень дивергенции при пониженной плате за отбор.

Проблема биотически-симпатрического видообразования находится в настоящее время на теоретической и экспериментальной стадиях исследования. Пока еще нет никаких данных, которые бы свидетельствовали о том, что биотически-симпатрическое первичное видообразование играет какую-то роль в природе.

Введение

В двух предшествующих главах мы рассмотрели несколько способов видообразования. Попытаемся теперь найти общие черты у этих различных способов, как это было сделано в одной из моих ранее вышедших книг (Grant, 1963).

Процесс видообразования можно разбить на четыре основных компонента: 1) цель; 2) этапы на пути к достижению этой цели; 3) пути, состоящие из различных последовательностей этапов; 4) поля. Описав эти основные компоненты, мы сможем рассматривать разные способы видообразования как различные их сочетания.

Цель

Симпатрические виды приспособлены к разным нишам или местообитаниям, находящимся на общей территории. Приспособления каждого вида к его нише или местообитанию основаны на сочетаниях признаков и на сочетаниях генов, детерминирующих эти признаки. Вид — это то поле, на котором происходит процесс рекомбинации генов или, точнее, создание полезных в приспособительном отношении генных рекомбинаций.

Не все продукты рекомбинации, которые могут быть созданы в результате полового процесса, полезны в приспособительном отношении. Многие из них полностью или частично нежизнеспособны и представляют собой напрасное расходование репродуктивного потенциала популяции. Функция репродуктивных изолирующих механизмов состоит в том, чтобы удерживать свободное скрещивание и создание рекомбинаций в пределах, полезных в приспособительном отношении. Эти пределы обычно соответствуют границам биологических видов.

Сущность видообразования состоит, таким образом, в создании различных репродуктивно изолированных наборов приспособительных сочетаний генов.

Этапы

Процесс видообразования складывается из ряда последовательных этапов: 1) создание изменчивости по множественным генам; 2) образование нового сочетания аллелей; 3) закрепление этого

нового сочетания аллелей в дочерней популяции; 4) защита нового сочетания аллелей механизмами репродуктивной изоляции.

Рассмотрим поочередно каждый из этих этапов. При этом удобно исходить в наших рассуждениях из определенных, хотя и свехупрощенных изменений генотипов. Так, предковый вид с генотипом $A/A\ B/V$ дает начало очередному виду $a/a\ b/b$.

1. *Создание изменчивости по множественным генам.* Предковая популяция $A/A\ B/V$ должна приобрести какие-то аллели a и какие-то аллели b . В данном контексте нас интересуют три главных источника такой изменчивости в природных популяциях: а) изменчивость, существующая обычно в полиморфных популяциях, т. е. изменчивость, накапливающаяся за длительные периоды времени; б) новая изменчивость, возникающая в результате гибридизации; в) новая изменчивость, создающаяся в результате спорадических взрывов мутаций, генных или хромосомных.

2. *Образование новых сочетаний аллелей.* В предковой популяции $A/A\ B/V$ в результате полового процесса возникает некоторое количество генотипов $a/a\ b/b$. Однако эти генотипы вначале редки, а кроме того, они вновь разрушаются тем же половым процессом.

3. *Закрепление нового сочетания аллелей в дочерней популяции.* Закрепление нового сочетания аллелей $aabb$ в одной из дочерних популяций представляет собой решающий шаг в процессе видообразования. Существует два основных пути закрепления генов.

Один путь — это отбор при широком свободном скрещивании в одной из географических рас предкового вида. Направленный отбор в пользу генотипа $a/a\ b/b$ в большой свободно скрещиваемой популяции, генофонд которой содержит преимущественно аллели A и B , постепенно повышает частоты аллелей a и b и в конечном счете приводит к замещению генотипа $AABV$ генотипом $aabb$. Плата за отбор при этом процессе очень высокая, и он протекает медленно. Однако популяция, которая способна выдержать гибель большого числа особей в процессе отбора и имеет возможность производить замещение в течение длительного времени, в конечном счете достигнет новой адаптивной цели.

Другой путь — инбридинг. Если редкие особи $aabb$ могут скрещиваться между собой или самооплодотворяться, то число их будет быстро увеличиваться. Закрепление новых сочетаний генов будет происходить быстрее и обойдется дешевле в смысле избирательной гибели при инбридинге, чем при отборе и свободном скрещивании.

Известно два способа инбридинга, играющего роль в природных популяциях, а именно скрещивание в небольших популяциях, сводящееся практически к скрещиванию между сибсами или, самое большее, двоюродными сибсами, и самооплодотворение. Тре-

тий способ — ассортативное скрещивание генетически сходных особей, — возможно, также имеет важное значение, но о его роли в природных популяциях пока еще известно мало.

4. *Защита новых сочетаний аллелей при помощи репродуктивной изоляции.* Механизмы репродуктивной изоляции возникают двумя путями: в качестве побочных продуктов дивергенции генотипов (см. гл. 21) и в качестве продуктов отбора, направленного на репродуктивную изоляцию как таковую (см. гл. 24).

Пути

Этапы 1 и 3 бывают представлены в разных формах. Эти формы могут сочетаться различным образом, в результате чего возникает много альтернативных путей.

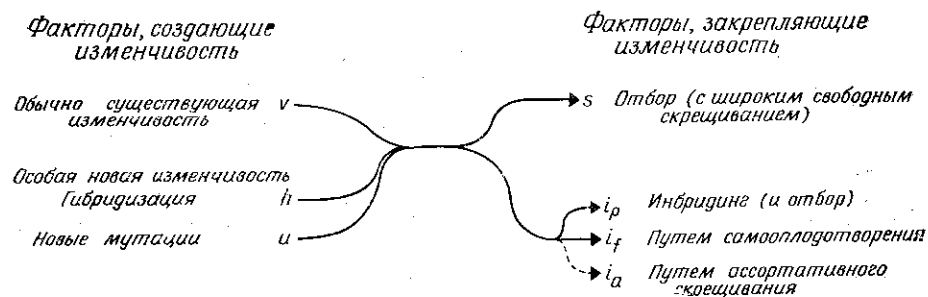


Рис. 23.1. Пути видообразования (Grant, 1963).

Объяснения см. в тексте.

Обозначим для удобства разные формы возникновения и закрепления изменчивости буквенными символами.

Этап 1

- Обычно существующая изменчивость (v)
- Гибридизация (h)
- Новые мутации (u)

Этап 3

- Отбор (с широким свободным скрещиванием) (s)
- Инбридинг (и отбор) (i)
 - В небольших популяциях (i_p)
 - Путем самооплодотворения (i_f)
 - Путем ассортативного скрещивания (i_a)

Теперь мы можем связать друг с другом разные варианты этапов 1 и 3 (рис. 23.1), чтобы выявить альтернативные пути. Так, существует путь $v-s$, путь $v-i_p$ и так далее. Число

возможных путей, представленных на рис. 23.1, равно 9 или 12 в зависимости от того, принимается ли в расчет ассортативное скрещивание (i_a) или нет.

Модели

Процесс видообразования может иметь место в пространственных полях трех типов, а именно в аллопатрических, смежно-симпатрических и биотически-симпатрических. Сочетая поля этих трех типов с 9 или 12 путями, можно получить множество возможных моделей. Конечно, большинство этих возможных моделей вряд ли встречаются в природе или неизвестны; однако при этом остается достаточное число моделей, которые либо реальные, либо заслуживают серьезного внимания.

Мы перечислим здесь 8 моделей, соответствующих способам видообразования, обсуждавшимся в гл. 21 и 22. Способы видообразования, стоящие в начале этого перечня, известны, а стоящие в конце представляют собой возможные способы, которые в настоящее время изучаются.

$v-s$, аллопатрическая.

$v-i_p$, аллопатрическая.

$h-i$, биотически-симпатрическая.

$h-u-i$, биотически-симпатрическая.

$v-i_p$ смежно-симпатрическая.

$v-i_f$ биотически-симпатрическая

$v-s$ биотически-симпатрическая.

$v-i_a$ биотически-симпатрическая.

Географическое видообразование.

Кваттовое видообразование.

Рекомбинационное видообразование и гибридное видообразование с расщеплением в отношении наружных преград.

Видообразование путем аллополиплоидии.

Смежно-симпатрическое видообразование у свободно скрещивающихся насекомых и растений (вполне определенная возможность).

Биотически-симпатрическое видообразование у самооплодотворяющихся растений и беспозвоночных (вполне определенная возможность).

Биотически-симпатрическое видообразование у свободно скрещивающихся организмов при дисруптивном отборе.

(Рассматривается некоторыми учеными как реальная возможность, а другими, к которым отношусь и я, как возможность весьма отдаленная).

Биотически-симпатрическое видообразование у свободно скрещивающихся организмов с ассортативным спариванием (некая возможность).

Введение

Предполагается, и к тому же с достаточным основанием, что существует два способа возникновения репродуктивной изоляции. Первый способ состоит в развитии механизмов репродуктивной изоляции как побочных продуктов дивергенции от расового до видового уровня, о чем говорилось в предыдущих главах. При этом дивергировавшие виды могут сосуществовать симпатрически.

Однако первичные механизмы репродуктивной изоляции, развившиеся как побочные продукты дивергенции, не могут полностью предотвратить гибридизацию. Некоторое число гибридов все же образуется. Такие гибриды, по всей вероятности, будут нежизнеспособны, стерильны, слабо или совсем плохо приспособлены к условиям среды. Следовательно, образование этих гибридов представляет собой напрасную трату репродуктивного потенциала родительского вида.

В таких условиях родительскому виду выгодно в селективном отношении усилить существующие первичные изолирующие механизмы новыми преградами, которые бы эффективно предотвращали гибридизацию. В тех случаях, когда репродуктивная изоляция обладает селективным преимуществом, действие отбора может быть направлено на создание специальных механизмов репродуктивной изоляции ради самой этой изоляции.

В настоящей главе мы кратко опишем этот второй способ возникновения репродуктивной изоляции. Отбор на создание репродуктивной изоляции как таковой известен также в литературе как эффект Уоллеса или процесс Уоллеса, названный так в честь великого современника Дарвина А. Р. Уоллеса; кроме того, его называют смещением признака в репродуктивной фазе.

Процесс отбора

Отбор на репродуктивную изоляцию как таковую вступает в действие при одновременном наличии следующих условий: 1) видовые популяции находятся в симпатрическом контакте; 2) между ними происходит гибридизация; 3) гибриды и их потомки нежизнеспособны, стерильны или же уступают в адаптивном отношении родительским формам по каким-либо иным аспектам; 4) снижение репродуктивного потенциала родительскими видами, вы-

званное гибридизацией, невыгодно с точки зрения отбора; иными словами, предотвращение гибридизации создает определенное селективное преимущество по сравнению с существующим положением вещей; 5) в одном или в обоих родительских видах существует индивидуальная изменчивость по признакам, оказывающим влияние на репродуктивную изоляцию,

Пятое условие затрагивает самую суть селективного процесса. Мы должны допустить, что видовая популяция полиморфна в отношении легкости гибридизации с чужим видом и что гибридизация вызывает некоторые вредные эффекты. При таких условиях те особи данной видовой популяции, которые обладают преградами, препятствующими гибридизации, приносят в следующие поколения своей популяции большее число жизнеспособных и плодовитых потомков, чем свободно гибридизирующие сестринские особи; в результате произойдет повышение частоты генов этих первых особей и их распространение по всей популяции.

Перечисленные выше условия сильно варьируют в разных парах видов и в разных группах организмов. Биотическая симпатрия (условие 1), например, чаще наблюдается среди насекомых и однолетних растений, чем среди крупных наземных позвоночных и крупных древесных растений. А неблагоприятные селективные последствия потери репродуктивного потенциала (условие 4) гораздо сильнее выражены у недолговечных организмов, таких как однолетние растения и мелкие насекомые, чем у долгоживущих многолетних растений с высокой избыточной плодовитостью.

В ряде групп видов условия, содействующие отбору на развитие изоляции, иногда реализуются, а иногда отсутствуют. Отбор, направленный на изоляцию, не представляет собой универсального процесса.

В тех случаях, когда процесс отбора на изоляцию имеет место, он относится главным образом к тем изолирующим механизмам, которые действуют в родительском поколении. Конечная цель адаптации — предупреждение гибридизации. И наиболее эффективным образом эта цель может быть достигнута путем создания таких механизмов, как этологическая изоляция или несовместимость, которые действуют до оплодотворения.

Это правило можно распространить и на те организмы, у которых материнская особь вынашивает и выкармливает зародыша, как у млекопитающих и у большинства семенных растений. В таких случаях теоретически возможно, чтобы отбор создавал преграды, которые действуют на ранних стадиях поколения F_1 . Разумное объяснение этому состоит в том, что хотя гибридный зародыш, развитие которого прекращается на одной из ранних стадий, в результате чего гибридизация блокируется, не служит столь эффективной преградой, как этологическая изоляция, тем

не менее эффективность размножения при этом несколько выше, чем при создании стерильных или нежизнеспособных взрослых гибридных особей.

Фактические данные

Один из подходов к изучению эффективности отбора в природных популяциях основан на использовании пары видов с перекрывающейся симпатрией (рис. 24.1, I). У двух видов A и B имеются расы, аллопатрические по отношению друг к другу (A_a

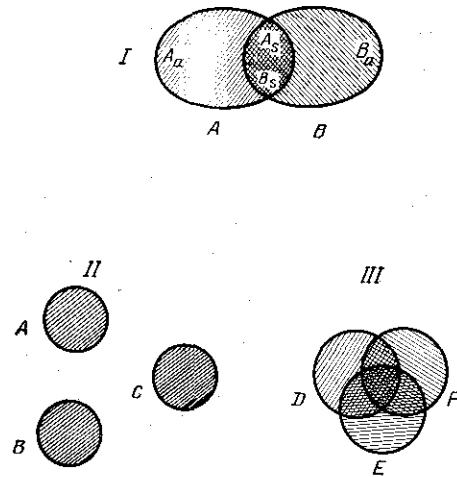


Рис. 24.1. Два типа распространения у групп видов, в которых можно сравнивать аллопатрические и симпатрические популяции по степени изоляции в родительском поколении.

I — пара частично симпатрических видов. II и III — группы видов, в которые входят аллопатрические и симпатрические виды.

и B_a), и другие расы, которые симпатричны (A_s и B_s). Сравним мощность этологических или других преград, действующих до оплодотворения, в случае аллопатрических и в случае симпатрических рас.

Это сравнение было проведено для частично симпатрических пар видов *Drosophila* (*D. pseudoobscura* и *D. miranda*), древесниц (*Microhyla carolinensis* и *M. olivacea*, *Hyla ewingi* и *H. verreauxi*), флоксов (*Phlox pilosa* и *Ph. glaberrima*) и некоторых других организмов. В каждом из этих случаев либо сама этологическая изоляция, либо какой-либо измеримый ее компонент более сильно развит в областях, где эти два вида симпатричны, чем там, где они аллопатричны (Dobzhansky, 1951a; Blair, 1955; Littlejohn, 1965; Levin, Kerster, 1967; Levin, Schaal, 1970).

Так, на юге США брачные призывы *Microhyla carolinensis* и *M. olivacea*, участвующих в создании этологической изоляции, сильно различаются в зоне симпатрического перекрывания, но мало отличаются при сравнении аллопатрических рас этих двух видов (Blair, 1955). Аналогичная расовая изменчивость призывных песен обнаружена у частично симпатрической пары видов *Hyla ewingi* и *H. verreauxi* на юго-востоке Австралии (Littlejohn, 1965).

Более обширные сравнения такого же рода были произведены в надвиде *Drosophila paulistorum*. Этот тропический американский надвид состоит из шести полувидов (Амазонский, Андский и т. д.), которые встречаются в различных частично симпатрических сочетаниях. Мощность этологической изоляции между полувидами можно измерить в смешанных лабораторных популяциях и выразить количественно в виде коэффициента изоляции (I). Этот коэффициент изменяется от 0 до 1, где 0 означает свободное скрещивание, а 1 — полную изоляцию (Енгман, 1965).

Коэффициент изоляции был вычислен для сочетаний аллопатрических рас и сочетаний симпатрических рас, представляющих 8 пар полувидов (например, Амазонская × Андская; Амазонская × Гвианская и т. д.) в надвиде *D. paulistorum*. Величины I для сочетаний рас в разных парах полувидов показаны в табл. 24.1. Коэффициент изоляции по всему обширному и сложному надвиду *D. paulistorum* был устойчиво выше между симпатрическими расами пары полувидов, чем между аллопатрическими расами той же самой пары полувидов (за одним исключением) (Енгман, 1965).

Таблица 24.1

Значения коэффициента изоляции (I) для сочетаний рас в разных парах полувидов

Сочетания рас	I (пределы колебаний)	I (среднее значение)
Аллопатрические полувиды	0,46—0,76	0,67
Симпатрические полувиды	0,68—0,96	0,85

Другая ситуация, в которой можно выявить отбор, направленный на создание изоляции, представлена на рис. 24.1, II и III. На нем изображена группа видов, содержащая несколько аллопатрических биологических видов (A, B, C) и несколько симпатрических видов (D, E, F). При этом сравнение силы изолирующих механизмов родительского поколения производится в межвидовых сочетаниях двух классов: аллопатрический × аллопатрический и симпатрический × симпатрический.

Подходящей группой организмов для проведения такого сравнения служит группа видов гилии (*Polemoniaceae*). Эта естест-

Таблица 24.2

Значение показателя несовместимости (S/FI) для сочетаний разных видов

Сочетания видов	S/FI (пределы колебаний)	S/FI (среднее значение)
Аллопатрические	7,7—24,8	18,1
Симпатрические	0,0—1,2	0,2

венная группа однолетних растений состоит из 9 биологических видов, распространенных на Тихоокеанском побережье Северной и Южной Америки. Эти виды по своему географическому распространению делятся на два класса: пять видов, встречающихся у подножий холмов и в долинах Калифорнии, в значительной степени симпатричны; четыре других вида, растущие на береговой линии и на близлежащих островах, полностью аллопатричны по отношению друг к другу и лишь в редких случаях симпатричны с краевыми популяциями, относящимися к первому классу. Искусственные гибриды F_1 между этими девятью видами высокостерильны: хромосомная стерильность возникает при любых сочетаниях (Grant, 1966b).

Поскольку эти растения — однолетние травы и притом цветущие только один раз за год, завязывание семян имеет для них чрезвычайно важное значение. По этой же причине продукция семян, из которых развиваются стерильные гибриды, наносит серьезный ущерб репродуктивному потенциалу.

Эффективным препятствием к образованию гибридов у *Gilia* служит несовместимость. Мощность преград между видами, создаваемых несовместимостью, можно определить количественно в искусственных межвидовых скрещиваниях. Хорошей мерой для этого служит среднее число гибридных семян, производимых на один перекрестноопыленный цветок при большом числе цветков в определенном межвидовом скрещивании (S/FI) (Grant, 1966b).

Величину S/FI определяли для 20 межвидовых сочетаний из 9 изученных видов гилии. Оказалось, что два географических класса гибридных комбинаций резко различались по степени несовместимости (табл. 24.2). Преграды, создаваемые несовместимостью, очень сильно выражены между симпатрическими видами, тогда как между аллопатрическими видами они незначительны (Grant, 1966b).

Этологическая изоляция

Видоспецифичность опознавательных признаков и особенностей ухаживания хорошо развита в большинстве групп животных. К ним относятся брачное оперение, демонстрационное поведение

и песни у птиц, брачные танцы и обонятельные сигналы у насекомых и так далее. Разного рода опознавательные сигналы различны у разных видов. Их функция состоит в том, чтобы способствовать внутривидовому и препятствовать межвидовому спариванию.

Происхождение видоспецифичных признаков, связанных с ухаживанием, следует, вероятно, приписывать главным образом отбору, направленному на изоляцию, хотя вполне возможно, что в этом участвуют и другие селективные факторы. Так, признаки, связанные с ухаживанием, действуют как факторы, стимулирующие половое поведение, и могут быть, во всяком случае до некоторой степени, результатами отбора, направленного на повышение продуктивности как таковой; но этот способ отбора не позволяет объяснить видоспецифичность признаков, связанных с ухаживанием. И опять-таки некоторые различия в признаках и поведении, связанных с ухаживанием, могли возникнуть как побочные продукты дивергенции; однако было бы трудно объяснить более утонченные видоспецифичные атрибуты ухаживания как побочные эффекты дифференциации, относящейся к добыванию пищи и другим экологическим аспектам жизни. Наиболее правдоподобная гипотеза состоит в том, что эти связанные с ухаживанием признаки, столь распространенные в животном царстве, представляют собой главным образом продукты отбора, направленного на этологическую изоляцию.

Часть VI

Макроэволюция

Глава 25

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ВРЕМЯ

Природа макроэволюции

Макроэволюция подразумевает изменения гораздо большего масштаба, чем те, которые происходят при микроэволюции и видообразовании. Изменения макроэволюционного уровня состоят в развитии признаков, по которым различаются такие крупные группы, как роды, семейства, отряды, классы и типы. Подобные события происходят в геологическом масштабе времени.

Методы исследования, применяемые при изучении макроэволюции, не могут не отличаться от тех, которые используются при изучении микроэволюции и видообразования. Генетика, экология и систематика на уровне низших категорий — главные подходы к изучению микроэволюции и видообразования, тогда как все, что нам известно о макроэволюции, получено в результате палеонтологических и сравнительно-морфологических исследований. Работы по генетике популяций и близким к ней областям позволяют получить прямые данные об эволюционных силах. Однако сведения относительно крупных событий в процессе органической эволюции дают палеонтология и сравнительная анатомия.

Изучением эволюционной биологии на макроуровне и на других уровнях обычно занимаются разные группы исследователей, и их представления о роли эксперимента, масштабах времени и других предметах нередко расходятся. Многие палеонтологи и морфологи старшего поколения недооценивали значение генетических исследований для эволюционной теории; в свою очередь биологи, изучающие популяции ныне живущих организмов, часто имеют довольно смутное представление о временном элементе макроэволюции. Источником многих противоречий в эволюционной биологии служат характерные различия между макро- и микроэволюционистами в отношении методов исследования, образа мышления и общей подготовки.

Одна из проблем эволюционной биологии касается того, представляет ли собой макроэволюция просто продолжение микроэво-

люции или же между этими двумя процессами имеется какое-то существенное различие. Сформулируем две крайние точки зрения по этому вопросу: 1) единственное различие между макро- и микроэволюцией — продолжительность этих процессов, т. е. первый процесс представляет собой просто продолжение второго; 2) в макроэволюции участвуют особые факторы или процессы, которые мы не обнаруживаем на микроэволюционном уровне, например скачкообразные изменения, системные мутации, ортогенетические процессы, старение рас и т. п. Каждая из этих точек зрения имеет своих приверженцев — первая многочисленных, а вторая — всего лишь горстку; однако нас здесь интересуют не личности, а сама проблема и пути ее решения.

Можно отметить, что первая точка зрения находится на верном пути в смысле экономичности гипотез: если мы не можем выявить эволюционную силу или фактор на уровне микроэволюции, допускающем экспериментирование, мы не вправе выдумывать их для гораздо менее ясных макроэволюционных явлений. По этой и по ряду других причин вторая точка зрения никогда не могла получить широкого признания среди эволюционистов.

Но укажем и на слабое место первой точки зрения: она допускает возможность экстраполяции данных, полученных в результате экспериментального изучения 10, 50 и 100 поколений в лаборатории, на события, происходившие на протяжении миллионов или десятков миллионов лет в природе. Она не учитывает в должной мере возможности, скрытые в геологическом времени.

Возможна также и третья точка зрения, позволяющая привести в соответствие то, что нам известно о микроэволюции и видообразовании, с геологическим масштабом времени. Ее высказал Симпсон (Simpson, 1944), и она теперь получила довольно широкое распространение. Эта третья точка зрения признает эволюционные силы и факторы, разработанные популяционной биологией, но отказывается от простой экстраполяции с микроэволюции на макроэволюцию.

Вполне возможно, что известные нам эволюционные силы и факторы действовали в разные периоды истории данной группы разными путями. Возможно, что частота мутаций в прошлом отличалась от их частоты в настоящее время. Возможно, что в прошлом среда изменялась быстро, а теперь она стабилизировалась, или наоборот. Данная группа могла быть географически широко распространена на одной стадии и узко эндемична на другой. Или, возможно, она состояла на одной стадии из многочисленных симпатрических видов, а на другой была монотипической.

Говоря о длительности времени, на протяжении которого могли происходить макроэволюционные изменения, нам следует также иметь в виду возможность возникновения уникальных событий,

имевших далеко идущие последствия. Какой-либо наземный организм может колонизировать отдаленный ненаселенный остров только однажды, после чего он начинает эволюционировать на этой занятой им территории в каком-либо новом направлении. Какой-либо примитивный микроорганизм в результате заражения может приобрести симбионта, дающего ему возможность производить фотосинтез.

В пользу этой третьей точки зрения на макроэволюцию имеется довольно много данных. Макроэволюция и в самом деле отличается от микроэволюции, поскольку макроэволюция — процесс исторический.

Главные стадии истории Земли

Историю Земли удобно разделить на четыре главные стадии в соответствии с преобладающим на каждой из них способом осуществления процесса космического развития: 1) атомная эволюция, в процессе которой происходили ядерные реакции, приводившие к образованию водорода, а затем к построению из него других атомов; 2) химическая эволюция, в процессе которой атомы объединялись с образованием химических соединений различной степени сложности, в том числе неживых органических молекул; 3) органическая эволюция, к которой относятся все события, начиная от возникновения жизни и до появления высших животных; 4) культурная эволюция, т. е. накопление и передача из поколения в поколение культурного наследия, начавшаяся после того, как человек поднялся в своем развитии выше животного.

Можно установить приблизительный возраст всех этих стадий. Образование Земли как твердого тела произошло 4,5—5 млрд. лет назад. Возраст Земли установлен по количественному соотношению между ураном и свинцом и между различными изотопами свинца в земной коре; эти соотношения создаются в процессе радиоактивного распада, скорость которого известна. Самые древние известные нам вулканические породы образовались 3,0—3,5 млрд. лет назад (см. Dott, Batten, 1971), а самые древние осадочные породы — 3,4—3,8 млрд. лет назад (Cloud, 1974). Атомная эволюция преобладала в формообразовательном периоде истории Земли, а затем она постепенно перешла в химическую эволюцию.

Химическая эволюция в конечном счете достигла стадии, на которой происходило образование сложных органических молекул. Такие неживые органические соединения подготовили почву для возникновения жизни. К древнейшим известным нам ископаемым организмам относятся бактерии и одноклеточные сине-зеленые водоросли, возраст которых составляет примерно 3,2 млрд. лет; они обнаружены в допалеозойской формации Фиг-Три в

Южной Африке (Barghoorn, 1971; Schopf, 1974). Таким образом, жизнь возникла несколько раньше, чем 3,2 млрд. лет назад, но после того, как химическая эволюция довольно значительно продвинулась вперед. Следовательно, органическая эволюция занимает в истории Земли более 3 млрд. лет (рис. 25.1).

Стадия культурной эволюции относится к последней фазе эволюции человека и таким образом представляет собой весьма

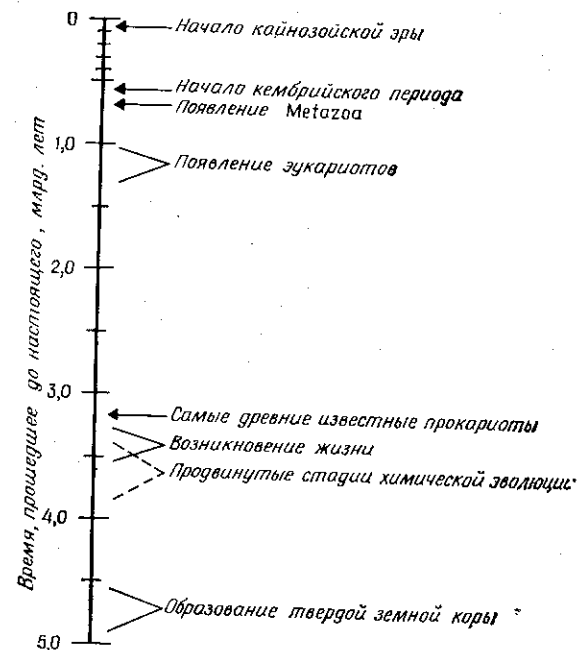


Рис. 25.1. Важнейшие события в истории Земли.

недавнее явление, во всяком случае на планете Земля. Род *Ното* появился примерно 1,3 млн. лет назад. Однако эволюция *Ното* представляет собой смесь органической и культурной эволюции, причем соотношение этих ее двух компонентов варьировало во времени. Переход от преимущественно органической и преимущественно культурной эволюции человека был постепенным, и точное время его установить нельзя. Культурная эволюция будет рассмотрена в части VII.

Возникновение жизни

Важнейшим шагом для возникновения простой формы жизни было образование ДНК или ДНК-подобных макромолекул, обладавших теми свойствами, которые мы сейчас находим у генов.

К этим свойствам относятся способность направлять синтез белков и других веществ, дающих генам возможность сохраняться в виде самостоятельных единиц по крайней мере в течение какого-то времени, а также другая важнейшая способность — способность к репликации.

Для выполнения всех этих процессов необходима пища, служащая источником энергии. Накопление богатых энергией соединений углерода, происходившее в предшествующий период химической эволюции, создало запасы веществ, пригодных в качестве потенциальной пищи.

Накоплению органических соединений в процессе химической эволюции благоприятствовали два условия, существовавшие на этой стадии, но нарушившиеся впоследствии. Этими двумя условиями были отсутствие живых организмов и отсутствие в атмосфере свободного кислорода. Именно наличием живых организмов и свободного кислорода обусловлен распад органических соединений, происходящий в современном мире. Отсутствие этих факторов в пребиотическом мире означало, что органические молекулы, образовавшиеся в результате спонтанных химических реакций, будут сохраняться и накапливаться.

Химические реакции, в процессе которых образуются молекулы органических веществ, действительно происходят спонтанно, что было доказано экспериментально. Если создать атмосферу, состоящую из водорода, воды, аммиака и метана, и подвергнуть ее действию электрических разрядов, естественной радиоактивности, космических лучей или ультрафиолета, то в ней спонтанно образуются различные органические соединения, в том числе аминокислоты.

Поэтому логично предположить, что в течение стадии химической эволюции могло происходить образование и накопление «органического бульона», содержавшего запасенную энергию. А в какой-то момент в процессе химической эволюции, очевидно, возникли молекулы нуклеиновых кислот, обладавшие генетической активностью. Эти первые частицы живого представляли собой, вероятно, «голые гены», жившие за счет энергии, запасенной в органическом бульоне.

Гены обладают способностью к репликации, размножению и мутированию. Репликация создает фракцию мутантных форм. Размножение продолжается до пределов, устанавливаемых физическими факторами среды. В результате между генами или их носителями рано или поздно возникает конкуренция за ресурсы среды, имеющиеся в ограниченном количестве, и в этой конкуренции некоторые виды будут размножаться более успешно, чем другие. Таким образом, тенденция к эволюции — один из основных атрибутов жизни в мире ограниченных ресурсов. Возникновение жизни положило начало процессу органической эволюции.

Главные стадии органической эволюции

Разделим теперь общий период органической эволюции, составляющий 3,2—3,5 млрд. лет, на отдельные стадии. На основе способа питания и структурной организации наиболее продвинутых форм, характерных для каждой стадии, можно выделить 5 таких стадий. В дальнейших разделах мы обсудим каждую стадию отдельно.

Перечислим эти стадии: 1) простые гетеротрофные частицы, вирусоподобные или бактериоподобные; 2) прокариотические автотрофные фотосинтезирующие или хемосинтезирующие клетки, примерами которых служат сине-зеленые водоросли и автотрофные бактерии; 3) эукариотические аэробные клетки, примерами которых служат одноклеточные зеленые водоросли и жгутиковые;

Таблица 25.1

Возраст разных геологических периодов (Kuip, 1961; Dott, Batten, 1971)

Эра	Период	Возраст, млн. лет до настоящего времени
		0
Кайнозой	Четвертичный	2,5
	Позднетретичный (неоген)	27
	Раннетретичный (палеоген)	65
Мезозой	Мел	130
	Юра	185
	Триас	230
Палеозой	Пермь	265
	Карбон	355
	Девон	413
	Силур	425
	Ордовик	475
	Кембрий	600
Докембрий	Поздний докембрий	700

4) простые многоклеточные аэробные организмы, примерами которых служат многоклеточные зеленые водоросли, печеночники и губки; 5) сложно организованные животные, например Metazoa и наземные растения.

Стадии 1—4 занимают большую часть времени, в течение которого проходила органическая эволюция, — от 3,2—3,5 млрд. лет назад и до начала палеозоя, т. е. 0,6 млрд. лет до настоящего времени (см. рис. 25.1). Древние ископаемые прокариоты — бактерии и сине-зеленые водоросли — обнаружены в следующих формациях (Barghoorn, 1971):

Формация Фиг-Три, Южная Африка	3,2 млрд. лет
Сланцы Ганфлинт, Онтарио, Канада	1,6—1,9 млрд. лет
Формация Биттер-Спрингс, Австралия	1 млрд. лет

В формации Биттер-Спрингс обнаружены также зеленые водоросли и предполагаемые грибы (Barghoorn, 1971). Сообщалось также о находках примитивных эукариотов во флоре Бек-Спринг (Калифорния), которая имеет возраст 1,3 млрд. лет (Cloud, 1974). Таким образом, примитивные эукариоты появились не менее 1,0—1,3 млрд. лет назад.

Стадия 5 начинается в позднем докембрии и разворачивается в кембрии. Древние ископаемые Metazoa — кишечнополостные и кольчатые черви — встречаются в фауне Эдиакары в Австралии, относящейся к позднему докембрию, абсолютный возраст которого определяется в 0,7 млрд. лет (Simpson, 1969). Основные группы водных Metazoa стали более многочисленными позднее, в кембрии (см. табл. 25.1 и рис. 25.1 и 25.2).

Начальные стадии эволюции

На протяжении примерно первых двух миллиардов лет органической эволюции было сделано несколько крупных шагов вперед в отношении питания и структурной организации; эти шаги имели важное значение для последующей эволюции многоклеточных организмов. Такими шагами явились: автотрофное питание, в частности фотосинтез; аэробное дыхание; эукариотическая клеточная организация; половое размножение. Точно указать на шкале, изображенной на рис. 25.1, момент возникновения этих свойств мы не можем; по всей вероятности, они появились где-то между 3,5 и 1,3 млрд. лет до настоящего времени и в той последовательности, в какой они здесь перечислены.

Непрерывный рост примитивных гетеротрофных частиц неизбежно должен был привести к постепенному истощению первич-

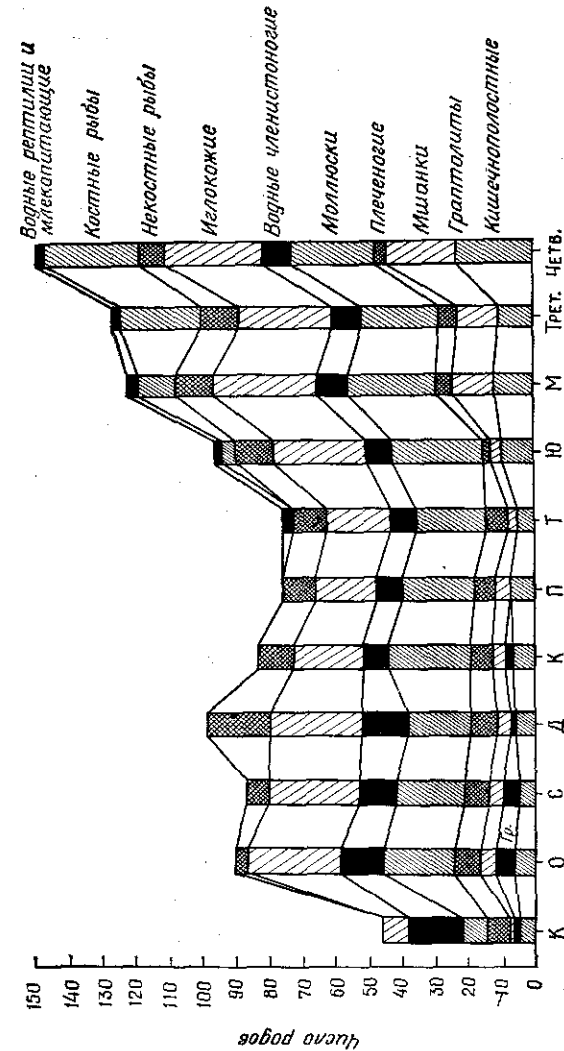


Рис. 25.2. Палеонтологические данные по водным Metazoa (Simpson, 1969). Показано число отрядов в разных крупных группах, известное для каждого периода от кембрийского до четвертичного.

ного «органического бульона». А в условиях истощения запасов пищи способность организмов самостоятельно синтезировать себе пищу из неорганического сырья — воды и двуокси углерода — давала огромное преимущество. Развитие способности к фотосинтезу и хемосинтезу у примитивных прокариотов было крупным успехом, достигнутым на ранних стадиях эволюции. Оно проложило путь для второго важного шага — развития аэробного дыхания.

Первичная атмосфера Земли содержала водород, но в ней не было свободного кислорода; она обладала восстановительными, а не окислительными свойствами. В таких условиях примитивным гетеротрофным частицам и клеткам приходилось, вероятно, добывать энергию из органического бульона путем брожения. А брожение — процесс, в метаболическом смысле не эффективный, поскольку при этом большая часть энергии углеродных соединений остается неиспользованной. В процессе аэробного дыхания, обеспечивающего более полный распад углеродных соединений, освобождается гораздо больше энергии. Организмы, получающие необходимую им энергию за счет клеточного дыхания, могут функционировать при гораздо более высокой скорости метаболизма, чем организмы, получающие ее за счет брожения.

Для аэробного дыхания необходима атмосфера, содержащая кислород. Кислород образуется при фотосинтезе в качестве побочного продукта. По мнению тех, кто изучает ранние стадии истории Земли, переход от первоначальной бескислородной атмосферы к атмосфере, содержащей кислород, произошел в результате активности примитивных фотосинтезирующих организмов. Возникновение окислительной атмосферы, делающей возможным дыхание, было постепенным и очень медленным процессом. Именно медленность этого процесса могла быть причиной длительной задержки — 2 млрд. лет или более — между возникновением жизни и появлением эукариотов и Metazoa (см. рис. 25.1).

Эукариотическая клеточная организация, при которой многочисленные генные центры собраны в настоящие хромосомы, все функции распределены между ядром и цитоплазмой и клетка содержит такие органеллы, как хлоропласты и митохондрии, была другим большим шагом вперед в смысле сложности структуры и способности самостоятельно осуществлять разнообразные жизненные процессы.

Два основных компонента полового размножения — оплодотворение и мейоз — стали возможными благодаря группировке генов в настоящие хромосомы и заключению хромосом в ядро у эукариотов. Половое размножение как упорядоченный и симметричный метод создания комбинативной изменчивости (см. гл. 7) возникает на уровне одноклеточных эукариотов.

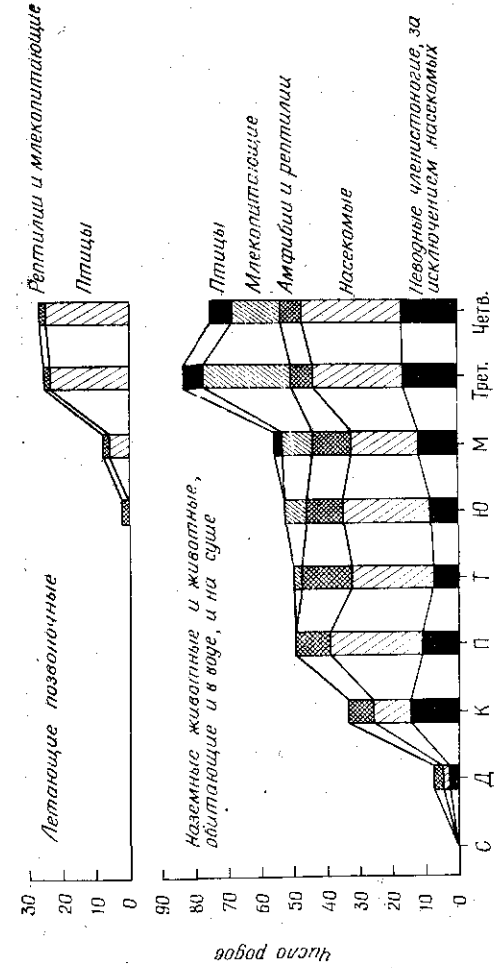


Рис. 25.3. Палеонтологические данные по неводным животным (Simpson, 1969).

Показано число отрядов в разных крупных группах, известное для каждого периода от силурийского до четвертичного.

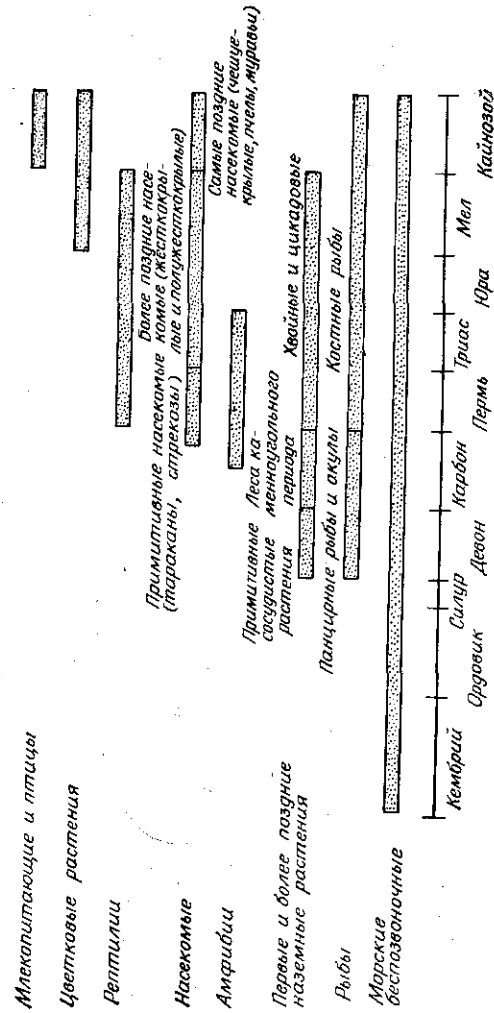


Рис. 25.4. Периоды расцвета и господства разных крупных групп организмов (Grant, 1963).

Стадия сложных многоклеточных организмов

Стадия сложных многоклеточных организмов занимает последние 700 млн. лет истории Земли. Такие организмы редко встречаются среди ископаемых остатков позднего докембрия, но становятся весьма обильными и разнообразными в кембрии. Животные и растения на протяжении всего кембрия и ордовика обитали в воде; в силуре и в девоне они вышли на сушу, а в карбоне постепенно становились все лучше приспособленными к жизни в воздушной наземной среде. Современные животные и растения относятся к кайнозойской эре, которая началась 65 млн. лет назад (табл. 25.2).

Таблица 25.2

Хронология кайнозойской эры (Raven, Axelrod, 1974)

Период	Эпоха	Возраст, млн. лет до настоящего времени
Четвертичный	Современная	0,01
	Плейстоцен	2,5
Позднетретичный (неоген)	Плиоцен	10
	Миоцен	27
Раннетретичный (палеоген)	Олигоцен	38
	Эоцен	54
	Палеоцен	65

Возрастающее разнообразие представителей Metazoa на протяжении фанерозоя изображено графически на рис. 25.2 и 25.3. Последовательное доминирование различных групп в биологическом мире показано на рис. 25.4.

Введение

Ископаемые остатки по многим группам животных и некоторым группам растений ясно свидетельствуют о существовании длительных изменений, имеющих определенную ориентацию, или направлений эволюции. Под направлением эволюции имеется в виду последовательность прогрессивных изменений в какой-либо филетической линии, изменений, которые происходят в некотором данном направлении и продолжают на протяжении длительного периода времени. Подобные направления эволюции представляют собой факт, установленный палеонтологами. Вывод об их существовании можно также сделать на основании сравнительно-морфологического изучения многих современных групп растений, ископаемых остатков для которых не найдено, но среди которых сохранились последовательности примитивных и прогрессивных форм.

Фактические данные относительно направлений эволюции сейчас хорошо установлены, но их объяснение долгое время вызвало разногласия, которые кое-где еще не улеглись. Две враждующие теории известны под названием ортогенеза и ортоселекции. Преобладающее большинство данных свидетельствует в пользу теории ортоселекции. К вопросу об интерпретации фактов мы вернемся в конце этой главы.

Примеры

Хорошим примером направления эволюции служит увеличение «рога» у титанотерия (*Brontotheriidae*, *Perissodactyla*) в период от эоцена до олигоцена (Osborn, 1929; Simpson, 1967; Stanley, 1974). У раннеэоценового титанотерия *Eotitanops* не было рога (рис. 26.1, А). У позднеэоценовых титанотериев на лицевой части черепа имелись небольшие костные выступы (рис. 26.1, Б и В). Тупые рогообразные выступы умеренной величины были у раннеолигоценового титанотерия *Megacerops*, а у другого олигоценового рода — *Brontotherium* — были очень большие «рога» (рис. 26.1, Г).

Другим классическим примером направления эволюции служит пресноводная улитка *Viviparus* (ранее известная под названием *Paludina*, сем. *Viviparidae*) из плиоценовых отложений Европы. На рис. 26.2 изображен последовательный ряд раковин

все более молодого возраста из позднего плиоцена. С течением времени раковина становится все более тесно закрученной и все более скульптурированной (Abel, 1929).

Наиболее известный и хорошо документированный пример среди всех известных эволюционных рядов касается изменения

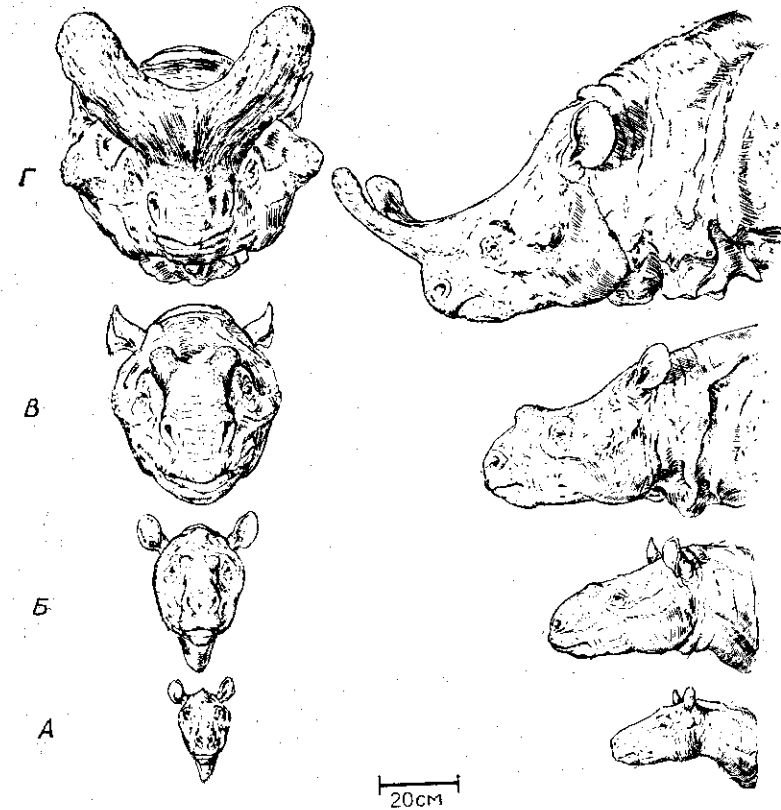


Рис. 26.1. Направления эволюции рога у титанотерия (Stanley, 1974).

А. *Eotitanops borealis* (ранний эоцен). Б. *Manteoceras manteoceras* (средний эоцен). В. *Protitanotherium emarginatum* (поздний эоцен). Г. *Brontotherium platyceras* (ранний олигоцен).

зубов, конечностей и других частей тела у лошадей в течение третичного периода. Направления эволюции в семействе лошадей (*Equidae*) будут описаны в дальнейших параграфах.

Некоторые направления эволюции наблюдаются одновременно в нескольких отдельных группах, развиваясь параллельно и независимо. Так, тенденция к увеличению размеров тела наблю-

Таблица 26.1

Возраст разных родов семейства лошадей (по данным Simpson, 1951 и личного сообщения Симпсона)

Эпоха	Северная Америка	Старый Свет	Южная Америка
Современная	<i>Equus</i>	<i>Equus</i>	<i>Equus</i>
Плейстоцен	<i>Equus</i>	<i>Equus</i> <i>Stylohipparion</i>	<i>Equus</i> <i>Hippidion</i> <i>Onohippidium</i> <i>Parahipparion</i>
Плиоцен	<i>Equus?</i> <i>Pliohippus</i> <i>Calippus</i> <i>Nannippus</i> <i>Neohipparion</i> <i>Hipparion</i> <i>Megahippus</i> <i>Hypohippus</i>	<i>Stylohipparion</i> <i>Hipparion</i> <i>Hypohippus</i>	
Миоцен	<i>Merychippus</i> <i>Archaeohippus</i> <i>Megahippus</i> <i>Hypohippus</i> <i>Parahippus</i> <i>Anchitherium</i>	<i>Anchitherium</i>	
Олигоцен	<i>Miohippus</i> <i>Mesohippus</i> <i>Haplohippus</i>		
Эоцен	<i>Epihippus</i> <i>Orohippus</i> <i>Hyracotherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	
Поздний палеоцен	<i>Hyracotherium</i> = (= <i>Eohippus</i>)		

исходила главным образом в Северной Америке, хотя в Евразии, Африке и Южной Америке в разное время в течение третичного и четвертичного периодов имела место эволюция боковых линий.

Мы не будем пытаться дать здесь общий обзор эволюции лошадей, поскольку это уже сделал Симпсон (Simpson, 1951); наше внимание будет сосредоточено на некоторых направлениях в эволюции этой группы. Главными среди них были: 1) размеры тела; 2) длина хвоста; 3) механика конечности; 4) длина конечности;

5) форма головы; 6) величина головного мозга и степень его сложности; 7) коренные зубы. Нижеследующее изложение основано главным образом на работах Симпсона (Simpson, 1951, 1953).

Что касается размеров тела, то у *Hyracotherium* они были

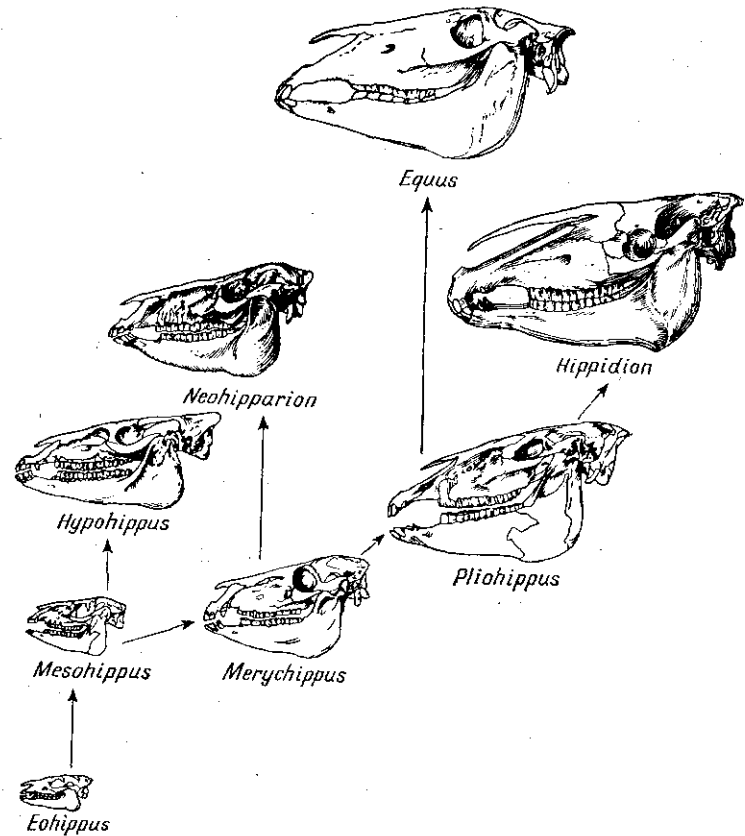


Рис. 26.4. Эволюция черепа у лошадей (Simpson, 1951).

Все черепа изображены в одинаковом масштабе.

небольшими, как и у ранних *Condylarthra*; разные виды достигали 25—50 см высоты, в отличие от всем известных больших размеров *Equus*. Общее увеличение размеров тела происходило во многих линиях, в том числе у представителей *Equinae* из олигоцена и плиоцена. Об основных этапах этого эволюционного ряда позволяют судить изображения голов и конечностей, выполненные в одинаковом масштабе (рис. 26.4 и 26.5). Следует также отме-

тять, что увеличение размеров, хотя оно достаточно хорошо выражено, происходило в разные периоды времени с различной скоростью, не распространялось на все семейство лошадей и нередко обращалось вспять у разных родов, в том числе и у самих *Equus*.

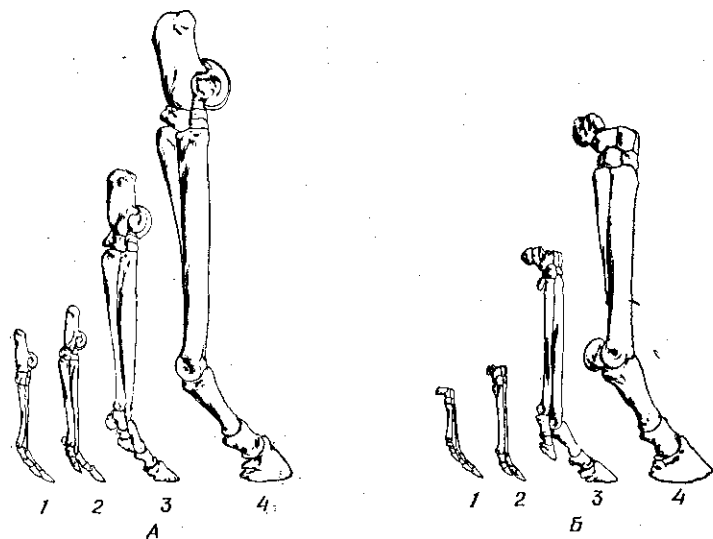


Рис. 26.5. Эволюция ноги у лошади (Simpson, 1951).

Все ноги изображены в одинаковом масштабе. А. Задняя нога. Б. Передняя нога. 1 — *Hyracotherium*; 2 — *Mesohippus*; 3 — *Merychippus*; 4 — *Equus*.

Хвост изменялся от длинного по сравнению с размерами тела у *Hyracotherium* до относительно короткого и длинношерстного у *Equus*.

Наиболее ярко выраженным направлением в эволюции ноги лошади была редукция числа пальцев. Начальная точка этого направления — предковые *Condylarthra*, которые были пятипалыми. У *Hyracotherium* на передних конечностях было по четыре, а на задних — по три пальца (рис. 26.6, А). Лошади, жившие в олигоцене, миоцене и на протяжении большей части плиоцена, были трехпалыми (рис. 26.6, Б и В). Среди трехпалых лошадей можно заметить разницу между представителями более древних родов, у которых боковые пальцы хорошо развиты (рис. 26.6, Б), и более поздними формами, у которых они укорочены (рис. 26.6, В). Завершается этот ряд однопалой конечностью у плиоценового рода *Pliohippus* и у его более поздних потомков, в том числе у *Hippidion* и *Equus* (рис. 26.6, Г).

Уменьшение числа пальцев сопровождается изменением механики конечности. У *Condylarthra* и *Hyracotherium* на пальцах

были подушечки, и эти животные при ходьбе опирались на эти подушечки, как это делают собаки. Самые древние трехпалые лошади в олигоцене и некоторые из их прямых потомков в миоцене также опирались на подушечки (рис. 26.6, Б). Однако у другой ветви трехпалых миоценовых лошадей и у более поздних однопалых лошадей нога обладала пружинящим действием. Вес тела ложится у них не на подушечки всех пальцев, которых уже нет, а на концевую фалангу среднего пальца, одетую копытом, (рис. 26.5, 3 и 4; 26.6, В и Г).

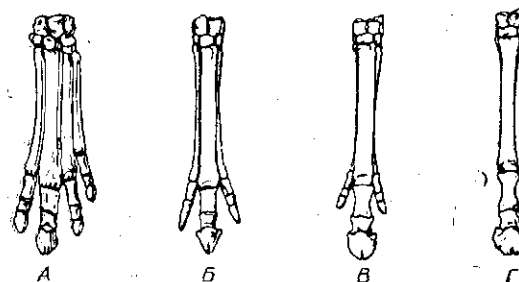


Рис. 26.6. Эволюция ноги и пальцев у лошади (Simpson, 1951; Romer, 1966). Масштаб различный. А. *Hyracotherium*. Б. *Mesohippus*. В. *Merychippus*. Г. *Pliohippus*.

По мнению Симпсона, у трехпалых лошадей с пружинящей ногой два коротких боковых пальца, возможно, иногда служили для опоры, несколько облегчая нагрузку на средний палец. У однопалых лошадей эти боковые пальцы в конце концов исчезли. У них вес тела целиком ложится на копыта, одевающие средние пальцы. Прочные связки, прикрепляющие мышцы к костям этих пальцев, играют роль рессор при беге.

Изменения в строении конечности носили эпизодический, а не медленный и постепенный характер; эти изменения происходили лишь в некоторых линиях и со сравнительно высокой скоростью.

Увеличение длины конечности в эволюции лошадей частично объясняется увеличением размеров тела. Переход от конечности, имеющей пальцы, к пружинящей ноге, снабженной копытом, еще больше увеличило эффективную длину конечности, потому что при этом лошади стали ходить и бегать «на цыпочках».

На рис. 26.4 можно видеть многочисленные и сложные изменения как в пропорциях черепа, так и в его размерах. Морда вытягивается, а кости нижней челюсти становятся шире. Эти изменения в строении черепа связаны с изменением зубов, которые будут рассмотрены в следующем разделе.

Другие изменения головы лошадей коррелированы с изменением объема головного мозга. У *Hyracotherium* мозг был малень-

кий, подобно мозгу рептилий и примитивных млекопитающих (рис. 26.7). В дальнейшей истории семейства головной мозг увеличивался в размерах и становился сложнее по мере того, как в

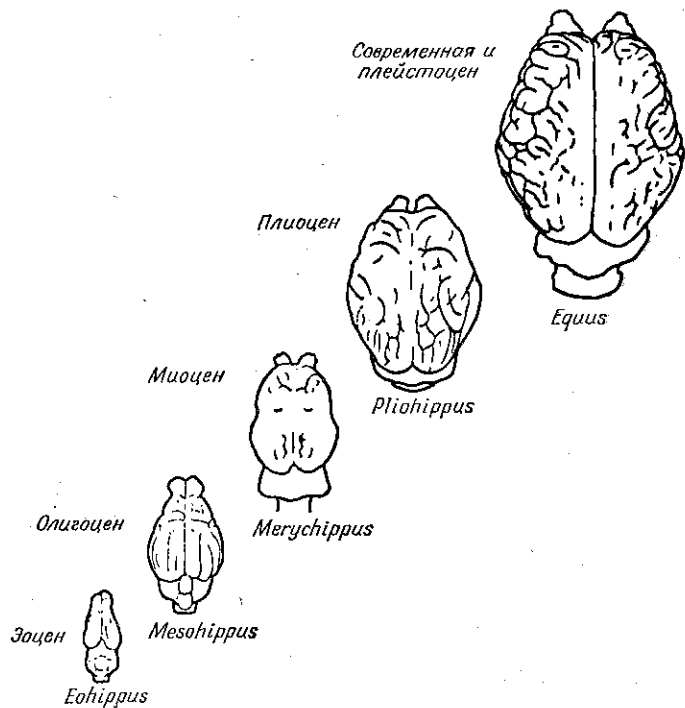


Рис. 26.7. Эволюция головного мозга у лошадей (Simpson, 1951).

Головной мозг, реконструированный на основе слепков, снятых с черепных коробок, изображен в одинаковом масштабе. Недавно получены данные (Radinsky, 1976), свидетельствующие о том, что у *Hyracotherium* (= *Eohippus*) мозг был более развит, чем показано на этом рисунке.

нем развивались области, связанные с развитием высшей нервной деятельности у современных млекопитающих. Прогрессивное развитие мозга и высшей нервной деятельности у лошадей происходило постепенно на протяжении всего третичного и четвертичного периодов (рис. 26.7).

Направления эволюции зубов у лошадей

Направления эволюции зубов у лошадей очень сложны и для их подробного описания пришлось бы прибегнуть к очень специальной терминологии. Для наших целей будет достаточно общего очерка эволюции зубов у лошадей с использованием минимального количества терминов.

Зубы *Equus* обладают следующими прогрессивными признаками: 1) дифференцировка режущих передних зубов для откусывания и коренных зубов для пережевывания; 2) большие размеры коренных зубов; 3) высокая коронка у коренных зубов; 4) увеличение числа функциональных (жевательных) коренных зубов — по шести на каждой стороне каждой челюсти; 5) сильное развитие на жевательной поверхности складок (лофодонтность), состоящих из эмали; 6) развитие между складками твердого цемента.

У *Hyracotherium* этим признакам соответствуют следующие примитивные особенности зубов: 1) более слабая дифференцировка передних и боковых зубов; 2) меньшие размеры зубов; 3) низкая коронка у коренных зубов; 4) отсутствие жевательных зубов (на каждой стороне каждой челюсти имелось по три коренных зуба, но это не были настоящие жевательные зубы); 5) складки эмали на жевательных поверхностях более простые и более низкие; 6) отсутствие цемента (рис. 26.4 и 26.8).

Эти различия в строении зубов отражают различия в пище. *Hyracotherium* обитал в лесах и объедал листву деревьев, а *Equus* — травоядное животное, обитающее в степях.

Многочисленные различия в признаках зубов между *Equus* и *Hyracotherium* возникли в результате ряда направлений эволюции; так, например, жевательные зубы стали крупнее (направление 2), коронки их стали выше (направление 3), складчатость усложнилась (направление 5) и т. д. Увеличение числа жевательных зубов произошло в результате постепенного превращения у *Equus* трех ложнокоренных зубов *Hyracotherium* в зубы, сходные с коренными, — процесс, известный под названием моляризации.

Эти изменения разных признаков зубов происходили не одновременно, а в разное время. Моляризация (направление 4) имело место главным образом в эоцене и олигоцене, а затем она более или менее прекратилась. Увеличение высоты коронки (направление 3) произошло в основном в миоцене, причем оно коснулось только таких вновь возникших травоядных групп, как *Merychippus*, тогда как у миоценовых лошадей, питавшихся листвой деревьев, коронки зубов оставались низкими.

Признаки зубов изменялись постепенно, один тип переходил в другой. Подобную интерградацию можно наблюдать в тех случаях, когда одна филогенетическая линия представлена ископаемыми зубами в ряде очень близких по возрасту геологических горизонтов. Рассмотрим линию *Parahippus*—*Merychippus*—*Nannippus* из миоцена и плиоцена, изображенную на рис. 26.8. На рис. 26.9 показано изменение высоты коронки и жевательной поверхности в более полной последовательности стадий в той же линии. Ясно видно постепенное и почти непрерывное увеличение высоты коронки.

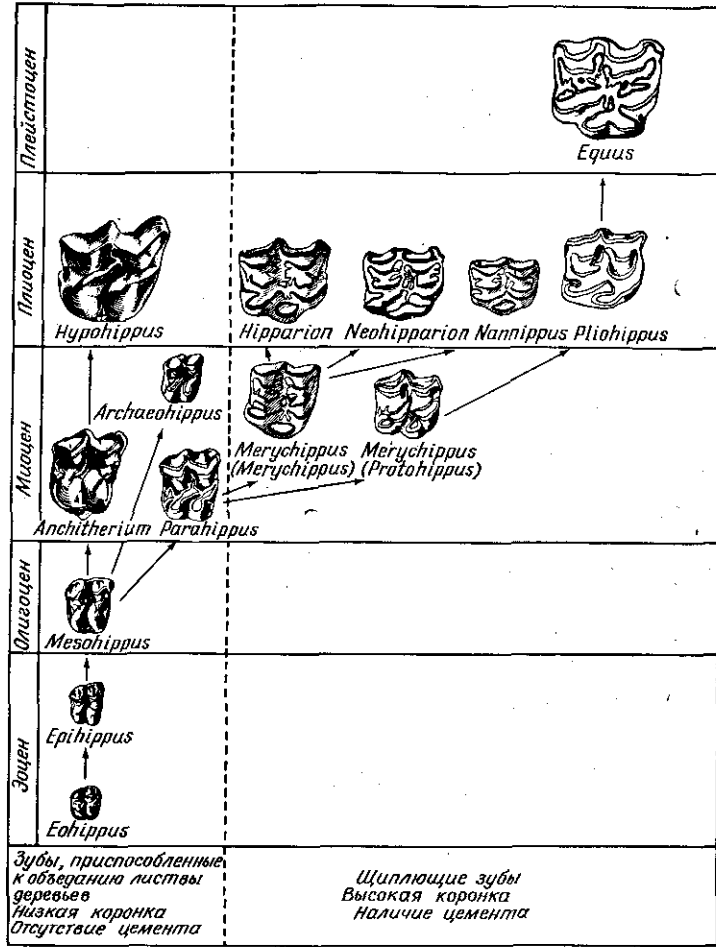


Рис. 26.8. Эволюция зубов у лошадей (Simpson, 1951).

На рисунках (выполненных в одинаковом масштабе) показан характер складок на жевательной поверхности верхних коренных зубов. Другие признаки перечислены в нижней части рисунка.

Далее можно дополнить позднемиоценовый отрезок ряда, изображенного на рис. 26.9. Даунс (Downs, 1961) провел подробное количественное изучение различий в зубах между двумя популяциями *Merychippus* из формаций Маскалл и Коалинга. Эти две популяции разделены промежутком в 1—2 млн. лет. Черты сходства и незначительные различия в складчатости зубов у этих популяций можно видеть на рис. 26.10.

Даунс (Downs, 1961) измерил ряд признаков зубов в выборках взрослых особей *Merychippus* из популяций формаций Мас-

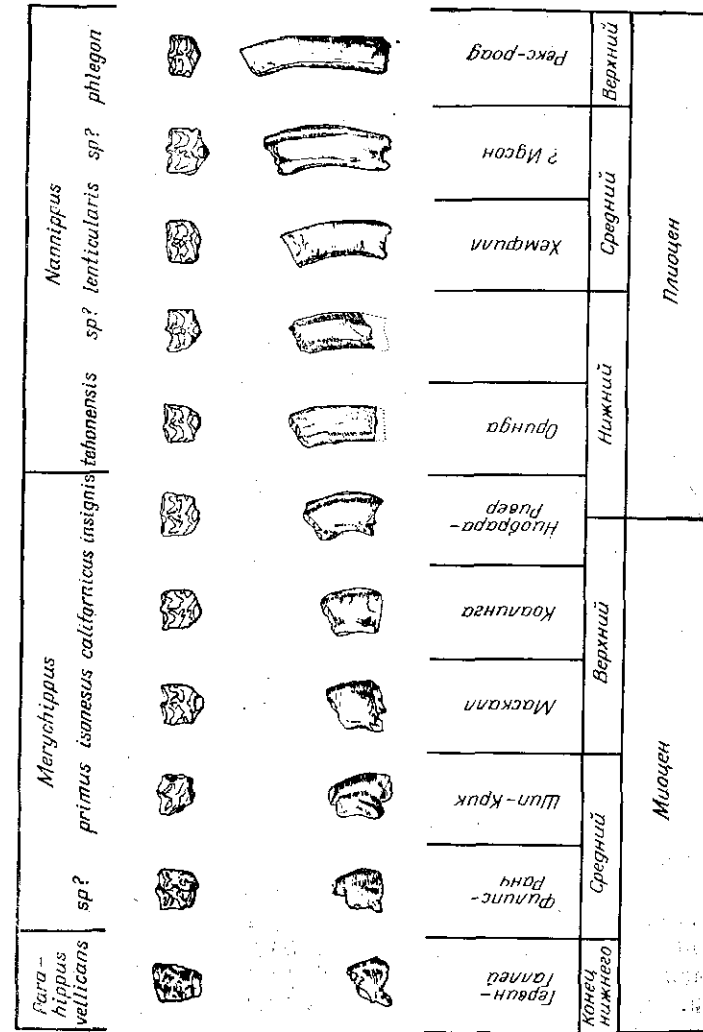


Рис. 26.9. Эволюция высоты коронки коренных зубов в линии лошадей из миоцена и плиоцена (Sirtton, 1947).

калл и Коалинга, и статистически обработал полученные данные. Некоторые из его результатов представлены в табл. 26.2. Отметим, во-первых, что в пределах каждой популяции существует значительная индивидуальная изменчивость, и, во-вторых, что средние значения и диапазоны изменчивости у двух изучавшихся популяций слегка различаются. Различия по средним (в том числе по некоторым средним, не включенным в табл. 26.2) по большей части статистически достоверны. Тем не менее между этими дву-

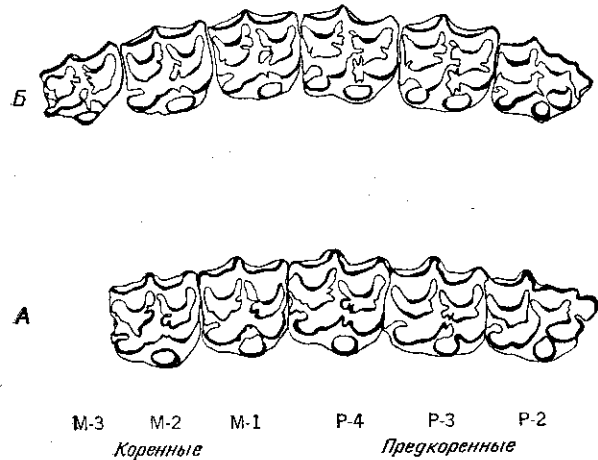


Рис. 26.10. Складки эмали на верхних коренных и предкоренных зубах двух позднемiocеновых видов *Merychippus* (Downs, 1961).

А. *M. seversus*, формация Маскалл. Б. *M. californicus*, формация Сев. Коалинга.

мя популяциями наблюдается значительное перекрывание, как показывают пределы изменчивости и стандартные отклонения, приведенные в табл. 26.2. Статистический характер различий между популяциями Маскалл и Коалинга образует мост, соединяющий макроэволюционные и микроэволюционные изменения.

Известно несколько интересных примеров, когда тот или иной признак зубов появлялся в какой-либо древней полиморфной ископаемой популяции в качестве одного из вариантов, а затем закреплялся в качестве постоянного признака в более поздней популяции. Здесь снова можно проследить возникновение макроэволюционного направления из микроэволюционного изменения.

Один такой случай относится к определенной складке (известной под названием «кроше») на верхних коренных зубах в линии *Mesohippus* — *Equus*. У *Mesohippus* эта складка обычно отсутствовала. Но в некоторых популяциях *Mesohippus* было по несколько мутантных особей с небольшими кроше. У некоторых видов-де-

Таблица 26.2

Изменчивость отдельных верхних коренных зубов у взрослых лошадей (*Merychippus*) из двух позднемiocеновых формаций (Downs, 1961)

Признак и формация	Пределы изменчивости, мм	Среднее, мм	Стандартное отклонение	Число зубов	Статистическая достоверность (P)
Высота коронки нестершихся ложнокоренных и коренных					
Сев. Коалинга (моложе)	30,5—39,6	34,9	2,23	39	<0,01
Маскалл (старше)	24,6—32,3	29,4	2,45	18	
Высота коронки стершихся коренных					
Сев. Коалинга	23,4—33,9	27,9	2,53	57	<0,01
Маскалл	18,1—27,5	22,9	2,37	16	
Суммарная складчатость на коренных					
Сев. Коалинга	2—17	7,6	2,02	66	>0,05
Маскалл	5—11	7,3	1,52	19	

риватов *Miohippus* из олигоцена очень маленькое кроше представляет собой относительно постоянный признак; у других, более поздних видов-дериватов *Parahippus* из раннего миоцена небольшое кроше было постоянным признаком. Позднее в линии, ведущей к *Equus*, кроше достигло значительных размеров (Simpson, 1944; 1953). Зубной цемент впервые появляется аналогичным образом в линии *Parahippus* — *Merychippus*. У *Parahippus* цемент обычно отсутствует, но наблюдается в некоторых его популяциях в качестве полиморфного варианта, а позднее закрепляется в номорфном состоянии у *Merychippus* (Simpson, 1953).

Адаптивная природа направлений эволюции в семействе лошадей

Об адаптивном характере описанных выше изменений можно судить достаточно уверенно на основании тех условий, в которых жили животные. Важными факторами в эволюции лошадей несомненно были местообитание, пища и защита от врагов. Необходимо учитывать как прямые, так и косвенные воздействия этих и других факторов.

В начале третичного периода значительная часть суши была покрыта лесами, однако в результате изменений климата, происходивших в миоцене, эти обширные леса частично были замещены открытыми пространствами саванн и прерий. В плиоцене пло-

щадь, занимаемая луговой растительностью, продолжала расширяться за счет лесов.

В начале третичного периода Equidae обитали в лесах и питались древесной листвой, как уже говорилось выше. Однако в миоцене одна из боковых линий семейства лошадей переселилась в открытые местообитания — саванны и луга — и перешла на питание травой. Такое изменение местообитания и характера питания произошло в Северной Америке; в результате эта боковая линия подверглась, вероятно, сильным новым давлениям отбора, воздействию которых можно приписать многие из наблюдаемых направлений эволюции.

Трава — это грубая жесткая пища, от которой зубы стираются. Изменения зубов, происходившие у лошадей в миоцене и плиоцене, представляют собой по большей части первоначальные и усовершенствованные адаптации к питанию травой. Передние режущие зубы, длинные ряды коренных зубов и складки эмали и цемент на жевательных поверхностях этих зубов — все это необходимо для отщипывания и пережевывания травы. Высокие коронки коренных зубов увеличивают долговечность как самих этих зубов, так и их обладателей.

Некоторые изменения головы также, по-видимому, связаны с переходом к питанию травой. Удлинение морды способствует размещению двух дифференцированных наборов зубов — резцов в передней части и коренных в задней. Широкие челюсти необходимы для того, чтобы в них могли сидеть коренные зубы с высокой коронкой; кроме того, челюсти должны быть мощными, чтобы пережевывать большие количества травы.

Животные, щиплющие траву на открытых пространствах саванн и равнин, гораздо более заметны для хищников, чем животные, обитающие в лесу. Увеличение размеров тела и большая сила — один из эффективных способов защиты от хищников у наземных животных. Другой способ — развитие высшей нервной деятельности, и, наконец, третий — способность к быстрому бегу. Тенденции к развитию этих признаков в семействе лошадей по всей вероятности в значительной степени связаны с тем, что животному, обитающему на равнине, необходимы средства защиты.

Большие размеры тела позволяют решить некоторые проблемы, но создают и новые. Крупной лошади, питающейся травой, нужны, чтобы обеспечить себе питание, более крупные, более твердые и более прочные зубы, чем маленькой лошади, также питающейся травой. Поэтому, как указывает Симпсон (Simpson, 1951), направления эволюции признаков зубов, вероятно, адаптивно коррелированы не только с изменением характера питания, но и с изменением размеров тела.

Увеличение размеров тела оказывало также побочное влияние на скорость бега. Крупной лошади труднее быстро бегать, чем

маленькой, так как этому препятствует ее тяжелое тело; для решения этой проблемы понадобилось усовершенствовать механику конечности. Строение тела *Hyracotherium* было приспособлено для быстрого бега. Для того чтобы хотя бы сохранить такую скорость бега, которой обладал предковый *Hyracotherium*, не говоря уже о том, чтобы превзойти ее, более поздним крупным лошадям необходимо было изменить пропорции конечности и строение пальцев (Simpson, 1951).

Адаптивные аспекты правила Копа

Во многих группах животных наблюдается увеличение размеров тела в течение филогенеза. Эта довольно обычная, но не всеобщая тенденция известна, как уже было отмечено, под названием правила Копа (Cope, 1896; Newell, 1949; Rensch, 1960; Stanley, 1973). Среди млекопитающих такое увеличение размеров наблюдается у сумчатых, хищных, непарнокопытных, парнокопытных, приматов и других групп; параллельные направления эволюции обнаружены у рептилий, членистоногих, моллюсков и других крупных групп.

Большие размеры тела создают разнообразные селективные преимущества, во всяком случае у наземных животных. Здесь будут приведены четыре таких преимущества, хотя при желании к ним можно добавить ряд других.

Размеры тела играют важную роль во взаимоотношениях хищник — жертва. Хищник должен обладать определенной величиной, весом и силой, чтобы победить свою жертву; в свою очередь жертва должна иметь определенную величину и силу, чтобы спастись от хищника. Многие сочетания хищник — жертва оказываются втянутыми в своего рода «гонку вооружений», ведущую ко все возрастающей величине тела у обоих партнеров. Возможно, что между лошадьми и крупными хищниками сложились именно такие взаимоотношения и с такими результатами.

Для развития высшей нервной деятельности необходим большой и сложный головной мозг, а для такого мозга нужна большая голова, что в свою очередь требует большого тела. Отбор на повышение уровня развития мозга мог повлечь за собой отбор на увеличение размеров тела как коррелятивного признака.

Сила, необходимая для борьбы, — еще один признак, коррелированный с размерами тела. В драках между самцами за обладание самками, которые происходят у многих видов копытных, превосходство в размерах и силе дает селективное преимущество. Некоторые направления эволюции, касающиеся изменения размеров, могут быть отчасти результатом полового отбора.

У крупных животных есть еще одно преимущество над мелкими, связанное с сохранением тепла в организме. Большие тела

теряют меньше тепла, чем небольшие, вследствие более благоприятного соотношения между площадью поверхности и объемом.

Тенденция к увеличению размеров никогда не была всеобщей. В некоторых филетических линиях наблюдается такое увеличение, тогда как в других родственных им линиях на протяжении того же периода отмечается, напротив, уменьшение размеров. Известны и такие случаи, когда у одной и той же филетической линии в один период времени эволюция была направлена в сторону увеличения размеров, а в другой — в сторону их уменьшения. Оба эти отклонения от правила Копа обнаружены в семействе лошадей, а также у слонов, оленей и в других группах.

Все это свидетельствует об относительности селективного преимущества, создаваемого большими размерами тела. Увеличение этих размеров выгодно, но лишь в известных условиях. В других условиях оно может не давать никаких преимуществ или даже оказаться невыгодным. У островных животных в общем отмечается тенденция к уменьшению размеров по сравнению с их материковыми предками, что представляет собой отчасти результат отбора на способность к выживанию при строго ограниченных пищевых ресурсах.

Ортогенез или ортоселекция?

Согласно старой теории ортогенеза, направления эволюции определяются какой-то силой, присущей самим организмам. В одном из вариантов этой теории такой внутренней направляющей силой является «потребность» организма, «внутреннее стремление», некий *élan vital* и тому подобное (Lamarck, 1815—1822; Bergson, 1911; Osborn, 1934; Teilhard, 1959 и др.). Этой таинственной внутренней направляющей силой давали разные названия: *besoin* (потребность; Lamarck), *puvoir de la vie* (жизненная сила; Lamarck), *élan vital* (жизненный порыв; Bergson), аристокенез (Osborn), энтелехия (Driesch), телефинализм (*du Noû*) и ортогенез (Teilhard). Присвоение мистических наименований, конечно, никак нельзя назвать научным объяснением. Согласно другому варианту теории ортогенеза, направление эволюции определяется предполагаемой тенденцией мутаций соответствовать этому направлению (Cronquist, 1951; Werth, 1956 и др.). Этот второй вариант представляет собой по крайней мере научную гипотезу, поддающуюся экспериментальному изучению, которая была проверена и оказалась неверной (см. гл. 5).

Короче говоря, ни один из вариантов теории ортогенеза не был научно доказан. В начале XIX в. ортогенез казался прогрессивной теорией. Однако в середине XX в., после создания хорошо обоснованной синтетической теории, он превратился в анахронизм, в одну из неудачных попыток мыслителей прошлых поколений.

Мы обсуждаем здесь отжившую свой век теорию ортогенеза, потому что на самом деле она еще продолжает занимать мысли многих людей. Следует помнить, что вплоть до 30-х и 40-х годов нашего века ортогенез был широко распространенной среди палеонтологов точкой зрения. Некоторые биологи старшего поколения до сих пор все еще склоняются к ортогенетической интерпретации макроэволюции, а другие занимают агностическую позицию, отказываясь признать синтетическую теорию или совершенно отбросить теорию ортогенеза. Кроме того, ортогенез под тем или другим названием (*élan vital*, энтелехия, аристокенез, телефинализм и т. д.) всегда обладал необычайно притягательной силой для литераторов и богословов, интересующихся эволюцией (см., например, Teilhard, 1959; Koestler, Smythies, 1969). Верить в целенаправленность эволюции весьма успокоительно. Таким образом, если говорить о взглядах на эволюцию среди широкой публики и среди полупрофессионалов, то оказывается, что теория ортогенеза вполне здравствует.

Ортогенез можно противопоставить одному из следствий синтетической теории, известному под названием ортоселекции. Согласно синтетической теории направленность эволюции исходит не от организма, а от взаимодействия организма со средой. Если отбор, обусловленный факторами среды, продолжает действовать в определенном направлении в течение долгого времени, то такой отбор можно назвать ортоселекцией и он приведет к возникновению некоего направления эволюции.

Ортогенез и ортоселекцию можно рассматривать в качестве альтернативных гипотез, признав за первой право на существование, для того чтобы сделать возможным обсуждение. Это позволит пересмотреть палеонтологические данные в свете обоих возможных объяснений, а не только с точки зрения ортогенеза. Если внимательно исследовать палеонтологические данные по какой-либо группе, хорошо исследованной как палеонтологически, так и неонтологически, с тем чтобы неизвестные факторы были сведены до минимума, то оказывается, что факты лучше укладываются в теорию ортоселекции, чем в теорию ортогенеза (Simpson, 1944, 1951, 1953, 1967).

Во-первых, многие направления эволюции явно адаптивны. К ним относятся тенденции к увеличению размеров, обобщенные под названием правила Копа, увеличение способности к пережевыванию и долговечности зубов у лошадей, многие редуцированные ряды у растений и т. п.

Во-вторых, если какое-либо направление эволюции обусловлено ортогенезом, то оно должно быть общим для всей филетической группы и не иметь отклонений; если же оно обусловлено ортоселекцией, то следует ожидать, что у этого направления будут проявляться признаки колебаний, что оно будет продолжаться

ся при наличии благоприятных условий, но отклоняться в сторону при их изменении.

Данные по семейству Equidae, изложенные выше, а также данные по другим группам определенно согласуются с тем, чего следует ожидать по теории ортоселекции. В эволюции Equidae не было таких направлений, которые продолжались бы на всем протяжении истории какой-либо филогенетической линии или имели бы место во всех линиях одновременно. Увеличение размеров тела было общим направлением в эволюции лошадей, но оно было подвержено реверсиям, происходившим в некоторых линиях в разные периоды. На самом деле филогения лошадей сильно разветвлена, и некоторые направления, в том числе имевшие место в линии, приведшей к *Equus*, развивались в боковых ветвях (рис. 26.3) (Simpson, 1951).

В-третьих, некоторые факты индивидуальной изменчивости в ископаемых популяциях, наблюдаемые при благоприятных условиях массовых захоронений, трудно объяснить в свете теории ортогенеза, но зато они точно соответствуют тому, чего следовало бы ожидать, исходя из синтетической теории. Как было показано в одном из предыдущих разделов, проследив за эволюцией некоторых признаков зубов у лошадей в обратном направлении, можно обнаружить, что в их основе лежит полиморфизм предковых популяций.

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

Введение

Несмотря на то, что все организмы в той или иной мере специализированы, степень их специализации очень сильно варьирует — от широкой до узкой. Биологическая специализация — это один из аспектов адаптации, и, подобно адаптации, она может быть относительно узкой или относительно широкой. В сущности специализацию можно рассматривать как набор приспособлений и толерантностей данного организма применительно к той адаптивной зоне, которую он занимает в природе, или, более конкретно, — к его нормальному местообитанию или нише. Если организм приспособлен к узкой зоне, местообитанию или нише, то он относительно высоко специализирован; если же он приспособлен к более широкому диапазону условий среды, то он обладает относительно широкой специализацией. Так, всеядный енот имеет широкую пищевую нишу по сравнению с коала, который питается одними только листьями эвкалипта; первое из этих двух млекопитающих имеет широкую, а второе — узкую пищевую специализацию.

Я избегаю здесь терминов «неспециализированный» и «сверхспециализированный», хотя они часто встречаются в работах по эволюции, потому что оба эти термина могут ввести в заблуждение. Симпсон и другие авторы указывают, что неспециализированный организм (если таковой можно себе представить) едва ли мог бы существовать. Что же касается сверхспециализации, то она требует прагматической проверки на способность выжить в условиях непредсказуемых грядущих изменений. Ни одну группу организмов нельзя считать сверхспециализированной до тех пор, пока она в состоянии выжить; любую группу можно назвать сверхспециализированной после того, как она вымерла. Поэтому предпочтительно говорить о разной степени специализации.

Узкая специализация создается под влиянием межвидовой конкуренции. В биотическом сообществе, в которое входит несколько или много видов со сходными экологическими потребностями, обычно наблюдается развитие ряда узкоспециализированных форм (см. гл. 20).

При изменении окружающей среды узкоспециализированному организму при прочих равных условиях вымирание угрожает сильнее, чем организму с широкой специализацией. При исчезно-

вении одного типа пищи коала вымерли бы, а еноты выжили бы. Угроза вымирания — недостаток, неразрывно связанный с узкой специализацией.

Саморазвитие направлений эволюции

Направления эволюции нередко ведут к повышению специализации. В предшествующей главе мы пришли к выводу, что в основе эволюционных тенденций нет никаких внутренних сил, которые бы их направляли. Однако в некотором смысле та или иная тенденция к специализации, раз возникнув, может стать саморазвивающейся под действием каких-то внутренних факторов. Механизм, обуславливающий такое саморазвитие, в корне отличен от всего того, что имеет в виду теория ортогенеза.

Направление эволюции, связанное с каким-либо сложным признаком или сочетанием признаков, однажды утвердившись, нередко становится саморазвивающимся. Эволюционисты старшего поколения называли такие направления необратимыми и даже признавали некий общий закон необратимости эволюции (известный также как закон Долло); однако они допускали некоторое преувеличение, поскольку иногда эволюция бывает обратной. Тем не менее в направлениях эволюции можно усмотреть тенденцию к саморазвитию.

Эту тенденцию можно объяснить как результат совместного действия ортоселекции и специализации. Ортоселекция — главная сила, под действием которой филетические линии развиваются в определенном направлении. Однако по мере того как данная группа продвигается в этом направлении, она накапливает специализированные признаки, которые ограничивают диапазон функционально полезных новых мутаций. Новые мутации обладают селективной ценностью только в том случае, если они обуславливают фенотипические изменения, гармонично вписывающиеся в уже имеющееся сочетание признаков. А с повышением специализации диапазон ценных в селективном отношении мутантных форм ограничивается. Специализация помогает ортоселекции поддерживать данное направление «на своем пути».

Способы, позволяющие избежать специализации

Если направления, ведущие к специализации, имеют тенденцию становиться саморазвивающимися и при этом повышают вероятность того, что в конечном счете наступит вымирание, то длительное существование группы, которая уже далеко продвинулась в таком направлении, может зависеть от ее способности избежать специализации. Нас здесь интересует вопрос о том, каким образом та или иная группа может выйти из потенциального тупика, в который заводит специализация.

Специализированные признаки развиваются в процессе как онтогенеза, так и филогенеза. На ювенильных стадиях имеющиеся у взрослых особей специализации обычно отсутствуют. Изменения скоростей развития, которые контролируются генами и подвержены также контролю со стороны отбора, могут привести к тому, что способность к размножению достигается на одной из стадий, бывших прежде ювенильными (состояние, известное под названием педоморфоза или неотении). Отбор, направленный на развитие педоморфоза, может поэтому дать какой-нибудь узко-специализированной (в зрелом возрасте) группе новые, дополнительные преимущества, способствующие выживанию. На такой возможный способ избежать специализации указывали многие авторы (de Beer, 1951; Hardy, 1954; Тахтаджян, 1959 и другие).

Харди (Hardy, 1954) четко сформулировал эту мысль:

«Какой бы высокой специализации ни достигала данная раса животных в типичном для нее взрослом состоянии, но если у нее имеется ювенильная или личиночная стадия (которая, естественно, уже должна быть хорошо приспособлена к своему особому образу жизни), специализированная либо в меньшей степени, либо каким-то иным образом, чем взрослая форма, и имеется генный комплекс, который может рано или поздно привести к развитию неотении, то при наличии достаточного времени у нее есть шансы избежать вымирания. У огромного большинства эволюционных линий конец, очевидно, наступает до того, как возникнет эта редкая возможность педоморфоза; но у очень небольшого меньшинства этот шанс возникает раньше, прежде чем станет слишком поздно, и отбор переключает такие линии на новые пути, открывающие новые возможности для адаптивной радиации. Имеющееся в распоряжении этих процессов время столь велико, что, несмотря на редкость таких случаев, эти удавшиеся попытки избежать специализации, по-видимому, привели к некоторым из важнейших новшеств, возникших в процессе эволюции».

Мне хотелось бы добавить, что нам очень мало известно о равновесии тех факторов, от которых зависит, сумеет ли данная группа избежать направления, ведущего к специализации, или нет.

Измерения скоростей

В этой главе излагаются данные, свидетельствующие о различиях в скорости эволюции, приводится классификация этих скоростей, предложенная Симпсоном, а также кратко рассматриваются факторы, определяющие разные скорости. Однако, прежде чем обсуждать эти вопросы, следует определить единицы измерения для скоростей эволюции, а это далеко не простая задача.

Измерение скоростей эволюции сопряжено со многими техническими и практическими трудностями. Скорость эволюции — это количество эволюционного изменения за единицу времени. Первый возникающий при этом вопрос касается масштаба времени, которого следует придерживаться. Следует ли использовать геологическое время (т. е. промежутки в миллионы лет) или биологическое время (т. е. число поколений)? Если мы хотим сравнивать скорости эволюции в разных группах, то нам следует использовать геологическое время.

Второй вопрос касается типа эволюционных изменений, которые предполагается изучать и измерять: будут ли это филогенетические изменения, изменения типа видообразования или же смесь тех и других изменений. Ответ на этот вопрос вытекает из чисто практических возможностей. Данные, доступные нам по одним группам, относятся к филогенетической эволюции, а по другим — к видообразованию и дивергенции. Нам приходится работать с теми данными, которые у нас есть, а поскольку они представляют собой смесь различных показателей, то мы должны стараться при сравнении скоростей эволюции по разным группам по возможности не выходить за пределы какой-то одной категории изменений.

Третий вопрос состоит в том, чтобы найти такую меру для количества морфологического изменения, которая бы позволяла сравнивать скорости эволюции, например, у лошадей и опоссумов. Каждому, кто занимается биологической систематикой, известно, как трудно сравнивать черты сходства и различия у групп, принадлежащих к разным семействам и обладающих разными наборами изменчивых признаков. Симпсон (Simpson, 1949, 1953, 1967) принимает в качестве заведомо несовершенной, но практически полезной меры число новых родов, возникающих за миллион лет.

Скорости эволюции, измеренные на основе этого критерия, известны под названием скоростей возникновения родов. Ниже приведены данные о средних скоростях возникновения родов в трех группах (Simpson, 1953):

	Среднее число родов за 10 ⁶ лет
Аммониты	0,05
Chalicotheriidae	0,13
Equidae (<i>Hyracotherium</i> — <i>Equus</i>)	0,13

Биохимические методы позволяют дать более точную оценку количества изменений некоторых частей фенотипа и генотипа данной группы. Так можно исследовать какой-нибудь гомологичный белок, например гемоглобин, в пределах данной разнообразной естественной группы, с тем чтобы выявить черты сходства и различия в последовательности аминокислот. При таком исследовании выявляется число замещений аминокислот, происшедших в процессе возникновения разнообразия в данной группе. И это в сочетании с другими данными, касающимися фактора времени, позволяет дать оценку скорости молекулярной эволюции в исследуемой группе (см. гл. 29).

Можно определить возраст ныне живущей группы в отсутствие палеонтологических данных, если эта группа эндемична и автохтонна для области, геологическая история которой известна. Так, какая-либо раса или вид могут быть эндемичными для данной местности, которая стала пригодной для обитания в недавнее время (например, изолированная горная цепь, которая еще несколько тысяч лет назад была покрыта льдами). Группа наземных животных, имеющая довольно высокий таксономический ранг, может быть ограничена в своем распространении каким-либо большим изолированным островом или островом-материком, на которые она могла попасть только по сухопутным мостам, существовавшим в какое-то известное время в прошлом, скажем несколько миллионов лет назад. В таких случаях представляется возможным сделать заключение о возрасте автохтонной и эндемичной расы, вида, рода или семейства.

Возраст данной эндемичной группы устанавливает пределы для оценок скорости эволюции, но он не всегда позволяет судить о фактически достигаемой максимальной скорости, потому что рассматриваемая группа могла быстро дивергировать от предковой линии в начальный период колонизации, а затем изменяться мало или не изменяться вовсе.

Различия в скоростях

Палеонтологические данные убедительно свидетельствуют о том, что некоторые группы развивались быстро, а другие в течение того же самого периода времени оставались неизменными.

Так, в третичный период в линии лошадей последовательно возникло 8 родов — от *Hyracotherium* до *Pliohippus* (в среднем по одному новому роду за каждые 6,25 млн. лет); аналогичные скорости эволюции наблюдаются в третичном периоде и для других копытных. Между тем в линии опоссумов за гораздо более длительный период времени от позднемелового до современного периода произошло очень мало изменений, и меловые опоссумы *Alphadon* очень похожи на современных *Didelphis* (Simpson, 1967).

К классическим примерам эволюционно консервативных форм или «живых ископаемых» относятся опоссум (*Didelphis*), гаттерия (*Sphenodon*), крокодилы, устрица (*Ostrea*), мечехвост (*Limulus*) и морское плеченогое *Lingula*. Эти группы дожили от ранних геологических периодов до наших дней, претерпев сравнительно мало изменений.

Ниже перечислены консервативные группы, сравнительно мало изменившиеся за указанное для каждой из них геологическое время. Вначале указаны линии, состоящие из двух сходных родов, а затем древние роды, дожившие до наших дней. Все данные заимствованы у Симпсона (Simpson, 1967, а также личное сообщение).

<i>Alphadon</i> — <i>Didelphis</i>	Поздний мел—современный период
<i>Homoosaurus</i> — <i>Sphenodon</i>	Юра—современный период
<i>Limulitella</i> — <i>Limulus</i>	Триас—современный период
<i>Crocodylus</i>	Поздний мел—современный период
<i>Ostrea</i>	Мел—современный период
<i>Lingula</i>	Силур (или ордовик?)—современный период

Нет нужды напоминать о том, сколько эволюционной воды утекло, пока эти консервативные группы плелись своими вековыми путями.

Палеонтологические данные приводят также к выводу, что скорости эволюции не оставались постоянными в пределах каждой отдельной филогенетической линии на всем протяжении ее известной истории. Это ясно видно на графиках, построенных Симпсоном для плеченогих (рис. 28.1) и для некоторых отрядов млекопитающих (рис. 28.2). На рис. 28.2 выявляются также различия в скоростях эволюции между разными группами.

Симпсон (Simpson, 1967) указывает, что такие ныне консервативные живые ископаемые, как опоссум и мечехвост, в то время, когда они впервые появились в геологической летописи, были прогрессивными. До своего первого появления, т. е. в тот ограниченный период времени, когда эти группы эволюционировали от своих предковых линий, скорости их эволюции были, вероятно,

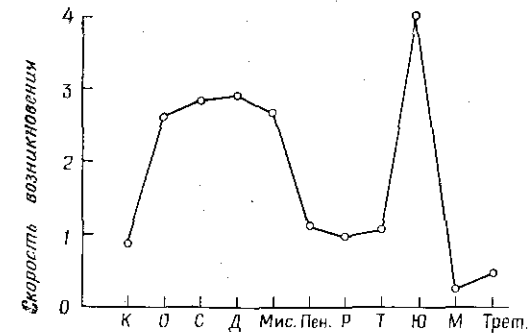


Рис. 28.1. Изменение скорости эволюции плеченогих от кембрия до третичного времени (Simpson, 1967).

По оси ординат отложено число новых родов, приходящихся на миллион лет (скорость возникновения); по оси абсцисс — геологические периоды.

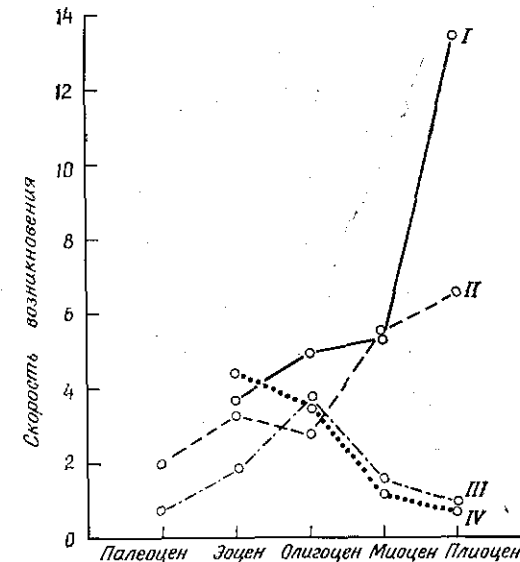


Рис. 28.2. Изменение скоростей эволюции четырех отрядов млекопитающих в течение третичного периода (Simpson, 1967).

По оси ординат отложено число новых родов, приходящихся на миллион лет (скорости возникновения). I — парнокопытные; II — хищные; III — непарнокопытные; IV — непарнокопытные (Perissodactyla).

довольно высокими. А затем, после этого начального периода, скорости стабилизировались на довольно низком или даже нулевом уровне.

Классификация скоростей эволюции

Несколько групп организмов, такие, как хищные, двусторчатые моллюски и диатомовые водоросли, достаточно разнообразны и достаточно хорошо изучены палеонтологически, чтобы можно было построить достоверные графики распределения их скоростей эволюции. При построении таких графиков оказывается, что полученная кривая отклоняется от кривой нормального распределения, будучи лептокуртической, или сильно асимметричной. У этой кривой имеется высокая вершина, лежащая вблизи того ее конца, который соответствует высоким скоростям. Вполне возможно, что лептокуртический и асимметричный характер распределения скоростей представляет собой черту, общую для многих, если не для большинства крупных групп (Simpson, 1944, 1953).

Характер распределения скоростей служит естественной основой для их классификации. Различают три категории скоростей: нормальные скорости (горотелия, горотелические), низкие скорости (брадителия) и высокие скорости (тахителия) (Simpson, 1944, 1953).

Высокая вершина на кривой распределения скоростей позволяет сделать вывод о том, какую скорость следует считать нормальной для каждой данной группы. Лептокуртичность означает, что большинство членов рассматриваемой группы обладают сходными характеристиками для нее скоростями эволюции. Такие скорости называют горотелическими. Далее скошенность кривой распределения указывает, что эти горотелические скорости относительно высокие.

Меньшее число особей эволюционирует с брадителическими, а еще меньшее — с тахителическими скоростями. Конечно, живые ископаемые находятся на нижнем конце брадителического отрезка. Быстрые изменения на определенных этапах эволюции лошадей служат примером тахителических скоростей.

Следует указать, что палеонтологические методы и палеонтологические данные по своему характеру наиболее пригодны для изучения брадителических и горотелических скоростей. Получение прямых палеонтологических данных о тахителических скоростях возможно лишь при наличии очень полной геологической летописи, например такой, какая имеется для лошадей, и, вероятно, эти данные будут относиться к более медленной части тахителического диапазона. Эволюционные изменения, происходящие не за миллионы, а за тысячи или сотни лет, обычно не оставляют сле-

дов в этой летописи. Тем не менее мы располагаем экспериментальными и полевыми данными относительно сдвигов, происходящих в процессе видообразования у растений на протяжении нескольких десятков или сотен лет. Тахителические скорости могут иногда быть выше, чем можно судить по палеонтологическим данным.

Факторы, оказывающие влияние на скорости эволюции

Попробуем представить в виде некоей системы те факторы, которые влияют или предположительно влияют на скорости эволюции. Далее в этой главе мы кратко рассмотрим эти факторы, отложив рассмотрение фактора 4, играющего очень важную роль, до гл. 30.

- I. Взаимоотношения между популяцией и средой
 1. Стабильность среды
- II. Характеристики, внутренние присущие популяции
 2. Запас генетической изменчивости
 3. Продолжительность генерации
 4. Структура популяции
 5. Место, занимаемое организмом в иерархии питания
 6. Место, занимаемое организмом в иерархии размножения.

Среда

Если среда относительно стабильна, то после того как данная популяция становится хорошо приспособленной к данной среде, эволюция замедляется или прекращается. Когда популяция достигает высокого адаптивного уровня в стабильной среде, любые новые мутации или рекомбинации, по всей вероятности, окажутся невыгодными. Почти всякому изменению в такой популяции будет противодействовать стабилизирующий отбор.

Время от времени в каком-нибудь другом доступном местообитании с иными экологическими условиями может возникнуть новая вариация, обладающая положительной селективной ценностью. В таких случаях иногда возникает боковая филетическая линия. Но центральная группа сохраняет при этом постоянство. Так случилось в истории опоссума, который дал начало в Южной Америке четырем крупным ветвям в ранге семейств (например, сем. Caenolestidae и т. д.), но сам при этом изменился мало (Simpson, 1953).

Брадителические, т. е. медленно эволюционирующие животные встречаются в тех местообитаниях, которые оставались высокостабильными на протяжении геологической истории: в тропических лесах и в лесах умеренно-теплой зоны (опоссум), в больших

тропических реках (крокодилы), в морях (*Ostrea*, *Lingula*, *Limulus*) и в других столь же длительно существующих местообитаниях. И напротив, во временно существующих озерах, на высоких горах, вулканических отложениях, в арктической тундре и тому подобных местообитаниях брадителические группы отсутствуют.

У популяции, обитающей в изменчивой среде, имеется три альтернативы: вымирание *in situ*, миграция или эволюция. В области, среда которой подвержена изменениям, брадителя невозможна. Для того чтобы оставаться в такой местности популяция должна эволюционировать. При этом скорость эволюции зависит, во-первых, от скорости изменения среды, а во-вторых, от способности данной популяции не отставать от внешних изменений.

Способность популяции эволюционировать с брадителическими или тахителическими скоростями зависит в свою очередь от различных биологических характеристик, рассмотрению которых посвящен следующий раздел.

Внутренние биологические факторы

В качестве одного из возможных факторов, ограничивающих скорости эволюции в некоторых случаях, выдвигалась частота мутаций или количество полиморфной изменчивости. Имеющиеся данные не подтверждают такое предположение. Морфологические данные свидетельствуют о наличии в популяциях брадителического опоссума нормального или высокого уровня генетической изменчивости (Simpson, 1944). Подобным же образом электрофоретические данные указывают на большие запасы генетической изменчивости в таких брадителических группах, как мечехвост или близкий к папоротникам плаун (Selander et al., 1970; Levin, Crepet, 1973).

Естественная межвидовая гибридизация служит источником комбинативной изменчивости во многих группах растений. Кроме того, формы, возникшие путем гибридизации, нередко закрепляются в новых местообитаниях, которые создаются в результате нарушений среды. Группа растений, обладающая децентрализованными запасами потенциальной изменчивости, т. е. сосредоточенными в двух или нескольких видах, способных к гибридизации, вероятно, обладает преимуществом по сравнению со строго монотипической группой, поскольку эта первая группа может успешно реагировать на быстрые изменения среды.

Другая присущая организмам черта, которая рассматривалась в качестве фактора, ограничивающего скорость эволюции, — это продолжительность генерации. Поскольку изменения среды происходят в геологическом или хронологическом масштабе времени, тогда как естественный отбор действует во времени, измеряемом

продолжительностью генерации, логично ожидать, что у организмов с короткими жизненными циклами скорости эволюции могут быть выше, чем у организмов с продолжительными циклами. Однако палеонтологических данных, которые подтверждали бы этот логический вывод, очень мало.

Среди млекопитающих для опоссумов с коротким жизненным циклом характерна брадителя, тогда как у медленно размножающихся слонов эволюция протекала быстро. Грызуны с коротким и копытные с длинным жизненным циклом, начиная с плиоцена и плейстоцена, эволюционировали в Южной Америке примерно с одинаковой скоростью. Хищные, имеющие длинный цикл, эволюционировали гораздо быстрее, чем двусторчатые моллюски, имеющие короткий цикл (Simpson, 1944).

Данные по растениям, хотя и разнородные, в общем соответствуют данным по животным. Например, в Калифорнии в прибрежных районах и у подножий гор однолетние травянистые растения эволюционировали быстро, но в этих же самых районах так же быстро эволюционировали долгоживущие деревянистые растения (*Quercus*, *Ceanothus* и *Arctostaphylos*) (Stebbins, 1949, 1950). Однако деревянистые растения в калифорнийском чапарале можно разделить далее на две категории на основании способа размножения и времени генерации. У деревянистых растений чапарала, которые размножаются половым путем при помощи семян, продолжительность генерации умеренная, тогда как у тех, которые размножаются вегетативным путем, побегами кроны, продолжительность генерации чрезвычайно велика. У растений, относящихся к первой категории (например, *Ceanothus* и *Arctostaphylos*), скорость видообразования гораздо выше, чем у растений второй категории (Wells, 1969).

Существуют, вероятно, довольно высокие скорости эволюции (измеряемые в масштабах исторического, а не геологического времени), которые возможны только у организмов с коротким жизненным циклом. Организмы с коротким и продолжительным циклом могут одинаково успешно реагировать на некоторые скорости изменения среды. Но если скорость изменений среды будет все время возрастать, то рано или поздно будет достигнут некий порог, отделяющий организмы с продолжительным циклом от организмов с коротким циклом в отношении способности генерировать скорости эволюции, необходимые для того, чтобы не отставать от изменений среды.

Таким образом, продолжительность генерации представляет собой, вероятно, фактор, оказывающий влияние на скорости эволюции, однако этот фактор вступает в действие только на «быстром» конце диапазона скоростей, где его нельзя выявить палеонтологическими методами.

Цепи питания и размножения

Шмальгаузен (1949) выявил корреляцию между положением, которое занимает данный организм в пирамиде численностей, и скоростью его эволюции. Организмы, находящиеся в основании этой пирамиды, имеют обычно низкие скорости эволюции, а организмы, образующие ее вершину, — высокие скорости.

Шмальгаузен разделяет пирамиду численностей, или, как он ее называет, цепь питания, на четыре уровня: 1) самый нижний уровень занят организмами, у которых единственным способом защиты от хищников служит быстрота размножения (например, планктон, бактерии, зеленые водоросли); 2) следующий уровень образуют организмы с чисто пассивными способами защиты (например, моллюски, животные с очень прочными покровами, вышние растения); 3) над ними стоят животные, спасающиеся от агрессоров благодаря способности к быстрому передвижению; 4) вершина занята животными, которые сами являются хищниками.

Шмальгаузен указывает, что низкие скорости эволюции характерны для организмов, относящихся к уровням 1 и 2, а высокие скорости часто обнаруживаются у организмов, занимающих уровни 3 и 4.

Следующая задача состоит в том, чтобы выявить причинные факторы, обуславливающие наблюдаемую корреляцию. По мнению Шмальгаузена (1949), взаимоотношения данного организма с другими организмами, отражающиеся в его положении в цепи питания, определяют преобладающий способ отбора, а это в свою очередь определяет скорость эволюции.

Организмы, составляющие начальные звенья пищевой цепи и лишённые средств защиты, элиминируются хищниками в основном неизбежно, а поэтому их эволюция протекает медленно и направления ее не носят прогрессивного характера. В отличие от этого хищные животные, образующие вершину пирамиды (уровень 4), конкурируют друг с другом за пищу. Успех или поражение в этой конкуренции в значительной степени зависит от врожденных способностей отдельных животных. Иными словами, элиминация высокоизбирательна и создает возможность для быстрой эволюции наиболее эффективных признаков. Высокоизбирательна также элиминация животных, шансы которых на спасение от хищников зависят от их собственной активности (уровень 3); для таких животных также характерно быстрое развитие приспособительных специализаций (Шмальгаузен, 1949).

Наблюдаемые корреляции между местом, занимаемым в цепи питания, и скоростью эволюции можно интерпретировать и по-иному. Можно, например, допустить, что отбор *действовал* на организмы, составляющие уровни 1 и 2, но выработал в качестве

защиты против уничтожения хищниками не быстроту передвижения, а высокую плодовитость, поскольку эти качества можно рассматривать как альтернативные защитные стратегии.

Кроме того в шмальгаузенской корреляции между местом в цепи питания и скоростью эволюции фактор величины и структуры популяции представляет собой нерегулируемую переменную. Организмы, составляющие уровни 1 и 2, нередко образуют очень большие популяции, способные лишь медленно реагировать на отбор, тогда как животные, принадлежащие к уровню 4, часто образуют популяции колониального или островного типа, способные быстро изменяться под действием отбора или отбора и дрейфа. В связи с этим возникает вопрос, лежит ли причинная связь между уровнем, занимаемым в пирамиде, и скоростью эволюции, или между структурой популяции и скоростью эволюции, или же эта связь носит смешанный характер.

Все высшие растения занимают в пирамиде численности один и тот же низкий уровень (уровень 2), однако они заметно отличаются по способам размножения, из которых Стеббинс (Stebbins, 1949) построил пирамиду размножения, аналогичную цепи питания Шмальгаузена: 1) низший уровень, образуемый растениями, у которых распространение спор, пыльцевых зерен или семян обеспечивается просто высокой численностью и пассивным переносом (например, ветроопыляемые хвойные, Amentiferae, злаки); 2) средний уровень, образуемый растениями, споры, пыльцевые зерна, семена или плоды которых защищены жесткими и прочными оболочками (например, некоторые виды сосны, дубы, бобовые); 3) высший уровень, образуемый растениями, у которых либо опыление, либо распространение семян, либо оба эти процесса обеспечиваются животными (например, некоторые бобовые, орхидеи).

Скорости эволюции органов, участвующих в опылении или распространении семян, в общем коррелируют с этими уровнями (Stebbins, 1949). Так, у опыляемых ветром хвойных, Amentiferae, и злаков (уровень 1) не наблюдается существенного эволюционного разнообразия органов, продуцирующих пыльцу; однако у цветков бобовых и орхидных, опыляемых при участии животных (уровень 3), возникли и, по-видимому, довольно быстро, усовершенствованные специализации. Параллельные различия наблюдаются между семенами, шишками или плодами, распространяемыми ветром (уровень 1) и распространяемыми животными (уровень 3).

Методы изучения

Существует несколько биохимических методов, позволяющих измерить количество изменений, происшедших в гомологичных макромолекулах близкородственных или далеких видов в процессе их дивергенции. Обычным объектом изучения служат при этом молекулы белка, но иногда и молекулы ДНК. Используются главным образом следующие методы: гибридизация молекул (для ДНК); серологические тесты (для определения групп крови); определение последовательности аминокислот (для гемоглобина, миоглобина, цитохрома *c* и т. д.) и электрофорез (для разнообразных ферментов).

Непосредственные результаты сравнительно-биохимического изучения макромолекул разного типа можно выразить количественно несколькими различными способами. Среди таких способов, позволяющих измерять степень биохимической дифференцировки между разными филогенетическими линиями, отметим следующие: относительную степень сродства между цепями ДНК, полученной от различных видов (при исследовании методом гибридизации ДНК); число и долю замещений аминокислот в гомологичных полипептидных цепях (при изучении аминокислотных последовательностей в белках); вероятное число точковых мутаций, участвующих в создании наблюдаемых различий между гомологичными белками (путем экстраполяции данных об аминокислотных последовательностях в белках); долю ферментных локусов, оказавшихся электрофоретически различными (при исследовании методом электрофореза).

Здесь для нас представляют особый интерес *косвенные* результаты биохимических исследований. Количественная мера биохимической дифференцировки между ныне живущими видами А, В, С и т. д. независимо от того, какая именно используется мера, может быть наложена на филогенетическое древо, ветви которого заканчиваются видами А, В, С, ... Известное или выведенное геологическое время, прошедшее после дивергенции соответствующих ветвей, служит знаменателем. Сопоставляя эти две меры, мы получим количество изменения, происходящего на макромолекулярном уровне за единицу времени, или скорость молекулярной эволюции.

В теории все это выглядит довольно просто, однако практическая реализация — дело иного рода. Молекулярно-биологические

подходы к изучению эволюционных изменений и скоростей эволюции являются новыми и пока находятся на стадии проверки. Подходы эти еще не имели возможности принести те результаты, которые они потенциально способны дать. Здесь мы сделаем небольшое отступление, чтобы изложить одну связанную со всем этим проблему.

Критическое отступление

Эффективность любого научного метода зависит от того, кто его применяет. Многие исследователи, пытающиеся в настоящее время применять молекулярные методы для решения эволюционных проблем, — это специалисты в области молекулярной биологии, а не биологи организмов, и, как я вынужден отметить, их знания в области эволюции обычно довольно поверхностны. Некоторые ученые, компетентные в области математической биологии, но не биологии как таковой, также пытаются применять молекулярные методы для решения эволюционных проблем. Результаты оставляют желать лучшего.

Все это постоянно приводит к возникновению серьезных проблем, касающихся научного качества хотя и *некоторой*, но довольно существенной части литературы по молекулярной эволюции. Я предпочел бы вообще не говорить об этой литературе. Однако количество ее стало столь значительным, что игнорировать ее нельзя. Возникла противоречивая ситуация, и мы вынуждены признать это. Поэтому я попытаюсь изложить все проблемы в том виде, в каком они мне представляются. Я ограничусь общими рассуждениями, не указывая персонально тех, к кому относятся мои критические замечания, хотя это было бы нетрудно сделать. Однако каждый, ознакомившись с литературой по молекулярной эволюции, может сам убедиться в существовании этих проблем.

Одно неверное представление, обычно содержащееся во многих работах по молекулярной эволюции, состоит в том, что молекулярные данные более надежны или более достоверны для определения «эволюционного расстояния», чем морфологические данные. Подобное мнение можно отбросить как чистый предрассудок. У молекулярных данных имеются одни достоинства и недостатки, а у морфологических данных — другие.

Другая идея, с которой связано больше шума, чем фактических данных, выдвинута рядом биохимиков и биоматематиков; она состоит в том, что многие аллели, обуславливающие полиморфизм или замещения, в селективном отношении нейтральны. Что касается полиморфизма по некоторым генам и генным замещениям, то это может быть и верно. Однако заключение о том, что селективно нейтральные гены в больших количествах закрепляются в популяциях и в генотипах, не подтверждено соответствующими

прямыми данными и в настоящее время остается всего лишь спекуляцией (см. также гл. 14).

На это накладывается еще одна идея, уже определенно неверная, — идея о том, что селективную нейтральность полиморфных генов можно описывать как новую, «недарвиновскую» теорию эволюции. Термин «недарвиновская эволюция» был использован в этом смысле в названиях одной работы (King, Jukes, 1969) и одного симпозиума (LeCam, Neuman, Scott, 1972). Существует несколько недарвиновских теорий эволюции, но эта не относится к их числу, так как Дарвин ясно указывал на возможность существования в природе случаев нейтрального в селективном отношении полиморфизма (Дарвин, 1859, гл. 2 и 4). Говоря словами самого Дарвина, «действие естественного отбора не распространяется на изменения бесполезные и безвредные, они представляют... колеблющийся элемент, вроде изменений, наблюдаемых нами у некоторых полиморфных видов».

Вслед за этим идет проблема, или кажущаяся проблема, адекватности методов взятия выборок, используемых при изучении индивидуальной изменчивости в пределах популяции. Научные статьи по молекулярной эволюции нередко бывают посвящены сравнительной биохимии какой-либо макромолекулы, имеющейся у нескольких видов; взять выборки необходимого для этого материала в природе было бы трудно, однако его легко получить от любой фирмы, снабжающей биологические учреждения, или даже просто в мясном магазине и на рынке. В таких статьях ничего не говорится о наличии или отсутствии индивидуальной изменчивости по изучаемой молекуле. И читатель такой статьи, которого интересуют популяционные проблемы и который знает автора статьи как чисто лабораторного исследователя, не может не задать себе вопроса о том, как производится сбор материала.

Те же самые стандартные организмы фигурируют и на филогенетических деревьях. На кончиках ветвей стоит: «кролик», «лягушка-бык», «акула», «пшеница», «дрожжи» и т. д. с числовыми индексами, указывающими на «эволюционное расстояние» между этими видами. Ветви соединяются внизу в определенных точках развилки, расположенных в соответствии с эволюционным расстоянием. Здесь эволюционисту снова приходится остановиться и задуматься. Наши знания о филогении лишь в редких случаях бывают настолько полными, чтобы дать нам право строить трафаретные филогенетические деревья. И наоборот, филогенетические деревья, все ветви которых соединены в определенных точках претендуют на чрезмерную точность, не оправданную имеющимися фактическими данными; именно поэтому такой способ представления филогении в настоящее время мало используется в эволюционной биологии, если не считать некоторых особых случаев.

Теперь мы подошли к вопросу о скоростях. Степень молекулярной дифференцировки — числитель для выражения скоростей — может быть установлена количественно. Но знаменатель — время эволюции — определяется на основе филогенетического дерева или какого-нибудь аналогичного источника и точно не известен. Количественные меры скоростей молекулярной эволюции обычно выглядят более точными, чем они есть на самом деле. Кроме того, имеющиеся оценки скоростей используются для выведения общего заключения о скоростях молекулярной эволюции, к которым мы еще вернемся в дальнейшем.

Между тем другая группа ученых — популяционные генетики, освоившие методы электрофореза, — также стараются изучать эволюцию на биохимическом уровне и делают это, с моей пристрастной точки зрения, гораздо более успешно. Главный недостаток в этом случае заключается в том, что популяционные генетики не обладают достаточной подготовкой, чтобы использовать более сложные методы, предоставляемые молекулярной биологией, например методы, связанные с изучением последовательностей аминокислот.

Само собой разумеется, что биологи-популяционисты настроены чрезвычайно критически по отношению ко многим молекулярным биологам. Разногласия между этими группами широко распространены, и нередко атмосфера становится весьма накаленной. Противоположные точки зрения представлены в трудах уже упоминавшегося симпозиума (LeCam, Neuman, Scott, 1972), а также в текущей научной литературе.

Дискуссия — это один из путей к познанию истины; другой путь — сотрудничество. Один исследователь или одна группа исследователей с одинаковыми представлениями может лишь незначительно продвинуться вперед в такой в значительной мере междисциплинарной области, как молекулярная эволюция. Группа, состоящая из молекулярных биологов и популяционистов, непосредственно сотрудничающих друг с другом, могла бы избежать некоторых ловушек, в которые они попадали в недалеком прошлом и рискуют попасть сейчас.

Различия в последовательностях аминокислот

Сходства и различия в последовательностях аминокислот в полипептидных цепях гомологичных белков, принадлежащих разным видам, могут служить определенной и количественной мерой степени молекулярной дифференцировки. Сейчас уже собрано множество данных о гомологичности молекул гемоглобина, миоглобина, цитохрома *c*, иммуноглобулина и других белков (см. интересные обзоры Dayhoff, 1968, 1969, 1972). Здесь мы рассмотрим лишь несколько типичных примеров.

Таблица 29.1

Число различий по аминокислотному составу цепей гемоглобина между человеком и разными животными (по данным Dayhoff, 1969)

Виды	Число различий	
	α -цепь	β -цепь
Человек—шимпанзе	0	0
Человек—горилла	1	1
Человек—макак-резус	4	8
Человек—паукообразная обезьяна	—	6
Человек—лошадь	18	25
Человек—корова	17	25
Человек—овца	21	26—32
Человек—коза	20—21	28—33
Человек—свинья	18	24
Человек—лама	—	21
Человек—мышь	16—19	25
Человек—кролик	25	14

Гемоглобин взрослого человека состоит из двух идентичных полипептидных α -цепей, двух идентичных β -цепей и присоединенных к ним групп гема. Каждая α -цепь содержит по 141 аминокислоте, а каждая β -цепь — по 146. В гемоглобине здорового человека каждое положение в цепи занято определенной аминокислотой. Последовательность аминокислот известна (рис. 29.1, А, и 29.2, А). Один ген детерминирует последовательность аминокислот в α -цепях, а другой, отдельный, ген — их последовательность в β -цепях. Отметим попутно один интересный факт: хотя α - и β -цепи гемоглобина человека различаются между собой, их аминокислотные последовательности сходны и, вероятно, возникли в результате дивергенции от какой-то общей предковой полипептидной цепи (Ingram, 1963).

Нас здесь больше интересует степень дифференцировки гемоглобиновых цепей у разных видов. Возьмем в качестве эталона гемоглобин здорового взрослого человека. Число различий по аминокислотам между человеком и разными другими видами млекопитающих представлено в табл. 29.1. Как показывает эта таблица, у человека и у обезьяны последовательности аминокислот и в α -, и в β -цепях идентичны. Гемоглобины человека и гориллы различаются лишь по двум аминокислотам. Человек и широконосые обезьяны довольно близки друг к другу по строению гемоглобина (рис. 29.1, Б, и 29.2, Б). Различия в строении гемоглобина между человеком и представителями других отрядов

млекопитающих гораздо шире — от 14 до 33 аминокислот на каждую цепь (рис. 29.1, В, и 29.2, В; табл. 29.1).

Гемоглобины человека и карпа различаются, как и следовало ожидать, в наибольшей степени: между их α -цепями существуют различия по 71 аминокислоте (Dayhoff, 1969).

Другой белок — дыхательный фермент цитохром с — находится в митохондриях эукариотических организмов и очень удобен для сравнительно-биохимических исследований представителей разных типов и разных царств. В табл. 29.2 приведены некоторые данные относительно молекулярных различий по цитохрому с. Человек служит эталоном для одной группы сравнений, а дрозофила — для другой. Здесь снова можно отметить общую корреляцию между молекулярными различиями и степенью филогенетического родства.

Таблица 29.2

Число различий по аминокислотному составу цитохрома с между человеком и некоторыми другими организмами (по данным Dayhoff, 1969)

Виды	Число различий
Человек—макак-резус	1
Человек—лошадь	12
Человек—корова, овца	10
Человек—собака	11
Человек—кролик	9
Человек—курица, индейка	13
Человек—голубь	12
Человек—каймановая черепаха	15
Человек—гремучая змея	14
Человек—лягушка-бык	18
Человек—тунец	21
Человек—акула	24
Человек—дрозофила	29
Человек—мясная муха	27
Человек—бабочка тутового шелкопряда	31
Человек—пшеница	43
Человек—нейроспора	48
Дрозофила—мясная муха	2
Дрозофила—бабочка тутового шелкопряда	15
Дрозофила—пятиточечный бражник	14
Дрозофила—акула	26
Дрозофила—голубь	25
Дрозофила—пшеница	47

Дейхоф (Dayhoff, 1969) и ее сотрудники указывают, что наблюдаемое число различий в аминокислотном составе между гомологичными белками не обязательно должно быть равно числу аминокислот, действительно замещенных в процессе эволюционной дивергенции этих белков. В тех случаях, когда две полипептидные цепи различаются по многим аминокислотам, эволюционное расстояние становится больше, чем наблюдаемые различия. Дейхоф и ее сотрудники предложили единицу эволюционного расстояния, названную ими РАМ-единицей (РАМ-unit — «accepted point mutations per 100 links», т. е. число фиксированных точковых мутаций на 100 звеньев цепи); эта единица должна служить для того, чтобы можно было дать скорректированную оценку эволюционной дивергенции на молекулярном уровне.

Отношение между наблюдаемым числом различий в аминокислотном составе на 100 звеньев цепи и эволюционным расстоянием, выраженным в РАМ-единицах, выглядит следующим образом (Dayhoff, 1969):

Число аминокислотных замен	РАМ-единицы
1	1
5	5
10	11
25	31
50	83
75	208
85	370

При этом эволюционное расстояние между видами, относящимися к разным крупным группам, оказывается несколько больше, чем можно было бы считать по данным табл. 29.1 и 29.2.

Другие данные относительно молекулярных изменений

Методы гибридизации ДНК состоят в смешивании одноцепочечных фрагментов ДНК двух разных видов. Доля общего количества ДНК в смеси, которая воссоединяется с образованием двухцепочечных спиралей, и скорость воссоединения служат мерами степени генетического родства между этими видами.

Применение этого метода для ДНК дрозофилы дало результаты, приведенные в табл. 29.3. *Drosophila melanogaster* и *D. simulans* принадлежат к одной и той же группе видов. Как видно из таблицы, в опытах по гибридизации 80% их ДНК образует двойные спирали. В отличие от этого ДНК *D. funebris*, которая

Таблица 29.3

Доля ДНК разных видов *Drosophila*, воссоединяющаяся в опытах по гибридизации ДНК (Laird, McCarthy, 1968)

Сочетание видов	Доля воссоединяющейся ДНК, %
<i>D. melanogaster</i> × <i>D. simulans</i>	80
<i>D. funebris</i> × <i>D. melanogaster</i> или <i>D. simulans</i>	25

принадлежит к другому подроду, почти не воссоединяется с ДНК *D. melanogaster* или *D. simulans* (Laird, McCarthy, 1968).

Хэбби и Трокмортон (Hubby, Throckmorton, 1965) использовали электрофоретические методы для определения сходства или различия белков в группе *D. virilis*. Было проведено сравнение многих белков и детерминирующих их генов для 10 видов, относящихся к этой группе (*D. virilis*, *D. americana*, *D. texana* и др.). Среди исследованных белков 60% оказались общими для всех видов этой группы. Несколько меньшая доля — общая в пределах близкородственных подгрупп (например, *D. americana* и *D. texana*). Остальная часть изученных белков специфична для каждого отдельного вида; эта доля равна 2,6% для *D. virilis*, 5,3% — для *D. americana* и составляет в среднем 14% для всех десяти видов вместе.

В другой серии работ, в которых использовался гель-электрофорез, 4 вида-двойника группы *D. willistoni* сравнивались по 14—28 ферментным локусам (Ayala et al., 1970; Ayala, Tracey, 1974). Оказалось, что эти виды различаются примерно по половине изучавшихся локусов.

Тесное серологическое родство существует между человеком и человекообразными обезьянами по группам крови системы АВ0 (о системе АВ0 у человека см. гл. 2). У этих четырех видов встречаются следующие группы крови:

Человек	A, B, AB, 0
Гиббон	A, B, AB
Орангутан	A, B, AB
Шимпанзе	A, 0

Реакции агглютинации крови у шимпанзе неотличимы от аналогичных реакций у человека; то же самое относится к крови гиббона. Однако горилла отличается от других человекообразных обезьян и от человека по группам крови АВ0 и сходна в этом отношении с широконосими обезьянами (Wiener, Moor-Yankowski, 1971).

Различия между человеком и шимпанзе

Степень сродства между человеком и шимпанзе (*Pan troglodytes*) на молекулярном уровне широко изучалась различными методами, в том числе теми, о которых говорилось в начале этой главы. Кинг и Уилсон (King, Wilson, 1975) собрали все эти обширные молекулярные данные. Они обнаружили, что между человеком и шимпанзе существует значительное сходство на макромолекулярном уровне: многие белки у тех и у других одинаковы, а многие другие очень сходны.

Изучение последовательностей аминокислот в нескольких гомологичных белках человека и шимпанзе показало, что некоторые из этих белков полностью или почти полностью идентичны, различаясь лишь по одной аминокислоте или не различаясь вовсе:

Гемоглобин	0
Цитохром с	0
Фибринопептид	0
Лизоцим	0?
Δ-цепь гемоглобина	1
Миоглобин	1

Другие белки этих двух видов отличались лишь по нескольким аминокислотам, как, например, сывороточные альбумины, различавшиеся по 6 аминокислотам в 580 положениях (King, Wilson, 1975).

Результаты электрофоретического анализа 44 гомологичных белков опять-таки свидетельствуют о близком сходстве между человеком и шимпанзе. Примерно половина белков, изученных этим методом, оказались идентичными у обоих видов (King, Wilson, 1975).

Степень молекулярной дифференцировки между человеком и шимпанзе соответствует той, которая существует между видами-двойниками в других группах, таких, как комплекс *Drosophila willistoni*; она гораздо меньше, чем между обычными видами в различных других родах (King, Wilson, 1975).

Тем не менее, как показывают морфологические, экологические и поведенческие признаки, *Homo sapiens* и *Pan troglodytes* несомненно относятся к разным родам. Их хромосомы также отличаются друг от друга по числу инверсий и транслокаций. Принадлежность этих двух видов к разным семействам признается почти всеми. Таким образом, данные об эволюционном расхождении между человеком и шимпанзе, полученные на организменном уровне, отличаются от соответствующих молекулярных данных (King, Wilson, 1975).

Кинг и Уилсон пытаются разрешить этот парадокс, допустив, что основные генетические различия между человеком и шимпанзе обусловлены главным образом не точковыми мутациями в обычных или так называемых «структурных» генах, а изменениями в регуляторных системах этих двух организмов. Предполагается, что изменения регуляторных систем вызываются частично мутациями в генах-регуляторах, а частично хромосомными перестройками, изменяющими порядок генов и оказывающими влияние на их выражение. «Крупные различия, существующие между человеком и шимпанзе на организменном уровне, обусловлены, возможно, относительно небольшим числом генетических изменений в системах, регулирующих выражение гена» (King, Wilson, 1975).

Мне хотелось бы сделать несколько замечаний по поводу такой интерпретации данных. Она затрагивает ряд разных проблем, которые следует разложить по местам.

Прежде всего при сравнении человека и шимпанзе сопоставляют такие черты, которые не сопоставляют при сравнениях, проводимых между парами видов у других высших животных. В целом различия между человеком и шимпанзе обусловлены не только биологической, но также и культурной эволюцией, которая значительно усилила различия между этими двумя видами. Эти увеличившиеся различия заставили систематиков отнести роды *Homo* и *Pan* к разным семействам. На основании одних только морфологических различий *Hominidae* и *Pongidae* нельзя было бы считать самостоятельными семействами и соответственно нам следовало бы, обсуждая чисто биологические различия между этими группами, понизить их таксономический ранг. Короче говоря, роды *Homo* и *Pan* действительно сходны на организменном уровне, как это давно признали зоологи, этологи и полевые биологи.

Между этими двумя видами существуют также внешние фенотипические различия. Какова генетическая основа этих различий? Поскольку другие подходы к этому вопросу оказались несостоятельными или даже приводили к ошибкам, мы позволим себе обратиться к обширным данным по генетике растений в надежде, что они помогут найти ключ к этой проблеме. У растений в отличие от высших животных нередко оказывается возможным получать многочисленные потомства F_2 и F_3 от межвидовых и межродовых скрещиваний и подвергать их факторному анализу. Работы по гибридизации во многих группах растений показывают, что виды и роды различаются по различным типам генных систем, в которых «структурные», или менделевские, гены играют большую роль (см. обзор Grant, 1975, гл. 7—12). Исходя из этих данных, мы имеем основания ожидать, что между любыми двумя видами высших приматов существуют многочисленные и сложные генные различия.

Другая проблема, как это представляют себе Кинг и Уилсон, касается природы регуляторных систем, которым они уделяют столь большое внимание. Эти системы гетерогенны и мало изучены. В состав регуляторных систем, во всяком случае у растений (см. снова Grant, 1975, гл. 8), а возможно, и у животных, входят обычные «структурные», или менделевские гены. Я готов согласиться с Кингом и Уилсоном, что регуляторные системы того или иного рода, вероятно, играют важную роль в дифференциации человека и шимпанзе. Однако из этого вовсе не должно следовать, что число обычных генных различий между этими двумя видами невелико.

Несоответствие между данными по белкам и данными по внешне заметным фенотипическим признакам свидетельствует, с моей точки зрения, о том, что в определении этих несогласующихся наборов признаков участвуют различные генные системы. Создается впечатление, что гены, выявляющиеся при использовании молекулярных методов, в значительной степени отличаются от тех генов, которые выявляются методами классической генетики. Во всяком случае гены, определяющие белки, вопреки широко распространенному мнению, нельзя рассматривать как адекватную выборку из генотипа (однако см. также обсуждение во втором разделе гл. 14). Отсюда следует, что в противоположность другому общепринятому допущению данные молекулярных исследований представляют собой лишь одну из нескольких обоснованных мер генетического и эволюционного расстояния.

Короче говоря, используя одни только молекулярные методы, мы не можем приблизиться к пониманию важных с адаптивной точки зрения морфологических, экологических и поведенческих различий между человеком и шимпанзе.

Скорости молекулярной эволюции

Дейхоф (Dayhoff, 1972) вычислила средние скорости молекулярных изменений в различных белках (табл. 29.4). Скорость изменения выражена числом РАМ-единиц за 100 млн. лет. Одна РАМ-единица соответствует одной точковой мутации, вызывающей замещение одной аминокислоты на 100 звеньев полипептидной цепи. Использование этих единиц дает возможность сравнивать друг с другом белки с разным молекулярным весом, приводя их к некому общему знаменателю.

Как видно из табл. 29.4, разные виды белков изменяются с различной средней скоростью. Гистоны крайне консервативны. Цитохром *c*, инсулин и некоторые другие белки очень консервативны. В отличие от этих белков фибринопептиды и гормоны роста изменяются быстро. А у гемоглобинов наблюдается промежуточная скорость изменения.

Таблица 29.4

Средние скорости эволюционного изменения различных белковых макромолекул (Dayhoff, 1972)

Тип белка	Число РАМ-единиц на 100 млн. лет
Фибринопептид	90
Гормоны роста	37
Иммуноглобулин	32
Рибонуклеаза	33
Гемоглобин	14
Миоглобин	13
Гастрин	8
Энцефалитогенные белки	7
Инсулин	4
Цитохром <i>c</i>	3
Глицеральдегид-3-фосфат-дегидрогеназа	2
Гистон	0,06

Некоторые специалисты по молекулярной эволюции заявляют, что скорость молекулярного изменения для белка каждого данного типа постоянна во времени (Ohta, Kimura, 1971; Kimura, Ohta, 1971, 1972; Jukes, 1972). Предполагается, что молекулярная эволюция действует с равномерностью часового механизма. Подобное заключение, конечно, противоречит тому, что нам известно относительно скоростей эволюции внешних фенотипических признаков (см. гл. 28).

Заключение о постоянстве скоростей молекулярной эволюции основано, однако, на элементарной ошибке, о чем писали ученые, занимающиеся эволюцией на уровне организмов (Stebbins, Lewontin, 1972; Clarke, 1973; Lewontin, 1974). Некоторые исследователи молекулярной эволюции берут общее количество молекулярных изменений за длительный период геологического времени (порядка 10^8 лет), вычисляют среднюю скорость молекулярного изменения, а затем представляют эти средние скорости в качестве постоянных скоростей, т. е. смешивают два совершенно разных параметра. При таком подходе можно было бы сделать также неверный вывод о том, что внешние фенотипические признаки эволюционируют с постоянными скоростями.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ В СВЯЗИ
С МАКРОЭВОЛЮЦИЕЙ

Адаптивный ландшафт

Компоненты нетривиальных эволюционных изменений обсуждались в предшествующих главах под такими названиями, как: «адаптивные признаки и сочетания признаков»; «адаптивные сочетания генов»; «широкие и узкие специализации»; «направления эволюции и скорости эволюции». Адаптивный ландшафт — полезная метафора, помогающая представить взаимодействия между перечисленными компонентами. К этой метафоре прибегали Райт, Добржанский, Симпсон, Стеббинс и другие эволюционисты.

Представим себе ландшафт, состоящий из холмов и долин. Рельеф местности символизирует распределение адаптивных полей. Вершины холмов — «адаптивные вершины», а долины, разделяющие холмы, представляют собой для организмов «ничейную землю» или ряд «адаптивных долин». Популяции и виды занимают разные адаптивные вершины благодаря имеющимся у них сочетаниям адаптивных признаков и лежащим в основе этих признаков сочетаниям генов. Некоторые адаптивные вершины узкие, а другие широкие в соответствии с относительной шириной специализации. Вершины холмов различаются также по высоте; это означает, что на некоторые из адаптивных вершин легче взобраться и легче занять их по сравнению с другими.

Эту метафору можно расширить, с тем чтобы распространить ее на группы видов, роды и более крупные филогенетические категории. Вершины распределяются по адаптивному ландшафту не случайным образом, а собраны, во всяком случае до некоторой степени, в отдельные цепи. При этом цепь холмов соответствует адаптивной зоне того или иного рода.

До сих пор мы рассматривали адаптивный ландшафт в статическом аспекте. А как обстоит дело с его динамикой? Каким образом виды занимают свои адаптивные вершины, а роды — свои горные цепи? Пути, ведущими к адаптивным вершинам и цепям, служат направления эволюции. А скорость восхождения соответствует скоростям эволюции. Адаптивные вершины разной высоты достигаются в результате разных сочетаний направлений эволюции и ее скоростей.

Адаптивный ландшафт не всегда остается статичным и неизменным. Подобно настоящему ландшафту он подвержен действию сил, вызывающих эрозию и горообразование. Эти силы могут дей-

ствовать медленно или быстро. Изменения ландшафта отражают роль изменений среды в эволюции. Адаптивная вершина может перемещаться с той или иной скоростью, и популяция, которая ее занимает, должна стараться не отставать от нее.

Эволюционный потенциал популяций разного типа

Основная идея, касающаяся роли структуры популяций в восхождении на адаптивные вершины, была изложена Райтом в его классической работе (Wright, 1931; см. также 1949, 1960). Райт сформулировал эволюционные характеристики популяций разного типа. Для нас здесь особый интерес представляют популяции трех типов: 1) маленькие изолированные популяции; 2) большие непрерывные свободно скрещивающиеся популяции; 3) особое промежуточное состояние, которое Райт назвал подразделенной популяцией. Третий тип — это система небольших полуизолированных популяций; мы говорили о ней в других главах этой книги, называя ее популяцией колониального или островного типа.

Рассмотрим ожидаемое поведение популяции каждого типа в условиях среды трех модальных типов: А) стабильная среда; Б) медленно изменяющаяся среда; В) быстро изменяющаяся среда.

1. Маленькая изолированная популяция. В такой популяции большая часть полиморфных генов быстро закрепляется под действием дрейфа или отбора и дрейфа. В результате запас генетической изменчивости, который обеспечивал бы возможность приспособляемости к тем или иным ситуациям в будущем, оказывается очень небольшим (см. гл. 13).

А. В стабильной среде такая популяция быстро достигает наилучшей приспособленности, возможной при имеющемся запасе изменчивости, после чего наступает эволюционный застой.

Б и В. В медленно или быстро изменяющейся среде популяция оказывается неспособной к адекватной эволюционной реакции, так как этому препятствует недостаток изменчивости. Она может мигрировать в какое-либо убежище или же будет обречена на вымирание.

2. Большая непрерывная свободно скрещивающаяся популяция. Здесь отбор относительно слабо действует на рецессивные аллели, встречающиеся с низкой частотой, в том числе на большинство новых мутаций, а сочетание сил отбора и дрейфа совершенно неэффективно. Новые сочетания генов не сохраняются, а затопляются в результате широкого свободного скрещивания. Кроме того, развиваются генные системы, создающие гомеостатические буферные свойства, и эти гомеостатические системы устойчивы к изменениям.

- А. В стабильной среде такая популяция сохраняет существующие адаптации, но не изменяется (например, опоссум).
- Б. В медленно изменяющейся среде популяция развивается медленно и непрерывно (например, лошадь).
- В. В быстро изменяющейся среде популяция, однако, не поспевает за изменениями среды. По ряду причин, указанных в предыдущем разделе, большая непрерывная популяция не способна успешно реагировать на интенсивный отбор. Она при этом распадается на мелкие реликтовые популяции (например, секвойя) или вымирает.

Таким образом, как в очень маленьких, так и в очень больших популяциях условия неблагоприятны для поддержания высоких скоростей эволюции.

Рассмотрим теперь эволюционный потенциал популяционной системы колониального типа. Она лишена недостатков, присущих мелкой изолированной и большой непрерывной популяциям, а кроме того, имеет некоторые достоинства.

3. *Популяционная система колониального типа.* В такой системе отдельные колонии могут быть мономорфными или почти мономорфными, но популяция в целом обладает децентрализованным запасом генетической изменчивости, распределенной между разными колониями, и эта изменчивость может распространяться от колонии к колонии путем возникающего время от времени междомового обмена генами. Каждая колония способна быстро реагировать на локальные условия среды благодаря взаимодействию между имеющейся в данный момент изменчивостью, с одной стороны, и отбором и дрейфом генов — с другой. Благоприятные новые сочетания генов, так же как и отдельные аллели, могут закрепляться в той или иной колонии благодаря защите от широкого свободного скрещивания, которую создает полуизоляция.

- А. В стабильной среде популяционная система колониального типа дифференцируется на локальные расы под действием отбора или дрейфа генов.
- Б. В медленно изменяющейся среде отбор, по всей вероятности, будет благоприятствовать некоторым локальным расам, которые будут расширяться, тогда как другие расы будут сокращаться. Было постулировано, что при этом происходит некоторый междомовый отбор (см. гл. 11).
- В. Быстро изменяющаяся среда вызывает такую же реакцию. В ней могут также происходить и другие реакции. Некоторые колонии, расширяясь, теснее сближаются друг с другом, что приводит к более интенсивному обмену генами между ними, а возможно, и к межрасовой гибридизации с последующим выщеплением новых типов. В некоторых популяциях, которым благоприятствует отбор, могут произойти быстрые эволюционные изменения в результате совмест-

ного действия отбора и дрейфа генов (см. гл. 13) и возможности избежать ограничения, налагаемого на скорость эволюции платой за отбор (см. гл. 14).

Таким образом, популяционная система колониального типа представляет собой наиболее благоприятную основу для быстрых и резких эволюционных изменений (Wright, 1931, 1949, 1960). Многие эволюционисты, основываясь на теоретических соображениях, полагают, что великие исторические эволюционные взрывы, приводившие к образованию новых крупных групп, например млекопитающих и покрытосеменных, происходили в популяциях именно такого типа.

Квантовая эволюция

Следующая важная концепция, относящаяся к популяционным аспектам макроэволюции, — это квантовая эволюция (Simpson, 1944; см. также 1953). Квантовая эволюция представляет собой особую форму филетической эволюции, происходящей при переходе данной популяции с одной адаптивной вершины на другую (новую или оставшуюся прежде незанятой) адаптивную вершину. При таком переходе она должна пересечь определенную адаптивную долину.

Симпсон предполагает, что переход на новую адаптивную вершину обычно совершают небольшие популяции, эволюционирующие с необычайно высокими скоростями. Переходный период, в течение которого популяция занимает новую вершину, сравнительно короткий. На протяжении этого периода популяция бывает представлена относительно небольшим числом особей по сравнению с их числом в более нормальные периоды истории данной линии. Однако количество фенотипических и генотипических изменений может быть в период перехода гораздо больше, чем в течение несравненно более длительных периодов обычной филетической эволюции. Соотношение между скоростью эволюции и величиной популяции схематически представлено на рис. 30.1.

История какой-либо филетической группы часто состоит из длительных периодов, в течение которых изменения происходят с горючелическими или брадителическими скоростями и которые прерываются редкими короткими периодами тахителических скоростей и квантовых эволюционных изменений (рис. 30.1). Термин «квантовая эволюция» содержит в себе указание на происходящее время от времени выбросы крупномасштабной эволюционной активности (Simpson, 1944).

Существует несколько причин, на основании которых следует постулировать, что квантовой эволюции подвержены небольшие популяции. Популяция, пересекающая адаптивную долину на пути к новой вершине, по определению плохо приспособлена и под-

вергается стрессовым воздействиям; а достигнув новой адаптивной вершины, она подвергается новым сильным давлениям отбора (Simpson, 1944, 1953). Кроме того, как отмечалось в предыдущем и в других разделах, быстрая приспособительная эволюция легче вызывается сочетанием отбора и дрейфа генов, чем одним только отбором, а для совместного действия отбора и дрейфа необходимо, чтобы популяция имела небольшие размеры.

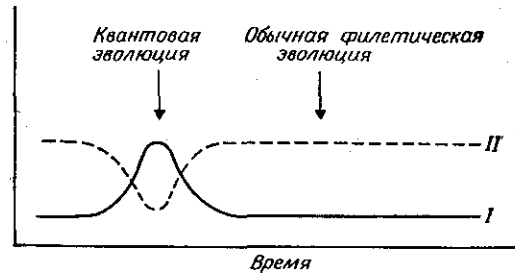


Рис. 30.1. Сравнение скорости эволюционных изменений (I) и величины популяции (II) при квантовой и обычной филогенетической эволюции (Simpson, 1953).

Подобного же рода причины позволяют предполагать, что квантовая эволюция происходит с высокой скоростью. Популяция должна пересечь адаптивную долину и занять новую адаптивную вершину за очень короткое время или не делать этого вовсе. В таких условиях горотелические скорости недостаточны.

Продуктом квантовой эволюции может быть новая группа организмов любого таксономического ранга — от вида до рода и до более высоких категорий. Квантовая эволюция не обязательно должна участвовать в видообразовании, но в некоторых случаях ее участие возможно (см. гл. 22). Зато происхождение новых крупных групп, таких, как семейства и отряды, вероятно, связано обычно с квантовой эволюцией (Simpson, 1944, 1953).

Палеонтологическая история многих семейств и отрядов животных представляет собой длинную запечатленную в палеонтологической летописи последовательность, на протяжении которой в эволюции преобладали горотелические или брадителические скорости; этой истории предшествует гораздо более короткий период времени, о котором не сохранилось никаких данных и во время которого, по-видимому, возникла данная группа (см. табл. 31.2). Палеонтологическая летопись свидетельствует о том, что в периоды обычной филогенетической эволюции популяции были большими, а скорости эволюции — горотелическими или брадителическими. И напротив, отсутствие или редкость ископаемых данных, относящихся к периоду возникновения и основного развития той или иной группы, соответствует допущению о малых размерах попу-

ляции при квантовой эволюции. Постулированные особенности квантовой эволюции позволяют объяснить крайнюю редкость так называемых недостающих звеньев в палеонтологической летописи.

По самому характеру квантовой эволюции следует ожидать, что прямые палеонтологические данные относительно этого процесса должны быть редкими. Тем не менее в нескольких благоприятных случаях сохранились палеонтологические данные, свидетельствующие о квантовых сдвигах. Один из них — переход от стопохождения к прыгающей механике конечности в семействе Equidae, а другой — переход от питания листьями деревьев к питанию травой у того же семейства (см. гл. 26). Симпсон (Simpson, 1953) приводит также примеры, относящиеся к двум другим отрядам млекопитающих. Один из них касается происхождения парнокопытных (Schaeffer, 1948), а другой — происхождения подсемейства Stylinodontinae, входящего в сходный с неполнозубыми раннетретичный отряд Taeniodonta (Patterson, 1949).

Филогении, которые строят на основании сравнительного изучения ныне живущих представителей данной группы, также дают в некоторых случаях правдоподобные косвенные сведения относительно имевшей место квантовой эволюции. В своих прежних работах (Grant, 1959, 1963) я интерпретировал происхождение двух триб растений умеренного пояса, относящихся к семейству Polemoniaceae, как примеры квантовоэволюционных сдвигов.

Генетические революции

Следующая (в порядке публикации) важная концепция — это концепция Майра (Mayr, 1954; см. также 1963, гл. 17) о генетической перестройке, происходящей в изолированных популяциях. Майр противопоставляет внутреннюю генетическую среду в больших широко распространенных популяциях какого-либо вида среде в небольших изолятах (обычно — изолированных периферических популяциях) того же вида.

В большой непрерывной популяции в локальную субпопуляцию все время поступает поток генов из соседних, а иногда и из отдаленных субпопуляций. Более или менее частая иммиграция чужих генов в данную локальную популяцию создает давления отбора, благоприятствующие генам с хорошей комбинационной способностью. В результате в состав ее генофонда входят группы генов, дающие начало нормальным жизнеспособным продуктам в весьма разнообразных гетерозиготных генных сочетаниях. Фонд «хорошо смешивающихся» генов, создающийся в такой генетической среде, обладает также, в качестве естественного следствия, гомеостатическими буферными свойствами.

Это придает известный консерватизм характеру изменчивости в большой непрерывной популяции. Такая популяция проявляет

клинальную изменчивость и географическую расовую изменчивость (см. гл. 18). Но отклоняющиеся или новые формы данного вида не могут сохраняться и не сохраняются в качестве самостоятельных расовых единиц.

Посмотрим теперь, что происходит, когда несколькими особям, эмигрировавшим из большой свободно скрещивающейся популяции, удастся основать небольшую дочернюю колонию на периферии ареала вида. Прежде всего такая популяция основателей будет содержать лишь небольшую неслучайную выборку из генофонда родительской популяции. Но, кроме того, она будет изолирована от потока генов извне. Это приводит к изменению генетической среды. Селективные ценности генов в этих изолированных дочерних генофондах изменены; отбор уже не благоприятствует «хорошо смешивающимся» генам; и, напротив, гены, дающие в гомозиготном состоянии жизнеспособные типы, приобретают теперь положительное селективное значение (Мауг, 1954).

Таким образом, переход от большой свободно скрещивающейся популяции к небольшой изолированной дочерней колонии уже сам по себе изменяет генетическую среду и изменяет или даже полностью ревертирует селективные ценности генов во многих локусах. Изменение внутренней генетической среды воздействует одновременно на многие генные локусы, подобно изменению, вызываемому гибридизацией или полиплоидией, и оно может послужить началом «генетической революции» (Мауг, 1954).

Популяция может оказаться неспособной пройти через «узкое горлышко» — от высокой к низкой численности. Она может оказаться не в состоянии выдержать генетическую революцию; в таком случае она будет обречена на быстрое вымирание. Но при большом числе независимых попыток основать новые колонии есть шансы, что одной или несколькими популяциями основателей удастся выжить. В таких случаях выживание зависит от того, унаследовала ли популяция основателей такой генофонд, который может выдержать гомозиготность по многим локусам и который преадаптирован к какой-либо из имеющихся новых экологических зон.

Генетическая революция в удачливой дочерней колонии приводит к более или менее коренному изменению экологических предпочтений и морфологических признаков. Возникают новые типы, приспособленные к новым экологическим зонам, которые находятся за пределами зоны, занимаемой консервативной предковой популяцией. Таксономические данные подтверждают это ожидание. В изолированных периферических популяциях некоторых видов и групп видов птиц, насекомых и однолетних растений действительно наблюдаются новые варианты (см. гл. 18, 21 и 22).

Короче говоря, изолированные периферические популяции, возникающие от нескольких основателей, отделившихся от большой

свободно скрещивающейся предковой популяции, могут быть теми точками, где происходит быстрая эволюция и появляются новые формы (Мауг, 1954).

Дивергирующая популяция не обязательно навсегда остается маленькой, изолированной и периферической. Она может увеличиваться в размерах, расширять занимаемую ею территорию, а в конечном счете даже вновь вернуться на территорию предкового вида. Со временем она также может стать консервативной по характеру своей изменчивости. Но после этого она может дать начало новому поколению изолированных дочерних колоний, которые снова отрываются от предковой формы (Мауг, 1954).

Майр создал свою концепцию генетических революций в значительной мере независимо от взглядов Райта на подразделенную популяцию и от представлений Симпсона о квантовой эволюции. Тем не менее эти три концепции хорошо согласуются между собой в отношении ожидаемых конечных результатов для небольших популяций. Ниже рассматриваются расхождения между ними, касающиеся регулирующих факторов.

Майр отбросил дрейф генов в качестве фактора, участвующего в дивергенции маленьких дочерних колоний. Вместо этого он приписывает начальное изменение в генофонде дочерних колоний тому, что он называет эффектом основателя, т. е. случайностям выборки, возникающим в тех случаях, когда несколько особей, мигрирующих из большой предковой колонии, основывают новую дочернюю колонию (Мауг, 1954; 1963). Другие авторы считают, однако, что эффект основателя представляет собой, в сущности, особый случай дрейфа генов (Dobzhansky, Spassky, 1962; Grant, 1963). Более того, в действительности дело здесь не в одной лишь эффективности или неэффективности дрейфа; возможно, что процесс основания новой популяции контролируется силами, создаваемыми совместным действием дрейфа и отбора.

За последние годы Карсон (Carson, 1959, 1971, 1975; Carson, Need, 1964) опубликовал ряд статей, в которых разрабатывается концепция генетических революций в периферических изолятах на основании изучения популяций дрозофилы. Он полагает, что дивергентные изолированные периферические популяции возникают во многих случаях от отдельных особей-основателей. Он вводит также ряд новых терминов для обозначения различных аспектов первоначальной гипотезы Майра (например, гомоселекция, циклы расцветов и крахов популяции) (Мауг, 1954).

Квантовое видообразование

Квантовое видообразование было описано в качестве одного из способов видообразования в гл. 22, к которой мы и отсылаем читателя. Здесь оно интересует нас в связи с его постулируемой

ролью в макроэволюции. Высказывалось мнение, что некоторые направления эволюции представляют собой ряд последовательных событий квантового видообразования (Grant, 1963). Поэтому мы вновь коснемся здесь проблемы квантового видообразования в качестве введения в рассмотрение подобных направлений.

Напомним, что квантовое видообразование состоит в том, что от большой полиморфной свободно скрещивающейся предковой популяции отпочковывается дочерний вид, проходящий через промежуточную стадию небольшой локальной расы. Локальная раса основывается одной или несколькими особями из популяции предкового вида. Она пространственно изолирована или полуизолирована от предкового вида; она обычно находится на периферии области, занимаемой старым видом, и может встречаться в какой-нибудь новой экологической зоне.

В начале существования локальной расы на ее генофонд оказывают влияние дрейф генов и инбридинг, а позднее — сочетание отбора с дрейфом и нередко генетические революции. Эти факторы могут вызвать быстрые, а иногда и коренные изменения в экологических предпочтениях, морфологических признаках и взаимоотношениях, определяющих фертильность. Поэтому локальная раса может быстро дивергировать до видового уровня; более того, возникший таким образом дочерний вид может занять новую адаптивную зону, лежащую за пределами экологического ареала предкового вида.

Концепция квантового видообразования — в значительной мере синтетическая концепция. Она представляет собой синтез избранных частей существовавших ранее концепций Райта (Wright, 1931), Симпсона (Simpson, 1944) и Майра (Mayr, 1954), которые были изложены выше, а также концепций, вытекающих из работ Льюиса по эволюции растений (Lewis, Raven, 1958; Lewis, 1962). Однако ни одна из этих прежних концепций в отдельности не соответствует в точности описанию квантового видообразования. Концепция отбора — дрейфа берется у Райта (но не у других авторов), квантовые сдвиги (но не видообразование) — у Симпсона, а быстрое видообразование (но не отбор — дрейф) — у Майра и Льюиса; затем все эти составные части следует собрать вместе. Синтетическая концепция квантового видообразования была предложена Грантом (1963; см. также 1971), по мнению которого процесс этот играет важную роль как в видообразовании, так и в макроэволюции.

Филетические направления и видообразовательные направления

Рассмотрим теперь более подробно природу эволюционных направлений. В более ранних главах этой книги мы описывали филетическую эволюцию в пределах отдельных линий и эволюцион-

ную дивергенцию между линиями как самостоятельные типы эволюции. Это есть некое упрощение того, что происходит на самом деле, поскольку два указанных типа нередко переплетаются друг с другом. Затем, рассматривая направления эволюции (гл. 26), мы представили направления как явления, относящиеся к филетической эволюции, а это опять-таки, вероятно, лишь частично отражает истинное положение вещей.

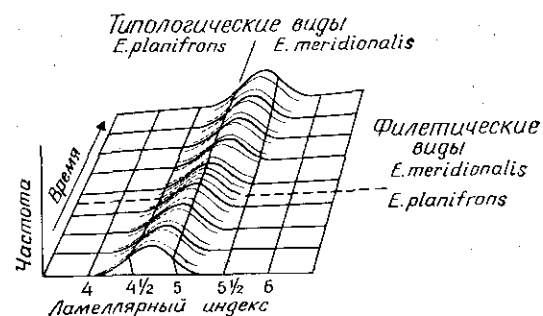


Рис. 30.2. Филетические направления в линии ископаемых европейских слонов (*Elephas planifrons*—*E. meridionalis*).

Ламеллярный индекс служит мерой количества эмали на коренных зубах. Филетические виды соответствуют последовательным видам, а типологические виды — таксономическим видам.

Для того чтобы обсуждение этого вопроса стало яснее, следует различать два широких типа направлений эволюции: 1) филетические направления и 2) видообразовательные направления (special trends).

Филетическое направление представляет собой постепенное прогрессивное эволюционное изменение в пределах данной филетической линии. Это явление, присущее исключительно филетической эволюции. Отдельные стадии при этом бывают представлены последовательными видами, а не современными друг другу филетическими видами (см. гл. 18). Хорошими примерами служат разные роды лошадей, как *Merychippus* в миоцене и *Pliohippus*—*Equus* в плио-плейстоцене (гл. 26). Другим примером служит направление эволюции строения коренных зубов в линии ныне вымерших плейстоценовых европейских слонов — от *Elephas planifrons* до *E. meridionalis* (рис. 30.2).

Видообразовательное направление представляет собой ступенчатое продвижение вперед, возникающее в результате последовательного ряда изменений типа видообразования. Каждый новый вид ряда продвигается дальше в данном направлении эволюции. Это направление — линия P—Q на рис. 30.3. Отдельные стадии этого направления представлены биологическими, а не последова-

тельными видами (как это определено в гл. 18). Как видно из рис. 30.3, преобладающим типом эволюции является видообразование, а не филетическая эволюция. Видообразовательное направление — суммарный результат последовательных видообразований.

При филетическом направлении эволюции на каждом данном временном уровне имеется только один биологический вид. При

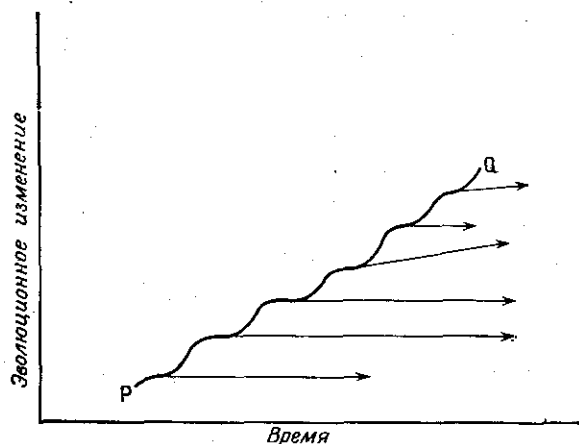


Рис. 30.3. Направление видообразовательной эволюции (Grant, 1963). Направление (линия P—Q) представляет собой результирующий вектор последовательных видообразовательных изменений в данном направлении.

видообразовательном направлении консервативная предковая форма и происходящая от нее более прогрессивная форма временно сосуществуют как два современных друг другу биологических вида. Линия P—Q на рис. 30.3, хотя она и состоит из последовательности видов в буквальном смысле слова, не содержит последовательных видов; поэтому в соответствии с принятыми здесь критериями линия P—Q отражает не филетическое, а видообразовательное направление.

В видообразовательных направлениях довольно значительные изменения могут произойти и, вероятно, происходят за более сжатые сроки, чем в филетических направлениях. Поэтому видообразовательные направления способны развиваться быстрее, чем филетические направления.

Видообразовательные направления, возможно, весьма обычны. Трудно сказать, однако, сколь велика их частота, поскольку идентифицировать такие направления в тех случаях, когда палеонтологическая летопись, как это обычно бывает, неполная, довольно сложно. Видообразовательное направление легко принять за филетическое, и наоборот.

Ископаемые остатки по той или иной группе, поскольку они бывают собраны из различных отложений, обычно несколько разбросаны по отношению к подлинному филогенетическому дереву. В публикуемом на основании таких данных филогенетическом дереве, т. е. в филогенетической гипотезе, имеются пробелы и неясности. В сущности на основании одних и тех же неполных иско-

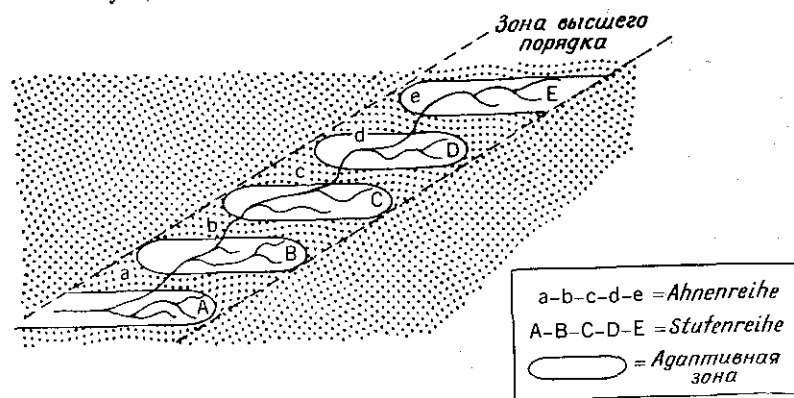


Рис. 30.4. Ahnenreihe (предковый ряд) и Stufenreihe (ступенчатый ряд) в процессе занятия ряда адаптивных зон (Simpson, 1953).

паемых данных можно построить разные филогении в зависимости от того, как будут соединены боковые линии в тех местах, где в летописи имеются пробелы.

Абель (Abel, 1929) и Симпсон (Simpson, 1953) проводят различие между Ahnenreihen (предковыми рядами) и Stufenreihen (ступенчатыми рядами); такое различие помогает решить проблему интерпретации данных. Эти два способа эволюции схематически изображены на рис. 30.4, где последовательность a—e соответствует Ahnenreihe, а A—E—Stufenreihe. Палеонтологические данные по какой-нибудь группе нередко находятся в точках A, B, C, D и E, тогда как точки a, b, c, d и e неизвестны. В таких случаях первым побуждением будет соединить точки A, B, C, D и E в филогенетический ряд. Но это, очевидно, будет неверным, и если ясно представлять себе все те западни, в которые можно попасть при интерпретации данных, то мы будем готовы признать A, B, C, D и E за боковые ветви и сделать вывод о том, что эволюция данной группы происходила по линии a—e.

Equidae — это та группа, для которой известны и Stufenreihe и Ahnenreihe. Найденный в Старом Свете палеонтологический ряд, состоящий из *Hyracotherium*, *Anchitherium*, *Hypohippus*, *Hipparion* и *Equus*, сначала считали филогенетической последовательностью, но позднее обнаружилось, что это ряд боковых вет-

вей, т. е. Stufenreihe. Истинный филогенетический ряд, Ahnenreihe, найден в Северной Америке, где и происходила в основном эволюция лошади. Североамериканский ряд *Hyracotherium*, *Miohippus*, *Merychippus*, *Pliohippus* и *Equus* образует Ahnenreihe этой группы (Simpson, 1953).

Совершенно очевидно, что различие между Ahnenreihen и Stufenreihen, сходно, но вместе с тем и отличается от различия между филетическими и видообразовательными направлениями. Ahnenreihe может быть синонимом как филетического, так и видообразовательного направления в зависимости от того, какое из них имеет место в данном случае. Но Stufenreihe никогда не может быть синонимом видообразовательного направления. При видообразовательном направлении популяции образуют прямой предковый ряд (подобный линии P—Q на рис. 30.3). В Stufenreihe (например, A, B, ..., E на рис. 30.4) такой прямой филогенетической связи между стадиями не существует.

Разделение на Ahnenreihe и Stufenreihe, проведенное Абе́лем (Abel, 1929) и Симпсо́ном (Simpson, 1953), предвосхитило и облегчило разграничение филетических и видообразовательных направлений. Обсуждая этот вопрос, Симпсон (Simpson, 1953) близко подходит к концепции видообразовательных направлений. Впервые же это направление в качестве особого эволюционного направления было четко выделено Грантом (Grant, 1963, 1971). Я не пользовался термином «видообразовательное направление» в своих предшествующих рассуждениях, с тем чтобы не вводить лишних терминов, однако теперь этот термин, по-видимому, необходим и поэтому будет здесь применяться.

Взгляды на филогению, сходные с излагавшимися выше, высказывали недавно Элдредж и Гоулд (Eldredge, Gould, 1972), а также Стенли (Stanley, 1975).

Элдредж и Гоулд (1972) различают «филетический градуализм» и «прерывистые равновесия» (punctuated equilibria). Этими терминами они обозначают примерно те же способы эволюции, которые я соответственно называю филетическим направлением и видообразовательным направлением. Элдредж и Гоулд в своей статье не ссылаются на более ранние работы, проводившиеся в этом же плане Симпсо́ном, Грантом и другими. Элдредж и Гоулд (Eldredge, Gould, 1972) предлагают заново интерпретировать все или почти все палеонтологические ряды как «прерывистые равновесия» и в соответствующей степени понизить роль «филетического градуализма». С моей точки зрения, это было бы слишком; в моем представлении как видообразовательные, так и филетические направления занимают определенное место в природе.

Я здесь коснусь двух вероятных примеров видообразовательных направлений у растений. В обоих случаях вывод о существовании такого направления делается на основании сравнительного

изучения биологии современных форм. Этот подход имеет свои недостатки, но обладает также и некоторыми достоинствами, поскольку при этом можно изучать виды в живом состоянии и определять их взаимоотношения.

Вероятное видообразовательное направление в эволюции у *Clarkia* (Onagraceae) на тихоокеанском побережье Северной Америки идет от форм, приспособленных к климату с умеренной влажностью, до ксерофитов. Предковый вид, обитавший в умеренно влажных местах, был близок к современным видам *C. amoena* или *C. rubicunda*. Промежуточная стадия в этом ряду представлена ныне живущим видом *C. biloba*, а конечная ксерофитная стадия — видом *C. lingulata*. Переход от *C. biloba* к *C. lingulata* произошел в результате квантового видообразования (Lewis, Lewis, 1955; Lewis, Roberts, 1956).

Вероятное направление эволюции у *Polemonium* (Polemoniaceae) в западной части Северной Америки идет от форм, приспособленных к мягкому климату прибрежных областей умеренного пояса, до альпийских форм. Отдельные стадии этого направления представлены следующими видами:

<i>Polemonium carneum</i>	Влажные прибрежные низменности
<i>P. caeruleum</i>	Зона хвойных лесов
Группа <i>P. californicum</i> — <i>P. delicatum</i>	Субальпийская лесная зона
<i>P. pulcherrimum</i>	Альпийская зона
Группа <i>P. eximium</i>	Высокие вершины в альпийской зоне

Этот ряд видов встречается в указанных зонах по трансектам от побережья до высоких гор в западной части Северной Америки. При этом названные виды не образуют по таким трансектам непрерывный ряд, как это могло бы представляться теоретически, а обособлены друг от друга, составляя ступенчатую последовательность, что позволяет предполагать видообразовательное направление (Grant, 1959, 1963).

Быстрая эволюция в видообразовательных направлениях

Скорость эволюции в видообразовательных направлениях, возможно, коррелирована с тем способом видообразования, с которым они связаны. Можно ожидать, что последовательности географических видообразований в популяциях, постоянно сохраняющих большие размеры, будут происходить с умеренной или нормальной, но не с тахителической скоростью. Успешное же квантовое видообразование теоретически могло бы возбуждать высокие скорости у соответствующего эволюционного направления.

Видообразовательные направления этого последнего типа представляют особый интерес.

Мы видели прежде, что единичные случаи квантового видообразования способны дать новые формы, быстро приспособляющиеся к новым или различным экологическим условиям. Квантовое видообразование обладает этой способностью, потому что: 1) оно использует сочетание сил отбора и дрейфа генов (см. выше и гл. 13); 2) оно может избежать ограничения, налагаемого платой за отбор при быстром замещении множества генов (см. гл. 14).

Но если особые преимущества квантового видообразования могут быть использованы однажды, на одном временном уровне, то их можно использовать снова и снова. Сдвиги, происходящие при квантовом видообразовании, могут циклически повторяться. И эти сдвиги могут иметь некое общее направление, подобно линии P—Q на рис. 30.3. Квантовое видообразовательное направление подобного рода представляет собой способ обеспечения *длительной* быстрой эволюции в данном направлении. Быть может, это единственный способ создания эволюционного направления, обладающего тахитической скоростью.

Вернемся к метафоре адаптивного ландшафта. Представим себе незанятую высокую адаптивную вершину и находящуюся у ее подножия популяцию. От подножия к вершине ведет несколько различных троп. Некоторые из них пологие, и восхождение по этим тропам происходит долго и медленно. Они символизируют филетические направления и направления, связанные с географическим видообразованием. Такие тропы пригодны для восхождения при наличии достаточного времени.

Другие тропы крутые, но зато короткие и потенциально обеспечивают быстрое восхождение. Такие тропы соответствуют направлениям, связанным с квантовым видообразованием. Если популяция, находящаяся у подножия горы, должна взобраться на вершину за короткое время, т. е. если время восхождения ограничено, то популяции придется выбрать короткую крутую тропу.

Заключение

В этой главе дан обзор ряда теоретических концепций, развивавшихся постепенно, шаг за шагом, на протяжении последних четырех или пяти десятилетий. Эти концепции позволяют объяснить некоторые важные, но малопонятные макроэволюционные явления. Они довольно удовлетворительно согласуются с имеющимися фактическими данными. Нельзя сказать, однако, чтобы этих данных было слишком много; необходимо собрать гораздо больше материала относительно тех макроэволюционных процессов, которые обсуждались в этой главе.

ЭВОЛЮЦИЯ КРУПНЫХ ГРУПП

Введение

Одна из важных проблем макроэволюции касается эволюции крупных групп. При каких обстоятельствах возникают трибы, семейства, отряды, классы? Какие эволюционные факторы участвуют в происхождении и развитии групп среднего и высшего таксономического ранга?

В этой общей проблеме содержится ряд частных проблем: необходимы ли для возникновения крупных групп какие-то специальные новые вариации? Связано ли первое появление крупных групп со скачком или же с постепенной дивергенцией от предковой линии? Участвуют ли в этом какие-то особые формы эволюции?

Получить прямые данные по этим проблемам трудно. А отсутствие убедительных фактов способствовало расцвету самых разнообразных спекуляций. Тем не менее мы располагаем некоторыми косвенными данными, которые могут служить нитью для наших рассуждений.

В эволюции любой крупной группы полезно различать две главные стадии: раннюю формообразовательную стадию и последующий период расширения и распространения. Полезно такое деление по той причине, что на этих двух стадиях, возможно, действуют разные эволюционные процессы.

Эволюционные характеристики крупных групп

Прежде чем обсуждать происхождение крупных групп, необходимо определить основные черты, характерные для крупной группы. Крупную группу можно определить как филогенетически естественную группу довольно высокого таксономического ранга. Такое определение, однако, привлекает внимание не к тому аспекту проблемы, который нас здесь интересует. Возведение в тот или иной таксономический ранг производится ретроспективно, после того как группа эволюционировала вплоть до настоящего времени — до эры людей, занимающихся систематикой. Нас же интересует данная группа не только на стадии достигнутого ею расцвета, но и на самых ранних стадиях ее появления.

Можно было бы также определять крупную группу по ее ключевому признаку (или признакам). Такой подход опять-таки не-

плодотворен и по той же причине. Данная крупная группа в момент своего возникновения может иметь, а может и не иметь ключевых признаков.

Более полезным критерием для определения крупной группы служит состояние приспособленности к той или иной обширной зоне на адаптивном ландшафте. Появление группы совпадает с занятием ею новой адаптивной зоны (Wright, 1949; Simpson, 1953). Крупной группой она становится позднее, в результате развития и пролиферации внутри этой зоны.

Существует два главных способа успешного первоначального занятия адаптивной зоны.

1. Колонизирующий вид переселяется на более или менее необитаемую территорию. В момент колонизации эта новая территория не обладает какими-либо особенно новыми условиями среды, если не считать ее относительной незанятости. В свою очередь и колонизирующий вид не обязательно должен сильно отличаться от своей предковой линии. Однако в новой зоне он находит экологические условия, способствующие увеличению его численности и возникновению разнообразия.

2. Время от времени какой-нибудь вид может приобрести ту или иную черту, создающую ему возможность для нового образа жизни и преадаптирующую его к местообитанию, которое он прежде не использовал. Так, в эволюции позвоночных развитие легких и конечностей создало возможность для заселения суши, а развитие крыльев позволило освоить воздушную среду. Преадаптированный таким образом колонизирующий вид, используя свой новый признак в качестве точки опоры, заселяет новое местообитание, в котором происходит его дальнейшая эволюция (Huxley, 1942; Wright, 1949).

В некоторых случаях такой новый стержневой признак возникает раньше времени для тех условий среды, в которых обитает предковая популяция, но оказывается потенциально ценным в местообитании нового типа. Так легкие, приспособленные для дыхания в воде, и парные плавники некоторых рыб были предшественниками легких и конечностей для ползания первых наземных позвоночных.

Как при первом, так и при втором способе вслед за заселением новой адаптивной зоны обычно происходит адаптивная радиация в этой зоне. Вид, первоначально заселивший новую зону, обычно дает начало разнообразным линиям, занимающим различные субзоны. Именно в результате адаптивной радиации такая группа становится распознаваемой крупной группой. Следует, однако, иметь в виду, что адаптивная радиация — это лишь успешное использование на более поздней стадии той экологической возможности, которой воспользовался вид, первоначально заселивший новую адаптивную зону.

Первый из описанных выше способов проще второго; и, напротив, на счете второго способа, вероятно, больше важных эволюционных событий, чем у первого. Первый способ приводит к возникновению эндемичных групп среднего таксономического ранга. Хорошими примерами служат дарвиновы вьюрки (семейство Fringillidae, подсемейство Geospizinae) на Галапагосских островах и гавайские цветочницы (семейство Drepanididae) на Гавайских островах. Вопрос о том, могут ли высшие категории, распространенные по целому матерiku или по всему земному шару, возникать первым способом, остается открытым. Второй способ, по-видимому, служит главным источником настоящих крупных и широко распространенных групп, таких, как амфибии и птицы.

Скачкообразное или постепенное развитие?

Некоторые эволюционисты (например, Goldschmidt, 1940) высказывали мнение, что новые группы возникают в результате скачков, т. е. резких и внезапных или почти внезапных мутационных изменений у организмов, существовавших прежде. Однако большинство эволюционистов, начиная с Дарвина, возражали против представлений о чисто скачкообразной эволюции, предпочитая градуализм в той или иной его форме.

Скачкообразная эволюция в своих крайних проявлениях имеет примерно такие же шансы оказаться успешной, как и спонтанное возникновение жизни. Все генетические данные склоняют к выводу, что генотип состоит из многочисленных генов, которые должны гармонически взаимодействовать друг с другом, для того чтобы организм обладал нормальной жизнеспособностью и плодовитостью. Резкие мутации приводят к селективно неблагоприятным сдвигам внутреннего равновесия генов. Генотип, который создавался отбором постепенно, невозможно удачно переделать за один раз; его надо переделывать также постепенно.

Все эти соображения не исключают возможности перестройки генотипа за относительно небольшое число поколений. Более того, имеются экспериментальные данные о быстрой перестройке генотипа у растений (см. Grant, 1971, гл. 13 и 14). Такие быстрые изменения некоторые авторы называют сальтациями. В подобных умеренных проявлениях сальтация может играть реальную роль в эволюции.

Крайние формы градуализма в качестве объяснения крупных эволюционных изменений имеют другие недостатки. Градуализм слишком медлителен. Градуализм в строгом смысле слова несовместим с некоторыми палеонтологическими данными (см. гл. 28). Период возникновения той или иной крупной группы обычно составляет относительно небольшую часть общей продолжительности геологической истории этой группы. К этому мы еще вернемся в дальнейших разделах этой главы.

В диапазоне от скальтации до градуализма эти две крайние формы следует отбросить, однако между ними остается обширная промежуточная зона, и с биологической точки зрения вполне реально поискать в этой зоне способы эволюции крупных групп. По всей вероятности, происхождение большинства новых групп связано с очень быстрой эволюцией. Однако не следует считать, что такие высокие скорости несовместимы с постепенными ступенчатыми изменениями. Возможно, что в возникновении многих новых групп скальтационные элементы сочетаются с элементами градуализма. Современные представления о квантовой эволюции и квантововидообразовательном направлении (изложенные в

Таблица 31.1

Различия в признаках между современными хищными и копытными (по Simpson, 1953)

Признак	Хищные (Fissipedia)	Копытные (Perissodactyla и Artiodactyla)
1	2	3
Местообитания	Наземные, древесные или полуводные	Наземные
Способ передвижения	Пальце- или стопоходящие	Обычно копытоходящие, иногда пальцеходящие
Число пальцев	4—5	1—4, редко 5
Роговые образования	Хорошо развитые когти, обычно втягивающиеся	Хорошо развитые копыта (кроме даманов)
Питание	Обычно хищники, иногда всеядные, редко растительноядные или насекомоядные	Обычно растительноядные, иногда всеядные
Зубная формула	$\frac{3.1.4-1.3.1}{3.1.4-1.3.1}$ (в исключительных случаях $\frac{4}{5}$ коренных)	$\frac{3-0.1-0.4-2.3}{3-0.1-0.4-2.3}$
Клыки	Крупные	Обычно мелкие или отсутствуют; иногда крупные
Предкоренные	Обычно простые, не похожие на коренные	Обычно сложные, часто моляризованы
Коренные	Обычно простые, без бугорков и складок	Сложные, с многобугорчатой перетирающей поверхностью
Хищные зубы	P^4 и M_1 увеличены и превращены в хищные зубы	Отсутствуют
Высота коронки	Брахидонтная	От брахидонтной до гипсодонтной

гл. 30) содержат как те, так и другие элементы и занимают тем самым промежуточную позицию.

Образование отрядов млекопитающих

Промежуточная позиция, постулирующая постепенное изменение, происходящее с исключительно высокими скоростями, иллюстрируется историей возникновения разных отрядов млекопитающих.

Современные хищные и современные копытные (непарнокопытные и парнокопытные) представляют собой две очень хорошо дифференцированные группы высокого ранга. В современной фауне эти две группы различаются по ряду признаков. Хищники обычно связываются в нашем представлении с хищным способом питания, когтистыми лапами, крупными клыками и резцами, а копытные — с растительной пищей, конечностями, снабженными копытами, и перетирающими коренными зубами. Эти и другие отличительные признаки обеих групп приведены в табл. 31.1.

Симпсон (Simpson, 1953) показал, что предковые члены тех же самых филетических групп из нижнего палеоцена не только не были хорошо дифференцированы, но и обладали большим сходством. Предки хищников (Creodonta) и предки копытных (Condylarthra) имели много общих признаков: они одинаково передвигались, имели одинаковое число пальцев (пять), одинаковую зубную формулу и, вероятно, питались примерно одинаково, будучи всеядными.

Как отмечает Симпсон (Simpson, 1953), в раннем палеоцене хищники и копытные не были не только разными отрядами, но даже и разными семействами. В сущности среди всех раннепалеоценовых хищников и копытных, взятых вместе, разнообразие было меньше, чем в пределах одного современного семейства хищников, например Mustelidae или Viverridae. Один палеоценовый род — *Protogonodon* (Arctocyonidae) — содержал несколько видов, которых на основании всей совокупности их признаков следовало бы отнести к хищникам, и несколько других видов, которых следовало бы отнести к копытным. Другие авторы расходятся во мнениях относительно места, занимаемого в системе раннетретичным семейством Arctocyonidae, оставляя его в отряде Creodonta (например, Colbert, 1955) или относя его к Condylarthra (например, Romer, 1966).

Таким образом, комплекс признаков, характерных для хищных, и отряд хищных развились в процессе дивергенции от своих палеоценовых предков; аналогичным образом комплекс признаков, характерных для копытных, и два отряда копытных (Perissodactyla и Artiodactyla) развились в процессе дивергенции от своих палеоценовых предков. Крупные группы возникают путем дивергенции (Simpson, 1953).

Проводя это сравнение, мы рассматриваем непарнокопытных и парнокопытных как одну монофилетическую группу. Палеонтологи расходятся во мнениях относительно филогенетических связей между этими двумя отрядами. Отметим, однако, что если даже парнокопытные не относятся к той же естественной группе, к которой относятся непарнокопытные, сравнение последних с хищными остается правомерным. Признаки, перечисленные в правом столбце табл. 31.1, мало изменятся, если исключить из них признаки парнокопытных, а общие выводы останутся прежними.

В случае хищников и копытных, очевидно, имела место известная степень градуализма. Другие данные свидетельствуют о том, что в ранней истории этих и других отрядов млекопитающих, когда происходило развитие отличительных признаков этих отрядов, скорости эволюции были относительно высокими. Все эти данные, хотя они и косвенные, позволяют сделать вывод о существовании некоторых общих тенденций в образовании отрядов; они собраны в табл. 31.2.

Таблица 31.2

Продолжительность существования отрядов млекопитающих (по Simpson, 1953)¹

Отряды	Продолжительность, млн. лет			Неизвестный период, % от общего
	общая	известный период	неизвестный период	
Ныне живущие				
Marsupialia	130	80	50	38,5
Insectivora	130	80	50	38,5
Edentata	75	60	15	20,0
Lagomorpha	75	60	15	20,0
Rodentia	75	60	15	20,0
Cetacea	75	45	30	40,0
Carnivora	80	75	5	6,2
Proboscidea	65	40	25	38,5
Sirenia	70	50	20	28,6
Perissodactyla	65	60	5	7,7
Artiodactyla	65	60	5	7,7
Вымершие				
Taeniodonta	40	35	5	12,5
Condylarthra	40 (55?)	35 (50?)	5	21,5 (9.1?)
Liptoterna	70	60	10	14,3
Notoungulata	75	60	15	20,0
Pantodonta	45	35	10	22,2
Средняя	73,4	55,9	17,5	23,8

¹ В столбцах 2 и 4 приведены максимальные оценки.

Оценка максимальной продолжительности того периода в происхождении каждого отряда, для которого не сохранилось никаких ископаемых остатков, приведена в столбце 4 табл. 31.2. Как можно заметить, такой период обычно составляет лишь небольшую часть общей оцененной продолжительности существования данного отряда. Эта часть составляет 6,2% для хищников и 7,7% для непарнокопытных и парнокопытных, а для всех 16 отрядов вместе равна в среднем 23,8%. В этих оценках, быть может, несколько преувеличена продолжительность периода возникновения отрядов.

Данные, приведенные в табл. 31.2, соответствуют гипотезе о быстрой эволюции и квантовой эволюции в период возникновения отрядов млекопитающих (см. также гл. 28 и 30).

Роль квантовой эволюции

Процесс квантовой эволюции был описан в гл. 30, и нет нужды описывать его здесь снова. Следует, однако, напомнить вывод Симпсона (1944, 1953), основанный на совпадении разных групп данных, что квантовая эволюция — это та форма эволюции, с которой обычно связано возникновение крупных групп.

Это заключение можно расширить. Возможно, что изменение, происходящее при квантовой эволюции, обычно выражается в форме видообразования и тем самым превращается в случай квантового видообразования. Кроме того, ряд случаев квантового видообразования может соединяться во временной ряд, в результате чего получается видообразовательное направление. Вполне возможно, что такое видообразовательное направление участвует в эволюции той или иной крупной группы в период ее формирования (см. гл. 30).

Еще один возможный вывод касается типа местности, в которой скорее всего можно ожидать возникновения крупной группы. Для квантовой эволюции и квантового видообразования необходимы популяционные системы островного типа. Подобные популяционные системы обычно нельзя встретить в районах с равнинным рельефом. Они обычно населяют сильно пересеченную гористую местность или группу островов (в случае наземных растений и животных).

В современном мире эволюция растений в гористых областях, по-видимому, действительно протекает быстро и приводит к возникновению большого разнообразия. На основе этих и других данных ряд исследователей эволюции растений приходят к выводу, что горы служат вероятным местом крупных эволюционных событий в растительном царстве (например, Kerner, 1894—1895; Axelrod, 1970, 1974; Stebbins, 1974).

Адаптивная радиация

Когда какому-либо виду удается обосноваться на новой территории или в новом местообитании, у него появляется экологическая возможность для расселения и увеличения разнообразия. В таких условиях первоначальный вид может дать начало ряду дочерних видов, приспособленных к различным крупным нишам в пределах данной территории или местообитания. Эти дочерние виды становятся предками ряда боковых ветвей, когда они в свою очередь дают начало новым дочерним видам. При этом данная группа вступает во вторую фазу своего развития — в фазу пролиферации.

Адаптивная радиация представляет собой тот тип эволюции, который наблюдается в фазе пролиферации. А преобладающая форма эволюции при адаптивной радиации — это видообразование. События видообразования первой очереди дают начало главным ветвям растущего филогенетического дерева. Эти главные ветви соответствуют различным главным экологическим нишам. Вторая, третья и последующие очереди видообразования в каждой из главных ветвей приводят затем к подразделению имеющихся на данной территории или в данном местообитании экологических ниш между большим числом более высоко специализированных видов.

Новая территория или местообитание наполняются видами. И по мере того, как это происходит, данная группа превращается в крупную группу. А крупная группа приобретает таксономическую структуру, формирующуюся в соответствии с теми линиями, по которым происходит адаптация.

На одной стадии развития крупная группа по своему таксономическому рангу соответствует семейству. При этом ее подразделениями первого порядка являются трибы и роды, занимающие соответственно главные адаптивные зоны; каждая родовая линия состоит из групп видов, представляющих подразделения второго порядка и занимающих соответствующие адаптивные зоны; а каждая группа видов состоит из видов, представляющих подразделения третьего порядка. На более продвинутой стадии развития такая группа может состоять в ранге отряда. Теперь подразделениями первого порядка, опять-таки связанными с разными адаптивными зонами, оказываются семейства, а подразделениями второго, третьего и четвертого порядков являются соответственно роды, группы видов и виды.

Концепция адаптивной радиации была сформулирована Осборном (Osborn, 1910) в связи с эволюцией млекопитающих. Осборн различал у млекопитающих пять главных линий специализации в строении конечностей, делающих их обладателями приспособленными к различным местообитаниям и способам передвижения:

1) быстрый бег для наземных видов; 2) роющий образ жизни для видов, обитающих под землей; 3) плавание для видов, обитающих и в воде и на суше, и для полностью водных видов; 4) лазание для древесных видов; 5) планирование и полет для видов, осваивающих воздух. Осборн различал также линии специализации в строении зубов, зависящие от характера питания (всеядность, плотоядность, растительность и т.п.). Отряды млекопитающих, согласно Осборну (Osborn, 1910), обладают этими группами признаков в различных сочетаниях, а следовательно, относятся к разным адаптивным типам.

Адаптивная радиация у гавайских цветочниц

Прекрасным примером адаптивной радиации у современной группы служат птицы семейства Drepanidae на Гавайских островах. Это семейство изучалось рядом ученых на протяжении многих лет. Основные данные содержатся в монографиях Амадона (Amadon, 1950) и Болдуина (Baldwin, 1953); дополнительные сведения и интерпретации приводят Бок (Bock, 1970) и Карлквист (Carlquist, 1974).

Семейство Drepanidae состоит из девяти родов, объединяемых в два подсемейства (табл. 31.3). Это монофилетическое семейство, эндемичное для Гавайских островов. Следует указать, что, к сожалению, некоторое число видов сравнительно недавно вымерло или стало очень редким. Семейство Drepanidae при-

Таблица 31.3

Система классификации гавайских цветочниц
(сем. Drepanidae) (Amadon, 1950)

Группа	Число видов
Подсемейство Psittirostrinae (желтое или зеленое оперение)	
<i>Loxops</i>	5
<i>Hemignathus</i>	4
<i>Pseudonestor</i>	1
<i>Psittirostra</i>	6
Подсемейство Drepaniinae (оперение черное с красным)	
<i>Himatione</i>	1
<i>Palmeria</i>	1
<i>Ciridops</i>	1
<i>Vestiaria</i>	1
<i>Drepanis</i>	2

надлежит к подотряду Passeres, или певчих воробьиных (отряд Passeriformes); из других Passeres они близки к американским цветочницам (Coerebidae) и (или) танагровым (Tyrannidae) (Amadon, 1950; Baldwin, 1953).

Поскольку семейство Drepanididae эндемично для геологически молодой цепи океанических островов и родственно материковым группам воробьиных, его филогенетические корни, вероятно,

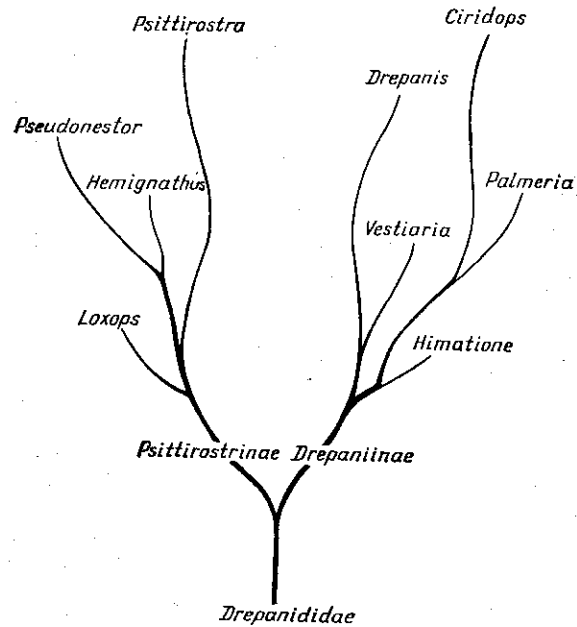


Рис. 31.1. Предполагаемая филогения гавайских цветочниц (Drepanididae) (Amadon, 1950).

следует искать на материке, однако, кто именно был материковым предком гавайских цветочниц, остается неясным. Их далекий предок, кто бы он ни был, вселился на Гавайские острова и эволюционировал в непосредственного предка семейства. Предполагается, что у этого непосредственного предка был короткий клюв и что он питался насекомыми и нектаром (Baldwin, 1953). Эта пища, тип клюва и соответствующий тип языка наблюдаются также у наиболее примитивных из ныне живущих представителей обоих подсемейств.

Гавайские цветочницы отличаются большим разнообразием по характеру пищи и строению клюва, значительно превосходящим разнообразие, наблюдаемое обычно в других семействах воробьиных. Здесь в пределах одного семейства имеются виды, напоми-

нающие вьюрков, славков, пищух, виды, питающиеся плодами или цветками, и разные другие формы.

Вероятная филогения этого семейства вплоть до родового уровня представлена на рис. 31.1 (Amadon, 1950); Бок (Bock, 1970) предлагает иную филогению. Два подсемейства — Psittirostrinae и Drepaniinae — образуют главные ветви семейственного древа, а роды — ветви второго порядка. Ветви третьего порядка образуют виды в таких немонотипических родах, как *Loxops* и *Hemignathus*.

Ветвление создает адаптивную радиацию, которая у гавайских цветочниц связана главным образом с характером питания и проявляется в признаках клюва и языка, а также в других признаках. Главные адаптивные зоны, занятые этими птицами, соответ-

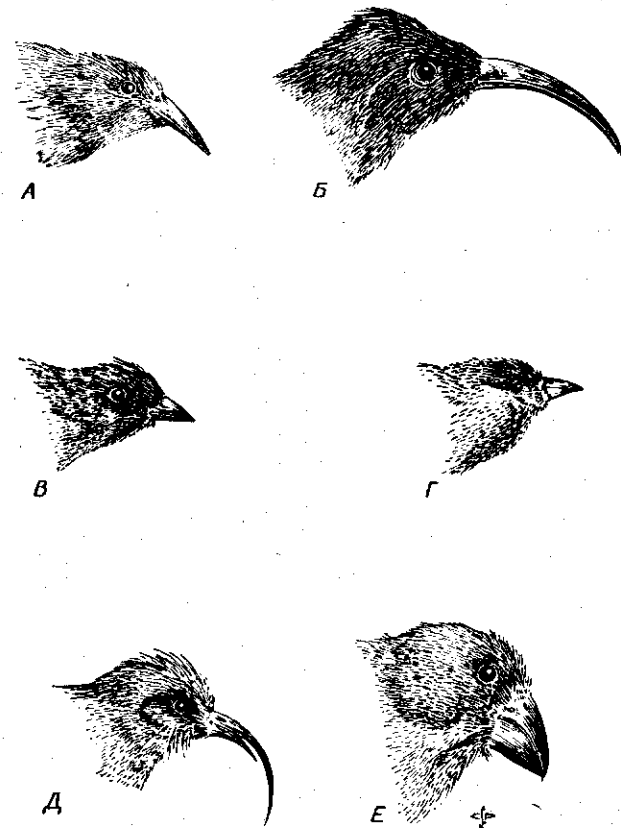


Рис. 31.2. Типы клювов у гавайских цветочниц (рис. Ch. Parr по фото из Amadon, 1950).

A. *Himantione sanguinea* (питается нектаром). B. *Drepanis pacifica* (питается нектаром). C. *Ciridops anna* (питается плодами). D. *Loxops coccinea* (питается насекомыми). E. *Hemignathus lucidus* (питается насекомыми). E. *Psittirostra palmeri* (питается плодами и семенами).

вуют питанию насекомыми, нектаром, плодами и семенами. Некоторые из этих зон подразделяются на более мелкие зоны. Так, среди насекомоядных цветочниц есть короткоклювые формы, обирающие насекомых с листьев, и длинноклювые формы, добывающие их из-под коры (Baldwin, 1953).

Подсемейство Drepaniinae состоит главным образом из форм, питающихся нектаром цветков. У некоторых из них клюв короткий (например, *Himatione*, рис. 31.2, А), у других — длинный (например, *Vestiaria* и *Drepanis*; рис. 31.2, Б). Относящийся к этому же подсемейству *Ciridops* (рис. 31.2, В) питается плодами. Некоторые типы клювов у представителей этого подсемейства, питающихся на цветках, коррелируют с цветками гавайских *Lobeliodeae* (сем. *Campanulaceae*).

Подсемейство Psittirostrinae состоит из видов, питающихся насекомыми, плодами и семенами. К роду *Loxops* относятся 5 видов насекомоядных птиц с клювами небольших или средних размеров. Виды с небольшими клювами обирают насекомых с листьев (например, *Hemignathus coccinea*, рис. 31.2, Г), тогда как виды с клювами средних размеров извлекают насекомых из щелей в коре. У *Hemignathus lucidus* (рис. 31.2, Д) клюв серповидной формы, и он добывает насекомых из глубоких трещин примерно так, как это делает пищуха. Другие виды *Hemignathus*, также имеющие серповидные клювы, согласно сообщениям, питаются на цветках.

К этому же подсемейству Psittirostrinae относится *Pseudonestor*, клюв которого напоминает клюв попугая и который использует этот клюв для обламывания веточек и добывания из-под коры насекомых и их червеобразных личинок. Родственный ему *Psittirostra* (рис. 31.2, Е) также обладает мощным клювом, но в этом случае клюв используется для раздавливания плодов и раскалывания семян.

Параллельным примером адаптивной радиации у другой группы птиц, населяющей острова, служат дарвиновы вьюрки (сем. *Fringillidae*, подсемейство *Geospizinae*) на Галапагосских островах (Lack, 1947). Пример несколько иного рода — группа растений, в которой адаптивная радиация связана со способом опыления и проявляется в разнообразии типов цветка, — дает семейство *Polemoniaceae* (Grant, Grant, 1965).

Такая адаптивная радиация весьма эффективна для той группы, в которой она происходит, потому что эта группа получает максимальные возможности для использования всех экологических условий, предоставляемых ей новой территорией или местобитанием.

ВЫМИРАНИЕ

Введение

Виды, живущие в данном геологическом периоде, представляют собой прямых потомков лишь небольшой части видов, относящихся к более раннему периоду. Огромное большинство видов обречено на вымирание. Вымирание уготовано также большинству филетических групп низшего и среднего ранга, т. е. родам, семействам и отрядам, хотя надвидовые группы обычно сохраняются дольше, чем виды. Кроме того, в истории Земли есть периоды, когда вымирание приобретает широкие масштабы и затрагивает многие виды, принадлежащие к ряду разных групп.

Удобно различать три уровня вымирания: вымирание отдельных видов (например, *Megaloceros giganteus*), вымирание надвидовых групп (например, аммониты в меловом периоде) и широко распространенное или массовое вымирание (как в позднем меловом периоде).

В зависимости от характера вымирания надвидовые группы можно подвергнуть дальнейшему разделению. Некоторые такие группы полностью вымирают, не оставляя филогенетических потомков, тогда как другие вымирают сами, но дают начало потомкам, сильно отличающимся от своих предков и образующим отдельную надвидовую группу.

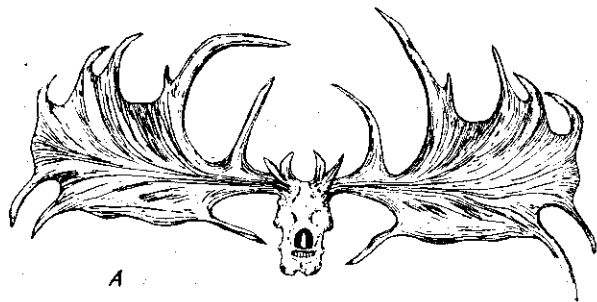
В этой главе мы рассмотрим несколько примеров вымирания, относящихся к каждому из названных выше уровней. Как мы сможем убедиться, точные причины вымирания видов и групп более высокого ранга часто неизвестны или очень недостоверны. Однако случаи, когда вымирание происходило в очень широких масштабах, можно нередко коррелировать с геологическими революциями, что дает возможность объяснить вымирание какими-то причинами общего характера.

Megaloceros giganteus в Ирландии

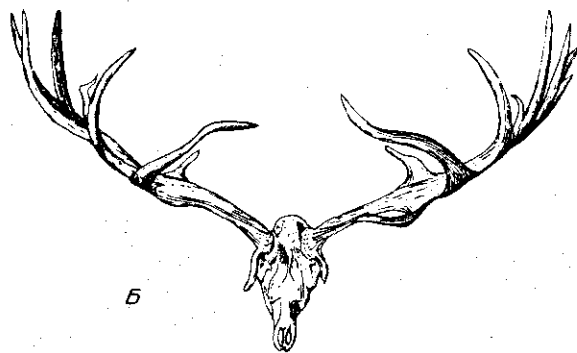
Одним из знаменитых примеров вымирания видов служит вымирание *Megaloceros giganteus* — гигантского оленя, жившего в плейстоцене и в начале современного периода. Ареал этого вида простирался от Ирландии через всю Европу до Сибири и Китая, а на юге — до Северной Африки. Он процветал в Ирландии в течение периода, непосредственно следовавшего за отступлением льдов в конце последнего оледенения, и вымер там примерно

11 000 лет назад. Возможно, что в некоторых частях материковой Евразии он дожил до начала современного периода (Gould, 1974).

Большая часть ископаемых остатков *Megaloceros giganteus* найдена в озерных отложениях и торфяных болотах Ирландии. Это был гигантский олень высотой около двух метров на уровне



А



Б

Рис. 32.1. Рога *Megaloceros giganteus* (по Milais и Cuvier из Gould, 1974). А. Демонстрация широких частей рогов, когда самец смотрит прямо перед собой. Б. Демонстрация отростков рогов, когда голова наклонена.

плеч. Самцы обладали огромными рогами весом до 25 кг и размахом примерно до 3 м (рис. 32.1). Это размеры максимальные; подробные результаты измерений приводятся Гоулдом (Gould, 1974). Ни у одного другого представителя семейства оленей не было таких крупных рогов. Многие авторы отмечали, что большие и тяжелые рога *M. giganteus*, которые олень ежегодно сбрасывал и которые отрастали вновь, вероятно, создавали тяжелую физическую нагрузку и физиологически истощали животных.

Среди выдвигавшихся ранее причин вымирания *M. giganteus* особенно большое внимание уделялось тем неудобствам, которые,

возможно, терпели животные из-за таких больших рогов. В зависимости от своих теоретических позиций одни авторы строили объяснения в терминах ортогенеза, а другие — в терминах естественного отбора. Как те, так и другие считали, что рога этих оленей не имели адаптивного значения. Вполне возможно, что рога были фактором, способствовавшим вымиранию животного, но, как указывал Симпсон (Simpson, 1949, 1967), нет причин считать, что эти рога не имели адаптивного значения в тот период, когда они развились и когда вид процветал.

Симпсон (Simpson, 1949, 1967) указывал далее, что величину рогов *M. giganteus* следует рассматривать не в качестве изолированного признака, а как результат соотношения скоростей роста разных частей тела в процессе филогенеза. Среди представителей семейства оленей филогенетическая скорость роста рогов значительно превышает скорость роста тела, так что самые крупные виды оленей должны иметь пропорционально самые большие рога. У *M. giganteus* с его большим телом рога были примерно такие, каких и следовало бы ожидать у очень крупного оленя.

Следовательно, возможно, что отбор благоприятствовал увеличению размеров тела *M. giganteus*, а большие рога развились в качестве побочного эффекта (Simpson, 1949, 1967). Увеличение размеров тела — обычная тенденция в эволюции млекопитающих, дающая им ряд преимуществ (см. гл. 26). Возможно также, что половой отбор благоприятствовал увеличению рогов у *M. giganteus*, потому что это давало преимущество самцам при спаривании, а побочным эффектом были большие размеры тела (Gould, 1974).

Причины вымирания *M. giganteus*, по крайней мере в Ирландии и, вероятно, в других местах, можно искать также и в других аспектах его жизни. Он, по-видимому, обитал на открытых поросших травой местах, перемежавшихся с участками леса. Такого рода растительность достигла расцвета в один из периодов потепления к концу последнего оледенения, а именно в это время и процветал *M. giganteus*. Несколько позднее в тот же период степи сменились лесами, и *M. giganteus*, который не был лесным оленем, вероятно, не смог выжить в густом лесу. Неблагоприятные для этого оленя изменения климата и растительности в период последнего оледенения, по-видимому, и были причиной его вымирания (Gould, 1973, 1974).

Лошадь в Северной Америке

Лошадь (*Equus*) вымерла в Северной Америке в начале современной эпохи, примерно 8000—10 000 лет назад. Как уже говорилось в гл. 26, эволюция *Equus* происходила главным образом

в Северной Америке, откуда животное мигрировало на три других материка. В плейстоцене в Северной Америке существовали огромные табуны лошадей, принадлежавших, вероятно, к нескольким видам *Equus*. Затем род *Equus* полностью вымер в Северной Америке (Simpson, 1951 и личное сообщение).

Спустя много тысячелетий, в 1519 г. испанцы ввезли в Северную Америку европейскую домашнюю лошадь (*Equus caballus*). Интродукция оказалась очень успешной, и домашняя лошадь образовала дикие табуны на древней родине своих предков.

Причины вымирания *Equus* в Северной Америке неизвестны. И тайна эта усугубляется тем, что *Equus* удалось вновь успешно закрепиться в диком состоянии на этом материке спустя несколько тысяч лет после того, как она там вымерла.

Высказывались различные предположения о причинах этого вымирания, но все они малоубедительны. Не оказалась ли аборигенная североамериканская лошадь жертвой оледенения? Но ведь *Equus* пережила плейстоцен, а кроме того, она была распространена и за пределами границы льдов. Была ли лошадь истреблена первыми американскими индейцами, с которыми она жила в одно время? Такую возможность исключить нельзя. Но ведь индейцы охотились на бизона и тем не менее не истребили его. Возможно также, что лошадь погибла от какого-то эпидемического заболевания. Однако в палеонтологической летописи не сохранилось ничего, что свидетельствовало бы о такой эпидемии (Simpson, 1951).

Те же самые события происходили параллельно в Южной Америке. Здесь род *Equus* также процветал в плейстоцене и вымер в начале современной эпохи; затем в историческую эпоху лошадь была интродуцирована из Европы, после чего она одичала. Причины ее вымирания в Южной Америке также неизвестны (Simpson, 1951).

Саблезубые кошки

Один из часто приводимых примеров вымирания надвидовой группы — вымирание саблезубых кошек. Саблезубые кошки были одной из главных ветвей семейства *Felidae*, к ним относились такие роды, как *Hoplophoneus*, *Machairodus* и *Smilodon*. Эта группа отличалась от современных представителей подсемейства *Felinae* большими размерами верхних клыков и другими связанными с этим признаками в строении челюстей и зубов (рис. 32.2).

Саблезубые кошки встречались в Северной Америке и Евразии на протяжении почти всего третичного периода, начиная с олигоцена, а в плейстоцене проникли в Южную Америку. *Hoplopho-*

neus — характерный олигоценовый представитель этой группы в Северной Америке, а *Smilodon* — более крупная плейстоценовая форма, жившая как в Северной, так и в Южной Америке (рис. 32.2, А и Б). В плейстоцене эта группа вымерла (Romer, 1966).

Одно время было принято считать, что увеличение размеров клыков и общих размеров тела саблезубых кошек в плейстоцене обусловлено ортогенезом. Вымирание же их считалось результатом того, что это ортогенетическое направление перешагнуло за пределы функциональной полезности. Крупные клыки *Smilodon*, как предполагается, затрудняли кусание, что и привело к вымиранию этой филетической группы. В таком случае, отмечает Симпсон (Simpson, 1953), этим животным понадобилось целых 40 млн. лет, чтобы умереть с голоду.

На самом деле крупные клыки не мешали кусанию. Челюсти саблезубых кошек могли широко раскрываться и плотно сжиматься.

Возможно, что саблезубые кошки были специализированы к охоте на таких крупных, медленно передвигавшихся толстокожих растительноядных животных, как мастодонты и ленивцы. Их длинные клыки при разомкнутых челюстях могли служить эффективными органами для закалывания и разрывания добычи; в этом им помогали мощная шея и плечевой пояс.

В течение плейстоцена ряды толстокожих растительноядных значительно поредели. Снижение численности, а затем и вымирание добычи этого типа сократило или закрыло адаптивную зону саблезубых кошек. Тем временем у представителей подсемейства *Felinae* в семействе кошачьих совершенствовался альтернативный способ охоты на быстро передвигающиеся виды жертвы — нападение из засады и преследование. Поскольку в плейстоцене адаптивная зона самих саблезубых кошек стала закрываться, а альтернативные адаптивные зоны уже были заняты, этим кошкам пришел конец (Simpson, 1953).

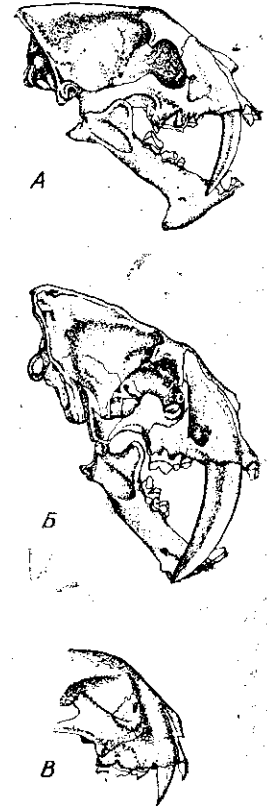


Рис. 32.2. Черепа саблезубых кошек (по Matthew и Zdansky из Romer 1966, с изменениями).

Черепа изображены в разном масштабе. А. *Hoplophoneus*, олигоцен, длина черепа 14 см. Б. *Smilodon*, плейстоцен, длина черепа 30,5 см. В. *Pseudaelurus*, плиоцен, настоящая кошка, изображенная здесь для того, чтобы сопоставить размеры клыков.

Динозавры

Одним из наиболее обширных групповых вымираний всех времен было вымирание динозавров в поздне меловом периоде. Динозавры, к которым относились два отряда пресмыкающихся — Saurischia и Ornithischia, — господствовали на суше в течение всего мезозоя и поэтому мезозой называют эрой динозавров.

В течение мезозоя динозавры достигли большого разнообразия, о чем свидетельствует система их классификации, согласно которой их делят на два отряда, 25 семейств и на более чем 200 родов (см. Colbert, 1961; Колберт различает 218 родов). Среди них были такие гигантские животные, как бронтозавры и тиранозавры, а также различные формы небольших и средних размеров. Группа в целом была распространена по всему земному шару и господствовала на суше в течение более чем 100 млн. лет. Затем в конце мелового периода за несколько миллионов лет вся эта группа вымерла.

Причины вымирания динозавров неизвестны, и вовсе не потому, что не предпринималось попыток объяснить это явление. Литература изобилует упрощенческими и необоснованными спекуляциями относительно причин вымирания динозавров: в поздне меловой период климат стал слишком холодным для динозавров; им стало слишком жарко; примитивные млекопитающие поедали их яйца; растительоядные динозавры уничтожили мезозойскую растительность; динозавры погибли вследствие огромного усиления излучения, сопровождавшего вспышку новой звезды на небе; в результате обращения магнитного поля Земли смертельные дозы космического излучения достигли поверхности суши.

Два последних предположения, вероятно, можно исключить. Такие астрофизические или геофизические события, которые вызывают всплески смертельных доз излучения, представляют собой обычно факторы однократного или двухкратного действия, а поэтому они должны были бы немедленно вызвать массовую гибель животных; между тем вымирание динозавров продолжалось тысячи и миллионы лет (Simpson, 1968). Постепенное изменение климата в поздне меловом периоде лучше согласуется с тем, как происходило вымирание динозавров. Многие ученые склонны считать, что именно неблагоприятные изменения климата представляют собой наиболее вероятный фактор, как это подразумевается в двух первых из перечисленных выше предположений, хотя они, быть может, сформулированы в чересчур наивной форме.

Аксельрод и Бейли (Axelrod, Bailey, 1968) придают главное значение смене ровного климата неровным, которая произошла в конце мелового периода. На протяжении большей части мезозоя преобладал ровный теплый климат и эволюция динозавров почти 130 млн. лет протекала в таких климатических условиях. Во

второй половине мелового периода этот климат сменился неравномерным континентальным климатом, для которого характерны более резкие колебания температуры. Другие филогенетические группы рептилий, жившие в меловом периоде, — ящерицы, змеи и черепахи могли избегать действия очень высоких или очень низких температур, зарываясь в землю, впадая в спячку или погружаясь в воду, и дожили до наших дней. Но у динозавров, которые вели наземный образ жизни, не было таких способов избежать действия крайних температур, и они вымерли (Axelrod, Bailey, 1968; см. также Spotila et al., 1973).

Воздействие стрессовых температур в условиях континентального климата позволяет объяснить многое, быть может, даже очень многое, относительно вымирания динозавров. Из рептилий, переживших меловый период и доживших до нашего времени, можно назвать крокодилов, обитающих в тропиках и субтропиках, и гатерию, относящуюся к отряду хоботноголовых и обитающую на Новой Зеландии. Почему изменение климата в конце мелового периода пощадил эти два отряда, повлияв только на два отряда динозавров?

Возникает и еще одно затруднение. Различные гипотезы, связывающие вымирание динозавров с изменениями климата, исходят из того, что динозавры, поскольку они относятся к рептилиям, были холоднокровными. Однако недавно были обнаружены некоторые косвенные палеонтологические данные, например данные о гистологии костной ткани, указывающие на то, что динозавры были не холоднокровными, как это предполагалось, а теплокровными, или гомойотермными, животными (Bakker, 1975). Подтвердится ли это новое заключение и если да, то удастся ли его примирить с гипотезой, связывающей вымирание динозавров со сменой климата, покажет будущее. А пока эта тайна все еще остается нераскрытой.

Массовое вымирание в поздне меловом периоде

Вымирание динозавров было лишь частью гораздо более обширной картины массового вымирания в конце мелового периода. В это время вымерли и другие отряды рептилий: морские ихтиозавры, плезиозавры и мозозавры, а также летающие птерозавры. Из морских беспозвоночных в конце мелового периода вымерла процветавшая прежде группа аммонитов.

Исчезновение нескольких групп морских животных в конце мелового периода трудно объяснить на основе радиационных теорий, поскольку морские животные, очевидно, были защищены от постулируемого в этих теориях действия излучения. Данные относительно вымирания в меловой период не противоречат климатическим теориям, если эти теории прилагаются к наземным репти-

лиям, но они вместе с тем и не подкрепляют эти теории; ведь несмотря на то, что морские рептилии, казалось бы, были более или менее изолированы от воздействия нового неровного климата, они все же вымерли.

Итак, в конце мелового периода произошло обширное обновление фауны суши, моря и воздуха. Такое обновление заставляет предполагать действие не каких-то отдельных специфических экологических факторов, а факторов общих и всепроникающих, с многочисленными побочными эффектами и взаимодействиями.

Вымирание млекопитающих в плейстоцене

Другое массовое вымирание происходило в плейстоцене. Млекопитающие господствовали на суше на протяжении всего третичного периода, и третичный период нередко называют эрой млекопитающих. Однако в позднем плейстоцене эта эра подошла к концу или к началу конца: началось массовое вымирание млекопитающих, и процесс этот продолжался в современной эпохе.

Вымирание охватило группы млекопитающих разного таксономического ранга — от отдельных видов (например, *Megaloceros giganteus*) до надвидовых групп (например, саблезубые кошки). Среди вымерших видов можно назвать *M. giganteus*, пещерного медведя, пещерного льва и гигантского бобра. К вымершим надвидовым группам относятся саблезубые кошки, мегатерий, гигантский броненосец, глиптодонты, мастодонты, мамонты, шерстистый носорог и североамериканские дикие лошади.

Вымирание особенно сильно затронуло виды и группы более высокого ранга у крупных млекопитающих. Мелкие млекопитающие гораздо лучше пережили поздний плейстоцен и начало современного периода, чем крупные.

Существуют две основные гипотезы относительно причин вымирания крупных млекопитающих в плейстоцене. Согласно одной из них, вымирание было вызвано охотой первобытного человека именно на крупных млекопитающих (Martin, 1973), согласно другой — климатом во время оледенения (Axelrod, 1967). Обе гипотезы сталкиваются с некоторыми затруднениями.

Гипотеза Мартина относится главным образом, хотя и не исключительно, к крупным млекопитающим Северной Америки. Как считает Мартин, 11 500 лет назад первобытный человек, находившийся на той стадии развития культуры, когда он жил только за счет охоты, проник из Сибири в Северную Америку, где нашел обильные новые пищевые ресурсы в виде существовавших там в те времена крупных млекопитающих. Эти млекопитающие, типичными представителями которых для Северной Америки были мастодонт, мамонт, лошадь, верблюд и бизон, прежде не подвергались истреблению охотившимися на них людьми. Популя-

ция первобытного человека стала быстро разрастаться и столь же быстро расселяться по Северной и Южной Америке благодаря пище, которую обеспечивали такие крупные животные; вскоре в результате интенсивной охоты большая часть этих животных вымерла. Некоторые указанные виды и в самом деле вымерли примерно в то время, когда, как предполагается, произошел первый взрыв численности популяции первобытного человека, т. е. примерно 10 000—11 000 лет назад (Martin, 1973; см. также Martin, Wright, 1967).

Эта гипотеза опирается на широко распространенное мнение, что человек проник в Северную Америку относительно недавно. Однако, судя по некоторым данным, человек существует в Северной Америке гораздо дольше, чем 11 000—12 000 лет, как это постулируют Мартин и другие. С помощью одного из новых методов (метод, основанный на рацемизации аспарагиновой кислоты органических остатков, пропорциональной их возрасту) было установлено, что возраст костей индейцев из палеолита Южной части Калифорнии равен 48 000 лет (Bada, Schroeder, Carter, 1974). Таким образом, вопрос о всех этих сроках остается открытым, поскольку надо сначала установить, появился ли человек в Северной Америке сравнительно недавно или давно.

Аксельрод (Axelrod, 1967) ищет причину вымирания млекопитающих в изменениях климата, достигших кульминации в плейстоцене. Третичный период отличался в общем ровным климатом, и млекопитающие были приспособлены к таким климатическим условиям. Для климата плейстоцена характерны резкие изменения условий с жестокими холодами или сильными засухами. При очень сильных холодах отдельные особи млекопитающих гибнут от чисто физиологических воздействий низких температур или от голода, и эта гибель отдельных животных может в совокупности достигнуть уровня вымирания вида. Новый холодный (или сухой) климат также мог оказывать неблагоприятные косвенные воздействия на многих млекопитающих, вызывая изменения растительности в их местообитаниях.

Наличие определенной зависимости между вымиранием животных и их размерами согласуется с климатической гипотезой. Среди мелких животных не наблюдалось массового вымирания. Большинство мелких животных в холодное время могут укрыться в норах или гнездах. Кроме того, у мелких млекопитающих репродуктивный цикл обычно короткий и может быть увязан с климатом, подверженным резким сезонным колебаниям. У многих мелких млекопитающих потомство достигает зрелости в течение короткого благоприятного сезона. Крупные млекопитающие в большинстве случаев не умеют приспосабливаться к климату, для которого характерны очень холодные (или очень сухие) сезоны (Axelrod, 1967).

Климатическая гипотеза не может, однако, объяснить, почему в раннем плейстоцене, когда фактически произошел переход к ледниковому климату, млекопитающие вымирали мало. Другое затруднение, с которым сталкивается климатическая гипотеза, состоит в том, что многие крупные млекопитающие вымерли не только на северных континентах, но и в Африке, которая не пережила в полной мере ледниковый период (Симпсон, личное сообщение).

Эпизоды вымирания

Давно известно, что геологическая история жизни отмечена эпизодами массового вымирания, разделенными длительными периодами постепенного эволюционного изменения. Палеонтологическая летопись заставляет предполагать нечто среднее между катастрофизмом Кювье и строгим униформизмом Лайеля — состояние эпизодической эволюции. В истории периодически возникают эпизоды массового вымирания одних групп, за которыми следует развитие и адаптивная радиация новых групп (Newell, 1967).

На самом деле границы между геологическими эрами и периодами частично основаны на эпизодах массового вымирания, в особенности у животных. Определяющие признаки эпизодической эволюции животных отражены в названиях эр (палеозойская и т.п.).

Существенная черта эпизодов вымирания — высокая скорость вымирания, наблюдаемая в совершенно не связанных между собой группах примерно в одно и то же время. Так, у амmonoидов и рептилий отмечается быстрое вымирание в поздней перми, позднее триасе и позднем мелу (Newell, 1967).

Ньюэлл (Newell, 1967) сопоставил и проанализировал данные о первом и последнем появлении в палеонтологической летописи 2250 семейств животных, представлявших все крупные группы. Полученные им результаты представлены на рис. 32.3. На рис. 32.3, А показана частота вымирания семейств животных на всем протяжении геологической истории по данным об их последнем известном появлении в палеонтологической летописи. Как можно видеть, кривая вымирания очень изломана. Высокие пики, отражающие эпизоды массового вымирания, отмечаются в позднем кембрии, позднем девоне, поздней перми и позднем мелу; более слабые пики приходятся на концы некоторых из промежуточных периодов. Большинство этих эпизодов вымирания можно коррелировать с периодами поднятия материков и установления континентального климата. Такая корреляция позволяет считать, что возмущения, происходившие в среде, запускали сложные цепные реакции, приводившие в конечном счете к вымираниям в крупных масштабах (Newell, 1967; Axelrod, 1974).

На рис. 32.3, Б видно, что первые появления в палеонтологической летописи новых семейств животных также распределены во

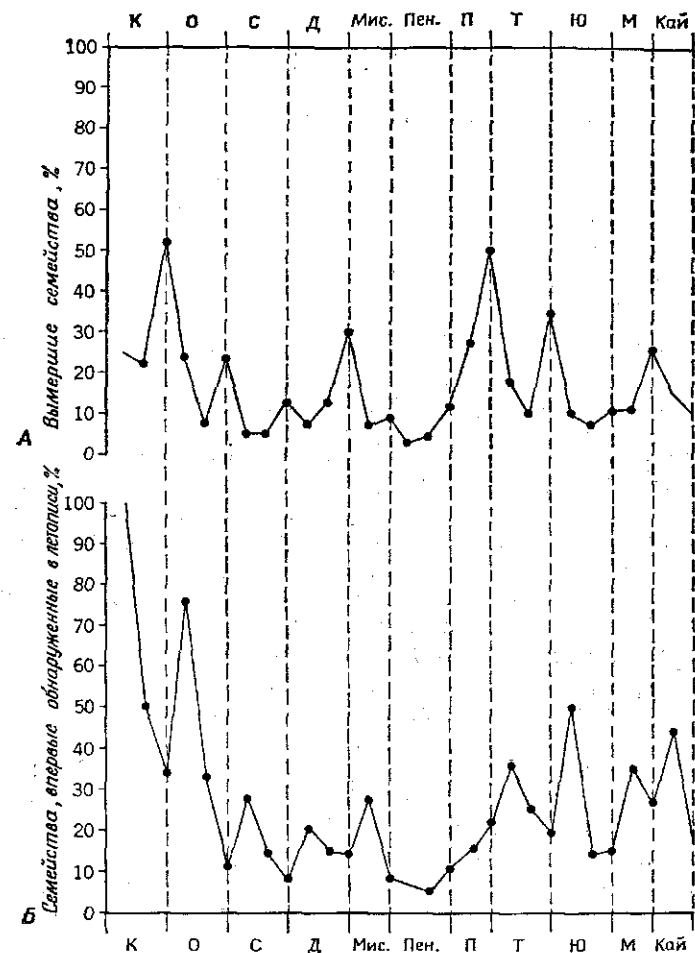


Рис. 32.3. Вымирание и замещение у животных (Newell, 1967).

А. Частота вымирания семейств. Б. Частота первых появлений новых семейств по данным палеонтологической летописи. Объяснения см. в тексте.

времени очень неравномерно. Эта кривая, подобно кривой вымирания, также образует пики. Кроме того, пики кривой возникновения в общем следуют за пиками кривой вымирания, хотя и с некоторым запаздыванием; за эпизодами массового вымирания следует образование и развитие новых групп (Newell, 1967). Подобный ритм появления новых групп соответствует заключению, сделанному в гл. 31. Необходимое условие для возникновения новой группы — наличие соответствующих экологических возможностей, которые и создаются в результате массового вымирания.

Часть VII

От органической эволюции к эволюции человека

Глава 33

ПРОГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Концепция прогресса в эволюции

Концепция прогресса в своей основе субъективна и обычно используется главным образом применительно к человеку. Некую тенденцию в истории человечества называют прогрессом, если одна из более поздних стадий превосходит более раннюю по каким-либо характеристикам, которые, по мнению наблюдателя, имеют особенно важное значение. Точка зрения наблюдателя и принимаемая им система ценностей играют большую роль в определении прогресса. Нам нетрудно вспомнить о таких тенденциях в новейшей истории, которые человек, занимающийся освоением новых земель, называет прогрессом, а консерватор считает прискорбным шагом в ошибочном направлении.

Нам предстоит рассмотреть здесь следующие вопросы: 1) можно ли удовлетворительным образом переносить концепцию прогресса из сферы деятельности человека на эволюционную биологию; 2) если допустить возможность такого переноса, то можно ли превратить его из субъективной концепции в объективную, т. е. можно ли найти объективные критерии, позволяющие определить понятие прогресса в органической эволюции.

В ряде глубоких работ, стимулирующих появление новых идей, Гексли (Huxley, 1942, 1954, 1958) высказывается положительно по обоим этим вопросам. Он настаивает на объективной реальности особого эволюционного направления, которое следует называть прогрессивной эволюцией. Фактически Гексли сначала переносит концепцию прогресса из сферы деятельности человека на органическую эволюцию, а затем вновь переносит ее на человека, рассматривая человечество как высшую ступень, достигнутую прогрессивной эволюцией.

Точку зрения Гексли обсуждали многие эволюционисты, которые обычно не вполне соглашались с ним (например, Simpson 1949, 1967, 1974a; Thoday, 1958; Rensch, 1960; Stebbins, 1969; Ayala, 1974). Сам я также занимаю несколько двойственную по-

зицию, как это станет ясно из дальнейшего. Тем не менее, в чем также можно будет убедиться далее, эти положения Гексли частично выдерживают критику.

Первый из упомянутых выше вопросов не вызывает особых затруднений. Можно, если угодно, а priori уравнивать прогрессивную эволюцию с эволюцией человека или же, столь же произвольно, отказаться от таких определений, как это склонен делать я. Самое важное дать ответ на второй вопрос: представляет ли собой прогрессивная эволюция объективно реальный процесс, происходящий в природе? Это вопрос биологический.

Прогресс или специализация?

Гексли (Huxley, 1942) проводит различие между прогрессом и специализацией в эволюции: «Специализация... это повышение эффективности приспособления к определенному образу жизни...». Но «специализация... всегда связана с необходимостью пожертвовать некоторыми органами или функциями для того, чтобы другие стали более эффективными». Следовательно, усовершенствования, связанные со специализацией к определенной адаптивной зоне, обычно ограничивают возможности будущих изменений, которые могут понадобиться для продолжения существования в этой же самой адаптивной зоне. Специализации присуще самоограничение. Органическая эволюция сводится главным образом к развитию специализаций. И поэтому эволюция очень часто заканчивается тупиком (Huxley, 1942).

Между тем прогресс в эволюции — это усовершенствование общей эффективности механизмов жизни; это «всеобщее биологическое усовершенствование» (Huxley, 1942). Следовательно, прогрессивная эволюция представляет собой направление, в котором изменения, имевшие место в прошлом, и нынешние характеристики не ограничивают будущих возможностей. Она не заканчивается тупиком (Huxley, 1942).

Обзор всего органического мира показывает, что до сих пор критериям прогрессивной эволюции удовлетворяет только вид *Homo sapiens* с его разумом, культурой и гибким поведением. «Лишь по одной-единственной линии прогресс продолжается и остается возможным в дальнейшем — по линии человека» (Huxley, 1942).

Смена господствующих типов

К этой проблеме можно подойти с другой стороны — изучая палеонтологическую историю животных. Как показывает палеонтологическая летопись, с течением времени одни господствующие

типы сменялись другими. Ниже перечислены группы, господствовавшие в разные эры или периоды:

Морские моллюски, трилобиты и другие морские беспозвоночные	Ордовик
Рыбы	Поздний палеозой
Динозавры и другие рептилии	Мезозой
Млекопитающие	Третичный период
Человек	Четвертичный период

В этой последовательности господствующих форм прослеживается повышение общей эффективности организмов. Ее можно рассматривать как ряд все более эффективных, и в структурном, и в функциональном отношении, организмов, предназначенных для выполнения главных жизненных процессов. Главные вехи в этом ряду — последовательное развитие костного скелета, легких, теплокровности и мозга, способного к мышлению (Huxley, 1942).

Сами эти вехи — главные стадии рядов — называют градами (Huxley, 1958). Града представляет собой некий уровень усовершенствования структурной и функциональной организации данного организма. Так, в приведенном выше ряду костные рыбы соответствуют одной граде, амфибии — другой, а наземные рептилии — третьей.

В таком ряду град ясно выражены черты прогрессивной эволюции (Huxley, 1942, 1958).

Настоящие последовательности господствующих типов, однако, гораздо сложнее, чем представленный выше ряд (Simpson, 1967, 1974). В одной и той же широкой адаптивной зоне одновременно может быть два и более господствующих типа (например, насекомые и наземные позвоночные) или же два и более господствующих типа могут существовать одновременно, но в разных адаптивных зонах (рыбы и наземные позвоночные). Следовательно, существует не один, а несколько или много таких рядов.

Критерии прогрессивной эволюции

В эволюционном ряду, идущем от низших морских животных и через позвоночных доходящем до человека, прослеживаются изменения по многим признакам. Если этот ряд представляет собой прогрессивное эволюционное направление, то такие изменяющиеся признаки дают нам набор критериев прогрессивной эволюции, получаемых более или менее независимо от субъективных соображений.

К числу изменений в ряду от низших животных к высшим позвоночным относятся следующие (Huxley, 1942; Simpson 1949, 1967; Rensch, 1960): 1) повышение энергетического уровня жиз-

ненных процессов, т. е. возрастание скорости метаболических процессов; 2) повышение эффективности размножения, в том числе усиление заботы о яйцах и (или) о молоди; 3) улучшение восприятия сигналов, поступающих из внешней среды, и способности реагировать на внешние раздражители; 4) возрастание способности управлять средой и уменьшение зависимости от нее.

Гексли (Huxley, 1942) подчеркивает последнюю характеристику — контроль над средой и, следовательно, относительную независимость от нее — как самый важный отличительный критерий прогрессивной эволюции. На основании этого критерия млекопитающим отводится высокое место, некоторым млекопитающим, например бобру, — очень высокое, а человеку — самое высокое.

Выдвинутый Гексли критерий независимости от среды и способности управлять ею — это почти то, что нам надо. Однако Гексли истолковывает «среду» в слишком широком, а «управление» — в узком смысле, с тем чтобы сделать этот критерий возможно более применимым к человеку. Между тем хотелось бы иметь критерий, который был бы менее антропоцентричным и более биологичным.

Можно предложить альтернативный критерий: прогрессивная эволюция складывается из приспособлений к ряду последовательных сред, все более отдаляющихся от первоначальной среды, в которой обитали предки. Обсуждению этого критерия посвящается следующий раздел.

Обсуждение

Как и у ряда других эволюционистов, у меня имеются некоторые возражения против тезиса Гексли. Я считаю, что в представлениях Гексли о прогрессивной эволюции содержится ценное зерно истины, которое следует сохранить; однако вместе с тем я полагаю, что Гексли истолковывает прогрессивную эволюцию в слишком узком смысле, когда подгоняет ее главным образом к эволюции человека.

Вся суть органической эволюции в ее разнообразии. Эволюция человека или, точнее, биологический аспект эволюции человека, несомненно, представляет собой важный результат органической эволюции; однако важные результаты достигнуты также и в других филетических линиях. Прогрессивное развитие наблюдается, например, у других млекопитающих, у птиц, у общественных насекомых, а также в царстве растений, которое обычно игнорируют при обсуждении эволюционного прогресса.

Кроме того, эра человека не будет продолжаться вечно. Возможно, что органическая эволюция достигнет в будущем, когда человек сойдет со сцены, новых успехов. В настоящее время нельзя предсказать, какими будут те организмы, которые займут господствующее место в будущем.

Попробуем переформулировать концепции прогресса и специализации, исходя из типов эволюционных направлений. На такой основе можно выделить три главных типа эволюционных направлений: 1) кратковременные направления специализации, примером которых служит одна из боковых ветвей у гавайских цветочниц (гл. 31); 2) длительные направления специализации, примером которых служит эволюция копыта у лошади (гл. 26) (эти два направления являются канализованными и самоограничивающимися); 3) прогрессивные эволюционные направления, которые влекут за собой общее совершенствование биологической организации. Ряд «наземные рептилии—теплокровные млекопитающие—млекопитающие, обладающие способностью к высшей нервной деятельности, — разумные гоминиды» представляет собой лишь один пример прогрессивной эволюции; другим примером служит ряд «папоротники — семенные растения — деревянистые покрытосеменные — однолетние травянистые покрытосеменные».

Прогрессивные направления можно представить себе как сверхдлительные направления специализации, устранив тем самым расхождение между прогрессом и специализацией. Прогрессивные направления — это направления специализации, при которых организмы становятся специализированными к адаптивным зонам, обычным на суше, но очень далеким от питательного бульона предков.

Жизнь началась в водах, богатых питательными веществами. Истощение питательных веществ в морях послужило толчком к развитию фотосинтезирующих водных форм, а также форм, питающихся этими фотосинтезирующими формами, и хищников, питающихся последними. Последовавшее за этим переполнение морей организмами побудило заселение несколькими филетическими группами суши, а несколькими другими — воздуха. Наземные организмы постепенно переходили из теплых влажных областей суши в сухие и холодные области. Человек венчает собой одно из прогрессивных направлений; но грызуны, птицы, крылатые насекомые, пустынные кустарники и однолетние растения пустыни венчают на данном этапе истории Земли другие такие направления.

Постепенное завоевание сред, широко распространенных на земле, но в основном малопригодных для жизни, как, например, бедные питательными веществами водоемы, засушливые области и воздух, — аспект, общий для истории тех длительных адаптивных направлений, которые мы называем прогрессивными.

Система классификации приматов

Отряд приматов примечателен не только своим разнообразием, но в особенности диапазоном этого разнообразия. Расстояние между такими формами, как тупайя или лемур, на одном конце, и человекообразная обезьяна или человек — на другом, огромно. Разнообразие в других крупных отрядах млекопитающих в общем не выходит за пределы одной грады, однако в отряде приматов оно соответствует ряду град.

Табл. 34.1 даже чисто формально дает представление об общей степени разнообразия среди приматов. Они делятся на 4 подотряда, 11 семейств и 60 родов. Но это еще не все. Попробуйте, читая табл. 34.1, мысленно представить себе перечисленных в ней животных, которых вы видели в зоопарке или в книге по естественной истории млекопитающих. Это даст понятие как о диапазоне, так и о степени разнообразия в этой группе.

Диапазон разнообразия приматов составляет примерно пять град: 1) тупайи, которых некоторые систематики выделяют из отряда приматов; 2) собственно полуобезьяны (лемуры, лори, долгопяты и т. д.); 3) широконосые обезьяны; 4) узконосые обезьяны; 5) человек.

Приматы, занимающие нижний конец этого диапазона град, приближаются к несколько более примитивному отряду насекомоядных. Промежуточными формами между двумя отрядами служат тупайи. Приматы, возможно, произошли от насекомоядных. Остатки насекомоядных обнаруживаются в палеонтологической летописи вплоть до мелового периода, а остатки приматов — вплоть до палеоцена.

Ископаемые остатки свидетельствуют о том, что первыми приматами были полуобезьяны, что они были широко распространены и что в палеоцене и эоцене у них происходила адаптивная радиация. В эоцене и олигоцене некоторые боковые линии вымерли, а другие сохранились до настоящего времени. Выжившие главные ветви соответствуют различным надсемействам, перечисленным в табл. 34.1 (Simpson, 1967).

Hominoidea

Одна из главных ветвей приматов, отделившаяся от остальных в эоцене, — это линия Hominoidea. Она состоит из трех семейств: двух ныне живущих (Pongidae и Hominidae) и одного вымершего

Классификация современных приматов (составлена по данным Colbert, 1969 и Walker, 1964)

Крупные группы	Роды и виды	Географическое распространение
Подотряд Lemuroidea Надсемейство Tupaiodea Сем. Tupaiidae Тупайи	5 родов (<i>Tupaia</i> и др.) ~ 15 видов	Тропическая Азия и Малайзия
Надсемейство Lemuroidea Сем. Lemuridae Лемуры	6 родов (<i>Lemur</i> и др.) ~ 16 видов 3 рода;	Мадагаскар
Сем. Indridae Индри	4 вида	»
Надсемейство Daubentoniodea Сем. Daubentoniidae Ай-ай	Монотипическое: <i>Daubentonia madagascariensis</i>	»
Надсемейство Lorioidea Сем. Loridae Лори, галаго	6 родов (<i>Loris, Galago</i> и др.) ~ 12 видов	Тропические области Старого Света
Надсемейство Tarsiodea Сем. Tarsiidae Долгопяты	Единственный род <i>Tarsius</i> ; 3 вида	Малайзия
Подотряд Platyrrhini Надсемейство Ceboidea Сем. Cebidae Капуцины	12 родов (<i>Cebus, Aotus</i> и др.); ~ 37 видов	Тропические области Нового Света
Сем. Callithricidae Игрунки	4 рода (<i>Callithrix</i> и др.); ~ 33 вида	Тропические области Южной Америки и Панамы
Подотряд Catarrhini Надсемейство Cercopithecoidea Сем. Cercopithecidae Мартышки Павианы	16 родов (<i>Macaca, Chaeropithecus, Papio</i> и др.); ~ 60 видов	Тропические и субтропические области Старого Света
Надсемейство Hominoidea Сем. Pongidae Человекообразные обезьяны	5 родов; ~ 10 видов <i>Nylobates</i> (гиббон), <i>Symphalangus</i> (сиаманг), <i>Pongo</i> (орангутан), <i>Pan</i> (шимпанзе), <i>Gorilla</i> (горилла)	Тропические области Старого Света
Сем. Hominidae Человек	Монотипическое: <i>Homo sapiens</i>	Весь земной шар

Таблица 34.2

Установленный и вероятный возраст родов и видов Hominidae (Campbell, 1974)

Род и вид	Эпоха	Приблизительный возраст, годы
<i>Ramapithecus</i>	От миоцена до плиоцена	Вероятно, от 18 до 6 млн. лет до н. э.
<i>R. wickeri</i>		14 млн. лет до н. э.
<i>R. punjabicus</i>		9 млн. лет до н. э.
<i>Australopithecus</i>	От плиоцена до плейстоцена	Вероятно, от 6 до 1 млн. лет до н. э.
<i>A. africanus</i>		5,5 — 1,3 млн. лет до н. э.
<i>A. boisei</i>		3—1,2 млн. лет
<i>Homo</i> ¹	От плейстоцена до современной	Вероятно, начиная от 1,3 млн. лет до н. э.
<i>H. erectus</i> ¹		1,300 000 — 400 000 лет до н. э.
<i>H. sapiens</i>		250 000 лет до н. э. и до настоящего времени

¹ Судя по некоторым новым предварительным данным, род *Homo* и вид *H. erectus* возникли раньше, чем здесь указано.

семейства человекообразных обезьян (сем. Oreopithecidae, включающее род *Oreopithecus*). Эти семейства соответствуют трем ветвям второго порядка в линии Hominoidea.

Ископаемые остатки по этим семействам, найденные в олигоценых и миоценовых отложениях, фрагментарны, а поэтому многие важные моменты их филогении остаются неясными.

Линия *Oreopithecus* возникла в миоцене и вымерла в плиоцене; вполне возможно, что она существовала еще до миоцена. Настоящие человекообразные обезьяны (Pongidae) представлены родом *Aegyptopithecus* в олигоцене и *Dryopithecus* в миоцене и плиоцене (мы здесь придерживаемся консервативных взглядов о делении на роды; специалисты нередко делят эти роды на несколько других).

Самым древним известным представителем Hominidae является *Ramapithecus*, найденный в миоцене и нижнем плиоцене. О *Ramapithecus* известно немного. По-видимому, предки гоминид дивергировали от дриопитеков. Гоминиды в миоцене, очевидно, уже обособились от Pongidae (см. Romer, 1966; Simpson, 1967; Colbert, 1969).

К семейству Hominidae относятся три рода (опять-таки принимая консервативную концепцию рода): *Ramapithecus* (древние человекообразные), *Australopithecus* (австралопитек) и *Homo*

(человек). Их возрасты приведены в табл. 34.2. Эти оценки почти непрерывно изменяются по мере обнаружения новых находок и совершенствования методов определения их возраста.

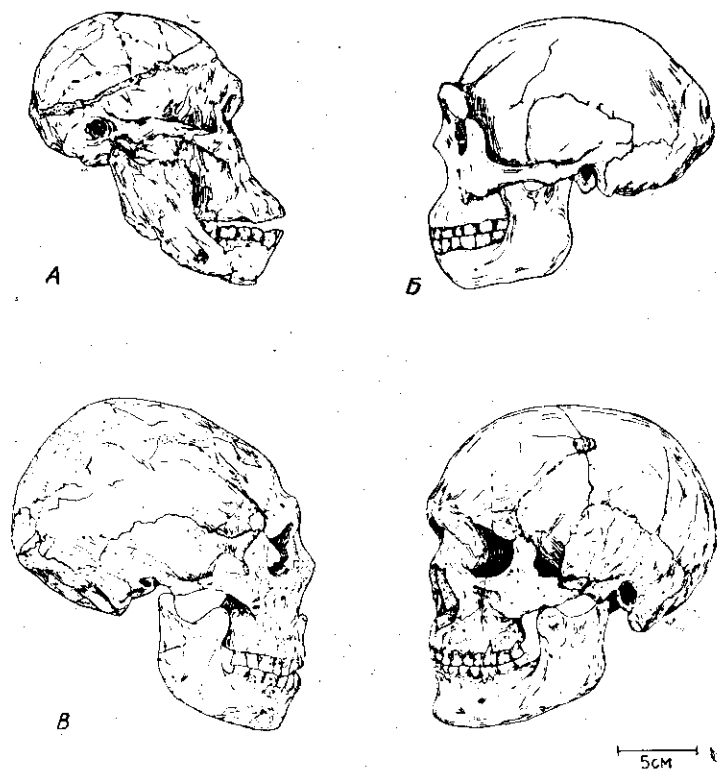


Рис. 34.1. Черепа ископаемых гоминид (по Brace, Nelson, Kohn, 1971; рисунки выполнены М. Л. Брэйс с экземпляров, хранящихся в разных музеях).

Все рисунки выполнены в одинаковом масштабе. А. *Australopithecus africanus*, нижний плейстоцен, Южная Африка. Б. *Homo erectus* средний плейстоцен, Пекин. В. *Homo sapiens*, неандерталец, верхний плейстоцен, Ирак. Г. *Homo sapiens*, верхний плейстоцен, Пекин.

Плио-плейстоценовые австралопитеки известны главным образом из Южной и Восточной Африки. По строению черепа, лица и объему головного мозга (рис. 34.1) они сходны с человекообразными обезьянами, но по зубам, вертикальному положению тела и передвижению на двух ногах близки к человеку. Существовало по крайней мере два вида австралопитеков, живших в одно и то же время и различавшихся по размерам (*Australopithecus africanus* и *A. boisei*), а может быть, их было и три. [Кемпбелл (Campbell, 1974) относит ископаемые формы, известные под названиями *A. robustus* и *Homo habilis*, к *Australopithecus boisei*,

однако некоторые другие авторы рассматривают их как самостоятельные единицы.] Австралопитеки вымерли до окончания плейстоцена.

Род *Homo*, обладающий большим головным мозгом, представляет другую линию, которая, хотя и позже, перекрывалась во времени с *Australopithecus*. Различают два вида *Homo*: *H. erectus* (обезьяночеловек) и *H. sapiens* (современный человек), к которому относится и *H. neanderthalensis* (рис. 34.1). Оба жили в Африке и в других областях Старого Света в плейстоцене. *H. erectus* и *H. sapiens* составляют пару последовательных видов, в которой первый с течением времени постепенно переходил во второй. На каждом отдельном временном уровне существовал только один вид *Homo*, но *H. erectus* или его непосредственный предок, по-видимому, сосуществовал с *Australopithecus*.

Homo близок к *Australopithecus* и, возможно, произошел от него. Точное строение филогенетического дерева, однако, неизвестно, и разные антропологи придерживаются различных гипотез относительно филогении этой группы (см. Brace et al., 1971; Pilbeam, 1972; Pilbeam, Gould, 1974). Одна вероятная возможность состоит в том, что *Homo erectus* произошел от *Australopithecus africanus*. Быть может, ископаемые находки, которые удастся обнаружить в будущем, позволят разъяснить его филогению.

Наследие древесного образа жизни

Приматы обитают преимущественно в областях с теплым климатом (см. табл. 34.1); они живут главным образом на деревьях, а такие наземные формы, как павианы и человек, составляют исключение; приматы в основном всеядные. Древесный образ жизни привел к развитию ряда приспособлений, которые впоследствии использовал человек.

Млекопитающее, живущее на деревьях, должно уметь точно оценивать расстояния, фокусировать взгляд на определенных объектах, удерживаться на ветках и схватывать предметы, годные в пищу. В соответствии с этими требованиями у приматов имеются такие приспособительные особенности, как хорошо развитое зрение, хватательные передние конечности с противопоставляющимся большим пальцем и хвост, служащий балансиrom.

Острота зрения приматов обеспечивается суммой ряда признаков. Глаза хорошо развиты. Они направлены вперед, что создает возможность одновременной фокусировки обоих глаз на одном и том же объекте и оценки расстояния по параллаксу. Наличие желтого пятна на сетчатке улучшает фокусировку. Наконец, приматы обладают цветовым зрением, которого лишены многие группы млекопитающих и которое, вероятно, способствует улучшению объемного зрения.

Зрение служит в свою очередь одним из существенных компонентов высшей нервной деятельности приматов, которая также представляет собой сложную черту. Важное значение для высшей нервной деятельности имеет прежде всего головной мозг, хорошо развитый у всех высших приматов. Однако то, что этот мозг может узнать о внешнем мире, в значительной степени зависит от сочетания зрения и передних конечностей приматов. Другие органы чувств, в особенности слух, играют дополнительную роль.

Высшая нервная деятельность приматов основана главным образом на сочетании глаз, способных к одновременной фокусировке, и хватательных или осязательных кистей. У других животных эта деятельность имеет иную основу. У собак, например, она зависит прежде всего от сочетания способных к фокусировке глаз, обоняния и очень чувствительных ушей; у пчел — от сочетания сложных глаз, цветового зрения и гибких антенн, воспринимающих запахи.

Сочетание глаз — рука было и остается той основой, которая давала возможность приматам, предшествовавшим гоминидам, концентрировать внимание на отдельных объектах. У гоминид это же самое сочетание легло в основу изготовления орудий и их использования, экспериментирования и решения задач.

Наследие наземного образа жизни

Человекообразные обезьяны обитают в лесах и ведут, во всяком случае частично, древесный образ жизни. Гиббоны проводят большую часть своей жизни на деревьях и передвигаются при помощи брахиации и прыжков. Шимпанзе и гориллы — полуназемные животные и передвигаются по земле, опираясь на подошвы ступней и тыльную сторону пальцев передних конечностей.

В отличие от этого *Australopithecus* и *Homo* были и остаются животными открытых саванн и равнин. Способом передвижения у них служит ходьба или бег на двух ногах. Хожение на двух ногах и ее следствие — вертикальное положение тела — наиболее яркие отличительные признаки гоминид.

В середине и в конце третичного периода протяженность лесных местообитаний постепенно сокращалась, уступая место степям. В результате изменения климата и растительности возникали новые местообитания. Заселение нового равнинного местообитания, возможно, определило дивергенцию примитивных гоминид от их предков — человекообразных обезьян, обитавших в лесах. Передвижение на двух ногах и вертикальное положение тела были частью того сочетания адаптивных признаков, которое сделало гоминид приспособленными к жизни в саваннах и на равнинах.

Большая часть данных о дальнейшей эволюции гоминид в плейстоцене, которыми мы располагаем, указывает на все большее вы-

прямление тела при откинутой назад шее и голове и на сопровождавшее его улучшение походки.

Передвижение на двух ногах имело важное следствие: оно освободило руки, которые могли теперь заняться изготовлением и использованием орудий и оружия.

Australopithecus пользовался примитивными каменными орудиями, а *Homo erectus* — более совершенными (рис. 34.2). Умение обращаться с предметами — важная составная часть высшей нервной деятельности древесных приматов, как это уже отмечалось. А теперь, с переходом от древесного образа жизни к наземному и с освобождением рук от участия в передвижении, манипуляция предметами могла развиваться в полной мере. Первым результатом этого было развитие простейших ремесел.

Развитие высшей нервной деятельности у приматов имеет большую адаптивную ценность и ему несомненно благоприятствует естественный отбор. У приматов, не относящихся к гоминидам, выявляется эволюционное направление в сторону развития высшей нервной деятельности, достигающей очень высокого уровня у шимпанзе (*Pan*) и орангутана (*Pongo*) и еще более высокого — у гоминид.

Среди гоминид, если судить по объему черепа, *Homo erectus* обладал более развитым интеллектом, чем *Australopithecus* (см. рис. 34.1). Диапазон колебаний емкости черепной коробки у этих двух форм и средние емкости приведены ниже (Campbell, 1974).

	Диапазон, см ³	Средняя, см ³
<i>Australopithecus africanus</i>	435—815	588
<i>Homo erectus</i>	775—1225	950

Весьма вероятно, что более высокое развитие интеллекта и более совершенные орудия и оружие у *Homo erectus* или у его непосредственного предка дали ему преимущество над *Australopithecus* в прямой и косвенной конкуренции между этими двумя

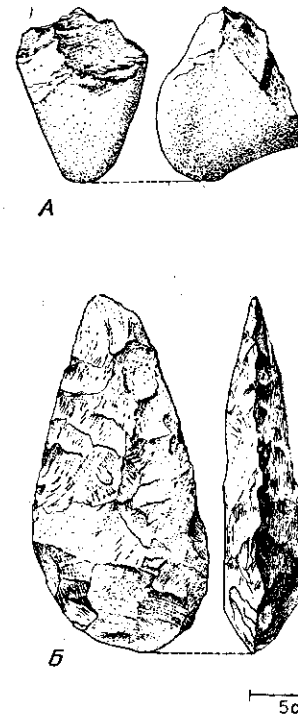


Рис. 34.2. Нижнепалеолитические каменные орудия из Восточной Африки (Oakley, 1949). Орудия изготовлены из вулканических обломков; изображены в одинаковом масштабе. А. Верхний плейстоцен, олдувайская эпоха, ущелье Олдувай, Танганьика. Б. Средний плейстоцен, рубило, ашельская эпоха, Кения.

группами в плейстоцене. Во всяком случае австралопитеки вымерли, а *Homo erectus* выжил и позднее эволюционировал в *H. sapiens*.

Расовая изменчивость

Для современной исторической эпохи характерно всеветное распространение *Homo sapiens* и его дифференцировка на ряд географических и бесчисленное множество локальных рас. Джерн (Garn, 1961) различает следующие географические расы человека:

- Азиатско-монголоидная
- Американские индейцы
- Индийская (Индия, Пакистан и т. д.)
- Европеоидная белая
- Африканская негроидная
- Австралийская негроидная
- Меланезийская
- Микронезийская
- Полинезийская

Это типичные географические расы, подобные расам у других видов млекопитающих. Некоторые расовые признаки размеров тела и его пропорций, пигментации и т. п. коррелированы с климатом (см Сооп, 1955; Garn, 1961). Хорошо известно, например, что расовая изменчивость цвета кожи коррелирует с количеством солнечного света в данной области.

Цвет кожи у человека регулирует синтез витамина D. Определенное количество этого витамина необходимо для нормального роста; недостаток его вызывает рахит, а избыток — обызвествление костей. Витамин D синтезируется в коже, и его синтез регулируется солнечным светом: чем больше солнца, тем больше витамина D.

Темнокожие расы живут в тех областях, где много солнца. Темные пигменты, содержащиеся в коже, плохо пропускают солнечные лучи и предотвращают синтез избыточных количеств витамина D. Напротив, белая раса, изначально обитавшая в северных частях Европы, не могла бы синтезировать достаточное количество витамина D, не имея светлой кожи, которая пропускает максимум солнечных лучей. Но в жарких странах белая кожа поглощает слишком много солнечного света, и поэтому представители белой расы, оказавшись в таком климате, покрываются загаром, что представляет собой фенотипическую модификацию, препятствующую избыточному поглощению света. Что касается представителей черных рас, то если бы им пришлось жить на севере Европы

в естественных условиях, они вероятно, погибли бы от рахита. Таким образом, различия в цвете кожи представляют собой адаптивный признак, зависящий от интенсивности солнечного излучения в данной местности (Loomis, 1967).

Подобные факты свидетельствуют о роли естественного отбора в развитии по крайней мере некоторых расовых признаков *Homo sapiens*. Локальная расовая изменчивость иногда носит случайный характер, позволяя предполагать, что в ее возникновении участвуют также дрейф генов или отбор и дрейф (см. гл. 13). В других случаях характер расовой изменчивости у человека указывает на регулирующее влияние миграции и потока генов (см. гл. 18).

Выводы

Некоторые стороны эволюции гоминид, обсуждавшиеся в этой главе, представляют собой продолжение эволюции приматов, не относящихся к гоминидам. Так, мы обнаружили эволюционные направления, приведшие к использованию руки, развитию высшей нервной деятельности, изменению положения тела и т. д.; мы видим указания на квантовый сдвиг к новому способу передвижения в местообитании нового типа, на межвидовой отбор между отдельными линиями гоминид; образование географических рас у выжившего и широко распространившегося вида гоминид.

Все эти аспекты эволюции гоминид представляют собой часть более обширной картины эволюции органического мира. Их можно объяснить как результат действия эволюционных факторов и сил, описанных в более ранних главах этой книги.

В связи с этим следует указать, что за 10 000 лет человек может пройти через 600 поколений. За недолгий период отбор или отбор в сочетании с дрейфом генов могли вызвать существенные эволюционные изменения. А за более длительные периоды, на протяжении которых, согласно ископаемым данным, протекала эволюция гоминид, могли, конечно, произойти гораздо более глубокие эволюционные изменения.

ЭВОЛЮЦИЯ ОБЩЕСТВЕННОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ У ПРИМАТОВ

Стадность у приматов (не относящихся к гоминидам)

Приматы — животные общественные. Отдельные их особи обычно входят в состав семейных групп и более обширных стад.

Групповой или стадный образ жизни у высших приматов (т. е. над уровнем полуобезьян) определяется двумя условиями. У широконосых и узконосых обезьян по сравнению с большинством других млекопитающих начальные и ювенильные стадии развития продолжаются сравнительно долго, что приводит к длительной связи между матерью и детенышем. А отсутствие у высших приматов и многих полуобезьян четко выраженного сезона размножения в свою очередь ведет к непрерывной или во всяком случае длительной связи между особями разного пола (более подробно см. De Vore, 1965). Сочетание связей самка — детеныш и самка — самец приводит к образованию семейных групп и развитию стадности.

В структуре семейных и более обширных групп приматов наблюдается значительная межвидовая изменчивость. Подробное описание организации общественной жизни у приматов выходит за пределы темы этой главы (см. De Vore, 1965; Eisenberg et al., 1972; Wilson, 1975). Айзенберг и др. (Eisenberg et al., 1972) создали полезную систему классификации разных типов групповой структуры у приматов, которую мы здесь приводим с небольшими изменениями (таксономическая классификация приматов дана в табл. 34.1).

1. *Материнская семья, состоящая из матери и детеныша.* Центры активности половозрелых самок и самцов обособлены. Наблюдается у некоторых видов лемурув и лори и у руконожек ай-ай.

2. *Семья с двумя родителями.* Такая семейная группа состоит из самки, самца и детенышей. Наблюдается у одного вида мохнатых индри, у некоторых мармозеток, капуцинов и гиббонов.

3. *Стадо с одним самцом.* Стадо состоит из нескольких материнских семей и одного половозрелого самца, поддерживающего контакт со всеми семьями. Самец относится очень враждебно к другим половозрелым или созревающим самцам. Такие стада наблюдаются у некоторых капуцинов (в том числе у ревунов) и у низших узконосых обезьян (в том числе у гамадрилов и гелад).

4. *Стадо со многими самцами разного возраста.* Сплоченная группа, состоящая из нескольких самок, нескольких самцов и детенышей. Самцы проявляют друг к другу некоторую терпимость. Это делает возможным сосуществование нескольких самцов разного возраста, обычно молодых, между которыми устанавливается иерархия в соответствии с их возрастом. Наблюдается у некоторых капуцинов (в том числе опять-таки у ревунов), у низших узконосых обезьян (в том числе у макак) и у гориллы.

5. *Истинное многосамцовое стадо.* Группа, подобная группе 4, но самцы относятся друг к другу гораздо терпимее, что делает возможным сосуществование нескольких половозрелых самцов. Отношения между самцами носят характер кодоминантности и сотрудничества, благодаря которым в стаде создается система гибкой олигархии. Наблюдается у одного вида лемурув, одного вида мохнатых индри, у некоторых низших узконосых обезьян (в том числе у павианов и макак) и у шимпанзе.

Приведенные выше типы групповой структуры у приматов можно представить себе как некоторый эволюционный ряд. Можно рассматривать тип 1 как наиболее примитивную структуру, тип 3 — как промежуточную, а типы 4 и 5 — как их производные. Параллельно этим изменениям в структуре группы наблюдается тенденция к увеличению ее размеров (Eisenberg et al., 1972).

Типы организации стада примерно коррелируют также с местообитанием. Группы, возглавляемые одним самцом (тип 3), встречаются главным образом, хотя и не исключительно, у видов, живущих и питающихся на деревьях. В отличие от этого истинно многосамцовые стада (тип 5) встречаются в преобладающем большинстве случаев среди видов, ведущих полуназемный образ жизни (Eisenberg et al., 1972).

Адаптивное значение стадности

У высших приматов, на которых мы здесь сосредоточим свое внимание, стадность выполняет несколько важных функций. Члены стада объединяются для удержания территории и защиты ее от хищников. Кроме того, что очень важно, стадо создает ту среду, в которой происходит передача опыта друг другу и обучение детенышей разного рода жизненно важным навыкам: распознаванию съедобных плодов и листьев, распознаванию ядовитых растений, умению обнаруживать местонахождение врагов и т. п.

В следующих двух разделах кратко рассматриваются некоторые функции стадности у приматов.

Язык

Потребность в передаче информации и координации деятельности отдельных особей в стадах обезьян удовлетворяется при помощи мимики и вокализации. Оба способа передачи информа-

ции достигли у обезьян высокого развития (см. De Vore, 1965). Капуцины и мартышки особенно знамениты своей непрерывной и шумной болтовней.

Уокер (Walker, 1964) собрал и расшифровал звуки, издаваемые мирикиной (*Aotus trivirgatus*, Cebidae). Оказалось, что эти ночные обезьяны издают до 50 различных звуков. При помощи таких звуков обезьяны могут выразить следующие наблюдения и ощущения:

Ощущение опасности	«буук»
Предупреждение об опасности	«вуук»
Любопытство без опасения	«ююх»
Любопытство с опаской	«хьюх», «вью»
Дружелюбное приветствие	«чррр»
Воодушевление	Щебетание, напоминающее птичье
Недовольство	«эк», «кэк»
«Не приставай»	«ук» (повторяется)
«Дай мне это»	«эх»
«Я хочу пойти с тобой»	«эх, эх, эх»
«Я люблю тебя»	«уух, уух»

Уошберн (Washburn, цит. по De Vore, 1965) рассказывает следующий случай о павианах, живущих в Африке, в Национальном парке Найроби. Эти павианы находятся под охраной и привыкли к людям, разъезжающим на автомобилях. Однажды один паразитолог застрелил двух павианов прямо из машины. Очевидно, несколько павианов были свидетелями этого события, хотя нет никаких сомнений в том, что другие его не наблюдали. Новость быстро распространилась по всей колонии павианов, в результате чего павианы перестали подпускать к себе людей, находившихся в машинах, и это продолжалось по крайней мере восемь месяцев.

Уровень развития высшей нервной деятельности и обучение

Для сохранения и развития языка, способного служить для передачи сколько-нибудь существенного объема информации, необходимо, чтобы размеры группы, использующей этот язык, превышали некоторую критическую величину. Необходимо также, чтобы члены такой группы обладали определенным уровнем развития высшей нервной деятельности и способностей к обучению. Между общественными группами и различными аспектами высшей нервной деятельности существуют сложные взаимодействия и обратные связи.

Высшие приматы выделяются среди остальных животных уровнем развития высшей нервной деятельности. Размеры головного мозга относительно общих размеров тела у обезьян гораздо больше, чем у представителей других отрядов млекопитающих. Примерной мерой уровня развития высшей нервной деятельности у узконосых обезьян может служить емкость черепа. Ниже приведены средние данные о емкости черепа у некоторых видов (Campbell, 1974):

Макак (<i>Macaca</i>)	100 см ³
Павиан (<i>Papio</i>)	200 »
Гиббон	103 »
Шимпанзе	383 »
Орангутан	405 »
Горилла	505 »

Эта эволюционная тенденция продолжается у гоминид:

<i>Australopithecus africanus</i>	588 см ³
<i>Homo erectus</i>	950 »
<i>Homo sapiens</i>	1330 »

Известны многочисленные примеры способности узконосых обезьян решать задачи. Большая часть таких данных относится к шимпанзе. Шимпанзе не только используют орудия для добывания пищи, как это делают некоторые другие млекопитающие и птицы, но и в самом деле изготавливают из палочек примитивные орудия для выполнения каких-либо определенных целей (Goodall, цит. по De Vore, 1965).

Обучение языкам и сложным навыкам требует не только наличия природных интеллектуальных способностей, но и времени.

Таблица 35.1

Продолжительность стадий индивидуального развития у разных приматов (Wilson, 1975)

Вид	Продолжительность беременности, дни	Младенческая стадия, годы	Ювенильная стадия, годы	Общая продолжительность постнатальных стадий до достижения половой зрелости, годы	Общая продолжительность жизни, годы
Лемур	126	0,75	1,75	2,5	14
Макак-резус	168	1,5	6,0	7,5	27—28
Гиббон	210	2,0(?)	6,5	8,5	30+
Шимпанзе	225	3,0	7,0	10,0	40
Горилла	265	3,0+	7,0+	10,0+	35(?)
Орангутан	275	3,5	7,0	10,5	30+
Человек	266	6,0	14,0	20,0	70—75

Другая хорошо известная тенденция в эволюции приматов — увеличение продолжительности стадий развития, предшествующих наступлению половой зрелости (табл. 35.1). Отмечалось, что человекообразные обезьяны, возможно, обладают способностями, необходимыми для того, чтобы выучиться основам человеческого языка, но не могут реализовать эти способности, так как слишком быстро достигают зрелости.

Гоминиды

Все перечисленные выше адаптивные признаки, связанные со стадностью и имеющиеся у высших обезьян, в еще большей степени выражены у гоминид. Кроме того, у гоминид проявляются, и притом с еще большей силой, некоторые другие адаптивные преимущества, которые дает общественный образ жизни.

Гоминиды дивергировали от предковой линии обитавших в лесах приматов, переселившись в саванны и на равнины, где они перешли к наземному образу жизни (см. гл. 34). Первые наземные гоминиды, поселившиеся на открытых местах, подвергались большой опасности со стороны крупных хищников. Групповой образ жизни создавал возможность успешно защищаться от таких хищников, тогда как одной или нескольким особям это было не под силу. Таким образом, организованное стадо, очевидно, обладало высокой селективной ценностью в смысле защиты от крупных хищников во вновь заселенном открытом местообитании.

Кроме того, ранним гоминидам, вероятно, было легче охотиться и вообще добывать пищу группами, а не поодиночке.

Поэтому есть все основания считать, что австралопитеки вели общественный образ жизни, и подобное предположение подтверждается некоторыми косвенными данными. Австралопитеки охотились на павианов, которые всегда держатся группами и могли бы легко оказать сопротивление отдельным охотникам, вооруженным камнями и дубинками. Отсюда явно следует вывод, что австралопитеки охотились организованными группами (Bartholomew, Birdsell, 1953).

Самая примитивная форма общественного объединения, известная у *Homo sapiens*, — это группа, занятая охотой и собирательством. Люди, живущие за счет собирательства, существовали в разных областях земного шара до недавнего прошлого, а в некоторых местах существуют и до сих пор. В качестве примеров можно привести индейские племена шошонов и алгонкинов в Северной Америке, бушменов и негритосов в Африке, коренных жителей Австралии и Тасмании, а также индийские племена, обитающие в джунглях и на Андаманских островах (Birdsell, 1958).

В состав такой группы обычно входит от 20 до 100 человек, образующих ряд семей, в которых имеются оба родителя. Группа

занимает определенную территорию и защищает ее. Ее члены собирают в пределах этой территории ту пищу, какую им удастся найти и которая варьирует в зависимости от времени года. В сборах участвуют как мужчины, так и женщины. Ни запасов пищи, ни каких-либо других накоплений не существует. В обществе царит равноправие; в нем нет правящего класса и нет половой дискриминации (Birdsell, 1958).

Примером ныне существующего общества собирателей служит племя Кунг, живущее в пустыне Калахари в Южной Африке (Kolata, 1974). Это кочевое племя живет здесь не менее 11 000 лет, занимаясь охотой и собирательством. В последнее время, однако, их жизнь начинает изменяться под действием окружающей цивилизации (Kolata, 1974).

В группах первобытных людей, занимавшихся охотой и собирательством, по-видимому, существовала определенная организация, очень сходная с организацией, наблюдаемой во многосамцовых стадах высших приматов.

Человеческое общество на доисторической стадии культуры обычно имеет более сложную экономическую основу и социальную структуру и более многочисленны, чем группа собирателей. Достаточно вспомнить племена, занимающиеся охотой на крупного зверя, пастушьи племена и примитивные земледельческие общины. По мере развития цивилизации величина и сложность сообществ человека возрастает. Диапазон общественно-политических объединений людей крайне велик — от древних сельских поселений до современных промышленных национальных государств и индустриальных сверхдержав.

Обсуждение

Итак, мы видим, что возникшее у приматов направление эволюции общественного образа жизни продолжается у *Homo sapiens*. На всех ступенях — от полуобезьян до современного человека — отмечается общая тенденция к увеличению размеров общественной группы и сложности ее организации, повышению технической мощи, усложнению языка, развитию интеллекта и увеличению продолжительности периода, предшествующего достижению половой зрелости.

Все это не обособленные, а взаимосвязанные и взаимодействующие направления; кроме того, они носят не линейный, а всеобъемлющий характер.

При обсуждении поведения и социальных явлений обычно принято проводить различие между человеком и животными. За человечеством признается способность определять собственную судьбу, тогда как судьба всех других млекопитающих, в том числе высших обезьян, зависит от слепых сил природы. Конкуренцию

за охотничьи и гнездовые участки и их защиту у позвоночных животных называют «территориальностью»; гомологичные взаимодействия у людей называют борьбой между державами или — в крайних ситуациях — войнами, и их изучением занимаются историки. У высших обезьян разного рода социальные и психологические результаты достигаются за счет естественного отбора, тогда как гомологичные результаты у человека приписывают «культурной эволюции».

Но в чем заключается различие между территориальностью у позвоночных и у человека? Чем отличается действие естественного отбора на человека и на других приматов? Действительно ли человек управляет своей собственной судьбой, как ему хочется считать, и если да, то почему он делает это так плохо — или, быть может, он заблуждается?

При описании эволюции общественного образа жизни у приматов нам неоднократно приходилось пересекать границы, разделяющие разные области науки. Мы переходили от зоопсихологии к приматологии, палеоантропологии, антропологии, археологии, истории и проблемам современного мира, но не обнаружили при этом того места, где можно было бы провести естественную границу, отделяющую человека от других высших приматов.

Эта глава завершается рядом вопросов об эволюции человека и его природе, на которые очень трудно ответить. В следующей главе мы попытаемся найти ответы, хотя бы частичные, на эти вопросы.

КУЛЬТУРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Культурное наследие

Культурное наследие, или унаследование традиций, — это вся совокупность знаний, представлений, искусств, обычаев и технологических навыков, которыми располагает данное человеческое общество в любой данный момент своей истории. Вся эта сумма знаний и традиций — результат открытий и изобретений, сделанных предшествующими поколениями. Она передается и будет передаваться из поколения в поколение путем обучения в широком смысле этого слова. Каждое поколение может вносить в культурное наследие что-то новое, и все эти вклады также будут передаваться последующим поколениям при помощи все того же процесса обучения.

Постепенное развитие и накопление культурного наследия представляет собой культурную эволюцию. В культурной эволюции наследование приобретенных признаков — реальный процесс.

Различия между человеком двадцатого века и человеком каменного века по морфологическим признакам, в том числе и по емкости черепа, относительно невелики. Однако различия в их культуре огромны. Изменения, происшедшие с *Homo sapiens* со времен палеолита до нынешней стадии его развития, вызваны главным образом культурной эволюцией.

Органическая эволюция могла обусловить возникновение и первые шаги эволюции рода *Homo*. Однако одна лишь органическая эволюция не могла привести к превращению первобытного человека в современного. Здесь вступает в силу культурная эволюция, и она дает объяснение тем изменениям, которые нельзя объяснить факторами органической эволюции.

Культурная эволюция обладает собственной движущей силой, отличной от движущих сил органической эволюции. И культурную эволюцию можно считать совершенно самостоятельным процессом, хотя на практике она взаимодействует с эволюцией органической. При специальном изучении культурной эволюции ее следует изучать отдельно, однако при любом изучении человечества правильнее рассматривать современного человека как продукт совместного действия органической и культурной эволюции.

Бодмер и Кавалли-Сфорца (Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976) составили таблицу сроков основных эволюционных изменений, как органических, так и культурных, происшедших у рода *Homo*, которую мы приводим на рис. 36.1.

Обучение

Если рассматривать человека как одного из представителей млекопитающих и высших приматов, то его следует считать продуктом органической эволюции; однако человек как представитель человечества является, как отмечалось выше, продуктом одновременно и органической, и культурной эволюции. Кроме того, те подлинные опознавательные признаки человека, которыми он от-

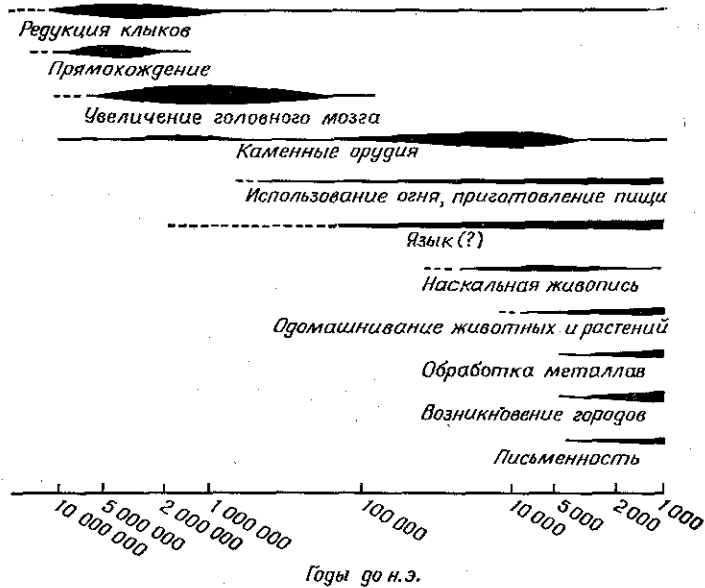


Рис. 36.1. Примерные сроки различных органических и культурных изменений в роде *Homo* (Bodmer, Cavalli-Sforza).

личается от животного, выработались в процессе культурной эволюции.

Каждый индивидуум *Homo sapiens* при рождении наделен конституцией животного, принадлежащего к приматам, но лишен какой-либо культуры. Культура приобретает в процессе индивидуального развития в результате обучения в широком смысле. В первые годы постнатального развития каждый индивидуум из состояния человекообразного животного (при рождении) через стадию варвара (ребенок) переходит в человеческое состояние в истинном или диагностическом значении слова «человеческое». И это умственное развитие индивидуума происходит в результате формирующего влияния обучения.

Далее индивидуум воспринимает ту культуру, в условиях которой он (или она) родился и был воспитан, не считая тех редких случаев, когда индивидуум оказывается способным мыслить независимо и самостоятельно и переступает границы своей родной культуры; однако даже и в этих случаях он в известной степени сохраняет эту культуру.

В таком случае наиболее существенное различие между человеком и животным лежит в сфере человеческого разума, а не тела, а специфически человеческие аспекты человеческого разума — продукт обучения (Briffault, 1927).

Концептуальное мышление

Одна из отличительных черт умственной деятельности человека — это способность к концептуальному мышлению, способность мыслить отвлеченными концепциями и создавать представления.

А для концептуального мышления необходим язык. И более того язык, имеющий гораздо более сложную структуру, чем язык животных, в котором каждая эмоция или приказание выражаются своим особым сигналом. Язык человека в отличие от языка животных содержит слова, обозначающие обобщенные классы объектов, т. е. классы предметов или абстрактных понятий. Кроме того, язык человека позволяет создавать разнообразные сочетания слов — фразы и предложения; такие сочетания слов дают возможность говорящему выразить взаимосвязи между идеями и формулировать сложные концепции. Язык, обладающий такими свойствами, может служить основой для концептуального мышления.

Для сохранения подобного языка и передачи его последующим поколениям необходима общественная группа, размеры которой превышали бы некоторую критическую величину, а для того чтобы каждое новое поколение могло овладеть таким языком, требуется длительный период обучения. Наличие общественной группы, размеры которой превышают критические и которая состоит из поддающихся обучению индивидуумов, имеет важное значение для развития и поддержания концептуального мышления. А концептуальное мышление в свою очередь представляет собой важный компонент высших форм человеческой культуры.

Эволюционная природа человека

На извечный вопрос «Что есть человек?» предлагались разнообразные ответы. Человек — это политичное животное; это животное, изготовляющее орудия; религиозное животное и тому подобное. Эволюционная биология дает возможность подойти к этому вопросу исторически, а не отделяться афоризмами.

В свете эволюционной биологии человек — это млекопитающее, точнее, примат, еще точнее — человекообразное, еще точнее — представитель гоминид весьма высокоразвитого типа. Эти последовательные ступени или грады органической эволюции заложены в человеческом организме.

Но человек — это нечто большее, чем животное; это продукт не только органической, но также и культурной эволюции. Культурная эволюция добавляет еще один слой, или, если угодно, ряд слоев к природе человека. Двойственная конституция — часть биологическая, а часть культурная — закладывается в человечество процессом его эволюционного развития.

Самый верхний слой стратифицированной конституции человека, слой, наложенный культурной эволюцией, и есть тот решающий слой, которым человек отличается от животного. Мы можем добавить к нашему перечню афоризмов еще один: «Человек — это животное, наделенное культурой».

Следующий вопрос касается того, где в процессе эволюционного развития следует проводить границу между животным и человеком? В какой именно момент в процессе филогенеза человек стал человеком? Когда *Ното* или один из более ранних представителей гоминид стал человеком в том строгом смысле слова, определение которого было приведено выше?

Следует напомнить, что элементы, делающие человека человеком, имеются также и у других высших приматов: общественный образ жизни, удлинение периода развития, предшествующего наступлению половой зрелости, высшая нервная деятельность, язык и способность к изготовлению орудий (см. гл. 35). Эти элементы развивались на протяжении животной стадии в эволюции приматов; они уже имелись у ранних гоминид; и они развивались дальше, ведя человека к новым высотам эволюции.

Переход от животного к истинно человеческому состоянию происходил постепенно на протяжении не особенно длительной филогенетической истории. Подобный же постепенный переход происходит в онтогенезе каждого отдельного человека. Пограничную линию в процессе онтогенеза можно проводить лишь очень произвольно, как это делается при юридических определениях зрелости, и весьма сомнительно, чтобы в филогении можно было найти какую-то границу, которая не была бы произвольной. Эволюционное изменение состояния было постепенным и историческим процессом.

Поиски еще не закончены

Современный человек — завершение ряда эволюционных направлений, которые начинаются у приматов, не принадлежащих к гоминидам. Наиболее важные направления эволюции человека обсуждались в общей форме в предшествующих главах (гл. 34—36). Более подробное описание этих и других направлений можно найти в работах по антропологии и по эволюции человека (см., например, Campbell, 1974). Каковы движущие силы этих направлений?

Все в общем согласны с тем, что эволюция человека складывается из двух процессов: органической эволюции и культурной эволюции. Направления органической эволюции приводятся в движение длительным отбором — либо ортоселекцией (гл. 26), либо многократными воздействиями отбора в сочетании с дрейфом генов (гл. 30). Культурная эволюция имеет собственные движущие силы, позволяющие объяснить постепенное накопление культурного наследия.

Но какова зависимость между естественным отбором и направлениями органической эволюции, с одной стороны, и культурной эволюцией — с другой?

Простейшим и исторически самым старым ответом на этот вопрос служит положение о том, что органическая эволюция довела филетический ряд человека до известного порога — до того уровня, на котором стала возможной культурная эволюция. С этого момента филогения человека пошла по пути культурной эволюции, которая и обеспечила все последующее развитие. Органическая и культурная эволюция считаются разделенными во времени и независимыми в своем действии. Подобная точка зрения характерна для работ старых антропологов (например, Briffault, 1927) и все еще высказывается в некоторых современных исследованиях (например, Kgaus, 1973).

Значительное развитие как эволюционной биологии, так и антропологии, происшедшее за последние 20—30 лет, а также возросшие связи между этими двумя прежде обособленными областями науки привели к появлению более современной точки зрения. Согласно этой точке зрения, в эпоху культурной эволюции естественный отбор продолжал действовать и органическая эволю-

ция не прекращалась (см., например, Darlington, 1969; Bajema, 1971). Просто результаты культурной эволюции более заметны, чем результаты продолжающейся органической эволюции.

Дальнейшее усовершенствование представляет собой концепция непрерывного взаимодействия между органической и культурной эволюцией. Важным эффектом такого взаимодействия может быть отбор на обучаемость и на способность воспринимать культуру. При этом органическая и культурная эволюция шли рука об руку. Большое внимание этой концепции уделяет Добжанский (Dobzhansky, 1962).

Несмотря на значительные успехи, достигнутые нами в понимании решающих факторов эволюции человека, остается сделать еще очень многое. Существующие объяснения иногда носят слишком общий характер, чересчур неконкретны, а в некоторых случаях, возможно, и недостаточны.

Передо мной лежит несколько недавно опубликованных работ по эволюции человека, написанных с антропологической точки зрения. Во всех этих работах описываются эволюционные направления. В них указываются важнейшие факторы: местообитание, использование рук, развитие разума и т. п. Однако, когда дело доходит до определения движущих сил, стоящих за этими направлениями, авторы ограничиваются общими ссылками на «естественный отбор». Это, конечно, само по себе верно, но далеко не достаточно.

В другой работе по эволюции человека, написанной специалистом по биологической эволюции (Dobzhansky, 1962), роль естественного отбора обсуждается гораздо более подробно. Но Добжанский, рассматривая разные способы индивидуального отбора применительно к популяциям человека, не затрагивает групповой отбор. Между тем уместно задать вопрос, можно ли все генетически детерминированные признаки современного человека отнести за счет действия индивидуального отбора или же некоторые из них представляют собой результат группового отбора?

Некоторые признаки человека очень сложны сами по себе. Одним из таких признаков является интеллект. Можно ли объяснить развитие человеческого интеллекта действием отбора лишь одного типа? Следовало бы рассмотреть возможность того, что некоторые аспекты этого сложного признака возникли под действием индивидуального, а другие — под действием группового отбора.

Обратившись к другому компоненту двойственного набора движущих сил — к культурной эволюции, — мы обнаружим, что наши представления о ней также носят весьма общий характер и нуждаются в аналитическом исследовании.

Цель настоящей главы состоит в том, чтобы рассмотреть некоторые из этих проблем более пристально.

Групповой отбор

У приматов, ведущих общественный образ жизни, в том числе у человека, существуют все условия для эффективного действия группового отбора. В гл. 11 уже было дано представление о междемовом и групповом отборе. Напомним, что термин «групповой отбор» используется для обозначения особой формы междемового отбора, при котором в качестве конкурирующих популяций выступают сообщества.

Стадо или группа у приматов, в том числе у человека, — это более или менее связанная единица организации. Это единица, обеспечивающая сохранение группы и размножение.

Разные стада или группы, вероятно, нередко вступают в конкуренцию за кормовую территорию или какой-нибудь другой необходимый ресурс. Успех или неудача данного стада или группы при конкурентных стычках или борьбе за территорию с соперниками определяется наряду с другими факторами уровнем интеллекта членов и (или) вожаков группы, развитием технологических навыков и способов общения, а также численностью. В тех случаях, когда между конкурирующими стадами или группами существуют генетические различия по этим признакам, может вступать в действие групповой отбор.

С биологической точки зрения разумно предполагать, что как у гоминид, так и у других высших приматов различия между группами в отношении интеллекта и его производных — технологических навыков и способов общения — частично определяются генетическими различиями. В настоящее время (в США) считается идеологически неприемлемым серьезно рассматривать эту предпосылку применительно к группам людей, особенно если в том же контексте упоминается слово «раса». Это ограничение не распространяется, однако, на других приматов. А поэтому, дабы избежать дискриминации по отношению к обезьянам, мы будем исходить из биологически реалистичной предпосылки о существовании генетических различий в умственных и поведенческих способностях между некоторыми группами гоминид и других приматов.

Следует ожидать, что при непрерывном групповом отборе у приматов, в том числе у гоминид, сообщества с наиболее высоко развитым интеллектом, координацией и технологией в среднем будут обладать преимуществом и их генетически детерминированные способности будут распространяться в пределах данного вида. Длительный групповой отбор вызовет постепенное повышение уровня развития интеллекта, языка и технологических навыков. Групповой отбор дает возможность объяснить происхождение ряда черт общественной жизни приматов.

Одна из таких черт — это язык. Следует подчеркнуть, что мы используем здесь термин «язык» в широком смысле, включающем

и язык животных (см. гл. 35 и 36). Обмен информацией представляет собой ценный в адаптивном отношении признак стада или группы, причем это групповой признак. Весьма вероятно, что языковые способности приматов, включая человека, развились под действием группового отбора.

Интеллект — адаптивно полезный признак как для отдельного животного, так и для сообщества. По-видимому, индивидуальный отбор играет важную роль в его развитии, однако это не исключает дополнительного действия группового отбора. Стадо, состоящее главным образом из смысленных обезьян, вероятно, будет лучше справляться с проблемами, возникающими в их жизни, чем соседнее конкурирующее с ними стадо глупых обезьян.

Даже численность группы, представляющая собой один из факторов, от которых зависит ее благополучие, может до некоторой степени регулироваться групповым отбором. Образование более многочисленных стад у полуназемных и наземных приматов коррелирует с уменьшением нетерпимости самцов друг к другу (см. гл. 35). Большие размеры группы адаптивно выгодны полуназемным и наземным приматам, облегчая защиту, конкуренцию и коллективную охоту. Если нетерпимость самцов друг к другу препятствовала расширению предсуществовавших мелких стад и если в некоторых стадах самцы обладали генетически детерминированной более высокой терпимостью к себе подобным, чем в других, то такие стада и гены, обуславливающие терпимость самцов, получили бы преимущество.

В семи сравнительно недавно вышедших (1962—1974) книгах по эволюции человека, с которыми я ознакомился, групповой отбор не рассматривается. Среди современных авторов Майр (Maug, 1963) и Уилсон (Wilson, 1975) упоминают о групповом отборе в связи с эволюцией человека, но лишь мимоходом, не развивая эту тему в сколько-нибудь значительной степени. Между тем Дарвин в «Происхождении человека» (Darwin, 1883) придавал большое значение тому, что мы сейчас назвали бы групповым отбором.

В своем исследовании, начатом в последарвиновскую эпоху, но написанном и опубликованном гораздо позднее, Кейт (Keith, 1948) развивал концепцию о том, что сообщество, в частности небольшая группа у примитивного человека, представляет собой основную эволюционную единицу в эволюции человека. По его мнению, эволюция человека — результат конкурентных взаимодействий между маленькими скрещивающимися внутри себя сообществами. Кейт создал вокруг этой идеи эволюционную теорию, которая казалась устаревшей даже в 1948 г., не говоря уже о сегодняшнем дне. Современные антропологи отвергают концепцию Кейта, и в большинстве новых книг по эволюции человека его книга (Keith, 1948) не цитируется. Возможно, однако, что это один из тех случаев, когда мы рискуем вместе с водой выплеснуть и ребенка.

Интеллект

Общеизвестно, что интеллект складывается из нескольких различных умственных способностей: способности к решению задач, способности к механическому запоминанию, обучению, общению и т. п.

Некоторые компоненты интеллекта приматов дают преимущество главным образом отдельной особи и его или ее потомкам. Это относится к способности усваивать опыт, к памяти, к способности предсказывать результаты тех или иных действий и к умению пользоваться орудиями. Развитие таких слагаемых интеллекта в процессе эволюции можно в значительной мере отнести за счет индивидуального отбора.

Преимущества, доставляемые другими компонентами интеллекта, проявляются на уровне сообщества. К таким компонентам относятся умение пользоваться языком для координации деятельности группы и обучения молодых особей. Вполне возможно, что умственные способности такого рода вырабатываются главным образом за счет группового отбора.

Следовательно, логически оправданно предположить, что интеллект приматов создавался в результате сочетания индивидуального и группового отбора.

Способность приматов к обучению зависит от продолжительности тех стадий индивидуального развития, которые предшествуют достижению зрелости. Сравнительные данные о продолжительности этих стадий показывают, что период, в течение которого может происходить обучение, возрастает от низших приматов к высшим (см. табл. 35.1). Скорость индивидуального развития представляет собой генетически детерминированный признак. Тем самым естественный отбор можно считать движущей силой этого эволюционного направления. Кроме того, поскольку обучение у приматов — процесс общественный, групповой отбор, вероятно, играл большую роль в создании таких скоростей развития, которые благоприятствовали бы большим возможностям для обучения.

Групповой отбор, по всей вероятности, вел к повышению уровня развития интеллекта во всех линиях приматов, ведущих общественный образ жизни. Однако у гоминид это направление, очевидно, продвинулось дальше, чем у других приматов. Быть может, особые биологические и социальные факторы, описанные в предыдущих главах (гл. 34—36), — передвижение на двух ногах, использование рук и т. п. — создали для более высокого развития интеллекта у гоминид такие потенциальные возможности, каких нет у других приматов, ведущих древесный образ жизни и передвигающихся на четырех ногах.

Межвидовой отбор

В эволюции гоминид, очевидно, участвовал еще один способ отбора на уровне выше индивидуального, а именно межвидовой отбор, ведущий к замещению видов (см. гл. 20).

Homo и *Australopithecus* перекрывались во времени и были симпатрическими. Возможно, что между *H. erectus* или его непосредственным предком и видами, принадлежавшими к роду *Australopithecus*, происходила прямая или по меньшей мере косвенная конкуренция за пищу или кормовые территории. *Australopithecus* вымер, тогда как *Homo erectus* выжил и занял доминирующее положение в адаптивной зоне гоминид. *H. erectus* превосходил австралопитеков по величине головного мозга и по качеству каменных орудий. Эти два фактора, вероятно, входили в число тех, которые определили течение процесса межвидового отбора.

Межвидовой отбор у гоминид отличается от межвидового отбора у большинства животных тем, что он сцеплен с групповым отбором. Соревнование происходило между сообществами *H. erectus* или «*pre-erectus*» и конкурирующими группами австралопитеков. Поскольку эффективными единицами размножения у конкурирующих видов были сообщества, межвидовой отбор принял особую форму — форму межвидового группового отбора.

Механизмы культурной эволюции

Принято считать, что культурная эволюция совершается путем постепенного накопления культурного наследия. Сначала происходит приобретение полезных знаний, затем эти знания включаются в общую массу знаний данного сообщества, после чего передаются последующим поколениям путем обучения. Каждое следующее поколение добавляет к этому запасу знаний то, что ему удается открыть самому, и такие новые знания передаются дальше тем же путем. А следовательно, культурное наследие носит кумулятивный характер.

Несомненно, в известной степени культурная эволюция протекает именно таким образом. Но происходит ли она только так, всегда ли она следует столь прямыми путями? Ознакомление с историей показывает, что нет. Наши нынешние взгляды на культурную эволюцию носят столь же общий характер и столь же туманны, как современные представления о роли естественного отбора в эволюции человека, и, подобно последним, нуждаются в критической переоценке.

Вернемся вновь к величине группы. Групповой отбор, действуя на генетически обусловленные различия между группами в отношении терпимости самцов друг к другу, мог привести к увеличению группы до уровня многосамцового стада. Такого уровня до-

стигают сообщества некоторых примитивных гоминид и других приматов (см. гл. 35).

Однако тенденция к увеличению размеров сообщества и его сложности, очевидно, продолжалась в доисторическую и историческую эпоху. Группы сливались в племена, а племена — в кланы и государства. Государства увеличивались в размерах, превращаясь из государств-городов в малые, а затем и большие национальные государства.

Степень терпимости самцов друг к другу не имеет никакого отношения к этим поздним стадиям эволюции, ведущим к увеличению размеров группы. Терпимость мужчин друг к другу у неандертальцев и у жителей США не отличается заметным образом. Но зато войны между племенами и между народами сильно зависят от тенденции к увеличению группы. Вплоть до известного уровня более многочисленные племена или народы в среднем, при прочих равных условиях, выходят победителями в войнах с более малочисленными племенами или народами. В результате ряда последовательных войн мелкие общественно-политические единицы обычно перестают существовать в качестве независимых групп, сохраняясь в какой-либо зависимой форме — в качестве колонии, одной из составных частей федерации или сателлита, тогда как более крупные группы становятся независимыми политическими державами. Тенденция к увеличению размеров группы до некоторой степени определяется выживанием самых крупных групп.

Я сказал «до некоторой степени», потому что чересчур большие политические единицы, примером которых служат империи, не бывают долговечными и в конце концов неизменно распадаются на более мелкие части. Тенденции к увеличению размеров группы подвержены реверсиям, особенно на своем верхнем уровне. Увеличение размеров проявляется более определенно ниже этого уровня.

Здесь мы имеем дело с социальной тенденцией, определяемой негенетическими различиями между конкурирующими группами. В данной модели речь идет о негенетических различиях в размерах группы. Однако можно представить себе различия между группами по другим признакам культуры — такие различия, которые в результате ряда последовательных конкурентных межгрупповых столкновений могли бы создать определенное направление культурной эволюции.

Например, некоторые направления в развитии техники возникли, возможно, в результате длительной конкуренции между группами с разными техническими способностями. Аналогичным образом могли бы возникнуть и идеологические тенденции. Нетрудно предсказать результаты, к которым привели бы в среднем многочисленные столкновения между группами, верящими в чудеса, и группами с прагматическим подходом к решению проблем.

В этом разделе маятник резко отклонился от ортодоксальной точки зрения (которую мы считаем упрощенческой) на культурную эволюцию, как на эволюцию, происходящую общим широким фронтом, к представлению о культурной эволюции, происходящей в результате различий в культуре между конкурирующими сообществами. Конечно, эта последняя картина также чересчур проста. Ввиду недостатка места мы вынуждены пренебречь многочисленными сложностями, наблюдаемыми в реальных взаимодействиях между сообществами. Здесь, вероятно, достаточно привлечь внимание к альтернативным косвенным способам культурной эволюции, в центре которых стоит группа.

Взаимодействия

Взаимодействие между отбором по морфологическим и морфогенетическим признакам, с одной стороны, и отбором по социальным признакам — с другой, представляет собой существенный аспект эволюции человека.

Эволюция способности к обучению повлекла за собой ряд интересных осложнений. Увеличению размеров мозга сверх некоторых пределов препятствовала ширина родовых путей, через которые должна пройти головка ребенка при родах. Отбор на высокий интеллект вступил в противоречие с отбором на выживание женщины при родах. Для того чтобы выйти из этого тупика, понадобилось два компромисса.

Первым компромиссом было расширение таза у женщины. Это повлекло за собой потерю скорости при беге. Женщина бежит медленнее, чем мужчина. Способность к бегу была принесена в жертву, с тем чтобы женщина могла рожать детей с более объемистым мозгом.

Второй компромисс состоял в снижении скорости развития мозга. У человека к моменту рождения мозг еще не вполне сформирован, и новорожденный младенец совершенно беспомощен; развитие мозга происходит главным образом в период младенчества и детства. Люди в этом возрасте заметно отличаются от других приматов, которые в момент рождения более самостоятельны. Вторичным результатом этого второго компромисса было увеличение продолжительности стадий индивидуального развития, предшествующих наступлению зрелости (Briffault, 1927; Washburn, 1960).

Оба компромиссных разрешения возникшей проблемы уменьшили независимость женщины. Она оказалась обремененной заботами о ребенке в течение более длительного времени. А частичная утрата способности к бегу сократила ее возможности полностью обеспечивать себе пропитание за счет охоты и увеличила ее зависимость от мужчин.

Эти эффекты третьего порядка вызвали в сообществах первобытного человека эффекты четвертого порядка. Группе пришлось брать на себя известную заботу о женщинах и детях. Это в свою очередь усилило сотрудничество и общение между членами сообщества. Тем самым причинно-следственная цепь замкнулась. Отбор на повышение способности к обучению — черта, полезная для сообщества при общественном образе жизни, — вызвал различные морфологические и морфогенетические изменения, следствием которых было еще более тесно спаянное сообщество.

Заключительные замечания

Мы перечислили несколько эволюционных сил, которые, возможно, участвуют в эволюции человека. К факторам органической эволюции относятся: индивидуальный отбор, внутривидовой групповой отбор, межвидовой групповой отбор и сочетание отбора с дрейфом генов. К факторам культурной эволюции относятся: общее накопление культурного наследия и тенденции в развитии культуры, возникающие в результате конкуренции между сообществами, различающимися в культурном отношении (но не генетически).

Некоторые из этих факторов обычно рассматриваются при обсуждении эволюции человека, а другие, как правило, не упоминаются. Мы уделили этим последним несколько больше внимания, но не потому, что считаем их более важными, а просто для полноты картины. Мне трудно было бы оценить относительное значение различных упомянутых выше факторов. Точнее, я в самом деле считаю, что групповой отбор играет важную роль в органической эволюции человека и что дифференциальный успех разных сообществ имеет важное значение для его культурной эволюции, однако я не берусь судить об относительном значении этих групповых процессов по сравнению с другими факторами.

Одна из движущих сил эволюции человека, которой уделяется довольно много внимания в текущей литературе, — это закрепление селективно нейтральных мутантных генов под действием генетического дрейфа. По этому поводу мне хочется высказать одно соображение. Вполне возможно, что такое закрепление иногда и происходило. Однако я сомневаюсь в том, что оно могло привести к возникновению какой-либо существенной характеристики в эволюции человека. Различные эволюционные силы взаимодействуют друг с другом, что сильно осложняет анализ эволюции человека. Быть может, мы вправе утверждать, что, несмотря на существование значительных пробелов, филогения человека известна нам сейчас гораздо лучше, чем ученым прошлого поколения, и что соответствующие эволюционные факторы по большей части определены; однако наши представления об эволюционных силах, участвующих в эволюции человека, все еще очень неполны.

Социальное значение эволюционной теории

Глава 38

ПОЛЕМИКА С КРЕАЦИОНИЗМОМ

Сотворение мира

История божественного сотворения мира изложена в гл. 1 и 2 Книги бытия, автором которой считается Моисей.

В гл. 1 Книги бытия сказано, что на третий день бог заставил Землю произвести растения, на пятый день — животных, а на шестой день — человека. Бог повелел, чтобы человек владычествовал «над рыбами морскими, и над птицами небесными, и над скотом, и над всею землею...» (Бытие, 1 : 26).

Бог «создал человека из праха земного и вдунул в лицо его дыхание жизни...» (Бытие, 2 : 7). Затем бог поселил созданного им человека в саду эдемском, в котором были всякие деревья, дающие съедобные плоды, вода и «все животные полевые и все птицы небесные» (Бытие, 2 : 8—20). И, наконец, пока человек спал, бог взял одно из его ребер и создал из него женщину (Бытие, 2 : 21—22).

Этим человеком был Адам, а женщиной — Ева. Адам и Ева явились прародителями человечества; «Ева... стала матерью всех живущих» (Бытие, 3 : 20). Все это произошло в 4004 г. до н.э., в соответствии с хронологией Ашера, которая была основана на библейских данных.

Креационизм или эволюционная теория?

На протяжении многих веков в западной цивилизации рассказ Моисея о сотворении мира принимался в качестве единственного объяснения возникновения жизни и происхождения человека. Такое исключительное положение креационизма в области мышления поддерживалось ортодоксальной церковью и религиозным учением.

Этому неизбежному положению вещей наступил конец после того, как в 1859 г. было опубликовано «Происхождение видов» Дарвина. Традиционная ортодоксальная точка зрения столкнулась теперь с серьезным противником. Прошло время, когда на

идеологической арене безраздельно господствовала одна точка зрения; теперь на этой арене начала разыгрываться борьба между двумя альтернативными доктринами, одной из которых была религиозная догма, а другой — научная теория.

Общая идея об органической эволюции существовала и до 1859 г. Ее выдвигали Ламарк в своей «Философии зоологии» (Lamarck, 1809), Чэмберс в «Следах творения» (Chambers, 1844) и другие. Труд Ламарка был неубедительным в части как фактических данных, так и теоретических построений; то же самое относится и к трудам других ученых начала XIX в. Их работы, однако, подготовили почву для принятия «Происхождения видов» Дарвина.

Некоторые из главных событий в жизни и творчестве Дарвина на перечислены в табл. 38.1 (см. также de Beer, 1964).

Таблица 38.1

Ключевые события в жизни и творчестве Чарлза Дарвина

1809	Родился в Шрусбери (Англия)
1827—1831	Студент Кембриджского университета
1831—1836	Натуралист на борту корабля «Бигль», совершающего кругосветное путешествие
1839	Женитьба на Эмме Веджвуд. Вышел в свет «Дневник изысканий» (= «Путешествие на корабле Бигль») (2-е изд. в 1845 г.)
1842	«Строение и распространение коралловых рифов» (2-е изд. в 1874 г.)
1851	Монография об усонюгах рачках
1859	Вышло в свет 1-е изд. «Происхождение видов» (6-е изд. в 1872 г.)
1868	«Изменение животных и растений при одомашнивании» (2-е изд. в 1875 г.)
1871	«Происхождение человека и половой отбор» (2-е изд. в 1874 г.)
1872	«Выражение эмоций у человека и животных»
1875—1881	Выходили в свет разные работы по ботанике, в том числе «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» (1876 г.)
1882	Скончался в своем доме в Дауне. Похоронен в Вестминстерском аббатстве

В «Происхождении видов» Дарвин систематизировал огромное количество данных, добытых исследованиями в нескольких независимых направлениях и указывающих на существование органической эволюции, происходившей в прошлом и продолжающейся в настоящее время. Он разработал теорию естественного отбора, чтобы объяснить силы, вызывающие эволюционные изменения. Подход Дарвина к этой проблеме, в отличие от подходов предшествовавших ему авторов, оказался убедительным для зоологов, ботаников и геологов. Годы и десятилетия, прошедшие после 1859 г., были отмечены постепенным и все расширяющимся признанием эволюционной теории, захватившим весь научный мир.

Конечно, в научной среде после 1859 г. возникали споры и разногласия. Однако главные дискуссии происходили в кругах, не имевших отношения к науке, и были связаны с попытками богословов и представителей церкви отстаивать доктрину об акте божественного творения. Столкновения между ними и сторонниками эволюционного учения в конце XIX в. составляют одну из интересных, но подчас горьких глав в истории человеческой мысли (см. среди прочих, F. Darwin 1958; Fothergill, 1952; Eiseley, 1958; Glick, 1974).

В США разногласия между сторонниками креационизма и сторонниками эволюционной теории продолжают до сих пор. В 60-х и 70-х годах нашего века наблюдалась даже вспышка этих разногласий. Конечно, в настоящее время их можно расценивать лишь как анахронизм.

В современных западных странах ряды сторонников креационизма сильно поредели по сравнению с XIX в. Одна из причин этого состоит в отходе части населения от религии; другая причина — наблюдаемая в настоящее время либерализация взглядов во многих религиозных сектах. Многие религиозные группы и отдельные верующие придерживаются несколько аллегорической интерпретации Книги бытия, что позволяет им признавать заключения эволюционной биологии. Однако в США фундаменталисты до сих пор настаивают на строго буквальном толковании Книги бытия. Именно эти группы поддерживают анахроническую полемику.

В центре происходящих в настоящее время в США дискуссий находится вопрос о преподавании биологии в средних школах. Сторонники креационизма настаивают на том, чтобы в учебниках биологии содержалось беспристрастное изложение как описания сотворения мира, данного Моисеем, так и теории Дарвина. Кроме того, они хотят преуменьшить значение эволюции, представляя ее «как теорию, а не как установленный факт». В ряде штатов, в том числе в Калифорнии и Техасе, группы фундаменталистов, являющиеся сторонниками креационизма, оказывают влияние на школьные советы, с тем чтобы изложенные выше принципы были положены в основу школьных программ. Поднятые в результате всего этого вопросы относительно принципов обучения обсуждаются на заседаниях советов и в судах.

Критические замечания

Позиция, занимаемая сторонниками креационизма в современных условиях, ошибочна в ряде отношений. Прежде всего средняя школа не место для распространения религиозных доктрин тех или иных сект.

Требование о том, чтобы в учебниках и на классных занятиях отводилось одинаковое время креационизму и эволюции, исходит

из представления о равнозначности этих двух предметов, т. е. из мнения о том, что они заслуживают одинакового внимания, а такое представление ошибочно. Креационизм и эволюционное учение никак нельзя ставить на одну доску. Креационизм — это не научная теория, которую можно было бы оценивать, сравнивая ее с эволюционной теорией. Это религиозная догма. Нет никаких объективных данных, которые бы подтверждали положение о том, что растения, животные и человек возникли в результате акта божественного творения. Признание этого положения опирается на веру, а не на разум.

Рассмотрим часто высказываемое сторонниками креационизма утверждение о том, что эволюция — это теория, а не факт. Примем временно наивное допущение, что любой научный вопрос можно рассматривать либо как теорию, либо как факт. И воздержимся от утверждений, что креационизм нельзя считать ни теорией, ни фактом.

Эволюция и в самом деле когда-то было теорией, однако с 1859 г. уткло много воды. Большая часть всего, что относится к эволюции перешла теперь в категорию проверенных фактов. Эволюционные изменения на уровнях микроэволюции и видообразования наблюдались компетентными биологами, и их можно теперь рассматривать как доказанные факты.

Изменения макроэволюционного уровня занимают несколько иное положение, поскольку это явления исторические и соответственно ни один человек не мог наблюдать их непосредственно. Отсутствие свидетельств очевидцев — проблема, возникающая при любой попытке воссоздать события прошлого. Рассказ Моисея о сотворении мира, который был написан спустя много времени после того, как возник мир, сталкивается именно с этой трудностью.

Простая альтернатива — теория или факт — не распространяется на макроэволюцию. Макроэволюцию нельзя наблюдать непосредственно, о ней можно лишь судить на основании палеонтологических данных. Сами такие данные — это факты, а макроэволюция — необходимое умозаключение, сделанное на основании этих фактов.

Данные в пользу существования макроэволюции

Представляется целесообразным вкратце изложить разные группы доказательств существования макроэволюции. Это желательно в связи с продолжающимися кое-где выступлениями против теории эволюции. Большая часть приведенных ниже направлений доказательств была использована самим Дарвином в «Происхождении видов». Однако в настоящее время количество данных, собранных по каждому из этих направлений, сильно возросло по сравнению с их количеством во времена Дарвина.

1. *Экономия гипотез.* Существование микроэволюционных изменений и некоторых способов видообразования установлено прямыми наблюдениями и (или) экспериментальными данными. Существует непрерывный ряд уровней от локальной популяции и географической расы через вид к группе видов, подроду и роду. Каждому, кто изучал живую природу и проникся чувством единства природы, невозможно представить себе, что органическое разнообразие на низших уровнях возникло в результате эволюции, а на надвидовых уровнях — какими-то другими способами.

2. *Данные палеонтологии.* Для многих групп организмов, хорошо представленных в палеонтологической летописи, можно наблюдать последовательный ряд форм, сменяющих друг друга в геологическом времени (см. гл. 26). В некоторых случаях сохранились ископаемые остатки форм, образующих переходы между двумя крупными группами (см. гл. 31 и 34).

3. *Таксономический характер взаимосвязей между ныне живущими видами.* Виды естественным образом объединяются в роды, роды — в семейства, семейства — в отряды и так далее. Это «естественное распределение организмов по группам, подчиненным одна другой», как писал Дарвин, представляет собой результат ветвящейся филогении. Естественный род *Y* состоит из видов, имеющих общих предков; родственный ему род *Z* складывается из другого набора видов; роды *Y* и *Z* представляют собой две ветви, отходящие от более старой ветви — семейства, и так далее по всей таксономической иерархии. Иерархический характер таксономических взаимосвязей не был придуман биологами-эволюционистами, он был открыт систематиками доэволюционного периода, которые признавали креационизм, а позднее был правильно интерпретирован эволюционистами. Вряд ли можно ожидать, что ныне живущие виды объединялись бы в группы, входящие в более крупные группы, если бы каждый из них был продуктом независимого акта творения.

4. *Географическое распространение.* Многие роды, трибы, семейства и другие группы среднего таксономического ранга ограничены какой-то одной географической областью — определенным архипелагом, частью материка или материком и т. п., в которой находится центр распространения данной группы. Из этого логически вытекает, что принадлежащий к такой группе ныне живущий вид или несколько таких видов развивались в той области, где они сейчас обильны или разнообразны (см. конец гл. 31). Доктрина креационизма не может объяснить такой характер географического распространения надвидовых групп.

5. *Гомологии.* Сравнивая представителей какой-либо крупной группы, можно обнаружить, что они обладают сходным общим планом структурной организации, но различаются по некоторым гомологичным частям тела. В качестве примера можно привести

разные формы, которые принимают гомологичные передние конечности у представителей разных отрядов млекопитающих, гомологичные задние конечности также у представителей разных отрядов млекопитающих, конечности в разных классах наземных позвоночных, части венчика цветков у представителей разных семейств или порядков покрытосеменных и т. д.

Приведем слова самого Дарвина относительно значения гомологичных органов (Darwin, 1872, гл. 14):

«Что может быть любопытнее того, что пригодная для хватания рука человека, роющая лапа кролика, нога лошади, ласт дельфина и крыло летучей мыши построены по тому же самому образцу и содержат одинаковые кости с одним и тем же относительным расположением?..

Ничто не может быть более безнадежным, как попытки объяснить эту общность строения у членов одного и того же класса с точки зрения полезности или учения о конечных причинах. Безнадежность такой попытки была ясно показана Оуэном в его в высшей степени интересной работе «Nature of Limbs» («Природа конечностей»). Следуя обычному взгляду, признавая независимое творение каждого существа, мы можем только утверждать, что это так, что творцу угодно было построить всех животных и растения каждого большого класса по единому плану; но это не научное объяснение.

Зато очень простое объяснение дается теорией отбора последовательных слабых изменений, из которых каждое до известной степени полезно изменяющейся форме, но часто обуславливается корреляцией с другими частями организации. При изменениях подобного рода лишь в очень слабой степени или совсем не обнаруживается склонность к изменению первоначального плана или к перемещению частей. Кости конечности могут до известной степени стать короче и плотнее, одеваясь в то же время более толстым покровом, и служить плавником; или же у снабженной перепонкой передней конечности все или некоторые кости могут до известной степени удлиниться, связывающая их перепонка может увеличиться, и конечность может стать крылом; но все эти изменения не изменят основного плана строения костей или соотношения частей. Если мы предположим, что у очень древнего прародителя — архетипа, как его можно назвать, — всех млекопитающих, птиц и рептилий конечности были построены по ныне существующему общему плану, для какой бы цели они ни служили, мы сразу поймем все значение гомологичного строения конечностей во всех классах».

6. *Рудиментарные органы.* У некоторых членов какой-либо крупной группы нередко имеются атрофированные или нефункционирующие органы. Такой рудиментарный орган гомологичен хорошо развитому функционирующему органу у других представи-

телей той же самой группы. Так, у некоторых нелетающих птиц имеются рудиментарные крылья, у некоторых китов — рудиментарные кости таза, а у некоторых змей, в том числе у питона, — рудиментарные задние конечности. Эти структуры интерпретируются как редуцированные зачатки их гомологов, хорошо развитых у других членов той же самой крупной группы. Подгруппа, обладающая таким рудиментарным органом, перешла в новое местообитание или к новому образу жизни, в условиях которых прежде функционировавший орган оказался бесполезным и под действием отбора сильно редуцировался, но зачатки его сохранились в качестве филогенетических остатков. Креационизм не может дать убедительного объяснения существованию бесполезных рудиментарных органов.

7. *Биохимическое сходство.* Современная линия доказательств, которой не было во времена Дарвина: близкое сходство биохимического состава и молекулярной структуры гомологичных белков у членов разных, но родственных семейств или отрядов. Хорошими примерами служат гомологичные формы гемоглобина и цитохрома с у человека и других приматов (см. гл. 29).

ПРИЛОЖЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Наука приносит плоды двух сортов; она дает возможность понять природу и управлять происходящими в ней процессами. Наука питает как теорию, так и практику. Этими двумя главными аспектами науки обладает и эволюционная биология.

Эволюционная биология, понимаемая широко, имеет много ценных приложений в сельском хозяйстве и медицине. Улучшение сортов культурных растений и пород домашних животных представляет собой, по сути дела, прикладную эволюционную биологию. Знание эволюционной биологии — необходимая составная часть любой успешной программы химической или биологической борьбы с патогенными организмами или насекомыми-вредителями.

Однако наиболее важный вклад, по мнению многих эволюционистов, включая меня самого, эволюционная биология вносит в философию и интеллектуальную сферу. Эволюционная биология дает возможность удовлетворять одну из основных потребностей людей — желание узнать, как развивалась жизнь на Земле, и желание понять природу и происхождение человека. Освобождение человеческого мышления от традиционных догм по этим вопросам представляет собой заслугу эволюционной биологии и продолжает линию, начало которой положили происшедшие ранее научные революции в геологии и астрономии.

Эволюционная биология создает перспективу, позволяющую представить место человека в природе. Многие научные проблемы, доставляющие массу затруднений, если рассматривать их вне биологического контекста, становятся гораздо яснее, в свете этой перспективы. Приведем два примера — один старый, а другой новый.

В средние века широко обсуждалась в философском плане проблема боли. Почему справедливый и всемогущий бог допускает существование в мире такого неприятного явления, как боль? Или, если подойти к этому вопросу с противоположного конца, позволяет ли существование боли усомниться в совершенстве бога? Само собой разумеется, что вопрос этот не был разрешен в рамках теологического подхода. Между тем с точки зрения эволюционной биологии боль получает объяснение: это адаптивный признак, поскольку болевые ощущения служат сигналами, предупреждающими животный организм о потенциально вредных воздействиях.

На сегодня вопрос об официальном разрешении абортa широко обсуждается как на юридическом, так и на политическом уровне. Сторонники запрещения абортa говорят о правах плода, сторонники разрешения — о правах женщин. Здесь мы снова заходим в тупик. И снова эволюционная биология позволяет поставить этот вопрос в более широкой перспективе. Одно из длительных эволюционных направлений у позвоночных, заходящее весьма далеко у млекопитающих и у приматов, касается плодовитости. У этих животных наблюдается тенденция к уменьшению числа детенышей и к усилению заботы о потомстве, т. е. к повышению качества молодого поколения за счет сокращения его количества. Следствия, вытекающие из этого направления, не поддерживают сторонников запрещения абортa.

В современном мире условия для жизни человека не очень хороши. Перенаселение, разрушение окружающей среды, нищета, голод, агрессивность, франкенштейновский характер развития техники и скверное управление создают угрозу для людей; и над миром постоянно висит опасность ядерной войны. Благоразумные граждане всего земного шара, принадлежащие ко всем слоям общества, озабочены в настоящее время судьбами человечества. Однако биологи-эволюционисты старшего поколения могут с полным правом заявить, что они были в рядах тех, кто первыми осознали надвигающийся кризис и забили тревогу; если бы к тем предостережениям, которые они высказывали в первой половине нашего века, отнеслись с должным вниманием, то многих из нынешних бедствий удалось бы избежать.

Теперь, когда пишутся эти строки, перед нами стоят проблемы, возникшие к середине 70-х годов. И эволюционная биология снова может прийти на помощь. Рассматривая человека как часть природы, а точнее — как господствующий в природе вид животных, эволюционная биология понимает основную проблему — растущую дисгармонию между человеком и той средой, в которой он обитает, — и может указать главную причину возникновения этой проблемы: безудержный рост населения. Эволюционная биология может указать также на несостоятельность полумер (таких, как одно лишь увеличение производства продуктов питания) или косметических решений вопроса (конференции по вопросам продовольствия) и на необходимость принятия подлинных решений, направленных на устранение причин, а не симптомов.

Будущее человеческой цивилизации, а возможно, и самого вида *Homo sapiens* может зависеть от тех мер, которые будут приняты для того, чтобы выправить существующее сейчас неравновесие между человеком и его земной средой. В число таких мер должна входить стабилизация, а в конечном счете и сокращение населения земного шара путем регуляции рождаемости. Однако здесь не место обсуждать конкретные меры. Достаточно

подчеркнуть, что при поисках полноценных решений необходимо использовать все то, что может дать эволюционная биология.

Мы уже указывали, что эволюционная биология, подобно другим областям науки, имеет как практические, так и теоретические аспекты. Различия между этими двумя аспектами достаточно ясны, когда речь идет о каких-либо краткосрочных задачах. Однако, когда дело касается процессов, связанных с длительными сроками, то практическое значение философских перспектив иногда оказывается более важным, чем практические приложения как таковые. Перспективы, открываемые теоретической эволюционной биологией, которые помогли бы предотвратить гибель человечества, окажутся практическими приложениями первостепенной важности.

Знания, накопленные эволюционной биологией, вытекающие из них следствия и предостережения доступны людям уже на протяжении многих лет, но ими пренебрегали как те, кто стоит у власти, так и значительная часть граждан. А тем временем старые традиционные правительства не обеспечивают улучшения условий жизни людей и решения насущных проблем. Очевидно, эволюционная биология должна вмешаться в дела общества. Ибо предостережения эволюционной биологии касаются каждого из нас.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abel O., 1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Alexander R. D., 1974. The evolution of social behavior, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5, 325—383.
- Amadon D., 1950. The Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepaniidae), *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 95 (4), 151—262.
- Anderson E., Brown W. L., 1952. Origin of corn belt maize and its genetic significance. In: *Heterosis*, ed. by J. W. Gowen, Iowa State College Press, Ames.
- Anderson W., Dobzhansky Th., Pavlovsky O., Powell J., Yardley D., 1975. Genetics of natural populations. XLIII. Three decades of genetic change in *Drosophila pseudoobscura*, *Evolution*, 29, 24—36.
- Andrewartha H. G., Birch L. C., 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*, University of Chicago Press, Chicago.
- Antonovics J., 1971. The effects of a heterogeneous environment on the genetics of natural populations, *Amer. Sci.*, 59, 593—599.
- Avery O. T., Macleod C. M., McCarty M., 1944. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types, *J. Exp. Med.*, 79, 137—158.
- Axelrod D. I., 1959. Late Cenozoic evolution of the Sierran bigtree forest, *Evolution*, 13, 9—23.
- Axelrod D. I., 1967. Quaternary extinctions of large mammals, *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 74, 1—42.
- Axelrod D. I., 1970. Mesozoic paleogeography and early angiosperm history, *Bot. Rev.*, 36, 277—319.
- Axelrod D. I., 1972. Ocean-floor spreading in relation to ecosystematic problems. In: *A symposium on Ecosystematics*, ed. by R. T. Allen and F. C. James, University of Arkansas Museum, Fayetteville, Occasional Paper No. 4.
- Axelrod D. I., 1974. Revolutions in the plant world, *Geophytology*, 4, 1—6.
- Axelrod D. I., Bailey H. P., 1968. Cretaceous dinosaur extinction, *Evolution*, 22, 595—611.
- Ayala F. J., 1969. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion, *Nature*, 224, 1076—1079.
- Ayala F. J., 1974. The concept of biological progress. In: *Studies in the Philosophy of Biology*, ed. by F. J. Ayala and Th. Dobzhansky, Macmillan, New York and London.
- Ayala F. J., Anderson W. W., 1973. Evidence of natural selection in molecular evolution, *Nature*, 241, 274—276.
- Ayala F. J., Gilpin M. E., 1974. Gene frequency comparisons between taxa: support for the natural selection of protein polymorphisms, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71, 4847—4849.
- Ayala F. J., Mourao C. A., Perez-Salas S., Richmond R., Dobzhansky Th., 1970. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. I. Genetic differentiation among sibling species, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 67, 225—232.
- Ayala F. J., Tracey M. L., 1974. Genetic differentiation within and between species of the *Drosophila willistoni* group, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71, 999—1003.
- Babcock E. B., Stebbins G. L., 1938. The American species of *Crepis*: their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis, Carnegie Institution of Washington, Washington, D. C., Publ. 504.
- Bada J. L., Schroeder R. A., Carter G. F., 1974. New evidence for the antiquity of man in North America deduced from aspartic acid racemization, *Science*, 184, 791—793.
- Bajema C. J., 1971. *Natural Selection in Human Populations*, John Wiley and Sons, New York.
- Bakker R. T., 1975. Dinosaur renaissance, *Sci. Amer.*, 232 (4), 58—78.
- Baldwin P. H., 1953. Annual cycle, environment and evolution in the Hawaiian honeycreepers (Aves: Drepanidae), *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 52, 285—398.
- Barghoorn E. S., 1971. The oldest fossils, *Sci. Amer.*, 224 (5), 30—42.
- Bartholomew G. A., Birdsell J. B., 1953. Ecology and the protohominids, *Amer. Anthropol.*, 55, 481—498.
- Bateman A. J., 1950. Is gene dispersion normal? *Heredity*, 4, 353—363.
- Bateman K. G., 1959. The genetic assimilation of four venation phenocopies, *J. Genet.*, 56, 443—474.
- Beardmore J. A., Dobzhansky Th., Pavlovsky O., 1960. An attempt to compare the fitness of polymorphic and monomorphic experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*, *Heredity*, 14, 19—33.
- Beaudry J. R., 1960. The species concept: its evolution and present status, *Rev. Canad. Biol.*, 19, 219—240.
- Bergson H., 1911. *Creative Evolution*, Translation, Henry Holt and Co., New York, Various later reprints.
- Birdsell J. B., 1950. Some implications of the genetical concept of race in terms of spatial analysis, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 15, 259—314.
- Birdsell J. B., 1958. On population structure in generalized hunting and collecting populations, *Evolution*, 12, 189—205.
- Blair W. F., 1955. Mating call and stage of speciation in the *Microhylla olivacea* — *M. carolinensis* complex, *Evolution*, 9, 469—480.
- Blair W. F., 1960. *The Rusty Lizard: A Population Study*, University of Texas Press, Austin.
- Bock W. J., 1970. Microevolutionary sequences as a fundamental concept in microevolutionary models, *Evolution*, 24, 704—722.
- Bodmer W. F., Cavalli-Sforza L. L., 1976. *Genetics, Evolution and Man*, W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Bonnett O. T., 1954. The inflorescences of maize, *Science*, 120, 77—87.
- Brace C. L., Nelson H., Korn N., 1971. *Atlas of Fossil Man*, Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Briffault R., 1927. *The Mothers*, 3 vols., Macmillan, London.
- Brower L. P., 1970. Plant poisons in a terrestrial food chain and implications for mimicry theory. In: *Biochemical Coevolution*, Oregon State University Press, Corvallis.
- Brower L. P., Brower I. V. Z., 1964. Birds, butterflies and plant poisons: a study in ecological chemistry, *Zoologica (New York)*, 49, 137—159.
- Brown W. L., Wilson E. O., 1956. Character displacement, *Syst. Zool.*, 5, 49—64.
- Brücher H., 1943. Experimentelle Untersuchungen über den Selektionswert künstlich erzeugter Mutanten von *Antirrhinum majus*, *Z. Botan.*, 39, 1—47.
- Brues A. M., 1969. Genetic load and its varieties, *Science*, 164, 1130—1136.
- Brussard P. F., Ehrlich P. R., 1970. The population structure of *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae), *Ecology*, 51, 119—129.
- Buffon G. L. L., 1770. *Histoire Naturelle des Oiseaux*, Paris.
- Buffon G. L. L., 1808. *Natural History of Birds, Fish, Insects and Reptiles*. Translations, 6 vols., Symonds, London.
- Bush G. L., 1969a. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae), *Evolution*, 23, 237—251.

- Bush G. L.*, 1969b. Mating behavior, host specificity and the ecological significance of sibling species in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera-Tephritidae), *Amer. Nat.*, 103, 669—672.
- Cain A. J., Sheppard P. M.*, 1954. Natural selection in *Cepaea*, *Genetics*, 39, 89—116.
- Campbell B.*, 1966, 1974. Human Evolution. Eds. 1 and 2, Aldine-Atherton, Chicago and New York.
- Campbell B.* (ed.), 1972. Sexual Selection and the Descent of Man 1871—1971, Aldine-Atherton, Chicago.
- Candela P. B.*, 1942. The introduction of blood-group B into Europe, *Human Biol.*, 14, 413—443.
- Carlquist S.*, 1974. Island Biology, Columbia University Press, New York.
- Carson H. L.*, 1957. The species as a field for gene recombination. In: *The Species Problem*, ed. by E. Mayr, American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C.
- Carson H. L.*, 1959. Genetic conditions which promote or retard the formation of species, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 24, 87—105.
- Carson H. L.*, 1970. Chromosome tracers of the origin of species, *Science*, 168, 1414—1418.
- Carson H. L.*, 1971. Speciation and the founder principle, *Stadler Genet. Symp.*, 3, 51—70.
- Carson H. L.*, 1975. The genetics of speciation at the diploid level, *Amer. Nat.*, 109, 83—92.
- Carson H. L., Heed W. B.*, 1964. Structural homozygosity in marginal populations of nearctic and neotropical species of *Drosophila* in Florida, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 52, 427—430.
- Cavalli-Sforza L. L., Bodmer W. F.*, 1971. The Genetics of Human Populations, W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Chambers R.*, 1844. *Vestiges of the Natural History of Creation*, London.
- Clarke B.*, 1973. Neutralists vs. selectionists, *Science*, 180, 600—601.
- Clausen J.*, 1951. Stages in the Evolution of Plant Species, Cornell University Press, Ithaca, N. Y.
- Clausen J.*, 1965. Population studies of alpine and subalpine races of conifers and willows in the California high Sierra Nevada, *Evolution*, 19, 56—68.
- Clausen J., Hiesey W. M.*, 1958. Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races, Carnegie Institution of Washington, Washington, D. C., Publ. 615.
- Clausen J., Keck D. D., Hiesey W. M.*, 1940. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants, Carnegie Institution of Washington, Washington, D. C., Publ. 520.
- Clausen J., Keck D. D., Hiesey W. M.*, 1948. Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*, Carnegie Institution of Washington, Washington, D. C., Publ. 581.
- Clausen R. E.*, 1941. Polyploidy in *Nicotiana*, *Amer. Nat.*, 75, 291—306.
- Cloud P.*, 1974. Evolution of ecosystems, *Amer. Sci.*, 62, 54—66.
- Colbert E. H.*, 1955, 1969. Evolution of the Vertebrates. Eds. 1 and 2, John Wiley and Sons, New York.
- Colbert E. H.*, 1961. *Dinosaurs: Their Discovery and Their World*, E. P. Dutton and Co., New York.
- Colwell R. N.*, 1951. The use of radioactive isotopes in determining spore distribution patterns, *Amer. J. Bot.*, 38, 511—523.
- Connell J. H., Orias E.*, 1964. The ecological regulation of species diversity, *Amer. Nat.*, 98, 399—414.

- Coon C. S.*, 1955. Some problems of human variability and natural selection in climate and culture, *Amer. Nat.*, 89, 257—279.
- Coon C. S.*, 1962. *The Story of Man*. Ed. 2, Alfred A. Knopf, New York.
- Cope E. D.* 1896. *The Primary Factors of Organic Evolution*, Open Court, Chicago.
- Cronquist A.*, 1951. Orthogenesis in evolution, *Res. Stud. State Coll. Wash.*, 19, 3—18.
- Cronquist A.*, 1968. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*, Houghton Mifflin, Boston.
- Cronquist A.*, 1976. The taxonomic significance of the structure of plant proteins: a classical taxonomist's view, *Brittonia*, 28, 1—27.
- Crosby J. L.*, 1963. The evolution and nature of dominance, *J. Theor. Biol.*, 5, 35—51.
- Crow J. F.*, 1970. Genetic loads and the cost of natural selection. In: *Mathematical Topics in Population Genetics*, ed. by K. Kojima, Springer Verlag, New York.
- Crow J. F., Kimura M.*, 1970. *An Introduction to Population Genetics Theory*, Harper and Row, New York.
- Crumpacker D. W., Williams J. S.*, 1973. Density, dispersion and population structure in *Drosophila pseudoobscura*, *Ecol. Monogr.*, 43, 499—538.
- Darlington C. D.*, 1939, 1958. *The Evolution of Genetic Systems*. Eds. 1 and 2. Ed. 1, Cambridge University Press, Cambridge, Ed. 2, Basic Books, New York.
- Darlington C. D.*, 1969. *The Evolution of Man and Society*, Simon and Schuster, New York.
- Darwin C.*, 1859, 1872. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Eds. 1 and 6, John Murray, London. [Имеется перевод: Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч., т. 3. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1951.]
- Darwin C.*, 1871, 1874. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Eds. 1 and 2, John Murray, London. [Имеется перевод: Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. Соч., т. 5. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1953.]
- Darwin C.*, 1875. *The Variation of Animals and Plants Under Domestication*. Ed. 2, 2 vols, John Murray, London. [Имеется перевод: Дарвин Ч. Изменение животных и растений при одомашнивании. Соч., т. 4. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1951.]
- Darwin F.* (ed.), 1958. *The Autobiography of Charles Darwin and Selected Letters*. Reprint, Dover Publications, New York.
- Dayhoff M. O.* (ed.), 1968. *Atlas of Protein Sequence and Structure*, Vol. 3, 1967—1968. National Biomedical Research Foundation, Silver Spring, Md.
- Dayhoff M. O.* (ed.), 1969. *Atlas of Protein Sequence and Structure*, Vol. 4, 1969. National Biomedical Research Foundation, Silver Spring, Md.
- Dayhoff M. O.* (ed.), 1972. *Atlas of Protein Sequence and Structure*, Vol. 5, 1972. National Biomedical Research Foundation, Silver Spring, Md.
- De Beer G. R.*, 1951. *Embryos and Ancestors*. Ed. 2, Oxford University Press, Oxford.
- De Beer G. R.*, 1964. *Charles Darwin*, Doubleday and Co., Garden City City, N. Y.
- DeFries J. C., McClearn G. E.*, 1972. Behavioral genetics and the fine structure on mouse populations: a study in microevolution, *Evol. Biol.*, 5, 279—291.
- DeVore I.* (ed.), 1965. *Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes*, Holt, Rinehart and Winston, New York.
- De Wet J. M. J., Harlan J. R.*, 1972. Origin of maize: the tripartite hypothesis, *Euphytica*, 21, 271—279.
- De Wet J. M. J., Harlan J. R., Grant C. A.*, 1971. Origin and evolution of teosinte [*Zea mexicana* (Schrad.) Kuntze], *Euphytica*, 20, 255—265.

- Dobzhansky Th., 1937, 1951a. Genetics and the Origin of Species. Eds. 1 and 3, Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky Th., 1943. Genetics of natural populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*, Genetics, 28, 162—186.
- Dobzhansky Th., 1947a. Genetics of natural populations. XIV. A response of certain gene arrangements in the third chromosome of *Drosophila pseudoobscura* to natural selection, Genetics, 32, 142—160.
- Dobzhansky T., 1947b. A directional change in the genetic constitution of a natural population of *Drosophila pseudoobscura*, Heredity, 1, 53—64.
- Dobzhansky Th., 1948. Genetics of natural populations. XVI. Altitudinal and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*, Genetics, 33, 158—176.
- Dobzhansky Th., 1950. Mendelian populations and their evolution, Amer. Nat., 84, 401—418.
- Dobzhansky Th., 1951a. (See Dobzhansky, 1937, 1951a, above.)
- Dobzhansky Th., 1951b. Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. X. Reproductive isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* under natural and under laboratory conditions, Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 37, 792—796.
- Dobzhansky Th., 1955. The genetic basis of systematic categories. In: Biological Systematics, Biology Colloquium, Oregon State College, Corvallis.
- Dobzhansky Th., 1956. Genetics of natural populations. XXV. Genetic changes in populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* in some localities in California, Evolution, 10, 82—92.
- Dobzhansky Th., 1958. Genetics of natural populations. XXVII. The genetic changes in populations of *Drosophila pseudoobscura* in the American southwest, Evolution, 12, 385—401.
- Dobzhansky Th., 1962. Mankind Evolving, Yale University Press, New Haven, Conn.
- Dobzhansky Th., 1970. Genetics of the Evolutionary Process, Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky Th., 1971. Evolutionary oscillations in *Drosophila pseudoobscura*. In: Ecological Genetics and Evolution, ed. by R. Creed, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Dobzhansky Th., Ehrman L., Pavlovsky O., Spassky B., 1964. The superspecies *Drosophila paulistorum*, Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 51, 3—9.
- Dobzhansky Th., Epling C., 1944. Contributions to the genetics, taxonomy and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives, Carnegie Institution of Washington, Washington, D. C., Publ., 554.
- Dobzhansky Th., Levene H., 1951. Development of heterosis through natural selection in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*, Amer. Nat., 85, 247—264.
- Dobzhansky Th., Pavlovsky O., 1957. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection, Evolution, 11, 311—319.
- Dobzhansky Th., Powell J. R., 1974. Rates of dispersal of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives, Proc. Roy. Soc. London, B 187, 281—298.
- Dobzhansky T., Spassky B., 1947. Evolutionary changes in laboratory cultures of *Drosophila pseudoobscura*, Evolution, 1, 191—216.
- Dobzhansky Th., Spassky B., Spassky N., 1952. A comparative study of mutation rates in two ecologically diverse species of *Drosophila*, Genetics, 37, 650—664.
- Dobzhansky Th., Spassky N. P., 1962. Genetic drift and natural selection in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*, Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 48, 148—156.

- Dobzhansky Th., Wright S., 1943. Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura*, Genetics, 28, 304—340.
- Dobzhansky Th., Wright S., 1947. Genetics of natural populations. XV. Rate of diffusion of a mutant gene through a population of *Drosophila pseudoobscura*, Genetics, 32, 303—324.
- Dott R. H., Batten R. L., 1971. Evolution of the Earth, McGraw-Hill, New York.
- Downs T., 1961. A study of variation and evolution in Miocene *Merychippus*. Contributions in Science, Los Angeles County Museum, Los Angeles, No. 45.
- Dunn L. C., Dunn S. P., 1957. The Jewish community of Rome, Sci. Amer., 196, (3), 118—128.
- Durrant A., 1962a. The environmental induction of heritable change in *Linum*, Heredity, 17, 27—61.
- Durrant A., 1962b. Induction, reversion and epitrophism of flax genotrophs, Nature, 196, 1302—1304.
- Ehrlich P. R., 1961. Intrinsic barriers to dispersal in checkerspot butterfly, Science, 134, 108—109.
- Ehrlich P. R., Harriman R. L., 1971. How to Be a Survivor, Ballantine Books, New York.
- Ehrlich P. R., Raven P. H., 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution, Evolution, 18, 586—608.
- Ehrlich P. R., White R. R., Singer M. C., McKechnie S. W., Gilbert L. E., 1975. Checkerspot butterflies: a historical perspective, Science, 188, 221—228.
- Ehrman L., 1965. Direct observation of sexual isolation between allopatric and between sympatric strains of the different *Drosophila paulistorum* races. Evolution, 19, 459—464.
- Ehrman L., Kernaghan R. P., 1971. Microorganismal basis of infectious hybrid male sterility in *Drosophila paulistorum*, J. Hered., 62, 66—71.
- Ehrman L., Spiess E. B., 1969. Rare-type mating advantage in *Drosophila*, Amer. Nat., 103, 675—680.
- Ehrman L., Williamson D. L., 1965. Transmission by injection of hybrid sterility to nonhybrid males in *Drosophila paulistorum*: preliminary report, Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 54, 481—483.
- Eiseley L., 1958. Darwin's Century, Doubleday and Co., Garden City, N. Y.
- Eisenberg J. F., Muckenhirn N. A., Rudran R., 1972. The relation between ecology and social structure in primates, Science, 176, 863—874.
- Eklund M. W., Poysky F. T., Meyers J. A., Pelroy G. A., 1974. Interspecies conversion of *Clostridium botulinum* type C to *Clostridium novyi* type A by bacteriophage, Science, 186, 456—458.
- Eldredge N., Gould S. J., 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Models in Paleobiology, ed. by T. J. M. Schopf, Freeman, Cooper and Co., San Francisco.
- Emlen J. M., 1973. Ecology: An Evolutionary Approach, Addison-Wesley, Reading, Mass.
- Epling C., Lewis H., Ball F. M., 1960. The breeding group and seed storage: a study in population dynamics, Evolution, 14, 238—255.
- Epling C., Mitchell D. F., Mattoni R. H. T., 1953. On the role of inversions in wild populations of *Drosophila pseudoobscura*, Evolution, 7, 342—365.
- Evans G. M., Durrant A., Rees H., 1966. Associated nuclear changes in the induction of flax genotrophs, Nature, 212, 697—699.
- Ewens W. J., 1965. Further notes on the evolution of dominance, Heredity, 20, 443—450.
- Faegri K., van der Pijl L., 1971. The Principles of Pollination Ecology. Ed. 2, Pergamon Press, Oxford.
- Falconer D. S., 1960. Introduction to Quantitative Genetics, Ronald Press, New York.

- Farb P.*, 1968. Man's Rise to Civilization as Shown by the Indians of North America from Primeval Times to the Coming of the Industrial State, E. P. Dutton and Co., New York.
- Felsenstein J., Yokoyama S.*, 1976. The evolutionary advantage of recombination. II. Individual selection for recombination, *Genetics*, 83, 845—859.
- Fisher R. A.*, 1930, 1958. The Genetical Theory of Natural Selection. Eds. 1 and 2. Ed. 1, Clarendon Press, Oxford, Ed. 2, Dover Publications, New York.
- Fisher R. A., Ford E. B.*, 1947. The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L, *Heredity*, 1, 143—174.
- Flake R. H., Grant V.*, 1974. An analysis of the cost-of-selection concept, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71, 3716—3720.
- Ford E. B.*, 1955. Moths, Collins, London.
- Ford E. B.*, 1964, 1971. Ecological Genetics. Eds. 1 and 2. Ed. 1, Methuen, London, Ed. 2, Chapman and Hall, London.
- Ford E. B.*, 1965. Genetic Polymorphism, Faber and Faber London.
- Fothergill P. G.*, 1952. Historical Aspects of Organic Evolution, Hollis and Carter, London.
- Fox A. S., Duggleby W. F., Gelbart W. M., Yoon S. B.*, 1970. DNA-induced transformation in *Drosophila*: evidence for transmission without integration, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 67, 1834—1838.
- Fox A. S., Yoon S. B.*, 1966. Specific genetic effects of DNA in *Drosophila melanogaster*, *Genetics*, 53, 897—911.
- Fox A. S., Yoon S. B.*, 1970. DNA-induced transformation in *Drosophila*: locus-specificity and the establishment of transformed stocks, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 67, 1608—1615.
- Fox A. S., Yoon S. B., Gelbart W. M.*, 1971. DNA-induced transformation in *Drosophila*: genetic analysis of transformed stocks, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 68, 342—346.
- Galinat W. C.*, 1970. The cupule and its role in the origin and evolution of maize. Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts, Amherst, Bull. 585.
- Galinat W. C.*, 1971a. The origin of maize, *Ann. Rev. Genet.*, 5, 447—478.
- Galinat W. C.*, 1971b. The evolution of sweet corn. Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts, Amherst, Bull. 591.
- Garn S. W.*, 1961. Human Races, Charles C. Thomas, Springfield, Ill.
- Gayze F. Φ.*, 1934. The Struggle for Existence, Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gayze F. Φ.*, 1935. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillations in the numbers of animals, *J. Exp. Biol.*, 12, 44—48.
- Geist V.*, 1971. Mountain Sheep: A Study in Behavior and Evolution, University of Chicago Press, Chicago.
- Gill E. D.*, 1975. Evolution of Australia's unique flora and fauna in relation to the plate tectonics theory, *Proc. Roy. Soc. Victoria*, 87, 215—234.
- Glass B., Sacks M. S., Jahn E. F., Hess C.*, 1952. Genetic drift in a religious isolate: an analysis of the causes of variation in blood groups and other gene frequencies in a small population, *Amer. Nat.*, 86, 145—159.
- Glick T. F. (ed.)*, 1974. The Comparative Reception of Darwinism, University of Texas Press, Austin.
- Goldschmidt R. B.*, 1940. The Material Basis of Evolution, Yale University Press, New Haven, Conn.
- Goldschmidt R. B.*, 1952. Homoeotic mutants and evolution, *Acta Biotheor.*, 10, 87—104.
- Goldschmidt R. B.*, 1953. Experiments with a homoeotic mutant, bearing on evolution, *J. Exp. Zool.*, 123, 79—114.
- Goldschmidt R. B.*, 1955. Theoretical Genetics, University of California Press, Berkeley.
- Gottlieb L. D.*, 1971. Gel electrophoresis: new approach to the study of evolution, *Bioscience*, 21, 939—943.

- Gottlieb L. D.*, 1974. Genetic confirmation of the origin of *Clarkia lingulata*, *Evolution*, 28, 244—250.
- Gould S. J.*, 1973. The misnamed, mistreated and misunderstood Irish elk, *Nat. Hist.*, 82 (3), 10—19.
- Gould S. J.*, 1974. The origin and function of «bizarre» structures: antler size and skull size in the «Irish elk», *Megaloceros giganteus*, *Evolution*, 28, 191—220.
- Grant A., Grant V.*, 1956. Genetic and taxonomic studies in *Gilia*. VIII. The Cobwebby gilies, *Aliso*, 3, 203—287.
- Grant K. A., Grant V.*, 1964. Mechanical isolation of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera* (Labiatae), *Evolution*, 18, 196—212.
- Grant K. A., Grant V.*, 1968. Hummingbirds and Their Flowers, Columbia University Press, New York.
- Grant V.*, 1954. Genetic and taxonomic studies in *Gilia*. IV. *Gilia achilleaefolia*, *Aliso*, 3, 1—18.
- Grant V.*, 1958. The regulation of recombination in plants, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 23, 337—363.
- Grant V.*, 1959. Natural History of the Phlox Family, Systematic Botany, M. Hijhoff, The Hague.
- Grant V.*, 1960. Genetic and taxonomic studies in *Gilia*. XI. Fertility relationships of the diploid Cobwebby gilies, *Aliso*, 4, 435—481.
- Grant V.*, 1963. The Origin of Adaptations, Columbia University Press, New York.
- Grant V.*, 1966a. Selection for vigor and fertility in the progeny of a highly sterile species hybrid in *Gilia*, *Genetics*, 53, 757—775.
- Grant V.*, 1966b. The selective origin of incompatibility barriers in the plant genus *Gilia*, *Amer. Nat.*, 100, 99—118.
- Grant V.*, 1971. Plant Speciation, Columbia University Press, New York.
- Grant V.*, 1975. Genetics of Flowering Plants, Columbia University Press, New York.
- Grant V., Flake R. H.*, 1974a. Population structure in relation to cost of selection, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71, 1670—1671.
- Grant V., Flake R. H.*, 1974b. Solutions to the cost-of-selection dilemma, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71, 3863—3865.
- Grant V., Grant K. A.*, 1965. Flower Pollination in the Phlox Family, Columbia University Press, New York.
- Gray A. P.*, 1954. Mammalian Hybrids, Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England.
- Gray A. P.*, 1958. Bird Hybrids, Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England.
- Greenwood J. J. D.*, 1974. Effective population numbers in the snail *Cepaea nemoralis*, *Evolution*, 28, 513—526.
- Greenwood J. J. D.*, 1976. Effective population number in *Cepaea*: a modification, *Evolution*, 30, 186.
- Gustafsson A.*, 1951. Mutations, environment and evolution, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 16, 263—281.
- Haldane J. B. S.*, 1932. The Causes of Evolution, Longmans, Green and Co., London.
- Haldane J. B. S.*, 1957. The cost of natural selection, *J. Genet.*, 55, 511—524.
- Haldane J. B. S.*, 1960. More precise expressions for the cost of natural selection, *J. Genet.*, 57, 351—360.
- Hallam A. (ed.)*, 1973. Atlas of Paleobiogeography, American Elsevier, New York.
- Hamilton W. D.*, 1964. The genetical evolution of social behavior. I and II, *J. Theor. Biol.*, 7, 1—52.
- Hardin G.*, 1960. The competitive exclusion principle, *Science*, 131, 1292—1297.
- Hardin G.*, 1972. Exploring New Ethics for Survival, Vilking Press, New York.
- Harding J., Allard R. W., Smeltzer D. G.*, 1966. Population studies in predominant-

- ly self-pollinated species. IX. Frequency-dependent selection in *Phaseolus lunatus*, Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 56, 99—104.
- Hardy A. C., 1954. Escape from specialization. In: Evolution as a Process, ed. by J. Huxley, A. C. Hardy and E. B. Ford, George Allen and Unwin, London.
- Hayes W., 1968. The Genetics of Bacteria and Their Viruses. Ed. 2, John Wiley and Sons, New York. [Имеется перевод 1-го изд.: Хэйс У. Генетика бактерий и бактериофагов. — М.: «Мир», 1965.]
- Heiser C. B., 1973a. Seed to Civilization, W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Heiser C. B., 1973b. Introgression re-examined, Bot. Rev., 39, 347—366.
- Hill J., 1967. The environmental induction of heritable changes in *Nicotiana rustica* parental and selection lines, Genetics, 55, 735—754.
- Hinton T., Ives P. T., Evans A. T., 1952. Changing the gene order and number in natural populations, Evolution, 6, 19—28.
- Hiraizumi Y., Sandler L., Crow J. F., 1960. Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster*. III. Populational implications of the segregationdistorter locus, Evolution, 14, 433—444.
- Hovanitz W., 1953. Polymorphism and evolution, Symp. Soc. Exp. Biol., 7, 240—253.
- Hubby J. L., Lewontin R. C., 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*, Genetics, 54, 577—594.
- Hubby J. L., Throckmorton L. H., 1965. Protein differences in *Drosophila*. II. Comparative species genetics and evolutionary problems, Genetics, 52, 203—215.
- Huettel M. D., Bush G. L., 1972. The genetics of host selection and its bearing on sympatric speciation in *Procecidochares* (Diptera: Tephritidae), Entomol. Exp. Appl., 15, 465—480.
- Hutchinson G. E., 1965. The Ecological Theater and the Evolutionary Play, Yale University Press, New Haven, Conn.
- Huxley J. S., 1932. Problems of Relative Growth, Methuen, London.
- Huxley J. S., 1942. Evolution: The Modern Synthesis, George Allen and Unwin, London.
- Huxley J. S., 1954. The evolutionary process. In: Evolution as a Process, ed. by J. Huxley, A. C. Hardy and E. B. Ford, George Allen and Unwin, London.
- Huxley J. S., 1958. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades. In: Systematics of Today, ed. by O. Hedberg, Uppsala Universitets Årsskrift, Uppsala.
- Ingram V. M., 1963. The Hemoglobins in Genetics and Evolution, Columbia University Press, New York.
- Ives P. T., 1950. The importance of mutation rate genes in evolution, Evolution, 4, 236—252.
- Jain S. K., Bradshaw A. D., 1966. Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis, Heredity, 21, 407—441.
- Jepson W. L., 1909. A Flora of California. Vol. 1, Part 1, Associated Students Store, University of California, Berkeley.
- Johannsen W., 1911. The genotype conception of heredity, Amer. Nat., 45, 129—159.
- Johnston J. S., Heed W. B., 1976. Dispersal of desert-adapted *Drosophila*: the saguaro-breeding *D. nigrospiracula*, Amer. Nat., 110, 629—651.
- Jones H. A., Walker J. C., Little T. M., Larson R. M., 1946. Relation of color-inhibiting factor to smudge resistance in onion, J. Agric. Res., 72, 259—264.
- Jones J. S., 1973. Ecological genetics and natural selection in molluscs, Science, 182, 546—552.
- Jukes T. H., 1972. Comparison of polypeptide sequences. In: Darwinian, Neo-Darwinian and Non-Darwinian Evolution, ed. by L. M. LeCam, J. Neyman and

- E. L. Scott, Berkeley Symposia on Mathematical Statistics and Probability, Proceedings of the Sixth Symposium, Vol. 5, University of California Press, Berkeley.
- Keast A., Erk F. C., Glass B. (eds.), 1972. Evolution, Mammals and Southern Continents, State University of New York Press, Albany.
- Keith A., 1948. A New Theory of Human Evolution, Watts, London.
- Kerner A., 1894—1895. The Natural History of Plants. Translation, 2 vols., Blackie and Son, London.
- Kerr W. E., Wright S., 1954. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. I. Forked, Evolution, 8, 172—177.
- Kerster H. W., 1964. Neighborhood size in the Rusty lizard, *Sceloporus olivaceus*, Evolution, 18, 445—457.
- Kerster H. W., Levin D. A., 1968. Neighborhood size in *Lithospermum carolinense*, Genetics, 60, 577—587.
- Kettlewell H. B. D., 1956. Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera, Heredity, 10, 287—301.
- Kettlewell H. B. D., 1973. The Evolution of Melanism, Oxford University Press, New York.
- Kimura M., 1968. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles, Genet. Res., 11, 247—269.
- Kimura M., Ohta T., 1971. Theoretical Aspects of Population Genetics, Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Kimura M., Ohta T., 1972. Population genetics, molecular biometry and evolution. In: Darwinian, Neo-Darwinian and Non-Darwinian Evolution, ed. by L. M. LeCam, J. Neyman and E. L. Scott, Berkeley Symposia on Mathematical Statistics and Probability. Proceedings of the Sixth Symposium, Vol. 5, University of California Press, Berkeley.
- King J. L., Jukes T. H., 1969. Non-Darwinian evolution, Science, 164, 788—798.
- King M. C., Wilson A. C., 1975. Evolution at two levels in humans and chimpanzees, Science, 188, 107—116.
- Kircher H. W., Heed W. B., 1970. Phytochemistry and host plant specificity in *Drosophila*, Recent Adv. Phytochem., 3, 191—209.
- Koestler A., Smythies J. R. (eds.), 1969. Beyond Reductionism: New Perspectives in the Life Sciences, Alpbach Symposium, 1968, Macmillan, New York.
- Kojima K., Yarbrough K. N., 1967. Frequency dependent selection at the esterase-6 locus in *Drosophila melanogaster*, Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 57, 645—649.
- Kolata G. B., 1974. Kung hunter-gatherers: feminism, diet and birth control, Science, 185, 932—934.
- Koopman K. F., 1950. Natural selection for reproductive isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*, Evolution, 4, 135—148.
- Kraus G., 1973. Homo sapiens in Decline, New Diffusionist Press, Bedfordshire, England.
- Krebs C. J., 1973. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance, Harper and Row, New York.
- Krebs C. J., Gaines M. S., Keller B. L., Meyers J. H., Tamarin R. H., 1973. Population cycles in small rodents, Science, 179, 35—41.
- Kulp J. L., 1961. Geologic time scale, Science, 133, 1105—1114.
- Lack D., 1944. Ecological aspects of species formation in passerine birds, Ibis, 86, 260—286.
- Lack D., 1947. Darwin's Finches, Cambridge University Press, Cambridge. [Имеется перевод: Лэ́к Д. Дарвиновы вьюрки. — М.: ИЛ, 1949.]
- Laird C. D., McCarthy B. J., 1968. Magnitude of interspecific nucleotide sequence variability in *Drosophila*, Genetics, 60, 303—322.

- Lamarck J. B. P. de., 1809. Philosophie Zoologie, Paris. [Имеется перевод: Ламарк Ж.-Б. Философия зоологии, т. I—II, изд-во АН СССР. — М. — Л., 1935.]
- Lamarck J. B. P. de., 1815—1822. Histoire Naturelle des Animaux sans Vertebres, Paris.
- Lamotte M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.), Bull. biol. France Belg. (suppl.), 35, 1—238.
- Lamotte M., 1959. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 24, 65—86.
- Laughlin W. S., 1950. Blood groups, morphology and population size of the Eskimos, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 15, 165—173.
- Laycock G., 1974. Dilemma in the desert: bighorns or burros? Audubon Magazine, September 1974.
- LeCam L. M., Neyman J., Scott E. L. (eds.), 1972. Darwinian, Neo-Darwinian, and Non-Darwinian Evolution, Berkeley Symposia on Mathematical Statistics and Probability. Proceedings of the Sixth Symposium, Vol. 5, University of California Press, Berkeley.
- LeGros Clark W. E., 1960. The Antecedents of Man, Quadrangle Books, Chicago.
- Leng E. R., 1960. Long-term selection of corn for oil and protein content. Mimeographed annual report, Illinois Agricultural Experiment Station, Urbana.
- Lerner I. M., 1954. Genetic Homeostasis, Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- Lerner I. M., 1958. The Genetic Basis of Selection, John Wiley and Sons, New York.
- Lerner I. M., Ho F. K., 1961. Genotype and competitive ability of *Tribolium* species, Amer. Nat., 95, 329—343.
- Levene H., 1953. Genetic equilibrium where more than one ecological niche is available, Amer. Nat., 87, 331—333.
- Levin D. A., 1970. Reinforcement of reproductive isolation: plants versus animals, Amer. Nat., 104, 571—581.
- Levin D. A., 1971. Plant phenolics: an ecological perspective, Amer. Nat., 105, 157—181.
- Levin D. A., 1972. Low frequency disadvantage in the exploitation of pollinators by corolla variants in *Phlox*, Amer. Nat., 106, 453—460.
- Levin D. A., Crepet W. L., 1973. Genetic variation in *Lycopodium lucidulum*: a phylogenetic relic, Evolution, 27, 622—632.
- Levin D. A., Kerster H. W., 1967. Natural selection for reproductive isolation in *Phlox*, Evolution, 21, 679—687.
- Levin D. A., Kerster H. W., 1968. Local gene dispersal in *Phlox*, Evolution, 22, 130—139.
- Levin D. A., Kerster H. W., 1969. Density-dependent gene dispersal in *Liatris*, Amer. Nat., 103, 61—74.
- Levin D. A., Kerster H. W., 1971. Neighborhood structure in plants under diverse reproductive methods, Amer. Nat., 105, 345—354.
- Levin D. A., Kerster H. W., 1974. Gene flow in seed plants, Evol. Biol., 7, 139—220.
- Levin D. A., Schaal B. A., 1970. Corolla color as an inhibitor of interspecific hybridization in *Phlox*, Amer. Nat., 104, 273—283.
- Levins R., 1968. Evolution in Changing Environments, Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Lewin R. A. (ed.), 1962. Physiology and Biochemistry of Algae, Academic Press, New York.
- Lewis H., 1962. Catastrophic selection as a factor in speciation, Evolution, 16, 257—271.
- Lewis H., Epling C., 1959. *Delphinium gypsophilum*, a diploid species of hybrid origin, Evolution, 13, 511—525.
- Lewis H., Lewis M. E., 1955. The genus *Clarkia*, Univ. Calif. Publ. Bot., 20, 241—392.
- Lewis H., Raven P. H., 1958. Rapid evolution in *Clarkia*, Evolution, 12, 319—336.
- Lewis H., Roberts M. R., 1956. The origin of *Clarkia lingulata*, Evolution, 10, 126—138.
- Lewontin R. C., 1955. The effects of population density and composition on viability in *Drosophila melanogaster*, Evolution, 9, 27—41.
- Lewontin R. C., 1970. The units of selection, Ann. Rev. Ecol. Syst., 1, 1—18.
- Lewontin R. C., 1973. Population genetics, Ann. Rev. Genet., 7, 1—17.
- Lewontin R. C., 1974. The Genetics Basis of Evolutionary Change, Columbia University Press, New York. [Имеется перевод: Левонтин Р. Генетические основы эволюции. — М.: Мир, 1978.]
- Lewontin R. C., Hubby J. L., 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*, Genetics, 54, 595—609.
- Lillegraven J. A., 1974. Biogeographic considerations of the marsupial-placental dichotomy, Ann. Rev. Ecol. Syst., 5, 263—283.
- Lindsley D. L., Grell E. H., 1968. Genetic Variations of *Drosophila melanogaster*, Carnegie Institution of Washington, Washington, D. C., Publ., 627.
- Lindsay D. W., Vickery R. K., 1967. Comparative evolution in *Mimulus guttatus* of the Bonneville basin, Evolution, 21, 439—456.
- Littlejohn M. J., 1965. Premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae), Evolution, 19, 234—243.
- Loomis W. E., 1967. Skin-pigment regulation of vitamin-D biosynthesis in man, Science, 157, 501—506.
- MacArthur R. H., 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests, Ecology, 39, 599—619.
- McVeigh I., Hobdy C. J., 1952. Development of resistance by *Micrococcus pyogenes* var. *aureus* to antibiotics: morphological and physiological changes, Amer. J. Bot., 39, 352—359.
- Mangelsdorf P. C., 1958. Reconstructing the ancestor of corn, Proc. Amer. Phil. Soc., 102, 454—463.
- Mangelsdorf P. C. (ed.), 1959. The origin of corn, Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ., 18, 329—440.
- Mangelsdorf P. C., 1974. Corn: Its Origin, Evolution and Improvement, Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mangelsdorf P. C., Dick H. W., Camara-Hernandez J., 1967. Bat Cave revisited, Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ., 22, 1—31.
- Mangelsdorf P. C., Jones D. F., 1926. The expression of Mendelian factors in the gametophyte of maize, Genetics, 11, 423—455.
- Mangelsdorf P. C., MacNeish R. S., Galinat W. C., 1964. Domestication of corn, Science, 143, 538—545.
- Margulis L., 1970. Origin of Eukaryotic Cells, Yale University Press, New Haven, Conn.
- Martin P. S., 1973. The discovery of America, Science, 179, 969—974.
- Martin P. S., Wright H. E., Jr. (eds.), 1967. Pleistocene Extinctions: The Search for a Cause, Yale University Press, New Haven, Conn.
- Maynard Smith J., 1958. Sexual selection. In: A Century of Darwin, ed. by S. A. Barnett, Heinemann, London.
- Mayo O., 1966. On the evolution of dominance, Heredity, 21, 499—511.
- Mayr E., 1942. Systematics and the Origin of Species, Columbia University Press, New York. [Имеется перевод: Майр Э. Систематика и происхождение видов. — М.: ИЛ, 1947.]

- Mayr E., 1954. Change of genetic environment and evolution. In: Evolution as a Process, ed. by J. Huxley, A. C. Hardy and E. B. Ford, George Allen and Unwin, London.
- Mayr E., 1957a. Species concepts and definitions. In: The Species Problem, ed. by E. Mayr, American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C.
- Mayr E., 1957b. Difficulties and importance of the biological species concept. In: The Species Problem, ed. by E. Mayr, American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C.
- Mayr E., 1963. Animal Species and Evolution, Harvard University Press, Cambridge, Mass. [Имеется перевод: Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968.]
- Mayr E., 1969. Principles of Systematic Zoology, McGraw-Hill, New York. [Имеется перевод: Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М.: Мир, 1971.]
- Mayr E., 1970. Populations, Species and Evolution, Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr E., 1972a. The nature of the Darwinian revolution, Science, 176, 981—989.
- Mayr E., 1972b. Sexual selection and natural selection. In: Sexual Selection and the Descent of Man 1871—1971, ed. by B. Campbell, Aldine-Atherton, Chicago.
- Mettler L. E., Gregg T. G., 1969. Population Genetics and Evolution, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J. [Имеется перевод: Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. — М.: Мир, 1972.]
- Michener C. D., 1947. A revision of the American species of *Hoplitis* (Hymenoptera, Megachilidae), Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 89, 257—318.
- Michener C. D., 1975. The Brazilian bee problem, Ann. Rev. Entomol., 20, 399—416.
- Miller A. H., 1955. A hybrid woodpecker and its significance in speciation in the genus *Dendrocopos*, Evolution, 9, 317—321.
- Millicent E., Thoday J. M., 1961. Effects of disruptive selection. IV. Gene flow and divergence, Heredity, 16, 199—217.
- Moos J. R., 1955. Comparative physiology of some chromosomal types in *Drosophila pseudoobscura*, Evolution, 9, 141—151.
- Mourant A. E., 1954. The Distribution of the Human Blood Groups, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Muller C. H., 1966. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition, Bull. Terrey Bot. Club, 93, 332—351.
- Muller C. H., 1970. The role of allelopathy in the evolution of vegetation. In: Biochemical Coevolution, Oregon State University Press, Corvallis.
- Nassar R., Muns H. J., Cook R. D., 1973. Frequency-dependent selection at the Payne inversion in *Drosophila melanogaster*, Evolution, 27, 558—564.
- Nei M., Imaizumi Y., 1966. Genetic structure of human populations. I and II, Heredity, 21, 9—35, 183—190.
- Neuffer M. G., Jones L., Zuber M. S., 1968. The Mutants of Maize, Crop Science Society of America, Madison, Wis.
- Newell N. D., 1949. Phyletic size increase — an important trend illustrated by fossil invertebrates, Evolution, 3, 103—124.
- Newell N. D., 1967. Revolutions in the history of life, Geol. Soc. Amer., Spec. Pap., 89, 63—91.
- Oakley K. P., 1949. Man the Tool-Maker, British Museum (Natural History), London.
- Ohta T., Kimura M., 1971. On the constancy of the evolutionary rate of cistrons. J. Molec. Evol., 1, 18—25.
- Опарин А. И., 1962, 1964. Life: Its Nature, Origin and Development, Oliver and Boyd, Edinburgh (1962), Academic Press, New York (1964).

- Osborn H. F., 1910. The Age of Mammals in Europe, Asia and North America, Macmillan, New York.
- Osborn H. F., 1929. The titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. U. S. Geological Survey, Washington, D. C., Monograph 55.
- Osborn A. F., 1934. Aristogenesis, the creative principle in the origin of species, Amer. Nat., 68, 193—235.
- Owen D. F., 1961. Industrial melanism in North American moths, Amer. Nat., 95, 227—233.
- Paterniani E., 1969. Selection for reproductive isolation between two populations of maize, *Zea mays* L., Evolution, 23, 534—547.
- Patterson B., 1949. Rates of evolution in taeniodonts. In: Genetics, Paleontology and Evolution, ed. by G. L. Jepsen, E. Mayr and G. G. Simpson, Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Pianka E. R., 1974. Evolutionary Ecology, Harper and Row, New York.
- Pilbeam D., 1972. The Ascent of Man, Macmillan, New York.
- Pilbeam D., Gould S. J., 1974. Size and scaling in human evolution, Science, 186, 892—901.
- Pimentel D., Smith G. J. C., Soans J., 1967. A population model of sympatric speciation, Amer. Nat., 101, 493—504.
- Proctor M., Yeo P., 1973. The Pollination of Flowers, Collins, London.
- Prout T., 1962. The effects of stabilizing selection on the time of development in *Drosophila melanogaster*, Genet. Res., 3, 364—382.
- Race R., Sanger R., 1962. Blood Groups in Man. Ed. 3, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Radinsky L., 1976. Oldest horse brains: more advanced than previously realized, Science, 194, 626—627.
- Raven P. H., 1970. A multiple origin for plastids and mitochondria, Science, 169, 641—646.
- Raven P. H., Axelrod D. I., 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements, Ann. Missouri Bot. Gard., 61, 539—673.
- Rejmanek M., Jenik J., 1975. Niche, habitat and related ecological concepts, Acta Biotheor., 24, 100—107.
- Remington C. L., 1954. The genetics of *Colias* (Lepidoptera), Adv. Genet., 6, 403—450.
- Rensch B., 1960a. The laws of evolution. In: Evolution After Darwin, Vol. 1, ed. by S. Tax, University of Chicago Press, Chicago.
- Rensch B., 1960b. Evolution Above the Species Level, Translation, Columbia University Press, New York.
- Rieger R., Michaelis A., Green M. M., 1976. A Glossary of Genetics and Cytogenetics: Classical and Molecular. Ed. 4, Springer Verlag, New York.
- Ris H., Plaut W., 1962. Ultrastructure of DNA-containing areas in the chloroplast of *Chlamydomonas*, J. Cell Biol., 13, 383—391.
- Romer A. S., 1966. Vertebrate Paleontology. Ed. 3, University of Chicago Press, Chicago. [Имеется перевод 1-го изд.: Ромер А. Палеонтология позвоночных, Гос. научно-техн. изд-во нефтяной и горно-топливной промышленности. — М.—Л.: 1939.]
- Rosin S., Moor-Jankowski J. K., Schneeberger M., 1958. Die Fertilität im Bluterstamm von Tenna (Hämophilie B), Acta Genet., 8, 1—24.
- Ross H. H., 1957. Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations, Evolution, 11, 113—129.
- Ross H. H., 1958. Evidence suggesting a hybrid origin for certain leafhopper species, Evolution, 12, 337—346.
- Rothschild M., 1970. Toxic Lepidoptera, Toxicon, 8, 293—299.
- Rothschild M., 1975. Remarks on carotenoids in the evolution of signals. In: Coevolution of Animals and Plants, ed. by L. E. Gilbert and P. H. Raven, University of Texas Press, Austin.
- Sakai K., Gotoh K., 1955. Studies on competition in plants. IV. Competitive ability of F₁ hybrids in barley, J. Hered., 46, 139—143.

- Sandler L., Novitski E., 1957. Meiotic drive as an evolutionary force, *Amer. Nat.*, **91**, 105—110.
- Schaeffer B., 1948. The origin of a mammalian ordinal character, *Evolution*, **2**, 164—175.
- Шмальгаузен И. И., 1946. Факторы эволюции, изд-во АН СССР.
- Schoff J. W., 1974. Paleobiology of the Precambrian: the age of blue-green algae, *Evol. Biol.*, **7**, 1—43.
- Selander R. K., 1970. Behavior and genetic variation in natural populations. *Amer. Zool.*, **10**, 53—66.
- Selander R. K., Yang S. Y., Lewontin R. C., Johnson W. E., 1970. Genetic variation in the horseshoe crab (*Limulus polyphemus*), a phylogenetic «relic», *Evolution*, **24**, 402—414.
- Sheppard P. M., 1959. Natural Selection and Heredity, Philosophical Library, New York.
- Sheppard P. M., Ford E. B., 1966. Natural selection and the evolution of dominance, *Heredity*, **21**, 139—147.
- Simpson G. G., 1944. Tempo and Mode in Evolution, Columbia University Press, New York. [Имеется перевод: Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. — М.: ИЛ, 1948.]
- Simpson G. G., 1949, 1967. The Meaning of Evolution. Eds. 1 and 2, Yale University Press, New Haven, Conn.
- Simpson G. G., 1951. Horses: The Story of the Horse Family in the Modern World and through Sixty Million Years of Evolution, Oxford University Press, New York, Paperback edition, American Museum of Natural History, New York.
- Simpson G. G., 1952. How many species? *Evolution*, **6**, 342.
- Simpson G. G., 1953. The Major Features of Evolution, Columbia University Press, New York.
- Simpson G. G., 1961. Principles of Animal Taxonomy, Columbia University Press, New York.
- Simpson G. G., 1967. (See Simpson, 1949, 1967, above).
- Simpson G. G., 1968. Evolutionary effects of cosmic radiation, *Science*, **162**, 140—141.
- Simpson G. G., 1969. The first three billion years of community ecology, *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 162—177.
- Simpson G. G., 1974a. The concept of progress in organic evolution, *Social Res.*, **41**, 28—51.
- Simpson G. G., 1974b. Recent advances in methods of phylogenetic inference, *Wenner-Gren Cent. Int. Symp. Ser.*, **61**, 1—35.
- Simpson G. G., Beck W. S., 1965. Life: An Introduction to Biology. Ed. 2, Harcourt, Brace and World, New York.
- Snogerup S., 1967. Studies in the Aegean flora. IX. *Erysimum sect. Cheiranthus*. B. Variation and evolution in the small-population system, *Opera Bot.*, No. 14, 1—86.
- Soans A. B., Pimentel D., Soans J. S., 1974. Evolution of reproductive isolation in allopatric and sympatric populations, *Amer. Nat.*, **108**, 117—124.
- Sokal R. R., Karten I., 1964. Competition among genotypes in *Tribolium castaneum* at varying densities and gene frequencies (the black locus), *Genetics*, **49**, 195—211.
- Spotila J. R., Lommen P. W., Bakken G. S., Gates D. M., 1973. A mathematical model for body temperatures of larger reptiles: implications for dinosaur ecology, *Amer. Nat.*, **107**, 391—404.
- Stanley S. M., 1973. An explanation for Cope's rule, *Evolution*, **27**, 1—26.
- Stanley S. M., 1974. Relative growth of the titanothere horn: a new approach to an old problem, *Evolution*, **28**, 447—457.
- Stanley S. M., 1975. A theory of evolution above the species level, *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, **72**, 646—650.

- Stebbins G. L., 1949. Rates of evolution in plants. In: Genetics, Paleontology and Evolution, ed. by G. L. Jepsen, E. Mayr and G. G. Simpson, Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Stebbins G. L., 1950. Variation and Evolution in Plants, Columbia University Press, New York.
- Stebbins G. L., 1969. The Basis of Progressive Evolution, University of North Carolina Press, Chapel Hill.
- Stebbins G. L., 1974. Flowering Plants: Evolution Above the Species Level, Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Stebbins G. L., Lewontin R. C., 1972. Comparative evolution at the levels of molecules, organisms and populations. In: Darwinian, Neo-Darwinian and Non-Darwinian Evolution, ed. by L. M. LeCam, J. Neyman and E. L. Scott, Berkeley Symposia on Mathematical Statistics and Probability, Proceedings of the Sixth Symposium, Vol. 5, University of California Press, Berkeley.
- Stern C., 1958. Selection for subthreshold differences and the origin of pseudo-exogenous adaptations, *Amer. Nat.*, **92**, 313—316.
- Stern C., 1959. Variation and hereditary transmission, *Proc. Amer. Phil. Soc.*, **103**, 183—189.
- Stern C., 1960, 1973. Principles of Human Genetics. Eds. 2 and 3, W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Stirton R. A., 1947. Observations on evolutionary rates in hyposodonty, *Evolution*, **1**, 32—41.
- Streams F. A., Pimentel D., 1961. Effects of immigration of the evolution of populations, *Amer. Nat.*, **95**, 201—210.
- Strid A., 1970. Studies in the Aegean flora. XVI. Biosystematics of the *Nigella arvensis* complex with special reference to the problem of non-adaptive radiation, *Opera Bot.*, No. 28, pp. 1—169.
- Stubbe H., 1960. Mutanten der Wildtomate *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill., *Kulturpflanze*, **8**, 110—137.
- Sudworth G. B., 1908. Forest of the Pacific Slope, U. S. Department of Agriculture, Washington, D. C.
- Сукачев В. Н., 1928. Einige experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Dasein zwischen Biotypen derselben Art., *Z. induct. Abstammungs-Vererbungsl.*, **47**, 54—74.
- Тахтаджян А. Л., 1954. Вопросы эволюционной морфологии высших растений. — Л.
- Teilhard de Chardin P., 1959. The Phenomenon of Man, Translation, Harper and Row, New York.
- Thoday J. M., 1958. Natural selection and biological progress. In: A Century of Darwin, ed. by S. A. Barnett, George Allen and Unwin, London.
- Thoday J. M., 1972. Disruptive selection, *Proc. Roy. Soc. London, B* **182**, 109—143.
- Thoday J. M., Boam T. B., 1959. Effects of disruptive selection. II. Polymorphism and divergence without isolation, *Heredity*, **13**, 205—218.
- Thoday J. M., Gibson J. B., 1962. Isolation by disruptive selection, *Nature*, **193**, 1164—1166.
- Thoday J. M., Gibson J. B., 1970. The probability of isolation by disruptive selection, *Amer. Nat.*, **104**, 219—230.
- Timofeeff-Ressovsky N. W., 1940. Mutations and geographical variation. In: The New Systematics, ed. by J. Huxley, Clarendon Press, Oxford.
- Turesson G., 1922. The genotypical response of the plant species to its habitat, *Hereditas*, **3**, 211—350.
- Turesson G., 1925. The plant species in relation to habitat and climate: contributions to the knowledge of genecological units, *Hereditas*, **6**, 147—236.
- Uzzell T., Spolsky C., 1974. Mitochondria and plastids as endosymbionts: a revival of special creation? *Amer. Sci.*, **62**, 334—343.

- Waddington C. H., 1953. Genetic assimilation of an acquired character, *Evolution*, 7, 118—126.
- Waddington C. H., 1956. Genetic assimilation of the bithorax phenotype, *Evolution*, 10, 1—13.
- Waddington C. H., 1957. *The Strategy of the Genes*, George Allen and Unwin, London.
- Walker E. P., 1964. *Mammals of the World*. 2 vols. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Walker J. C., Stahmann M. A., 1955. Chemical nature of disease resistance in plants, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 6, 351—366.
- Wallace B., 1966. On the dispersal of *Drosophila*, *Amer. Nat.*, 100, 551—563.
- Wallace B., 1968. *Topics in Population Genetics*, W. W. Norton and Co., New York.
- Washburn S. L., 1960. Tools and human evolution, *Sci. Amer.*, 203 (3), 62—75.
- Washburn S. L., Moore R., 1974. *Ape Into Man*, Little, Brown and Co., Boston.
- Watt W. B., 1969. Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. II. Thermoregulation and photoperiodically controlled melanin variation in *Colias eurytheme*, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 63, 767—774.
- Weismann A., 1889—1892. *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*. Translation, 2 vols, Oxford University Press, Oxford.
- Weismann A., 1893. *The Germ-plasm: A Theory of Heredity*. Translation, Walter Scott, London.
- Wells P. V., 1969. The relation between mode of reproduction and extent of speciation in woody genera of the California chaparral, *Evolution*, 23, 264—267.
- Werth E., 1956. *Bau und Leben der Blumen: Die blütenbiologischen Bautypen in Entwicklung und Anpassung*, Enke Verlag, Stuttgart.
- White M. J. D., 1973. *Animal Cytology and Evolution*. Ed. 3, Cambridge University Press, Cambridge and London.
- Whittaker R. H., Levin S. A., Root R. B., 1973. Niche, habitat and ecotype, *Amer. Nat.*, 107, 321—338.
- Wiener A. S., Moor-Jankowski J., 1971. Blood groups of non-human primates and their relationship to the blood groups of man. In: *Comparative Genetics in Monkeys, Apes and Man*, ed. by A. B. Chiarelli, Academic Press, London and New York.
- Wilkes H. G., 1967. *Teosinte: The Closest Relative of Maize*, Bussey Institution, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Wilkes H. G., 1972. Maize and its wild relatives, *Science*, 177, 1071—1077.
- Williams G. C., 1966. *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Williams G. C. (ed.), 1971. *Group Selection*, Aldine-Atherton, Chicago.
- Williams G. C., 1975. *Sex and Evolution*, Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Williamson D. L., Ehrman L., 1967. Induction of hybrid sterility in nonhybrid males of *Drosophila paulistorum*, *Genetics*, 55, 131—140.
- Wills C., 1973. In defense of naive pan-selectionism, *Amer. Nat.*, 107, 23—34.
- Wilson E. O., 1971. Competitive and aggressive behavior. In: *Man and Beast: Comparative Social Behavior*, ed. by J. F. Eisenberg and W. S. Dillon, Smithsonian Institution, Washington, D. C.
- Wilson E. O., 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Winter F. L., 1929. The mean and variability as affected by continuous selection for composition in corn, *J. Agric. Res.*, 39, 451—476.
- Wolf C. B., 1948. Taxonomic and distribution studies of the New World cypresses, *Aliso*, 1, 1—250.
- Woodworth C. M., Leng E. R., Jugenheimer R. W., 1952. Fifty generations of selection for protein and oil in corn, *Agron. J.*, 44, 60—65.
- Wright S., 1931. Evolution in Mendelian populations, *Genetics*, 16, 97—159.

- Wright S., 1943a. Isolation by distance, *Genetics*, 28, 114—138.
- Wright S., 1943b. An analysis of local variability of flower color in *Linanthus parryae*, *Genetics*, 28, 139—156.
- Wright S., 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating, *Genetics*, 31, 39—59.
- Wright S., 1949. Adaptation and selection. In: *Genetics, Paleontology and Evolution*, ed. by G. L. Jepsen, E. Mayr and G. G. Simpson, Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Wright S., 1956. Modes of selection, *Amer. Nat.*, 90, 5—24.
- Wright S., 1960. Physiological genetics, ecology of populations and natural selection. In: *Evolution After Darwin*, vol. 1, ed. by S. Tax, University of Chicago Press, Chicago.
- Wright S., Kerr W. E., 1954. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*. II. Bar. *Evolution*, 8, 225—240.
- Wynne-Edwards V. C., 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*, Oliver and Boyd, Edinburgh and London.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Achillea borealis* 150, 151
 — *millefolium* 150
Aegyptopithecus 337
Agrostis tenuis 108, 221
Alouatta 336
Alphadon 270
 Amaranthaceae 220
Amaranthus 220
 Amentiferae 277
Anas acuta 21
Anchitherium 249, 250, 256, 303
Anopheles 201
 — *maculipennis* 175
 — *melanoon* 175
 — *messeae* 175
Anthophora 186
Antirrhinum majus 53
Aonidiella aurantii 93
Aotus trivirgatus 346
Apis mellifica 119
Arabidopsis 109
Archaeohippus 249, 250, 256
 Arctocyoniidae 311
Arctostaphylos 275
Aristolochia 201
 Artiodactyla 311—312
Asclepias 201
Astasia 159
 — *longa* 157
Australopithecus 337, 339, 340, 341, 360
 — *africanus* 337, 338, 339, 341, 347
 — *boisei* 337, 338
 — *robustus* 338
Avena sativa 122

Bacillus pyocyaneus 193
Battus philenor 201
Biston betularia 88, 89, 104
 Brontotheriidae 246
Brontotherium platyceras 247
Bubo virginianus 21
Butorides virescens 21

 Caenolestidae 273
Calippus 249, 250

 Callithricidae 336
Callithrix 336
 Campanulaceae 318
Canis familiaris dingo 193
 Caprifoliaceae 222
Carex 220
 Carnivora 312
 Catarrhini 336
Ceanothus 275
 Cebidae 336, 346
 Ceboidea 336
Cebus 336
Cepaea nemoralis 45, 62, 63, 77, 90, 99, 133, 134
 Cercopitheciidae 336
 Cercopithecoidea 336
 Cervidae 174
 Cetacea 312
 Chalicotheriidae 269
Ciriodops 315, 316, 318
 — *anna* 317
Clarkia 305
 — *amoena* 305
 — *biloba* 215, 305
 — *lingulata* 215, 305
 — *rubicunda* 305
Clostridium botulinum 154
 Coerebidae 316
Colaptes auratus 211
 — *caper collaris* 211
Colias eurytheme 107, 201
Colletotrichum cinctans 22
 Compositae 179
 Condylarthra 249, 251, 252, 311, 312
 Cornaceae 222
Crataegus 174, 221
 Creodonta 311
Crepis occidentalis 179, 180
Crocodylus 270
Cupressus 133
 Cyperaceae 220

Danaus plexippus 201
Daubentonia madagascariensis 336
 Daubentoniidae 336
 Daubentonioida 336

Delphinium gypsophilum 219
 — *hesperium* 220
 — *recurvatum* 220
Dendroica 199
 — *auduboni* 21, 211
 — *castanea* 199
 — *coronata* 199, 211
 — *fusca* 199
 — *tigrina* 199
 — *virens* 199
Didelphis 270
 Diptera 48
 Drepanididae 309, 315, 316
 Drepaniinae 315, 316, 318
Drepanis 315, 316, 318
 — *pacifica* 317
Drosophila 41, 93, 125, 196, 201, 230
 — *americana* 287
 — *funebis* 53, 286, 287
 — *heteroneura* 214, 215
 — *melanogaster* 33, 50, 51, 52, 67, 80, 104, 105, 106, 116, 123, 125, 131, 132, 154, 190, 223, 286, 287
 — *miranda* 230
 — *pachea* 93
 — *paulistorum* 125, 155, 160, 231
 — *persimilis* 33, 185, 189, 190, 191
 — *planitibia* 214
 — *prosaltans* 52
 — *pseudoobscura* 33, 40—42, 48, 59, 62, 78, 86, 109, 121, 122, 125, 132, 141, 168, 169, 170, 185, 189, 190, 191, 230
 — *silvestris* 214, 215
 — *simulans* 190, 286, 287
 — *texana* 287
 — *virilis* 287
 — *willistoni* 33, 52, 125, 287, 288
 Drosophilidae 48
Dryopithecus 337

 Edentata 312
Elephas meridionalis 182, 301
 — *planifrons* 182, 301
Elymus 219
Eohippus 249, 250, 251, 254
Eotitanops borealis 247
Epihippus 249, 250, 256
 Equidae 248, 260, 264, 269
Equus 249, 250, 251, 252, 254, 255, 256, 258, 259, 264, 269, 301, 303, 304, 321, 322
 — *asinus* 193
 — *caballus* 322
 Ericaceae 222
Erysimum candicum 133

Erythroneura 201
 — *lawsoni* 200
Escherichia 154
 — *coli* 50
Euglena 152, 157, 159
 — *gracilis* 157

 Fabaceae 201
 Felidae 322
 Felinae 323
 Fissipedia 310
 Fringillidae 309, 318

Galago 336
Geospiza 198
 Geospizinae 309, 318
Gilia 132, 133, 201, 207, 219
 — *achilleaefolia* 133, 173
 — *latiflora* 171, 172, 210
 — *leptantha* 170, 171, 172, 210
 — *major* 191
 — *modocensis* 191
Gorilla 336
Gossypium barbadense 218
 — *hirsutum* 218
 Gramineae 218

Haplohippus 249, 250
Haptophoneus 323
Helianthus 207
Hemignathus 315, 316, 317, 318
 — *lucidus* 317, 318
 Hemiptera 200
Hemophilus 153
Himatione 315, 316, 318
 — *sanguinea* 317
Hipparion 249, 250, 256, 303
Hippidion 249, 250, 251, 252
 Hominidae 289, 335, 336, 337
 Hominoidea 335, 336, 337
Homo 237, 289, 331, 338, 339, 340, 351, 352, 354, 360
 — *erectus* 337, 338, 339, 341, 342, 347, 360
 — *habilis* 338
 — *neanderthalensis* 339
 — *sapiens* 33, 50, 169, 288, 336, 337, 338, 339, 342, 343, 347, 348, 349, 351, 352, 372
Homoeosaurus 270
Hoplitis producta 176, 211
 — *hernardina* 176
 — *gracilis* 176
 — *panamintana* 176

Hoplophoneus 323
Hordeum sativum 53, 109, 121
Hyla ewingi 230, 231
 — *verreauxi* 230, 231
Hipohippus 249, 250, 251, 256, 303
Hyracotherium 249—254, 261, 270, 303, 304

Inndridae 336
 Insectivora 312
Iris 201, 207

Jassidae 200
Juniperus 133

Kloeckera 78

Labiatae 185
 Lagomorpha 312
Larus argentata 211
Lasius 198
Layia gaillardoides 191
 — *hieracioides* 191
Lemur 336
 Lemuridae 336
 Lemuroidea 336
Liatris aspera 62
Limulitella 270
Limulus 270, 274
 — *polyphemus* 33
Linanthus 213
 — *parryae* 62
Lingula 270, 274
Linum usitatissimum 156
 Liptoterna 312
Lithospermum carolinense 62, 63
 Lobelioideae 318
Lophocereus schottii 93
Lophortyx californicus 21
Loris 336
 Lorisidae 336
 Lorisioidea 336
Loxops 315, 316, 317, 318
 — *coccinea* 317, 318
Lycopersicon pimpinellifolium 48, 49

Macaca 336, 347
Machairodus 322
Malus 174, 221
Manteoceras manteoceras 247
 Marsupialia 312
 Maydeae 94
Megacerops 246
 Megachilidae 176

Megahippus 249, 250
Megaloceros giganteus 319, 320, 321, 326
Melanerpes formicivorus 21
Mentzelia 201
Merychippus 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 301, 304
 — *californicus* 258
 — *seversus* 258
Mesohippus 249, 250, 251, 252, 253, 254, 256, 258
 Metazoa 240, 241, 242
Micrococcus pyogenes aureus 92
Microhyla carolinensis 230, 231
 — *olivacea* 230, 231
Microtus
 — *ochrogaster* 59
 — *pennsylvanicus* 59
Mimulus guttatus 145
Miohippus 248, 250, 259, 304
Mus musculus 33, 50, 63, 135
Musca domestica 93, 223
 Mustelidae 311
Mycoplasma 155, 160

Nannippus 249, 250, 251, 256, 257
Neohipparion 249, 250, 256
Nicotiana 219
 — *rustica* 156
 — *silvestris* 218
 — *tabacum* 218
 — *tomentosiformis* 218
Nigella 133
 — *arvensis* 133, 172, 173, 207
 — *carpatha* 172, 173
 — *degenii* 172
 — *icarica* 172, 173
 Notoungulata 312

Oenothera 109
 Onagraceae 191, 305
Onohippidium 249, 250
 Oreopitheciidae 337
Oreopithecus 337
 Ornithischia 324
Orohippus 249, 250
Ostrea 270, 274
Ovis canadensis 114, 193

Palmeria 315, 316
Paludina 246, 248
 — *hoernesi* 248
 — *unicolor* 248

Pan 289, 336, 341
 — *troglodites* 288
 Pantodonta 312
Papio 336, 347
Parahipparion 249, 250
Parahippus 249, 250, 256, 257, 259
Paramecium 193, 196
 — *aurelia* 193, 194
 — *bursaria* 193, 194
 — *caudatum* 193
Parus major 211
 Passeres 316
 Passeriformes 316
 Perissodactyla 246, 270, 311, 312
Peromyscus maniculatus 211
 — *polionotus* 33
Phaseolus lunatus 125
Phleum pratense 123
Phlox drummondii 125
 — *glaberrima* 230
 — *pilosa* 62, 63, 230
Phylloscopus trochiloides 211
Pinus 201, 205
 — *albicaulis* 107, 173
 — *attenuata* 185
 — *coulteri* 57
 — *monticola* 211
 — *murrayana* 173
 — *radiata* 185
 — *strobus* 211
Platanus occidentalis 200
 Platyrrhini 336
Pliohippus 249, 250, 251, 252, 253, 254, 256, 270, 301, 304
 Polemoniaceae 171, 173, 209, 210, 219, 305
Polemonium 201, 305
 — *caeruleum* 305
 — *californicum* 305
 — *carneum* 305
 — *delicatum* 305
 — *eximium* 305
 — *pulcherrimum* 305
 Pongidae 289, 335, 336, 337
Pongo 336, 341
Potentilla glandulosa 145
 Proboscidea 312
Procecidochares 174, 222
Protitanotherium emarginatum 247
Protogonodon 311
Protohippus 256
Pseudaelurus 323
Pseudomonas 154
Pseudonestor 315, 316, 318
Psittirostra 315, 316, 318
 — *palmeri* 317
 Psittirostrinae 315, 316, 318

Quercus 201, 275
 — *grisea* 184
 — *havardi* 184
 — *mohriana* 184

Rhamapithecus 337
 — *punjabicus* 337
 — *wickeri* 337
Rangifer tarandus 174
 Ranunculaceae 207
Rhagoletis 174, 221, 222
 — *cornivora* 222
 — *mendax* 222
 — *pomonella* 174, 221, 222
 — *zephyria* 222
 Rodentia 312
 Rosaceae 145, 222

Salix 173
Salmonella 154
Salvia apiana 185, 186
 — *mellifera* 185, 186
 Saurischia 324
Sceloporus olivaceus 58, 59, 62, 63
 Scrophulariaceae 145
Sequoiadendron giganteum 25, 26, 27, 28, 29
Sirenia 312
Sitta 198
Smilodon 322, 323
 Solanaceae 219
Sphenodon 270
Staphylococcus 50, 154
 — *aureus* 92
Streptococcus 153
Strongylocentrotus franciscanus 187
 — *purpuratus* 187
 Stylinodontinae 297
Stylohipparion 249, 250
Symphalangus 336

Taeniodonta 297, 312
Tanyptera 207
 — *galatea* 205—207, 214
 — — *carolinae* 206
 — — *elliott* 206
 — — *galatea* 206
 — — *meyeri* 206
 — — *minor* 206
 — — *riedelii* 206
 — — *rosseliana* 206
 — — *vulcani* 206
 — *hydrocharis* 206, 207, 214
Taraxacum 122
 — *officinale* 121

- Tarsiidae 336
 Tarsioidea 336
 Tarsius 336
 Tephritidae 174
 Thraupidae 316
 Thylacinus 193
 Tradescantia 207
 Tribolium 193
 — *castaneum* 122, 123, 125
 — *confusum* 122
 Tripsacum 98, 100
 — *dactyloides* 98, 99
 Triticum aestivum 218
 — *vulgare* 122
 Tsuga mertensiana 173
 Tupaiia 336
 Tupaiidae 336
 Tupaiioidea 336
 Vestiaria 315, 316, 318
 Viverridae 311
 Viviparidae 246
 Viviparus 246, 248
 Xylocopa brasilianorum 186
 Zauschneria cana 191
 — *septentrionalis* 191
 Zea mays 50, 67, 84—86, 94, 95, 96,
 98, 100, 109, 116
 — *mexicana* 98, 99
 Zosterops palpebrosa 197
 Zygosaccharomyces 78

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Агрессивное поведение 122, 193
 Адаптации общие 20
 — специальные 20
 Адаптивная зона 265, 308
 — радиация 308, 314—318
 — ценность 73—74
 Адаптивный ландшафт 292—293, 306,
 308
 Аллопатрия 164
 Аллополиплоидия 217
 Альтруистическое поведение 118—119
 Аминокислотные последовательности
 в гомологичных белках 281—286,
 288
 Аристокенез 262
 Анагенез см. Прогрессивная эволюция
 Атомная эволюция 236
 Аутогамия 180
 Ahnenreihe 303—304
 Брадителия (брадителические скоро-
 сти) 272—274, 295
 Величина популяции 25
 Вид 163, 174—176, 180—181
 — аллопатрический 175
 — биологический 163, 174, 184
 — симпатрический 175
 — таксономический 179—181
 Видообразование биотически-симпат-
 рическое 222—223, 227
 — в результате чередования популя-
 ционных подъемов и спадов 215
 — географическая теория 303, 208—
 211, 215—216, 227
 — гибридное 218—220, 227
 — гомосеквенциальное 215
 — квантовое 212—216, 227
 — общая теория 224
 — путем аллополиплоидии 216—218,
 227
 — генетической революции 215
 — катастрофического отбора 215
 — рекомбинационное 218—219, 227
 — симпатрическое 220—221
 — смежно-симпатрическое 221
 Видообразовательное направление 300
 Виды-двойники 175, 181
 — последовательные 182
 Возникновение жизни 237—238
 Вторичные половые признаки 112
 Вымирание 319—329
 Высотные расы горных видов 173
 Высшая нервная деятельность у при-
 матов 340, 341, 346—347
 Гибридизация 207, 220, 226, 294
 Гибридная стерильность (стериль-
 ность гибридов), индукция 155—
 156, 188—190
 Гемофилия 44
 Генетическая гибель 140
 Генетические революции 297—299
 Генетический груз 140—141
 — мутационный 140
 — сегрегационный 140
 — субституционный 140
 Генные мутации 47—48
 Генотип 149—151
 Генофонд 37
 Гены-модификаторы доминантности
 79, 82
 — экспрессивности 79—80
 Географическая изменчивость 164—
 173, 343
 Географические расы у человека 342
 Геологическое время 236, 237, 239, 245
 Главные эволюционные силы 42—43
 Гомология 368—369
 Горотелия (горотелические скорости)
 272—274, 295
 Града 332, 335, 354
 Границы толерантности 199
 Групповая структура у приматов 358,
 360
 — — — типы 344—345
 Группы крови системы АВ0 31—32
 Дем см. Популяция локальная скре-
 щивающаяся
 Дрейф генов 43, 126—139, 205—207,
 293, 363
 Естественный отбор см. Отбор
 Elan vital 262

- Живые ископаемые 270, 272
 Жизнеспособность у дрозофилы 86—87
- Закон (принцип) Гаузе 194—195
 — Долло 266
 — Харди—Вайнберга 35—36
 Замещение аллелей 72
 — видов 193—194
- Изолирующие механизмы 183—184.
См. также Изоляция
 Изоляция временная 184—185
 — гамет 187
 — механическая 185—186
 — обусловленная суточными циклами 185
 — пространственная 183, 184
 — репродуктивная 183, 184
 — репродуктивные механизмы внешние 183, 185
 — — внутренние 183, 184
 — сезонная 185
 — создаваемая средой 184
 — экологическая 183—185
 — эволюционная 186—187, 232—233
 Инбридинг 38, 213, 226
 Инверсии у дрозофилы 40—42, 78, 109—111, 168—169
 Индукция 154, 160—161
 Интеллект 358—359, 362
 Интрогрессия 205, 207
- Катастрофизм 328
 Катастрофический отбор *см.* Квантовое видообразование
 Квантовая эволюция 295—297, 310, 315
 Квантовое видообразование 212—216, 227
 Кладогенез *см.* Эволюционная дивергенция
 Кольцевое перекрытие рас 211
 Конкурентное исключение 194—195
 Конкуренция 121—124, 192—195, 200
 Креационизм 370
 Кроше на коренных зубах в линии *Meshippus—Equus* 258
 Культурная эволюция 236, 237, 351, 360—362
 Культурное наследие 351
- Ламаркизм 149. *См. также* Ортогенез
- Макромутации 54
 Макроэволюция 23, 234—236, 367—370
 Массовое вымирание 328
 Мейотический драйв 116
 Меланизм у березовой пяденицы 88—90
 Местообитание 199
 Миграция 56—60
 Микровид 179, 180
 Микроэволюция 23, 24, 40
 Митохондрии, теория происхождения 159
 Молекулярная эволюция 281
 — скорости 281, 290—291
 Мутантные разновидности смородинового томата, *accumbens* 49
 — — — *bipinnata* 49
 — — — *bullosa* 49
 — — — *carinata* 49
 — — — *diminuta* 49
 — — — *dwarf* 49
 Мутации 48—55, 67—68
 — генные 47, 53
 — малые 48, 54
- Надвид 177
 Нежизнеспособность гибридов 187—188
 Необратимость эволюции 266
 Неотения 267
- Обесцвечивание у эвглены 157, 159
 Обучение 352
 Общественные группы у приматов 344—345, 357—358
 Органическая эволюция 236
 Органический мир, разнообразие 17—19
 Ортогenez 43, 262—264, 321, 323
 Ортосекция 262—264
 Отбор гамет 115
 — групповой: 117—120, 357—359, 363
 — дарвиновская концепция 74—75
 — дивергентный 104—108, 223
 — естественный 42, 70
 — зависящий от частоты 124—125
 — индивидуальный 115
 — катастрофический *см.* Квантовое видообразование
 — коэффициент 43, 71
 — межвидовой 193—194, 360
 — междомовой 116—117
 — направленный 102

- Отбор
 — на репродуктивную изоляцию 228—230
 — однолокусная модель 71, 116
 — основная теория 70—76
 — половой 111—115, 261
 — популяционный 117
 — при образовании рас 204—205
 — прогрессивный 102
 — родственный 117
 — сочетание с дрейфом генов 129—130, 206—207, 212, 293, 294, 295, 300, 306, 363
 — стабилизирующий 102—104
 — уравнивающий 108—109
- Панмиксия 35
 Панмиктическая единица 60
 Парapatрия 164
 Педоморфоз 267
 Плата за отбор 142—147, 149, 225, 306
 — — коэффициент 142, 143
 — — приращение 142
 Плейотропия 70
 Подразительная окраска 124—125
 Полигамия 113—114
 Полиморфизм 28—30
 — генетический 29—30
 — переходный 29—30
 — по белкам 141, 142
 — окраске раковины у *Sepaea nemoralis* 45, 77—78, 90—92, 133
 — сбалансированный 29—30
 — хромосомный 29—30
 Полиплоидия 217
 Полувида 176—178, 208
 Популяция колониальная 25, 294
 — агамоспермная 180
 — концепция в биологии 34
 — линсейная 25
 — локальная скрещивающаяся 24—26, 30
 — непрерывная 25
 — у однополых организмов 178
 Последовательные виды 182, 301
 Поток генов 56—63, 130
 Правило Аллена 205
 — Бергмана 204
 — Копа 261—262
 — Холдейна 189
 Превосходство (преимущество) гетерозигот 108, 109
 Преграды, обусловленные несовместимостью 187—188
 Прерывистые равновесия 304
- Принцип Лотки—Вольтерра 194—195
 — основателя (эффект основателя) 133, 299
 Приобретенные признаки 148—149
 — — наследование 148—149
 Приспособления (адаптации) 20—22, 265
 Приспособленность 73—74
 — компоненты 75
 Прогрессивная эволюция 330—334
 Продолжительность генерации 274—275
 РAМ-единицы 286, 290—291
- Равновесие между мутациями и отбором 44
 — Харди—Вайнберга 38, 39
 Разрушение гибридов 190—191
 Расселение 57—60
 Расы 163, 203—204
 — географические 164, 169
 — локальные 169
 — по хозяину 173, 222
 — экологические 173
 Рекомбинация 64—69
 Репродуктивная изоляция 183—184, 207, 208, 226, 228
 Рудиментарные органы 369
- Сальтация *см.* Скачкообразная эволюция
 Сбалансированный полиморфизм 29, 30
 Сверхспециализация 262. *См. также* Специализация
 Сезонные расы 173
 Селективная нейтральность 142, 279—280, 363
 Симпатрия 164
 — биотическая 164
 — смежная 164
 Сингамеон 178, 208
 Синтетическая теория эволюции 46, 158, 161
 Скачкообразная эволюция 309—310
 Скорости возникновения родов 269
 Скорость эволюции 144—145, 268—277, 290—291, 305—306, 310
 Скрещивающаяся популяция 25
 Случайное скрещивание 35, 36, 60
 Смешные признаки 197—198, 228
 Соматогенные вариации 149
 Соседство 60—63
 — величина 61—63
 — занимаемая область 61

- Существование видов 195—196
 Специализация 199, 265, 331, 334
 Стерильность гибридов генная 189
 — хромосомная 189
 — цитоплазматическая 189
 Структура популяции 24—26, 146—147, 293
 — пространственная конфигурация 25
 — система размножения 25—26
 — скорость миграции 25, 57
 Субституционный груз 140—141
 Суперген 145
 Stufenreihe 303—304
- Тахителля (тахителлические скорости) 272—274
 Телефинализм 262
 Типологическое мышление в биологии 34
 Трансдукция 153, 154, 159, 161
 Трансформация 153
- Униформизм 328
 Устойчивость к токсинам 92—93
- Факторы, зависящие от плотности 123—124
 Феноотклонения 213
 Фенотип 149—151
 Фенотипические модификации 79, 148—149
 — приспособительный характер 151—152
 — роль в эволюции 152
 Ферменты, полиморфизм 33, 141—142
 Филетический градуализм 304
 Формула Харди—Вайнберга 37—38
- Химическая эволюция 236, 238
 Хлоропласты, теория происхождения 159
- Цепи питания 275—277
- Частота аллелей 35—39
 — мутаций 43, 48, 50—51
- Частоты генотипов 35, 37—39
- Ширина ниши 199
- Эволюционная дивергенция 302—303
 Эволюционное направление (направление эволюции) 246, 300
 — видообразовательное 300
 — длительное направление специализации 334
 — кратковременное направление специализации 334
 — прогрессивной эволюции 331—334
 — филетическое 300
 Эволюционные силы 42—43
 Эволюция атомная 236
 — в семействе лошадей 248—260, 321—322
 — гавайских цветочниц 315—318
 — квантовая 295—297
 — кукурузы 94—100
 — культурная 236, 237, 351, 360—362
 — молекулярная 281
 — на островах 315—318
 — начальные стадии 240—242
 — органическая 236, 239—240
 — прогрессивная 330—334
 — саблезубых кошек 322—323
 — филетическая 182, 300—305
 — химическая 236
 — эпизодическая 328—329
 — человека 335, 337—339, 348—349
 — *Hominioidea* 335, 337—339
 Экологическая амплитуда 199
 Экологическая дифференциация между видами 195, 196—197
 — ниша 198—200
 — реализованная 198
 — фундаментальная 198
 — ширина 199
 — раса 173—174
 Экотип 205
 Экспрессивность 80
 Энтелехия 262
 Эссенциализм 34
 Эффект Уоллеса 228
- Язык 345, 353, 357—358
 — животных 346, 353
 — человека 353

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора перевода	5
Вступление	9
Предисловие	14
Благодарности	16
ЧАСТЬ I. ВВЕДЕНИЕ	
Глава 1. Постановка проблемы	17
Введение	17
Разнообразие органического мира	17
Приспособление	20
Эволюционные объяснения	22
ЧАСТЬ II. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ	
Глава 2. Скрещивающаяся популяция	24
Введение	24
Структура популяции	24
Популяции мамонтова дерева	26
Полиморфизм	28
Полиморфизм по группам крови у человека	30
Полиморфизм по ферментам	33
Концепция популяции	33
Глава 3. Статика популяций	35
Закон Харди—Вайнберга	35
Частоты аллелей	36
Формула Харди—Вайнберга	37
Эффекты инбридинга	38
Заключение	38
Глава 4. Динамика популяций	40
Определение микроэволюции	40
Микроэволюционные изменения у <i>Drosophila melanogaster</i>	40
Главные эволюционные силы	42
Взаимодействие между эволюционными силами	43
Популяционно-генетический подход к эволюции	45
Глава 5. Мутации	47
Введение	47

Генные мутации	47
Частота мутаций	48
Генотипический контроль	51
Адаптивная ценность	52
Относительное значение в эволюции малых мутаций и макромутаций	54
Вероятность сохранения новой мутации	55
Глава 6. Поток генов	56
Введение	56
Скорость иммиграции	56
Типы расселения	57
Панмиктические единицы и соседства	60
Оценки величины соседств	63
Глава 7. Рекомбинация	64
Введение	64
Процесс рекомбинации	64
Количество генотипической изменчивости	65
Рекомбинация и мутация	67
Значение рекомбинации	68
ЧАСТЬ III. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР	
Глава 8. Основная теория отбора	70
Введение	70
Однолокусная модель	70
Коэффициент отбора	71
Скорость изменения и его степень	72
Приспособленность	73
Дарвиновская концепция отбора	74
Компоненты приспособленности	75
Глава 9. Проявление гена и его связь с отбором	77
Введение	77
Относительность селективной ценности	77
Изменяемость фенотипа	78
Плейотропия	79
Модификаторы экспрессивности	79
Модификаторы доминантности	82
Генотип как единица отбора	83
Глава 10. Примеры отбора	84
Типы имеющихся данных	84
Иллинойский эксперимент по селекции кукурузы	84
Жизнеспособность у дрозофилы	86
Меланизм у березовой пяденицы	88
Окраска раковины у наземных улиток	90
Устойчивость к токсинам	92
Одомашнивание	93
Эволюция кукурузы	94
Заключение	100

Глава 11. Типы отбора	102
Направленный отбор	102
Стабилизирующий отбор	102
Дизруптивный отбор	104
Дизруптивный отбор в природе	106
Уравновешивающий отбор	108
Превосходство гетерозигот у <i>Drosophila pseudoobscura</i>	109
Половой отбор	111
Отбор на субиндивидуальных уровнях	115
Междомовый отбор	116
Отбор на уровне вида	120
Глава 12. Эффекты взаимодействия особей	121
Конкуренция	121
Смеси генотипов в условиях конкуренции	122
Факторы, зависящие от плотности	123
Отбор, зависящий от частоты	124
Глава 13. Дрейф генов	126
Общие соображения	126
Эффект величины популяции	127
Эффект отбора	128
Эффект потока генов	130
Закрепление сочетаний генов	131
Экспериментальные данные	131
Дрейф в природных популяциях	132
Аллели, определяющие группы крови в популяциях человека	136
Заключение	138
Глава 14. Плата за отбор	140
Генетический груз	140
Полиморфизм по белкам	141
Холдейновская плата за отбор	142
Плата за отбор и скорость эволюции	144
Сцепление генов и взаимодействие генов; их влияние на ограничение, налагаемое платой за отбор	145
Влияние структуры популяции на ограничение, налагаемое платой за отбор	146
ЧАСТЬ IV. ПРОБЛЕМА ПРИОБРЕТЕННЫХ ПРИЗНАКОВ	
Глава 15. Фенотипические модификации	148
Теория наследования приобретенных признаков	148
Фенотип	149
Приспособительные свойства фенотипических модификаций	151
Роль фенотипических модификаций в эволюции	152
Глава 16. Трансдукция и индукция	153
Трансформация	153
Трансдукция	153
Индукция мозаицизма у <i>Drosophila melanogaster</i>	154

Индукция гибридной стерильности у <i>Drosophila paulistorum</i>	155
Индукция у льна	156
Обесцвечивание у эвглены	157
Глава 17. Эволюционная роль индукции	158
Введение	158
Возможные примеры	158
Обсуждение	160
ЧАСТЬ V. ВИДООБРАЗОВАНИЕ	
Глава 18. Расы и виды	162
Введение	162
Популяционные системы	162
Аллопатрия и симпатрия	163
Непрерывная географическая изменчивость	164
Разобщенные географические расы	170
Экологические расы	173
Биологические виды	174
Полувиды	176
Вид у однополых организмов	178
Вид в систематике	180
Последовательные виды	182
Глава 19. Изолирующие механизмы	183
Введение	183
Экологическая и временная изоляция	184
Механическая изоляция, этологическая изоляция и изоляция гамет	185
Преправды, создаваемые несовместимостью, и нежизнеспособность гибридов	187
Стерильность гибридов	188
Разрушение гибридов	190
Сочетания изолирующих механизмов	191
Глава 20. Экологическая дифференциация	192
Межвидовая конкуренция	192
Замещение видов	193
Конкурентное исключение	194
Сосуществование видов	195
Отбор, направленный на экологическую дифференциацию	196
Смещение признаков	197
Экологическая ниша	198
Влияние экологических требований	200
Глава 21. Географическое видообразование	202
Эволюционная дивергенция	202
Факторы, участвующие в образовании рас	203
Роль отбора	204
Роль дрейфа генов и интрогрессия	205
Зарождающаяся репродуктивная изоляция	207
Географическая теория видообразования	208
Реверсии дивергенции	211

Глава 22. Способы видообразования	212
Введение	212
Квантовое видообразование	212
Сопоставление географического и квантового видообразования	215
Видообразование путем аллополиплоидии	216
Гибридное видообразование у растений	218
Проблема симпатрического видообразования	220
Смежно-симпатрическое видообразование	221
Биотически-симпатрическое видообразование	222
Глава 23. Общая теория видообразования	224
Введение	224
Цель	224
Этапы	224
Пути	226
Модели	227
Глава 24. Отбор, направленный на создание изоляции	228
Введение	228
Процесс отбора	228
Фактические данные	230
Этологическая изоляция	232
ЧАСТЬ VI. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ	
Глава 25. Геологическое время	234
Природа макроэволюции	234
Главные стадии истории Земли	236
Возникновение жизни	237
Главные стадии органической эволюции	239
Начальные стадии эволюции	240
Стадия сложных многоклеточных организмов	245
Глава 26. Направленная эволюция	246
Введение	246
Примеры	246
Эволюционные ряды у Equidae	248
Направления эволюции зубов у лошадей	254
Адаптивная природа направлений эволюции в семействе лошадей	259
Адаптивные аспекты правила Копа	261
Ортогенез или ортоселекция?	262
Глава 27. Специализация	264
Введение	264
Саморазвитие направлений эволюции	266
Способы, позволяющие избежать специализации	266
Глава 28. Скорости эволюции	268
Измерения скоростей	268
Различия в скоростях	269

Классификация скоростей эволюции	272
Факторы, оказывающие влияние на скорости эволюции	273
Среда	274
Внутренние биологические факторы	276
Цепи питания и размножения	278
Глава 29. Изменения на молекулярном уровне	278
Методы изучения	279
Критическое отступление	281
Различия в последовательностях аминокислот	286
Другие данные относительно молекулярных изменений	288
Различия между человеком и шимпанзе	290
Скорости молекулярной эволюции	292
Глава 30. Структура популяции в связи с макроэволюцией	292
Адаптивный ландшафт	293
Эволюционный потенциал популяций разного типа	295
Квантовая эволюция	297
Генетические революции	299
Квантовое видообразование	300
Филетические направления и видообразовательные направления	305
Быстрая эволюция в видообразовательных направлениях	306
Заключение	307
Глава 31. Эволюция крупных групп	307
Введение	307
Эволюционные характеристики крупных групп	309
Скачкообразное или постепенное развитие?	311
Образование отрядов млекопитающих	313
Роль квантовой эволюции	314
Адаптивная радиация	315
Адаптивная радиация у гавайских цветочниц	319
Глава 32. Вымирание	319
Введение	319
<i>Megaloceros giganteus</i> в Ирландии	321
Лошадь в Северной Америке	322
Саблезубые кошки	324
Динозавры	325
Массовое вымирание в позднемиоценовом периоде	326
Вымирание млекопитающих в плейстоцене	328
Эпизоды вымирания	330
ЧАСТЬ VII. ОТ ОРГАНИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ К ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА	330
Глава 33. Прогрессивная эволюция	330
Концепция прогресса в эволюции	331
Прогресс или специализация?	331
Смена господствующих типов	332
Критерии прогрессивной эволюции	332
Обсуждение	333

Глава 34. Филогения гоминид	335
Система классификации приматов	335
Hominoidea	339
Наследие древесного образа жизни	340
Наследие наземного образа жизни	342
Расовая изменчивость	343
Выводы	348
Глава 35. Эволюция общественного образа жизни у приматов	344
Стадность у приматов (не относящихся к гоминидам)	344
Адаптивное значение стадности	345
Язык	346
Уровень развития высшей нервной деятельности и обучение	348
Гоминиды	349
Обсуждение	351
Глава 36. Культурная эволюция	351
Культурное наследие	351
Обучение	352
Концептуальное мышление	353
Эволюционная природа человека	353
Глава 37. Решающие факторы эволюции человека	355
Поиски еще не закончены	355
Групповой отбор	357
Интеллект	359
Межвидовой отбор	360
Механизмы культурной эволюции	360
Взаимодействия	362
Заключительные замечания	363
ЧАСТЬ VIII. СОЦИАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ	
Глава 38. Полемика с креационизмом	364
Сотворение мира	364
Креационизм или эволюционная теория?	364
Критические замечания	366
Данные в пользу существования макроэволюции	367
Глава 39. Приложения эволюционной биологии	371
Список литературы	374
Указатель латинских названий	392
Предметный указатель	397

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129820, Москва, И-110, ГСП,
1-й Рижский пер., д. 2,
издательство «Мир»

В. Грант

ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЗМОВ

Научный редактор М. Б. Николаева
Мл. научн. редактор З. В. Соллертинская
Художник В. Г. Ежков
Художественный редактор В. Н. Юдкин
Технический редактор Н. И. Манохина
Корректор К. Л. Водяницкая

ИБ № 2503

Сдано в набор 23.11.79. Подписано к печати 05.03.80.
Формат 60×90^{1/16}. Бумага типографская № 2. Гарнитура латинская. Печать высокая. Объем 12,75 бум. л. Усл. печ. л. 25,50.
Уч.-изд. л. 26,92. Изд. № 4/0403. Тираж 12500 экз. Зак. 1991.
Цена 2 р. 10 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Московская типография № 11 Союзполиграфпрома при
Государственном комитете СССР по делам издательств,
полиграфии и книжной торговли,
113105. Москва, Нагатинская ул., 1.