

Академия наук Эстонской ССР
Институт зоологии и ботаники
Тартуский государственный университет

МИКРО- И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

ТАРТУ 1980

Аналогичные примеры могут быть приведены из истории филогенетического развития многих других групп неогеновых двустворок Восточного Паратетиса (виды группы *Congeria subcarinata*, *Crassadacna crassatellata*, *Didacna multistriata* и др.), а также гастропод (неритиниды, трохида и др.).

1. Габуния Л.К., Чочиева К.И. К вопросу о коэволюции гиппарионовой фауны и растительности в полосе Паратетиса. Тезисы 20 научной сессии Ин-та палеобиологии АН СССР. 1975.
2. Эзерзин А.Г. Солоноватоводные кардииды плиоцена СССР. Тр. Палеонтологического института. 1951, т. 31.
3. Eisenmann V. Les Hipparions africains: valeur et signification de quelques caracteres des jugales inferieures. - "Bull. Mus. Nation. Hist. Nat.", 1977. N 438, 60.

ON THE VARIATION IN SOME GROUPS OF FOSSIL ORGANISMS

L.K. Gabunia, G.A. Mchedlidze

The authors have developed an idea that the intra-specific variability of some features of Hipparion teeth and forelimb bones which had increased under dry climatic conditions had a clearly oriented character. Besides, high variability had been attended by rapid evolution probably caused by the coincidence of the changes in the variability and natural selection.

The effect of physico-geographical conditions on the variability of brackish-water Pliocene molluscs from West Georgia (Rion basin) has also been studied.

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

В.В. Жерихин, А.П. Расницын

Один из наиболее фундаментальных эволюционных фактов, установленных палеонтологией — неравномерность филогенеза во времени, в отношении как скорости, так и упорядоченно-

сти изменений. Длительные периоды медленной и нерадикальной (когерентной по В.А. Красилкову) /1/ эволюции чередуются со сравнительно краткими эпохами гораздо более быстрых и радикальных (некогерентных) изменений, причем нарушения когерентности в филогенезе многих неродственных таксонов приблизительно одновременны. Указанное явление дает основу для естественной периодизации геологической истории и одновременно имеет принципиальное значение для эволюционной теории.

Масштаб различий между когерентной и некогерентной эволюцией очень велик. Так, у насекомых средний возраст современного вида составляет около $5 \cdot 10^6 - 7 \cdot 10^6$ лет, т.е. не менее 10^7 поколений. Однако экспериментальные данные показывают, что для формирования видовых форм, морфологически отличных и репродуктивно изолированных от исходных, при интенсивном отборе достаточно 10-20 поколений /2/. Таким образом, в позднем кайнозое средняя наблюдаемая скорость эволюции насекомых была на шесть порядков ниже потенциально возможной. Сравнимые темпы эволюции были, по-видимому, присущи насекомым в течение большей части их истории. В той или иной степени подобное отставание реальных темпов эволюции от потенциальных наблюдается, видимо, во всех ветвях органического мира.

Популяции и виды входят в системы более высокого, биоценозического уровня с принципиально иными типами внутренних связей (трофо-энергетическими, сукцессионными), обладающие собственным типом системной организации и, соответственно, собственными закономерностями функционирования. Как всякая система высшего уровня, ценоз не придает своим подсистемам каких-либо совершенно новых свойств, но он может вводить дополнительные ограничения, модифицирующие свойства его подсистем. Можно предположить, что роль тормозящих и канализирующих филогенез факторов играют именно ценозические структуры.

Биоценозы представляют собой гомеостаты. Помимо внешних воздействий, стабильности биоценозов угрожают самопроиз-

вольные изменения входящих в них популяций. Регуляция эволюционных процессов в популяциях жизненно важна для сообществ и является важным аспектом их гомеостаза.

Пока, по-видимому, нет доказательств в пользу прямого и эффективного воздействия ценоза на мутационные процессы. Однако сообщество способно снизить вероятность распространения и фиксации возникающих изменений, поскольку сама по себе стабильность внутренней среды сообщества усиливает стабилизирующий компонент отбора. Усиление стабилизирующего отбора, в свою очередь, еще повышает стабильность внутренней среды и так далее; налицо процесс с положительной обратной связью, обеспечивающий поддержание некоторого уровня стабильности сообщества.

Другой путь минимизации популяционных изменений, реализуемый сообществом, — это ослабление генетико-автоматических процессов посредством эффективной регуляции численности популяций, предотвращающей ее резкие колебания. Они предупреждаются путем введения зависимых от плотности биологических регуляторов численности (хищники, паразиты), конкурентным делением ресурсов и т.д.

Если эти механизмы подавления популяционно-генетических изменений оказываются недостаточными и такие изменения все же происходят, то ценоз стремится свести к минимуму угрозу своей стабильности, канализируя их, поскольку для поддержания гомеостаза важна неизменность не столько видового состава сообщества, сколько набора жизненных форм. Для этого существенно усиление ведущего компонента отбора в заданном направлении, достигаемое прежде всего интенсивным конкурентным взаимодействием при возможно более тонком делении ниш (плотная упаковка видов). Данное явление ведет к хорошо известному многократному дублированию связей внутри сообщества, когда определенная функция обеспечивается не одним видом-генералистом, а комплексом видов-специалистов, чьи ниши частично перекрываются, а экологические потенциалы реализуются неполностью. При этом нарушение функциональной цепи, осуществляемой через один из таких видов, не оказывает

ся фатальным для сообщества, а одновременное нарушение нескольких дублирующих цепей тем менее вероятно, чем их больше.

Все способы минимизации вредного для сообщества эффекта эволюции популяций носят стохастический характер и не абсолютно надежны. В результате вероятность спонтанного изменения популяций снижается хотя и значительно, но не до нуля. Рано или поздно регуляторные механизмы неизбежно оказываются недостаточными — дело здесь лишь в достаточном числе испытаний. Кроме того, ценоз ограниченно устойчив ко внешним воздействиям и может быть ими разрушен (например, при изменениях климата). Разрушение структуры ценоза, независимо от того, чем оно вызвано, неизбежно приводит к ослаблению ценотического контроля над популяционно-генетическими процессами и к утрате когерентности филогенеза.

Основные способы ценотической регуляции филогенеза требуют высокой сложности структуры сообщества. Это является частным проявлением более общей закономерности, названной У.Р. Эшби /3/ «законом необходимого разнообразия» и действительной для любых гомеостатических систем. Поэтому для ослабления когерентности филогенеза особенно существенно наличие в экосистеме блоков, недостаточно сложных для того, чтобы быть устойчивыми.

Некогерентная эволюция, более быстрая и менее жестко канализированная, охватывает большую или меньшую часть славявших прежнее сообщество популяций (в зависимости от степени нарушения регуляторов) и быстро компенсирует недостаток сложности (соответственно и устойчивости) экосистемы. В отличие от когерентной эволюции она оказывается самозатухающим процессом; это — «аарийная» форма эволюции, в короткий срок формирующая новые биоценозы или их звенья. Как свидетельствуют палеонтологические данные, в частности относящиеся к меловой «биоценотической революции» /4/, именно в краткие эпохи некогерентности создается большинство существенных филогенетических новшеств.

Представление об эволюции как об управляемом процессе

существенно дополняет теорию эволюции, вводя в рассмотрение новый класс явлений. Биоценотической регуляцией, по-видимому, объясняются не только изменения темпов и направленности эволюции, но и такие явления, как ортогенетические тенденции (в самом широком смысле) филогенеза. Дополнение популяционно-генетических концепций экосистемными — естественный следующий шаг на пути к разработке эволюционной теории, позволяющей, кроме всего прочего, объяснить с позиций селекционизма многие факты, используемые сторонниками номогенетических концепций.

1. Краснов В.А. Филогения и систематика. — В сб.: Проблемы филогении и систематики. Материалы симпозиума. Владивосток, 1969, с. 12-30.
2. Шапошников Г.Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) — Энтомол. обозр., 1965, т. 44, с. 3-25.
3. Эшби У.Р. Введение в кибернетику. М., 1959. 432 с.
4. Зерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). Труды ПИН АН СССР, 1978, т. 165. 198 с.

COENOtic REGULATION OF MACROEVOLUTION

V.V. Zherikhin, A.P. Basnitsyn

The irregularity of macroevolution in time has been proved by paleontological data, but it has not been satisfactorily explained by the modern evolutionary theory. A possible explanation could be that macroevolution is not an autonomic but a regulated coenotic process. In stable ecosystems evolution is slow and strongly canalized owing to effective coenotic regulation of the dispersion and fixation of the genetic changes in populations, suppression of the genetic drift, etc. Destruction of a ecosystem (either by external or internal forces) leads to loss of regulation and, finally, to rapid and irregular phylogenetic changes in many different and phylogenetically unrelated taxa.