

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
Научный совет по проблеме
«Пути и закономерности исторического развития животных
и растительных организмов»

ЭВОЛЮЦИЯ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ КРИЗИСЫ

Ответственные редакторы
академик Л. П. ТАТАРИНОВ,
доктор биологических наук А. П. РАСНИЦЫН



МОСКВА
«НАУКА»
1987

ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ (гипотеза адаптивного компромисса)

А. П. Расницын

Палеонтологический институт АН СССР

Познавательное значение исследований скорости эволюционного процесса хорошо известно. Изучение темпов эволюции является, в частности, важным инструментом познания ее закономерностей и механизмов. Установленный палеонтологией факт неравномерности эволюционного процесса во времени породил большое число эволюционных концепций и гипотез, из которых я хотел бы здесь упомянуть прежде всего концепцию когерентной эволюции, выдвинутую В. А. Красиловым (1969). Эта концепция предполагает, что длительные периоды когерентной, т. е. согласованной и сравнительно медленной эволюции членов биоценозов, время от времени прерываются этапами некогерентной эволюции, связанной с глубокими нарушениями ценотической структуры. Эти нарушения снимают значительную часть ограничений на свободу эволюционных изменений и открывают возможность быстрых несогласованных изменений членов ценоза (см. также: Жерихин, Расницын, 1980).

Хорошо известны исследования Дж. Г. Симпсона (1948), показавшего существование трех различных типов эволюции, сильно отличающихся своими темпами: тахи-, горо- и брадителии.

Еще две формы эволюции, стандартную и нестандартную, описал Л. Ван Вален (Van Valen, 1974). К первой он отнес замену аминокислот в белках и эволюцию количественных и меристических признаков, скорость которых статистически одинакова в разных группах, ко второй — появление и вымирание таксонов, структурные инновации и усложнение, изменение числа хромосом, динамику репродуктивной несоместимости; здесь скорость изменения сильно зависит от таксономической принадлежности.

Весьма богаты эволюционным содержанием построения Л. Ван Валена (Van Valen, 1973, 1976), основанные на обнаруженной им независимости темпов вымирания групп от длительности их существования, откуда выведен закон сохранения суммарной абсолютной реализованной приспособленности и закон максимизации регуляторной энергии. Можно упомянуть и тот факт, что необычно высокая скорость дивергенции на изолированных островах, в частности существование более 300 эндемичных видов дрозофилы на сравнительно молодом Гавайском архипелаге, стимулировала целый поток гипотез о механизмах такой эволюции (Templeton, 1979).

Наблюдения над неравномерностью эволюционного процесса легли в основу также широко обсуждаемой сейчас гипотезы прерывистого равновесия (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977) и близкой к ней концепции Стэнли (Stanley, 1975), согласно которым периоды быстрого (геологически мгновенного) изменения, сопровождающие видообразование, чередуются с периодами стазиса — эволюционного застоя. Эта точка зрения противостоит широко распространенной концепции филетического градуализма, предполагающей плавное и равномерное изменение в ходе филетической эволюции и соответственно условность границ видов во времени.

Однако значение темпов эволюции для развития эволюционной теории все еще недостаточно осознано эволюционистами, особенно теми из них, которые идут к теории эволюции от изучения современных организмов. Если взять руководства по теории эволюции, вышедшие у нас за последние годы, то ни в одном из них мы не найдем не только анализа, но и просто указания, что изучение темпов эволюции является инструментом теоретико-эволюционного исследования. В некоторых из руководств темпы эволюции вообще не обсуждаются (А. С. Северцов, 1981), в других (Эрлих, Холм, 1966; Берман и др., 1967; Шмальгаузен, 1969; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969, 1977; Яблоков, Юсуфов, 1976, 1981; Грант, 1980) рассматриваются, не только как феномен,

подлежащий объяснению. При этом объяснение основывается на факторах и механизмах, установленных вне связи с изучением скорости эволюции.

Поэтому я хотел бы привлечь внимание к скорости эволюции как инструменту познания эволюции. Темпы эволюции используются здесь только как отправная точка, как начало довольно длинной и ветвящейся цепи вопросов и рожденных ими гипотез, касающихся различных аспектов эволюционной теории.

В качестве исходного материала здесь взяты в основном оценки скорости вымирания, используемые как показатели скорости эволюции, точнее, скорости эволюционного изменения таксономического состава анализируемых групп. Основанием этому служит целый ряд наблюдений, как палеонтологических, так и непалеонтологических, свидетельствующих о существовании причинной связи между вымиранием и возникновением таксонов. В частности, существуют многочисленные палеонтологические данные о совпадении или близком соседстве моментов интенсивного вымирания и диверсификации экологически сходных групп, указывающие на то, что новые группы обычно либо вытесняют прежние, либо занимают недавно освобожденные ими ниши. О том же говорят данные о высокой степени заполненности современных биоценозов, в том числе некоторые весьма показательные наблюдения над островными биоценозами. Известно, что на островах таксоны низкого ранга нередко играют ту же экологическую роль и обнаруживают такое же экологическое разнообразие, какое на материке свойственно лишь группам высокого таксономического ранга (дарвиновы вьюрки на Галапагосах, нектарницы, улитки *Achatinellidae*, мухи рода *Drosophila*, долгоносики рода *Proterhinus* и многие другие на Гавайях). Естественно было бы предположить, что заполненность таких ценозов невелика и возможности дальнейшей диверсификации без вымирания значительны, тем более что интенсивность диверсификации здесь в прошлом была явно очень высокой. Однако это не совсем так. По данным Дж. Л. Грессита (*Gressit, 1978*), почти всю нишу жуков-усачей (*Cerambycidae*) на Гавайях занимает единственный эндемичный род *Plagithmysus*, представленный 136 видами (другие нативные усачи представлены двумя видами). При этом фауна *Plagithmysus* даже на самом молодом острове Гавайи, возраст которого всего 0,5 млн. лет (*Rotoondo et al., 1981*), богата (описано 46 видов) и целиком эндемична. Человеком на архипелаг завезены 17 видов усачей и множество растений, однако за редчайшими исключениями нативные усачи развиваются только на нативных, а интродуцированные — на интродуцированных растениях. Это показывает, что легкодоступные ниши (такие, в которые пришельцы могли бы внедриться, не изменяясь) даже в неблагоприятных условиях изолированных островных систем практически заполнены.

Быстрое заполнение ниш, ограничивающее возможность дальнейшей диверсификации без вымирания, предполагает очень высокую скорость первичной диверсификации, что подтверждается исследованиями многих групп организмов, в том числе и на Гавайях. Таковы прежде всего результаты изучения эволюции гавайских дрозофил, проведенные Карсоном (цит. по: *Dobzhansky, 1972*). Не менее показательны материалы упоминавшейся работы Грессита (1978), свидетельствующие о возникновении 46 видов *Plagithmysus* на острове Гавайи в результате всего 17 вселений с других островов. Это означает, что только за полмиллиона лет существования острова вслед за каждым из 17 вселений в среднем произошло минимум три акта видообразования.

На высокую скорость первичной диверсификации на Гавайях указывает и тот факт, что разнообразие островной фауны таких различных животных, как птицы, жуки-усачи и (в несколько меньшей степени) дрозофилы, коррелирует не с возрастом соответствующих островов, а с их площадью (*Hardy, 1965; Gressit, 1978; Juvik, Astring, 1979*).

Приведенные соображения указывают на правомерность по крайней мере грубой оценки скорости эволюции по скорости вымирания. Рассмотрим теперь, что могут дать такие оценки для развития эволюционной теории. Проанализируем прежде всего соответствие этих данных доминирующему ныне генетическому подходу к эволюции, согласно которому эволюционный процесс управляется в основном теми же факторами и механизмами, что и микроэволюция, т. е. теми, которыми оперирует генетика популяций. Именно потому нет недостатка в утверждениях, что макроэволюция — это просто продолжение микроэволюции и вполне сводима к ней (*Эрлих, Холм, 1966, с. 296; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969, с. 272; Яблоков, Юсуфов, 1976, с. 300—301, Макро-*

Таблица 1

Возраст полусовременной фауны, млн. лет

Группа	Отряд	Род	Вид
Mammalia	40 ¹	4 ³	
Insectivora + Chiroptera + Rodentia			0,5 ³
Proboscifera + Artiodactyla + Perissodactyla			0,2 ³
Aves	100 ¹	10 ⁴	0,7 ⁴
Reptilia	70 ¹	20 ¹	
Amphibia	170 ¹	10 ¹	
Pisces	150 ¹	30—50 ⁵	0,7 ⁵
Insecta	300 ²	40 ⁶	3—7 ⁶
Chelicerata	300 ¹		
Araneae		30 ¹	
Acari		50 ¹	
Mollusca	400 ¹	60 ⁷	3,5 ⁹ —5 ¹⁰
Foraminifera	500 ¹	230 ⁸	
Diatomeae			15 ⁸

Примечание. Полусовременная фауна — фауна, в которой половина таксонов соответствующего ранга вымерла, половина дожила доныне. Таблица составлена по материалам разной степени надежности, поэтому результаты следует воспринимать как ориентировочные. Исходные данные: 1 — Основы палеонтологии (1959—1964), для моллюсков с учетом изменений системы по Невеской и др. (1971), 2 — историческое развитие (1980), 3 — Kurten (1968), 4 — материалы Е. Н. Курочкина, 5 — материалы П. Г. Данильченко и Е. К. Сычевской, 6 — материалы В. В. Жерихина, 7 — Treatise of invertebrate paleontology (1969), 8 — Божич (1971), 9 — Stanley (1978), 10 — Гладенков (1978).

и микроэволюция, 1980, с. 12, 14, 55—56, 63, 206, 217—218). Но если подобные утверждения справедливы, скорость макроэволюции должна подчиняться тем же закономерностям, что и скорость изменения частот генов в генетике популяций, т. е. определяться мощностью потока генетических вариаций, протекающих через эволюционирующую совокупность. Следовательно, скорость должна быть тем выше, чем выше частота мутаций и скорость смены поколений, чем больше размер популяций и мобилизационный резерв изменчивости. Палеонтологический материал не позволяет прямо оценить большинство этих параметров, но некоторые из них, коррелирующие с другими признаками (размеры, таксономическая принадлежность), могут быть косвенно оценены у ископаемых. В частности, если генетический подход к макроэволюции справедлив, то ее скорость у млекопитающих, обладающих сравнительно медленной сменой поколений и небольшими популяциями (в связи с относительно крупными размерами особи), должна быть минимальной, особенно у наиболее крупных из них, у одноклеточных — максимальной, а у беспозвоночных — в среднем промежуточной. В действительности же отношения обратные (табл. 1, 2). Это, конечно, не единственный, а просто очень наглядный пример несостоятельности чисто генетического подхода к эволюции. В определенной степени сформулированное выше положение самоочевидно (тавтологично): если поток вариаций вызывает появление в популяции особей, различающихся по степени приспособленности, это автоматически обуславливает их отбор. В той мере, в какой эти различия наследуемы, разное участие особей в воспроизводстве популяции столь же автоматически приведет к изменению наследственной структуры популяции во времени, т. е. к эволюции. Следовательно, предсказываемое генетическими теориями распределение скоростей эволюции обязательно должно иметь место в природе в той мере, в которой мощность общего потока генетических вариаций в долговременном аспекте коррелирована с мощностью потока отбираемых (повышенно адаптивных) изменений, фиксация которых и составляет процесс эволюции. Более точно и с учетом того, что скорость эволюции оценивается по скорости смены таксонов, а предсказываемое распределение скоростей выводит я из предположения о приблизительном постоянстве мощности потока вариаций в расчете на особь и на генерацию, можно сказать, что генетическая теория эволюции исходит из предположения, что для разных групп вероятность появления повышенно адаптивных инноваций в расчете особь на поколение в долговременном аспекте приблизительно одинакова, если эти инновации нормированы по наследуемости, по степени повышения жизнеспособности и по фенотипическому эффекту соответственно принятому в

Таблица 2
Время полувывмирания, млн. лет

Группа	Семей-ства	Роды	Виды	Группа	Семей-ства	Роды	Виды
Mammalia	17	3,3	0,54 ¹	Trilobita			
Chiroptera			1,6 ¹	Ранние	2,5	6,3	
Insectivora			0,49 ¹	Поздние	50	14	
Primates		2,3	0,23 ¹	Ammonoidea Pz	25	14	
Rodentia		3,1	0,49 ¹	Ammonoidea Mz	6,7	3,3	
Carnivora		4,2	0,61 ¹	Nautiloidea	30	17	
Proboscidea		8,3	0,18 ¹	Gastropoda	130	25	
Notoungulata	}			Pelecypoda	60	25	7 ⁴
Litopterna		2,9		Rudistae		10	
Perissodactyla		4,2	0,26 ¹	Archaeogastropoda	}	25	
Artiodactyla		4,2	0,49 ¹	Monoplacophora			
Cetacea		2,5		Brachyopoda	30		
Reptilia	17			Articulata		11	
Osteichthyes	30	17		Inarticulata		20	
Teleostei	25	14	3,5 ²	Bryozoa	70		
Holostei	}			Zoantharia	50		
Chondrostei		40	20	Foraminifera	50		
Sarcopterygii		17		Бентосные		25	18—24 ⁵
Acanthodii		17		Планктонные		17	5
Graptolithina (S)		17	1,3 ³	Гигантские		10	
Echinodermata			4,2 ³	Dinoflagellata		25	9
Echinoidea	50	20		Coccolithophyceae		20	
Ostracoda	50	20		Diatomeae		10	5,5
Malacostraca	40	17					

Примечание. Время полувывмирания — время вымирания половины таксонов определенного ранга из состава данной фауны. Если не оговорено особо, цифры получены пересчетом данных по скорости вымирания, приведенных Ван Валеном (Van Valen, 1973). Другие источники: 1—Kurten (1968), антропоген Европы, 2—Stanley (1978), пресноводные рыбы позднего кайнозоя, 3—Raup (1978), 4 — то же, для кайнозоя, 5 — Stanley (1978), поздний кайнозой.

каждой группе таксономическому стандарту. Палеонтологические данные сведенные в таб. 1 и 2, показывают, что это наблюдениями не подтверждается. Следовательно, какие-то его элементы неверны.

Наша формулировка основного постулата генетической теории эволюции включает фактически только два элемента, могущих иметь отношение к делу, — неявное допущение о сравнимости одноименных таксономических категорий и центральное утверждение о равной вероятности появления сравнимых повышенно адаптивных инноваций. Таксономические ранги в разных группах заведомо не вполне сравнимы, но этим одним обнаруженное противоречие можно объяснить, лишь предположив, что виды медленно эволюционирующих групп в действительности не виды, а семейства, если не отряды или классы, с чем мало кто согласится. Очевидно, основная причина противоречия состоит в том, что повышенно адаптивные инновации (новые адаптации) не только не составляют сколько-нибудь постоянной доли суммарного потока вариаций, но, видимо, антикоррелируют с его мощностью (вероятность их появления может быть ниже там, где суммарный поток вариаций более высок).

В общем виде неполнота корреляции между общей изменчивостью и частотой повышено адаптивных инноваций не вызывает сомнений. Как известно, все виды изменчивы, в том числе и медленно эволюционирующие, и если некоторые из них сохраняют свою идентичность на видовом уровне десятки или даже сотни миллионов лет (см. ниже), то это означает только, что за все это время во всех их популяциях не возникло сколько-нибудь серьезных повышено адаптивных инноваций (иначе они были бы зафиксированы и вид стал бы иным; для простоты мы здесь игнорируем роль случайной элиминации повышено адаптивных особей и популяций, но и с учетом этого частота возникновения новых адаптаций в этих примерах не могла превышать весьма низкого уровня). Нас, однако, интересует не этот, в общем, известный факт отсутствия корреляции в большем или меньшем числе конкретных случаев, а закономерности, формирующие наблюдаемую зависимость — отсутствие снижения скорости адаптиационного процесса на видовом и более высоких таксономических уровнях и, по-видимому, даже ее увеличение с уменьшением мощности потока генетических вариаций через эволюционирующую совокупность.

Чтобы как-то продвинуться в этом направлении, нужно учесть некоторые важные в данном аспекте характеристики эволюционного процесса, прежде всего — потребность в какой-то адаптации и возможность (вероятность, скорость) удовлетворения этой потребности. Здесь я намеренно привожу нестрогие, но интуитивно понятные формулировки, чтобы в дальнейшем их по возможности заменить более строгими терминами. В частности, потребность к адаптации к какому-то конкретному фактору среды теоретически можно оценить по смертности особей в популяции от этого фактора (поскольку фактически важна не смертность, а пресечение воспроизводства, здесь и далее имеется в виду условная смертность, пересчитанная из реальной в предположении, что смерть наступает либо до начала размножения, либо после реализации среднего для вида репродуктивного потенциала). Назовем эту величину интенсивностью элиминации по данному фактору. Скорость снижения этой смертности в результате развития соответствующих адаптаций можно назвать эволюционной эффективностью (компетентностью) элиминации.

Очевидно, что возможности прямого использования введенных параметров и анализа с их помощью развития конкретных адаптаций пока не слишком велики. Поэтому попытаемся рассмотреть эволюцию суммарно, по всем признакам эволюционирующего вида (точнее, по всем источникам элиминации). Тогда суммарную эффективность элиминации логичнее всего будет по масштабу наблюдаемых эволюционных изменений, а суммарную интенсивность элиминации — через суммарную смертность в популяции, которая, как известно, практически равна плодовитости («закон Бекетова»). Действительно, в долговременном аспекте (игнорируя кратковременные флуктуации) численность популяций меняется неувлимо медленно по сравнению с мальтусовой геометрической прогрессией. Это означает, что плодовитость и смертность уравнивают друг друга, так что из всего потомства одной пары независимо от плодовитости в среднем размножается тоже одна пара (а из потомства бесполой или партеногенетической особи — одна особь), а все остальные, т. е. число рожденных минус соответственно две или одна особь, гибнут до размножения. Строго говоря, оценка суммарной интенсивности элиминации совсем не так проста, поскольку смертность, зависящая от плотности, сама есть адаптация, и при оценке потребности в адаптации ее не следовало бы учитывать. Однако характерные для разных групп значения смертности, независимой от плотности, на нынешнем этапе получить, видимо, невозможно, и этот важный источник неопределенности, к сожалению, приходится игнорировать.

Описанные методы оценки скорости эволюции и интенсивности элиминации в принципе могут позволить нам получить количественную оценку эволюционной эффективности элиминации в виде коэффициента, связывающего значения двух других параметров. Но сейчас нам это не нужно, для наших целей достаточно сравнить динамику плодовитости и скорости таксономической эволюции, поскольку хорошее совпадение тенденций по этим параметрам должно означать приблизительное постоянство эффективности элиминации, а при их несовпадении характер различий будет указывать на характер изменений эффективности элиминации.

Фактически такое сравнение уже проведено. Анализируя таб. 1 и 2, мы нашли, что

скорость эволюции в общем растет от низших форм жизни к высшим, несмотря на то что низшие формы в среднем более плодовиты, чем высшие (это естественно, поскольку высота организации в живой природе тесно сопряжена с индивидуальной устойчивостью, если не определяется ею, а плодовитость и индивидуальная устойчивость связаны между собой как обратные величины; Расницын, 1969, с. 167—175; 1971б). Таким образом, с уменьшением плодовитости и ослаблением общей элиминации скорость эволюции не уменьшается, как можно было ожидать, а растет. Следовательно, интенсивность элиминации, как суммарной, так и, вероятно, парциальной (по отдельным элиминирующим факторам), не оказывает ощутимого влияния на темпы эволюции. Очевидно, это влияние полностью перекрывается изменениями эволюционной эффективности элиминации, что возможно, лишь если последняя растет с повышением уровня организации, несмотря на одновременное снижение потока генетических вариаций. Поскольку максимальный поток вариаций, характерный для популяций слонов и китов, достаточен для их аномально быстрой эволюции, это означает, что суммарный поток не имеет значения (т. е. всегда избыточен), а эволюционная эффективность элиминации, основное (или единственное), что управляет темпами эволюции, определяется какими-то иными факторами. Определение этих факторов и будет нашей следующей задачей.

Эта задача имеет теоретико-эволюционное значение, потому что она связана с более широкой проблемой детерминированности эволюции — является ли живой мир глиной под пальцами отбора, имеет ли место тесная корреляция между характером отбора и характером рожденной им адаптации. Традиционно это один из важнейших пунктов спора между селекционистами и их оппонентами, так как первые, подчеркивая могущество отбора, склонны считать организацию живых существ пластичной, как глина, т. е. надежно определяемой (детерминированной) условиями и потому предсказуемой. Напротив, антиселекционистская литература переполнена примерами несоответствий между условиями и характером адаптаций, когда приспособления к одному и тому же фактору среды оказываются поразительно различными как по направлению, так и по глубине, совершенству (Любищев, 1982), так что даже близкородственные формы в сходных, казалось бы, условиях, могут вести себя совершенно по-разному (самый парадоксальный пример — крайне экстравагантная в репродуктивной сфере пятнистая гиена и вполне ординарная в этом отношении, близкая к ней полосатая гиена).

Приходится признать, что селекционизм еще не готов ответить на этот вызов. Конечно, для многих примеров такого рода найдены селекционистские объяснения, можно объяснить даже случай пятнистой гиены [например, как результат глубокой стабилизации признаков самца; сходным образом Шмальгаузен (1982, с. 290—291) объясняет развитие рогов у самки северного оленя; см. также: Gould, 1983], но это — объяснение *ad hoc*, т. е. гипотеза специально для данной ситуации и не более. Как известно, с помощью гипотез *ad hoc* в принципе можно объяснить все что угодно, т. е. слишком многое (слишком много частных, но слишком мало общих закономерностей), чтобы таким объяснениям можно было серьезно доверять (Поппер, 1983). Действительно, стабилизацией половых признаков можно объяснить особенности пятнистой гиены, но нельзя понять, почему у полосатой гиены и у всех других млекопитающих тот же фактор не вызвал сопоставимых изменений.

Причина этих трудностей лежит, по моему мнению, в том, что идеология современного селекционизма, базирующаяся на генетике популяций и потому исходящая из почти идеальной эволюционной пластичности популяций и видов, является эктогенетической системой взглядов, формально признающей значение внутренних факторов, но не учитывающей их в своих теоретических построениях. В результате эти построения ведут к заключению о детерминированности эволюции внешними условиями, что противоречит фактам.

Селекционистская парадигма (изначальной целесообразности не существует, адаптация есть продукт взаимодействия отбора с наличной организацией, т. е. продуктом отбора прежних поколений), по моему мнению, не имеет приемлемой альтернативы. Поэтому желательно найти совместимое с этой парадигмой и притом достаточно общее (допускающее обобщение и прогноз) объяснение обнаруженного противоречия. Отнюдь не претендуя на решение поставленной задачи, попытаемся отыскать какие-то подходы

к ней, анализируя механизмы, ограничивающие эволюционную эффективность элиминации и тем самым тормозящие эволюционный процесс.

Тривиальный механизм такого рода — циклический отбор (как в примере с коровкой *Adalia bipunctata*) и отбор, который быстро и хаотически меняет направление, обуславливая «броуновский» характер эволюции. В обоих случаях последовательные изменения гасят друг друга, и их суммарный эффект оказывается ничтожным.

Сходная ситуация возникает в условиях, когда воздействие, исходно не циклическое и не броуновское, оказывается таковым в результате специальных адаптаций. Этот механизм, вероятно, широко распространен, но до сих пор не привлекал особого внимания. Наиболее яркий из известных мне примеров описан Кайдановым (1966) для домашних кур. Им было показано, что существуют два типа петухов — сильный и слабый и что сильный петух (доминант) оставляет очень много потомства. Но если сильных петухов в стаде много, постоянные драки значительно снижают их участие в воспроизводстве, особенно у побежденных особей. Петухи слабого типа независимо от побед и поражений по участию в воспроизводстве уступают сильным петухам-победителям, но опережают побежденных. Поэтому в популяции, где сильных петухов мало, их среднее участие в воспроизводстве велико и половой отбор действует в их пользу, но обусловленное этим увеличение числа сильных петухов в последующих поколениях снижает их средний вклад в генофонд дальнейших генераций. В результате сильный половой отбор ведет не к изменению популяции, а к стабилизации ее состава по уже существующим генетическим вариантам. Одновременно это обуславливает постоянное присутствие в популяции запасных самцов, участие которых в размножении временно подавлено, но восстанавливается при понижении плотности либо самцов, либо популяции в целом.

Весьма вероятно, что какие-то подобные механизмы блокируют не только эффективность полового отбора, но и эволюционную результативность некоторых или многих других случаев интенсивной внутривидовой конкуренции, например, у растений, дающих густые всходы на подходящих участках (адаптация, предотвращающая внедрение видов-конкурентов ценой массовой гибели семян по мере их роста). Не исключено, что и внутрипопуляционная разнокачественность, лежащая в основе системы доминирования (иерархической организованности популяций животных) представляет собой аналогичную адаптацию, направленную на более надежное заполнение экологической ниши вида.

Таким образом, заметная часть общей элиминации (возможно, вся зависящая от плотности элиминации) результатами предыдущей эволюции оказывается выведенной из сферы эволюционно компетентного отбора, т. е. эволюционно неэффективной. Это, конечно, оказывает тормозящее влияние на темпы эволюции, но имеющиеся данные совершенно недостаточны для оценки масштабов такого влияния. Тем не менее представляется, что этот фактор не является единственным или решающим. Иначе пришлось бы допустить, что независимая от плотности элиминация медленнее эволюционирующих низших организмов даже в абсолютном измерении меньше, чем у высших, что кажется маловероятным. Кроме того, существуют и другие факторы, способные сильно влиять на темпы эволюции. Прежде всего речь идет о такой важной черте живого, как его дискретность.

Дискретность прямо следует из гомеостатической природы жизни, поскольку, как показал Эшби (1962), гомеостат работает только в условиях ступенчатых, т. е. дискретных изменений существенных переменных. Дискретность жизни проявляется на разных уровнях, эти проявления по-разному влияют на ход эволюции. Как показал С. М. Разумовский (1981), жизнь дискретна также в ценотическом и биогеографическом плане, хотя здесь дискретность внешне малозаметна и выявляется лишь в специальных исследованиях. Эта дискретность также имеет гомеостатическую природу, но основана на ином механизме. Биоценозы кондиционируют и выравнивают свою среду, причем способность оптимизации среды всегда ограничена, и в соответствии с этими ограничениями происходит демаркация ценотических границ.

Ценотико-географическая дискретность играет важную роль в снижении эффективности элиминаций и торможении эволюции, поскольку именно она обуславливает когерентный (по Красилову) характер эволюции, делая возможным совершенное разделение

экологического пространства и его эффективное заполнение. Выше уже было показано, сколь быстро идет такое заполнение экологических ниш. Но если все места заняты и эволюционировать уже некуда, неэффективность элиминации и торможение эволюции неизбежны.

Таким образом, ценоотико-географическая дискретность выступает как фактор внешнего для эволюционирующей группы торможения эволюции. Внутренним фактором служит таксономическая дискретность, под которой здесь понимается наличие разрывов (гиатусов) в спектре различий между группами. На этом явлении и вообще на внутреннем торможении эволюции нам придется остановиться подробнее.

Таксономическая дискретность распространена, по-видимому, значительно шире, чем мы привыкли думать, сосредоточив свое внимание на исключениях и трудных случаях и считая нормой не столько обычное, сколько понятное (дискретность двуполого вида за счет репродуктивной изоляции). Распространенность таксономической изоляции в принципе нетрудно проанализировать относительно объективными (Расницын, 1972) методами таксонометрии. Впрочем, опыт систематики и без этого свидетельствует, что надвидовые таксоны любого ранга обычно дискретны.

Среди различных форм таксономической дискретности общепризнана, как уже упоминалось, только дискретность обоеполого вида и только потому, что для нее существует объяснение, совместимое с теорией популяционной генетики. Это объяснение (биологическая концепция вида) гласит, что виды едины внутри себя благодаря нивелирующему влиянию обмена генами между его популяциями и дискретны между собой вследствие репродуктивной изоляции, блокирующей этот обмен. Но отсюда следует, что между степенью (полнотой и древностью) изоляции и степенью дивергенции должна существовать хорошая корреляция, которой в действительности нет. Сравнение близких обоеполых и партеногенетических видов у коловраток (Майр, 1974) и жуков-долгоносиков (Иванова, 1978; Жерихин, личное сообщение), обоеполых и бесполовых видов у низших водорослей (Полянский, 1956) и протистов (Полянский, 1957; Poljansky, 1977) показало, что однополые и бесполовые виды столь же дискретны, как и обоеполые.

Тормозящее (нивелирующее различия) влияние обмена генами на скорость дивергенции также не подтвердилось. К такому выводу пришел С. С. Шварц (1980), сравнивая виды млекопитающих с разной склонностью образовывать изоляты, о том же свидетельствуют популяции, изолированные с глубокой древности и тем не менее не достигшие видового уровня дивергенции. Так, популяции четырех или пяти из тридцати австралийских видов бессяжковых (*Protura*) на видовом уровне неотличимы от популяций с далеких материков и островов — Калимантан, Япония, Южная Африка, Европа (Тухеп, 1967). Бессяжковые нестойки к высушиванию и не покидают почву, поэтому трансконтинентальные миграции для них практически исключены, и, объясняя их распространение, нам, очевидно, не избежать ссылок на дрейф континентов (тем более что для бессяжковых известен и классический «дрейфовый» ареал вида, охватывающий оба побережья Атлантического океана, у *Delamarentulus tristani* Silv., распространенного на Коста-Рике и в Западной Африке; Тухеп, 1963). Но из этого автоматически следует возраст вида у бессяжковых, оцениваемый многими десятками, если не сотнями миллионов лет.

Известны и более прямые указания на большую древность некоторых видов. Так, в фауне эоценового балтийского янтаря (возраст не менее 40 млн. лет) сейчас известно 15 видов насекомых и клещей, на видовом уровне неотличимых от современных, а шитень *Triops cancriformis* (Schaffer) практически не изменился с раннего триаса (около 230 млн. лет), и даже вопрос о видовой самостоятельности пермских популяций остается нерешенным (Tasch, 1969).

Таким образом, биологическая концепция вида неверна и обмен генами не может нести ответственность за дискретность видов. Более правдоподобный механизм таксономической дискретности предложен Э. Майром, утверждавшим, что «эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменениям» (1974, с. 353)¹. Действитель-

¹ Судя по описанию, Майр представлял механизм устойчивости эпигенотипа в сущности идентичным механизму устойчивости нормального развития по М. А. Шишкину (1984 и статья в наст. сб.).

но, трудность изменения хорошо сбалансированного эпигенотипа означает существование труднопреодолимых барьеров на пути эволюционного изменения, откуда прямо следует неравномерность эволюции и дискретность эволюционирующих совокупностей. В пользу этого вывода свидетельствуют не только приведенные выше данные о таксономической дискретности, но и многочисленные более или менее прямые подтверждения неравномерности эволюции, собранные палеонтологией. Из них упомяну только об интересных данных, собранных в связи с дискуссией о гипотезе прерывистого равновесия. Хотя до сих пор не получено надежных доказательств геологически мгновенного характера эволюционных изменений, по крайней мере стало ясно, что эволюционный стазис (период, характеризующийся лишь броуновскими внутривидовыми изменениями) отнюдь не является экзотическим явлением (Татаринов, 1983).

Что же касается довольно многочисленных случаев отсутствия видимой таксономической дискретности, то считать их опровержением идеи Майра нельзя, по крайней мере при нынешнем уровне наших знаний. Самая сложная организация, самый напряженный компромисс не исключают ни внутривидовой, ни межвидовой изменчивости, и пределы этой изменчивости вполне могут в какой-то мере перекрываться даже при полной дискретности внутренней, невидимой для нас организации эпигенотипа разных видов или таксонов иного ранга.

Идея Майра, как она ни широка и продуктивна сама по себе, допускает дальнейшее расширение и обобщение. Устойчивость сбалансированного эпигенотипа можно рассматривать как одно из следствий теории систем, в частности, того ее утверждения, что ни одна система не может быть оптимизирована одновременно более чем по одному параметру. Оптимизация реальных систем возможна лишь как нахождение компромисса между противоречивыми требованиями оптимизации различных параметров (Расницын, 1986). Для живых существ с глубоко пронизывающими всю их организацию корреляциями и взаимозависимостями компромисс между противоречивыми требованиями оптимизации различных адаптивных функций должен быть особенно напряженным. Поэтому устойчивый эпигенотип (надежная для определенного круга условий система обеспечения индивидуального развития) должен быть организован по принципу глубоко проработанного компромисса между противоречивыми потребностями максимальной оптимизации всех адаптивных функций.

Отношение к живому существу как к адаптивному компромиссу не является в сущности чем-то совершенно новым. В последнее время к такой точке зрения, кроме Э. Майра, близко подошел, например, Н. Н. Воронцов, (1961, 1963), показавший, что обеспечение адаптивной функции может совершенствоваться разными способами (за счет разных подсистем), но при этом максимально эффективные варианты различных подсистем почему-то лишь ограниченно совместимы и не встречаются все вместе в одном организме (очевидно, найти компромисс между всеми ими пока не удалось). Значительно раньше близкие идеи борьбы (конкуренции) частей в организме высказывали В. Ру и А. Вейсман (Вейсман, 1905), до них в виде принципа компенсации или уравнивания — И. В. Гете и Ж. Сент Илер (см.: Дарвин, 1939, с. 377—378), а еще раньше как принцип экономии — Аристотель (1937).

Принцип адаптивного компромисса важен тем, что из него можно вывести широкий круг сравнительно легко проверяемых следствий. Наиболее общее — трудность изменения хорошо сбалансированной организации. Конечно, эта трудность не абсолютна, и в той мере, в какой изменения осуществимы, утрата адаптивного значения какой-либо функции будет вести к редукции обеспечивающих ее систем не только и не столько из-за бесконтрольного накопления мутаций, сколько из-за того, что редукция ставших ненужными систем позволяет дополнительно оптимизировать другие системы, сохранившие адаптивность. Это, кстати, должно касаться не только морфологической редукции, но и фиксации модификаций как процесса редукции морфогенетических механизмов, ответственных за выбор и осуществление альтернативных путей развития.

Для нас все же более существенна сама трудность перестройки однажды сформированного компромисса, существование лишь с трудом преодолимых барьеров на пути изменения сложившейся организации. По-видимому, эволюционный ландшафт не следует представлять так, как его обычно изображают: в виде адаптивных пиков, разделен-

ных долинами пониженной приспособленности и соединенных хребтами, по которой эволюционирующая группа может постепенно двигаться по направлению от исчезнувшего пика к сохранившемуся. Более правдоподобной выглядит модель Ф. Р. Шрама (Schram, 1983) — система лунок, разделенных барьерами адаптивной неустойчивости.

Трудность преодоления устойчивости однажды достигнутого удачного компромисса определяет многие важные свойства эволюционного процесса: малую эволюционную эффективность элиминации, неравномерность и заторможенность эволюции, дискретность живых существ.

Этим определяется тот факт, что организация живых существ — хрупкий и весьма капризный материал. Для всех этих следствий выше уже были приведены подтверждающие их данные; это позволяет сделать предварительный вывод о том, что концепция адаптивного компромисса, по-видимому, представляет продуктивный подход к пониманию природы жизни и характера ее эволюции. Конечно, это не все следствия, которые могут быть выведены из сделанного выше заключения. Некоторые из них будут обсуждаться ниже, другие, вероятно, еще ждут открытия и проверки.

Поскольку, несмотря на все барьеры, эволюция все же идет, хотя и ценой вымирания множества групп, не сумевших эти барьеры успешно преодолеть, попытаемся теперь понять, в каких условиях и каким образом один сбалансированный эпигенотип может быть превращен в другой. Для этого проанализируем реальные условия, в которых такая перестройка идет, причем идет относительно быстро, в надежде обнаружить факторы, облегчающие искомые изменения.

Хотя репродуктивная изоляция, как мы видим, не является необходимой для эволюции и даже не стимулирует ее (Гриценко и др., 1983, гл. 7), хорошо известно, что в условиях изолированных островов, водоемов и т. д. эволюция идет особенно быстро и часто приводит к образованию сильно измененных, даже гротескных форм. С. С. Шварц (1980), специально анализировавший этот парадокс, пришел к выводу (вполне совместимому с концепцией когерентной эволюции), что причина состоит в пониженной напряженности конкурентных отношений бедных, незаполненных (в эволюционном масштабе времени) островных биоценозах. Конкретно эволюционная роль незаполненности ценозов состоит, по Шварцу, в том, что ослабленная конкуренция делает возможной быструю одностороннюю специализацию. Этот вывод находится в полном согласии с концепцией адаптивного компромисса: предковый вид, попадая с материка в обедненный островной биоценоз, оказывается в условиях, смягченных по многим параметрам и допускающих дополнительную оптимизацию функций, оставшихся под жестким контролем среды, за счет других, не контролируемых столь же строго отбором.

Изложенная модель эволюции на островах интересна тем, что она одновременно соответствует концепции инадаптивной эволюции по Ковалевскому (Расницын, 1986). Но еще более важно, что она демонстрирует достаточно реальный механизм, способный преодолеть, сломать устойчивость хорошо сбалансированного адаптивного компромисса, тормозящего эволюцию. Естественно возникает вопрос, не может ли этот механизм действовать не только при заселении островов, но и в каких-то других ситуациях.

Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим некоторые другие случаи перехода группы в относительно мягкие условия — не будут ли и там наблюдаться ускорение эволюции и сходство ее с инадаптацией (увеличение размаха изменений при их односторонности, несбалансированности). Одним из таких случаев может быть переход в новую, еще не освоенную экологическую нишу. Поскольку каждый таксон — это, вероятно, своя экологическая ниша (Шварц, 1980), можно допустить, что некоторое временное смягчение условий характерно для ранних (сразу за завоеванием новой ниши) этапов эволюции таксона. Тогда, если наше предположение верно, на ранних этапах эволюции таксона следует ждать, во-первых, ускорения эволюции (как частоты, так и масштаба изменения), во-вторых, интенсивного отмирания вновь образующихся инадаптивных групп по мере заполнения ниши.

Хорошо известный палеонтологам факт массового вымирания и диверсификации, часто происходящих почти одновременно, причем периоды диверсификации следуют за периодами вымираний (Грант, 1980, рис. 32, 3), подтверждает, что освобождение

экологического пространства вымершими группами стимулирует эволюцию сохранившихся. Ускорение эволюции на ранних этапах истории таксона более конкретно демонстрирует факт приблизительного совпадения возраста рода и многих его видов (Шварц, 1980); это показывает, что значительная часть дивергенций происходит на самых ранних этапах эволюции возникшего таксона. Закон архайческого многообразия (Мамкаев, 1968) о том, что ранние этапы эволюции таксона отличаются резко повышенной изменчивостью организации, отчего виды и роды в это время могут различаться по признакам, позже характеризующим семейства и отряды¹, указывает на распространение инадаптивных изменений в это время. Еще более определенно об этом свидетельствует малая эволюционная устойчивость ранних членов таксона, отражающаяся в обилии коротких базальных ветвей едва ли не на любой филогенетической схеме, построенной с использованием богатого палеонтологического материала.

Все это позволяет сделать вывод, то переход группы в более мягкие условия обедненного биоценоза и незаполненной экологической ниши (т. е. условия, благоприятные для некогерентной эволюции, по Красилову) действительно провоцирует эволюцию, причем эволюцию существенно инадаптивную. В таком случае становление эвадаптивных групп, гармоничных, приспособленных к заполненным биоценозам и напряженным конкурентным отношениям, должно быть связано с последующим ужесточением условий (переходом к когерентной эволюции) и сопровождаться интенсивным вымиранием большинства вновь возникших групп, именно тех, которые неспособны достаточно быстро превратиться из инадаптивных в эвадаптивные (Расницын, 1986).

Заметим, что мягкие и жесткие условия в этом контексте имеют иной смысл, чем понятия мягкого и жесткого отбора Уоллеса, по крайней мере в интерпретации Мэйнарда Смита (1981).

Следующий вопрос, естественно возникающий из сделанного выше вывода — можно ли предполагать, что только смягчение условий способно провоцировать эволюцию. В этой связи проанализируем знаменитые опыты Г. Х. Шапошникова (1961, 1965, 1966, 1978), в которых пересадка тлей *Dysaphis anthrisci maicopica* Shar. с пригодного кормового растения *Anthriscus nemorosa* MB. сначала на малоприспособное (*Chaerophyllum bulbosum* L.), а затем на ранее совсем непригодное (*Ch. maculatum* Wild.) за считанное число поколений привела не только к значительным морфологическим изменениям, но и к утрате репродуктивной совместимости со своим видом и появлению ^{не}полной совместимости с *D. chaerophyllina* Shar., исконным потребителем *Ch. maculatum*.

Условия этого опыта трудно назвать мягкими. Тем не менее здесь обнаруживается важное сходство с эволюцией, спровоцированной смягчением условий — тот же односторонний, несбалансированный (инадаптирующий) характер эволюционно компетентного отбора. Действительно, в опыте способность питаться на новом растении-хозяине на какое-то время оказалась единственным жизненно важным комплексом адаптаций, а все остальные отошли на задний план. Конечно, опыт не был завершен, но если бы он был продолжен и перенесен в природу, то мы, вероятно, смогли бы наблюдать и следующий этап эволюции: испытание зарождающейся группы всесторонним, эвадаптирующим отбором, для которого важны все аспекты адаптации — питание, размножение, индивидуальная устойчивость разных стадий онтогенеза в условиях различной плотности популяции, конкурентоспособность и т. д. Немного шансов, что конкретная популяция выдержит это испытание, но они есть.

Результаты опытов Шапошникова интересны и важны, но поставленный вопрос все еще не получил ответа. Условия опыта в действительности были жесткими лишь для лаборатории, но не для природы: смертность личинок колебалась на разных его этапах от 15—22 до 53—75%, что при указанном для опыта (правда, лишь для его конечного этапа) значений плодовитости (36,6 личинок от одной партеногенетической самки) означает выживание как минимум около 10 (25%) личинок в потомстве каждой самки и, следовательно, почти десятикратный прирост попу-

¹ Эти данные, равно как и другие примеры инадаптивной эволюции, показывают бесперспективность попыток измерять скорость эволюции по изменениям отдельных признаков. По-видимому, скорость эволюции можно измерять только таксонами.

ляций в каждом поколении. Другими словами, смертность была весьма умеренной (очевидно, из-за устранения врагов тлей и других неблагоприятных воздействий), и не удивительно, что линии в эксперименте оказались весьма устойчивыми и смогли быть поддержаны в течение 50 поколений — срок, который кажется не очень вероятным для отдельных линий в природных условиях. Что же до самого факта пересадки на малопригодное и совсем непригодное растение, то он также не является чем-то необычным. В природе тли должны часто оказываться в подобном положении (то крылатую самку занесло ветром в неподходящий биотоп, то дождь или ветер сбили бескрылую тлю на другое растение), только это трудно заметить, потому что в природе в отличие от лаборатории насекомое не на своем месте обычно гибнет. Мы редко задумываемся, говоря о жестких, катастрофических и тому подобных условиях. Если даже в нормальных условиях в потомстве каждой самки из всех ее дочерей в среднем только одной удастся оставить свое потомство, если вымирание целых популяций — обычное явление даже в экологическом масштабе времени, если шансы на оставление потомства для каждой особи ничтожны в норме, то неясно, какие же условия могут быть катастрофическими?

Похоже, что ужесточения условий на таком уровне вообще не бывает, а эволюционное значение имеет попадание популяции в необычные условия, в которых исчезает адаптивное преимущество онтогенетической нормы перед абберациями развития и становится возможным инадаптивное преобразование существующей организации. Понятие ужесточения условий осмысленно, по-видимому, только в приложении к надвидовым группам, как изменение условий, ведущее к вымиранию значительной части видов. Впрочем, и здесь ужесточение условий означает лишь тривиальное (в эволюционном масштабе времени) вымирание видов, а его влияние на эволюцию ощущается лишь через освобождение экологического пространства, т. е. опять-таки как смягчение условий.

Понятие смягчения условий также требует дополнительного анализа. Смягчение условий само по себе означает лишь повышение выживаемости и, следовательно, рост популяции, который за считанное число поколений должен привести к насыщению экологического пространства и восстановлению нормальных для особи и популяции условий, включая нормальную (равновесную с плодовитостью) смертность. Изменение характеристик популяции в результате колебаний ее плотности («волн жизни»), как известно, происходит, но проявляется лишь в изменениях концентрации аллелей в рамках нормальной внутривидовой изменчивости. Тот факт, что колебание плотности популяции представляет собой самое заурядное явление и тем не менее случаев порожденного им необратимого эволюционного изменения до сих пор не описано, и служит основанием для вывода о несущественности этого явления для эволюции.

По-видимому, эволюцию провоцирует только одностороннее смягчение средового контроля организации, при котором лишь некоторые из адаптивных функций остаются под жестким контролем. Следует подчеркнуть, что вывод о необходимости смягчения условий (в указанном смысле) для преодоления устойчивости сбалансированного компромисса в какой-то мере прямо следует из того, что этот процесс должен включать этап разбалансировки, дестабилизации сложившейся организации (понятие дестабилизации в этом контексте предложено В. В. Жерихиным в докладе в Московском обществе испытателей природы в 1966 г.; см.: Деятельность..., 1967; это понятие использовано М. А. Шишкиным, 1984 и статья в наст. сб.; отбор по отдельному признаку, вызывающий общую дестабилизацию организации, был независимо обозначен Д. К. Беляевым, 1974, как дестабилизирующий отбор). Поскольку при дестабилизации адаптивность системы неизбежно снижается, перестройка едва ли может происходить без смягчения условий (если только популяция не обладает достаточно большим «запасом прочности» в виде резервной плотности). Из этого следует, между прочим, что нарождающаяся группа вряд ли может внедриться в уже оккупированную нишу и вытеснить ее владельца. Более правдоподобно, что она, как мы и предположили, либо займет нишу, освободившуюся при вымирании ее прежнего обитателя, либо сумеет создать (открыть) совершенно новую нишу. Свидетельства тому, что такое

происходит часто, достаточно многочисленны, но еще не показано, что данный путь является по крайней мере доминирующим. Проверка этого предсказания была бы важна для оценки всей концепции адаптивного компромисса. Однако выполнить ее трудно, поскольку условия существования популяции, как мы видели, едва ли могут быть серьезно ухудшены по сравнению с нормальными, а анализируя условия, близкие к нормальным, всегда очень сложно показать, что мы не упустили их смягчения по какому-либо фактору.

Независимо от того, является ли смягчение условий необходимым для эволюционного изменения, или оно лишь облегчает перестройку эпигенотипа, приведенные выше данные позволяют высказать в качестве рабочей гипотезы предположение, что эволюция на видовом и в особенности на более высоких таксономических уровнях возможна лишь в результате такого изменения условий, при котором действующий на популяцию отбор становится существенно односторонним, инадаптирующим. Только такой отбор представляется способным преодолеть устойчивость прежнего хорошо сбалансированного адаптивного компромисса, однако вновь возникшая инадаптивная группа должна пройти жесткий контроль эвадаптирующего отбора и под его действием восстановить свою сбалансированность и тем самым свою устойчивость. Другими словами, эволюционное изменение должно происходить в два этапа — сначала как инадаптация, затем как эвадаптация, в условиях, благоприятствующих проявлению черт сначала некогерентной, а затем когерентной эволюции биоценоза.

Одна из важных особенностей нашей модели эволюции — относительно малая предсказуемость результатов ее действия (весьма неполное соответствие между условиями протекания эволюции и ее результатами). Это, конечно, ^{ограничительное} ~~несовершенное~~ свойство модели, но одновременно и важное ее достоинство по сравнению с обычными представлениями, явно или неявно считающими эволюционирующую популяцию мягкой глиной под пальцами отбора. Картина действительно заманчивая, но прямо следующее из нее однозначное соответствие между воздействием и эволюционным ответом предполагает высокую степень равномерности и предсказуемости эволюции, что и реализуется в теории эволюции популяций, но, как мы видели, в действительности не имеет места. В противоположность этим взглядам концепция адаптивного компромисса приводит в соответствие с селекционистской парадигмой широкий круг фактов, ранее казавшихся ей противоречащими.

Мы уже видели, что подход к адаптации как к компромиссу позволяет привести в соответствие с той же парадигмой и другую не менее важную наблюдаемую закономерность, которую до сих пор не удавалось прямо вывести из селекционистских предположений, — неравномерность эволюционного процесса. Неравномерность эволюции может быть представлена в виде трехчленного цикла: инадаптация—эвадаптация—стазис с очень быстро протекающими первыми, эволюционными этапами и долго, иногда неопределенно долго длящимся периодом эволюционной стабильности.

Сходство этой модели с моделями, предложенными палеонтологами (Симпсон, 1948; Eldredge, Gould, 1972; Stanley, 1975; Gould, Eldredge, 1977) и генетиками (Carson, 1975), несомненно, но его все же не следует переоценивать. Все модели преследуют одну и ту же цель — ввести неравномерность эволюционного процесса в рамки селекционистской парадигмы. Однако предполагаемые механизмы этой неравномерности в разных моделях различны, и сравнение моделей требует детального анализа обоснованности соответствующих механизмов. Не проводя такого анализа во всех подробностях, выскажу все же предположение, что развиваемая здесь концепция основана на более универсальном и пока не встретившем серьезных трудностей механизме. Поэтому нашу первую задачу — объяснение заторможенности, неравномерности и ограниченной предсказуемости эволюции можно считать в первом приближении выполненной.

Этого нельзя сказать о второй задаче — объяснении причин наблюдаемой корреляции между ^{тем} типами эволюции и систематическим положением группы. Очень многое здесь остается неясным, но ограничиться подобной констатацией, мне кажется, нельзя. Дело не только в том, что проблема важна сама по себе, но и в том, что имеющиеся данные на первый взгляд противоречат самой концепции адаптивного компромисса. Действительно, если основным тормозящим эволюцию фактором мы считаем компромиссную

природу адаптации, и в частности трудность изменения хорошо сбалансированного эпигенотипа, то следует ожидать усиления торможения с усложнением и повышением уровня организации эволюционирующей системы. На самом же деле, ситуация обратная.

Постараемся сконструировать гипотезу для объяснения обнаруженного противоречия между предсказаниями концепции адаптивного компромисса и наблюдаемым распределением скоростей эволюции. Заранее должен сказать, что эта попытка не будет вполне успешной, что речь идет не о решении поставленной задачи, а лишь о поисках каких-то подходов к такому решению. Прежде всего отметим, что повышенная трудность изменения высших организмов, предсказываемая концепцией адаптивного компромисса, означает меньшую частоту возникновения у них адаптивных изменений, но ничего не говорит о других параметрах, определяющих скорость эволюции (величина единичного изменения, направленность изменений, влияющая на суммарный эффект ряда единичных изменений, и т. д.). Увеличение масштаба единичного изменения с повышением организации действительно весьма вероятно, поскольку чем более сложна и целостна система, тем менее вероятно для нее поверхностное, частичное изменение, тем скорее изменение будет глубоким, затрагивающим многие стороны ее организации. Однако это может компенсировать снижение частоты изменений и даже привести к увеличению скорости эволюции. А ведь это не единственный механизм, который может избирательно увеличивать скорость эволюции высших групп организмов. Другим таким фактором является, по-видимому, направленность изменений, своего рода ортогенетический эффект, повышающий кумулятивный эффект ряда последовательных изменений. Действительно, при ненаправленном, хаотическом характере внешних изменений, благоприятствующем броуновской эволюции, случайный возврат условий в состояние, близкое к существовавшему ранее, будет воспринят как таковой лишь организмами, которые за время, разделяющее эти сходные условия, изменились поверхностно, неглубоко. При более глубоком, целостном преобразовании организации возврат к объективно прежней ситуации измененная система субъективно воспримет как совершенно новую ситуацию, требующую соответствующих, т. е. новых, адаптаций. В результате эволюция высших форм жизни будет включать меньший броуновский компонент по сравнению с низшими, что должно увеличивать эффект суммы последовательных изменений за длительное время.

Существенно также, что напряженность компромисса, затрудняющая его перестройку, определяется не только внутренними факторами (степенью взаимовлияния систем обеспечения различных функций), о чем шла речь выше. Не менее важны жесткость и особенно всесторонность внешнего (средового и преимущественно ценотического) контроля над адаптивностью системы, определяющие возможность изменения одних ее подсистем ценой снижения адаптивности других. Правда, наше неумение сравнивать уровень внешнего контроля у разных групп исключает на современном этапе возможность прямо оценить его влияние на распределение темпов эволюции. Поэтому нам остаются только обходные пути, например, сравнение общей устойчивости разных организмов и их групп к изменениям условий, так как эволюционирующая система воспринимает эти изменения именно как изменения контроля над адаптивностью отдельных функций. Однако этот путь также не слишком продуктивен.

Мы можем, например, попытаться сравнить характер индивидуальной и популяционной устойчивости в группах разного эволюционного уровня. Индивидуальная устойчивость тесно связана с автономизацией организма от среды и поэтому растет с повышением уровня организации. Казалось бы, это должно вести к повышению и эволюционной устойчивости, т. е. к замедлению эволюции высших форм, но дело в том, что автономизация весьма энергоемка, поскольку требует более тонкой и быстрой оценки состояния среды, без которой невозможны упреждающие реакции на неблагоприятные изменения. Это ведет к повышению зависимости от источников пищи; как пишет С. А. Северцов, «крокодилы в зоологическом саду довольствовались 36 г мяса в день. Близким по весу пантерам и леопардам дают 3,5—4 кг мяса в день» (1941, с. 288). Механизмы автономизации рассчитаны на нормальные, привычные для вида изменения условий, они оппортунистичны, как все адаптации, и их совершенство, достигаемое ценой повышенной потребности в энергии, отнюдь не гарантирует более высокой эволюционной устойчивости к новым для вида условиям.

Популяционная устойчивость определяется избыточной (резервной) плотностью популяции, вызывающей повышение смертности и (или) снижение плодовитости по зависимым от плотности факторам, влияющим на численность популяции (Van Valen, 1976). Популяционная устойчивость универсальна, поскольку снижение избыточной плотности одинаково компенсирует снижение средней выживаемости независимо от того, чем вызвано это снижение. Однако она ограничена и способна противостоять только такому снижению выживаемости, которое может быть компенсировано снижением смертности и ростом плодовитости по зависимым от плотности факторам в ответ на снижение плотности популяции, на «срабатывание» избыточной плотности. Поэтому для нашей проблемы наиболее важно, имеется ли корреляция между этой величиной и уровнем организации. Прямое численное сравнение избыточной плотности, скажем, у бактерий и млекопитающих кажется рискованным, и мы снова выберем обходной путь анализа факторов, влияющих на эту плотность и одновременно зависящих от эволюционного уровня. Объем избыточной плотности в целом определяется положением порогов устойчивой плотности, нижнего, за которым популяция вымирает из-за слабости необходимого для выживания взаимодействия особей, и верхнего, превышение которого невозможно из-за ограниченности ресурсов. Нижний порог возникает (или повышается), например, с появлением полового процесса, точнее, связан с необходимостью встречи двух особей, причем не любых двух, для успешного размножения. Сходный эффект дают и адаптации кондиционирования среды (ее изменения в благоприятном направлении деятельностью группы особей).

Первый фактор явственно (хотя и не жестко) связан с высотой организации (партеногенез и бесполое размножение наблюдаются и в довольно продвинутых группах организмов), для второго такая связь не очевидна, но допустима, поскольку высокая организация благоприятствует развитию более эффективных форм взаимодействия. В целом можно предположить, что повышение организации сопряжено с определенным повышением нижнего порога устойчивой плотности популяции и, следовательно, некоторым снижением устойчивости к неблагоприятным воздействиям.

Верхний порог устойчивой плотности в конечном счете определяется величиной перехватываемого популяцией потока энергии и зависит от энергетических потребностей особи (поскольку обсуждавшиеся выше факторы, влияющие на нижний порог устойчивой плотности, зависят от плотности особей, а не биомассы, то и здесь приходится оперировать тем же показателем). Энергетические же потребности особи явно растут с повышением организации, во-первых, за счет дополнительных затрат на автономизацию, во-вторых, из-за более крупных в среднем размеров высших организмов. Рост энергозатрат особи с повышением уровня ее организации и соответствующее снижение верхнего порога устойчивой плотности должны быть относительно быстрыми, вероятно, более быстрыми, чем повышение нижнего порога, поэтому эволюционное значение этого фактора (снижение устойчивости высших форм к внешним изменениям) должно быть особенно большим.

Существует также механизм связи между уровнем организации и устойчивостью к изменениям условий, который трудно интерпретировать как частный случай влияния индивидуальной или популяционной устойчивости.

Устойчивость в изменяющихся условиях в немалой степени зависит от того, насколько организмы способны найти в новой среде мало изменившиеся островки, убежища и удержаться в них. Отчасти это определяется расселительными способностями организмов, связь которых с высотой организации, если и существует, вряд ли очень велика, отчасти их размерами (там, где мелкие формы могут найти себе мало изменившиеся микробиотопы, крупные часто оказываются вынужденными измениться или вымереть). Поскольку размеры определены, хотя и не строго, связаны с высотой организации (малые размеры ограничивают возможность усложнения, а крупные требуют какой-то минимальной сложности хотя бы для жизнеобеспечения и координации действий удаленных частей организма), этот фактор также должен снижать эволюционную устойчивость высших форм жизни.

Перечисленными выше факторами вряд ли исчерпывается все разнообразие связей между высотой организации и устойчивостью, определяющей темпы эволюции. Однако другие механизмы не столь очевидны. Нам удалось обнаружить один фактор, который, если концепция адаптивного компромисса верна, должен снижать темпы эволюции выс-

ших форм жизни (трудность изменения сложной сбалансированной системы), и несколько факторов, действующих в противоположном направлении. Это увеличение масштаба разового изменения и сильнее выраженная направленность эволюции более высших форм жизни, и снижение их эволюционной устойчивости, обусловленное сближением порогов устойчивой плотности (из-за полового размножения и дополнительных энергозатрат на автономизацию и рост размеров особи) и связью между размерами особи и доступностью убежищ при общем изменении обстановки. Теперь хотелось бы получить из независимых источников данные о фактической эффективности этих факторов, чтобы оценить их относительное значение и интегральный эффект. Только тогда мы получим возможность судить о том, насколько правдоподобно наше объяснение парадокса скоростей эволюции: действительно ли совокупность этих факторов обеспечивает ускорение эволюции эволюционно продвинутых групп организмов. Эти же данные позволили бы нам проверить предсказания гипотезы адаптивного компромисса о существовании факторов, выше охарактеризованных как внутренние (первые два из перечисленных в этом абзаце).

К сожалению, реальные возможности такой проверки невелики. Многочисленные и одновременно заслуживающие доверия данные об эволюционной устойчивости дают нам, по-видимому, только палеонтологические наблюдения, именно сравнение темпов вымирания и изменения систематического состава групп с разными характеристиками. Проведенное выше сравнение таких темпов у высших и низших организмов в этом плане бесполезно, так как его результаты как раз и требуют объяснения. Напряженность компромисса, которую мы связываем со сложностью и высотой организации, должна оказывать на эволюционный процесс столь сложное и разностороннее влияние, что вычленив его компоненты таким методом невозможно, а прямые подходы к разделению эффектов трудности изменения организации, масштаба и направленности единичных изменений пока не ясны. Поэтому возможность ответа на актуальный вопрос о том, верны ли упомянутые предсказания выдвинутой гипотезы, представляется весьма проблематичной.

Больше оптимизма внушает перспектива анализа тех факторов, которые связаны со сложностью организации и одновременно предполагаются влияющими на темпы эволюции, в частности половое размножение и размеры особи. Мы можем сравнить, например, темпы эволюции у близких по уровню организации (лучше всего просто таксономически близких) обоеполых и бесполоых либо партеногенетических групп, равно как и групп, различающихся средними размерами, но и здесь остаются определенные трудности. Сравнивая группы по типу размножения, мы вынуждены сопоставлять обоеполые формы с вторично утратившими это свойство партеногенетиками и бесполоыми организмами, поскольку группы, первично лишенные нормального двуполого размножения (в основном это прокариоты), слишком сильно отличаются от двуполоых по уровню организации. Нам же наиболее важно оценить эффект приобретения двуполости, а не его утраты, поскольку между первично и вторично лишенными двуполости группами могут оказаться какие-то различия в интересующем нас аспекте.

В случае сравнения групп, различающихся размерами особей, сложным оказывается разделить влияние размеров на эволюционную устойчивость через снижение верхнего порога устойчивой плотности популяции и через снижение доступности рефугиев (не изменившихся биотопов) при изменениях внешней среды. Здесь возможны обходные пути — сравнение темпов эволюции групп, различающихся либо миграционными способностями, облегчающими поиск рефугиев, либо порогами устойчивой плотности, а в конечном сходными между собой.

Фактические данные, необходимые для решения поставленных вопросов, собраны лишь в ограниченной степени. Данные табл. 1 и 2 позволяют увидеть, что средние темпы вымирания и обновления систематического состава у крупных млекопитающих заметно выше, чем у мелких. Существенно также, что в течение плейстоценовых перестроек биоты средних и высоких широт северного полушария состав млекопитающих, как известно, менялся резко и неоднократно, тогда как из 2000 видов насекомых, известных для тех же условий, вымершими считаются лишь около 30, а может быть и меньше (Назаров, 1984).

Влияние расселительных способностей на эволюционную устойчивость также подтверждают данные таблиц, свидетельствующие, что среди теплокровных аномально низ-

кими темпами эволюции обладали рукокрылые и летающие птицы. Все это позволяет сделать вывод о том, что увеличение размеров особи действительно снижает эволюционную устойчивость и что уменьшение доступности рефугиив для крупных организмов должно играть в этом заметную роль. Другие необходимые группы данных еще предстоит собрать, поэтому предположения об эволюционной роли факторов, сближающих пороги устойчивой плотности популяций, включая влияние полового размножения и размеров особи на эти пороги, приходится оставить пока без прямого подтверждения.

В итоге анализ возможных причин аномально быстрой эволюции высших организмов показал, что некоторые из выдвинутых предположений хорошо согласуются с фактами. Некоторые другие предположения могут быть проверены в дальнейшем, способы прямой проверки третьих пока вообще не ясны, но в целом, хотя поставленная задача еще далека от разрешения, все же намечены реальные пути продвижения к цели. При этом весьма существенно, что нам пока не удалось вывести из концепции адаптивного компромисса таких следствий и предсказаний, которые входили бы в противоречие с фактическим материалом, насколько этот материал известен автору.

В заключение хочу выразить глубокую благодарность моим коллегам (В. В. Жерихину, А. Г. Пономаренко, А. С. Раутиану, М. А. Шишкину, Палеонтологический институт АН СССР; А. Г. Креславскому, А. В. Михееву, кафедра дарвинизма МГУ; С. П. Расницын, Институт медицинской паразитологии и тропической медицины), чьи советы и критика сделали возможным написание этой работы. П. Г. Данильченко, В. В. Жерихину, Е. Н. Курочкину и Е. К. Сычевской (Палеонтологический институт АН СССР) я обязан предоставлением материалов для расчетов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристотель. Биомедгиз. 1937. 220 с.
- Беляев Д. К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. С. 76—84.
- Берман З. И., Завадский К. М., Зеликман А. Л., Парамонов А. А., Полянский Ю. И. Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967. 490 с.
- Божич С. П. О вымирании видов (попытка математического анализа) // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32. С. 45—55.
- Вейсман А. Лекции по эволюционной теории. М.: Изд-во М. и С. Сабашниковых, 1905. Т. 1. 505 с.
- Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы у грызунов и принцип компенсации функций // Докл. АН СССР. 1961. Т. 136, № 6. С. 1494—1497.
- Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций // Зоол. журн. 1963. Т. 48, вып. 9. С. 1289—1305.
- Гладенков Ю. Б. Морской верхний кайнозой северных районов. М.: Наука, 1978. 194 с. (Тр. ГИН АН СССР; Т. 313).
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 480 с.
- Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В., Северцов А. С., Соломатин В. М. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1983. 194 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора // Сочинения. М.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 3. С. 270—678.
- Деятельность межсекционного семинара по проблемам эволюции с октября 1965 г. по апрель 1966 г. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. вып. 4. С. 136—138.
- Жерихин В. В., Расницын А. П. Биоценологическая регуляция макроэволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 77—81.
- Иванова Л. С. Сравнительное изучение партеногенетических долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР. 1978. 18 с.
- Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. 270 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Кайданов Л. З. Анализ действия полового отбора в популяциях кур // Журн. общ. биологии. 1966. Т. 27, № 1. С. 71—79.
- Красилов В. А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики: Материалы симпозиума. Владивосток, 1969. С. 12—30.
- Лобушев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 280 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Мамкаев Ю. В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии, 1968. Т. 29, № 1. С. 48—56.
- Макро- и микроэволюция. Тарту, 1980. 236 с.
- Мэйнард Смит Дж. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 272 с.
- Назаров В. И. Реконструкция ландшафтов северо-востока Белоруссии в антропогене по палеозоологическим данным. М.: Наука, 1983. 96 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 205).

- Невеская Л. А., Скарлато О. А., Старобогатов Я. И., Эберзин А. Г. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков // Палеонтол. журн. 1971. № 2. С. 3—20.
- Основы палеонтологии. М.: Госгеолтехиздат, 1959—1964.
- Полянский В. И. О виде низших водорослей // Комаровские чтения. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1956. 73 с.
- Полянский Ю. И. О внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших // Вестн. ЛГУ. 1957. № 21. С. 45—64.
- Поплер К. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс, 1983. 606 с.
- Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Расницын А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука, 1969. 196 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 123).
- Расницын А. П. О таксономическом анализе и некоторых других таксономических методах // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 23, № 1. С. 60—76.
- Расницын А. П. Инадаптация и эвадаптация // Палеонтол. журн. 1986. № 1. С. 3—7.
- Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1981. 318.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Татаринцов Л. П. Палеонтология и теория эволюции // Вестн. АН СССР. 1983. № 12. С. 40—49.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.; 2-е изд. 1977. 302 с.
- Шапошников Г. Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidodea) в процессе естественного отбора (экспериментальное исследование) // Энтомол. обзор. 1961. Т. 40, № 4. С. 739—762.
- Шапошников Г. Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // Энтомол. обзор. 1965. Т. 44, № 1. С. 3—25.
- Шапошников Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтомол. обзор. 1966. Т. 45, № 1. С. 3—35.
- Шапошников Г. Х. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, № 1. С. 15—33.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1984. Т. 15, № 2. С. 115—136.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 494 с.
- Шмальгаузен И. И. Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 384 с.
- Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с.
- Эшби У. Р. Конструкция мозга. М.: Изд-во иностр. лит. 1962. 398 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1976. 336 с., 2-е изд. 1981. 344 с.
- Carson H. L. T. The genetics of speciation at the diploid level // Amer. Natur. 1975. Vol. 109. P. 83—92.
- Dobzhansky Th. Species of Drosophila // Science. 1972. Vol. 177. P. 664—669.
- Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism // Models in Paleobiology / Ed. T. J. M. Schopf. San Francisco: Freeman, 1972. P. 82—115.
- Gould S. J. Hen's teeth and horse's toes. N. Y.: L. Norton, 1983. 413 p.
- Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. P. 115—151.
- Gressitt J. L. Evolution of endemic Hawaiian cerambycid beetles // Pacif. Insects. 1978. Vol. 18. P. 137—167.
- Hardy D. E. Diptera: Cyclorhapha II. Ser. Schizophora. Sect. Acalyptrata I: Family Drosophilidae // Insects of Hawaii / Ed. E. C. Zimmermann. Honolulu: Univ. Hawaii press, 1965. Vol. 12. 814 p.
- Juvik J. O., Austrius A. N. The Hawaiian avifauna: biogeographic theory in evolutionary time // J. Biogeogr. 1979. Vol. 6. P. 205—224.
- Kurten B. Pleistocene Mammals of Europe. Chicago: Aldine, 1968. 317 p.
- Poljansky G. I. Some aspects of the species in asexually reproducing Protozoa // Protozoology. 1977. Vol. 3. P. 17—23.
- Raup D. M. Cohors analysis of generic survivorship // Paleobiology. 1978. Vol. 4. P. 1—15.
- Rotondo G. M., Springer V. G., Scott G. A. J., Schlanger S. O. Plate movement and island integration — a possible mechanism in the formation of endemic biotas, with special reference to the Hawaiian Islands // Syst. Zool. 1981. Vol. 30. P. 12—21.
- Schram F. R. Method and madness in phylogeny // Crustacean Phylogeny / Ed. F. R. Schram. Rotterdam: Balkema, 1983. P. 331—350.
- Stanley S. M. A theory of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1975. Vol. 72. P. 646—650.
- Stanley S. M. Chronospecies longevity, the origin of genera, and the punctation model of evolution // Paleobiology. 1978. Vol. 4. P. 26—40.
- Tash P. Branchiopoda // Treatise on Invertebrate Paleontology, Arthropoda 4. 1969. Vol. 1. Pt. R. P. 128—191.
- Templeton A. R. Once again, why 300 species of Hawaiian Drosophila // Evolution. 1979. Vol. 33. N 1. Pt. 2. P. 513—517.

- Treatise of Invertebrate Paleontology. Bivalvia. 1969. 952 p. (Geol. Amer. Inc. and Univ. Kans.; Vol. 1/2, pt. N).
- Tuxen S. L. Art- und Gattungsmerkmal bei den Proturen // Entomol. medd., 1963. Bd. 32. S. 84—98.
- Tuxen S. L. Australian Protura, their phylogeny and zoogeography // Ztschr. zool. Syst. und Evolutionforsch. 1967. Bd. 5, H. 1/2. S. 1—53.
- Van Valen L. A new evolutionary law // Evol. Theory. 1973. Vol. 1. P. 1—30.
- Van Valen L. Two modes of evolution // Nature. 1974. Vol. 259, N 5481. P. 298—300.
- Van Valen L. Energy and evolution // Evol. Theory. 1976. Vol. 1, N 7. P. 179—229.

УДК 575.83

КРИТЕРИИ И УСЛОВИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ АРОМОРФНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

А. С. Северцов

Кафедра дарвинизма МГУ

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Понятие уровня организации в отличие от современной системной трактовки первоначально (со времен Аристотеля) применялось к организму; под более высоким уровнем организации понимали более сложное строение, более высокую дифференцированность его частей.

Термин «ароморфоз» введен А. Н. Северцовым в 1914 г. (1967) для обозначения как тех признаков, которые характеризуют более высокий уровень организации, так и направления эволюции, приводящего к формированию этих признаков. Ароморфоз, согласно А. Н. Северцову, один из четырех выделенных им путей достижения биологического прогресса или, что то же самое, одно из главных направлений эволюции. И. И. Шмальгаузен (1939, 1969) сохранил подход Северцова к концепции биологического прогресса, однако вывел ценогенез из состава главных направлений эволюции, показав, что часть провизорных приспособлений интерпретируется как ароморфозы, а часть — как идиоадаптации (Матвеев, 1967). Понятие же идиоадаптации он дифференцировал на алломорфоз (преобразование организации без ее повышения или упрощения) и специализацию (выработку узких, односторонних приспособлений).

В результате претерпело переопределение и само понятие ароморфоза. А. Н. Северцов подчеркивал, что ароморфоз — это прежде всего усложнение организации, хотя у него и содержалось указание на то, что ароморфоз — это универсальное приспособление. С. А. Северцов (1936) и И. И. Шмальгаузен (1939), оценивая главные направления эволюции с точки зрения адаптивного значения наблюдаемых преобразований, показали, что ароморфоз независимо от степени перестройки организации потомков по сравнению с предками — это приспособление широкого значения. Алломорфоз, по Шмальгаузену, — приспособление к диапазону внешних условий не более широкому, чем у предков, а специализация — узкое приспособление — адаптация к условиям среды менее сложным, чем у предков. Вместе с тем Шмальгаузен специально подчеркнул, что, поскольку эволюция всегда связана с преобразованиями организации, термин ароморфоз наиболее адекватно отражает суть явления.

В отечественной литературе по предложению Тахтаджана (1966) получил некоторое распространение термин «арогенез» (равно: алломорфоз — аллогенез, теломорфоз — телогенез и т. д. см.: Завадский, 1968). Строго говоря, следовало бы различать арогенез как направление эволюции и ароморфоз как преобразование организации, характеризующее это направление. Однако в данной статье вслед за Шмальгаузенем принят единый термин — ароморфоз, так как разделение направления эволюции как такового и свойственных этому направлению преобразований организации в значительной степени условно, а окончание «морфоз» приоритетно.