

УДК 591.526+576.16:576.12

ДИНАМИКА КЛОНОВ, ПОПУЛЯЦИЙ И ВИДОВ И ЭВОЛЮЦИЯ

Г. Х. ШАПОШНИКОВ

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Клоны, популяции и виды представляют собой динамические системы, в которых в процессе естественного отбора происходят адаптивные преобразования: 1) регуляторные, обратимые, обеспечивающие гомеостаз системы в изменчивой среде без качественного изменения генофонда; 2) филогенетические, при которых адаптация к постоянной или постепенно изменяющейся среде ведет к медленным преобразованиям, не нарушающим устойчивость системы, и 3) квантовые, при которых адаптация к новой среде ведет к дестабилизации системы и затем ее быстрой и глубокой перестройке. В случаях 2) и 3) преобразования эволюционные, они связаны с качественными изменениями генофонда, направлены и необратимы. Все три типа адаптивных преобразований рассматриваются на конкретных примерах как панмиктических, так и клональных популяций и видов. Подчеркивается необходимость в комплексных исследованиях динамики популяций и видов всех типов, без чего невозможно управление эволюцией популяций, видов и биогеоценозов.

По словам М. М. Камшилова (1975), на наших глазах совершается революционный переход от эволюции, управляемой стихийными биологическими факторами, к эволюции, управляемой человеческим сознанием. Этот переход лишь начинается, и пока что управлять мы только учимся, в основном на ошибках, часто непоправимых. При прогнозировании тех или иных изменений, вносимых человеком в культурные или дикие ландшафты, на первый план выступает значение экологических, биогеоценологических закономерностей. Это всем ясно. Однако не все специалисты сознают необходимость учитывать при этом не только нынешнее состояние популяций и видов, но и возможности их быстрого адаптивного преобразования.

Наблюдая в опытах или в природе те или иные генетические и фенетические изменения, мы далеко не всегда понимаем причины этих изменений и в большинстве случаев не умеем определить их эволюционную значимость. Между тем некоторые исследователи нередко пользуются термином «микрорэволюция» в отношении чуть ли не любых популяционных изменений. Правильнее было бы говорить о динамике генетического и фенетического состава популяций и видов, подобно тому, как мы говорим о динамике численности. Понимать под этим следует широкий круг преобразований кратковременных, например сезонных и долговременных, обратимых и необратимых, объяснимых и непонятных.

Динамика клонов, популяций и видов осуществляется, как правило, в процессе естественного отбора и носит адаптивный характер. Однако возможны и такие случаи, когда благодаря дрейфу генов преобразования протекают без изменения фенотипов или их адаптивной ценности и поэтому без отбора и без приспособительной направленности и в то же время имеют необратимый характер; таким способом, по-видимому, могут возникать виды-двойники (Шварц, 1973).

В статье речь пойдет лишь о тех преобразованиях, которые имеют адаптивное значение независимо от того, возникают они в процессе

явного или, как его иногда называют, дарвиновского отбора (дифференциальное выживание) или без видимого его участия, т. е. за счет скрытого отбора (дифференциальное размножение), или может быть вообще без отбора. В качестве основного фактического материала в статье используются тли— группа насекомых, давно известная автору и обладающая исключительным разнообразием популяций как панмиктических, так и клональных.

Клон, популяция и вид имеют резерв изменчивости, используемый в процессе естественного отбора для их адаптивных преобразований, которые можно свести к трем основным типам: регуляторные, филетические и квантовые. В дальнейшем изложении каждый из этих типов будет сначала охарактеризован кратко в обобщенной форме, а затем уже проиллюстрирован и разобран на конкретных примерах.

РЕГУЛЯТОРНЫЕ АДАПТИВНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

Регуляторные (гомеостатические) преобразования связаны с функционированием популяций в пределах амплитуды колебаний местных условий. Они могут приводить к заметным изменениям в соотношении разных фенотипов и генотипов, однако не оказывают сколько-нибудь существенного влияния на качественный состав генофонда популяции. Движущий отбор при этом манипулирует в основном лишь с особенностями, свойственными одной местной популяции, тогда как особенности, присущие всем популяциям вида, охраняются стабилизирующим отбором, который поэтому преобладает. Генетические и фенетические изменения возникают быстро, однако они обратимы, не выходят за пределы нормы реагирования клона или популяции; эволюционных изменений ни популяция, ни составляющие ее клоны и особи не претерпевают.

Клоны, т. е. группировки особей, происходящие от одной особи в результате бесполого или однополого размножения или облигатного самооплодотворения, организованы много проще, чем популяции, поэтому на них легче проследить элементарные преобразования. Обратимые изменения в клонах изучались на многих объектах, и во многих исследованиях была показана их адаптивная направленность. Известен ряд случаев, когда фенотип особей, измененный под влиянием новых условий, после возврата клона в прежние условия сохранялся в течение нескольких или многих поколений, лишь постепенно возвращаясь к исходному состоянию. Для такого рода явления был предложен термин «длительная модификация» (Jollos, 1921). Генетическая сущность феномена до сих пор неясна и, вероятно, молекулярно-генетические механизмы в разных ситуациях различны. Длительные модификации наблюдались в экспериментах со многими животными, растениями, грибами и протистами, главным образом с инфузориями; примеры можно найти в сводках Хагемана (1962) и Джинкса (1966). Сходные преобразования наблюдались и в клонах тлей и поэтому в настоящей статье они условно названы длительными модификациями, хотя авторы исследовавшие этот феномен у тлей, не пользовались таким термином. Во всех экспериментах с тлями длительные модификации возникали в связи со сменой растений-хозяев, т. е. под влиянием тех же факторов, какие действуют в природе.

Наибольший вклад в изучение длительных модификаций у тлей внесен работами Е. С. Смирнова, проведенными на кафедре энтомологии МГУ с партеногенетическими клонами *Neomyzus circumflexus* Buckt. (Смирнов, Келейникова, 1950; Самохвалова, 1951, 1954; Смирнов, Чувахина, 1952, 1953; Смирнов, 1961). Основные итоги опытов сводятся к следующему: при переносе тлей на новое, пригодное растение (неважно, лучшее или худшее для них, чем исходное) они по-

степенно от поколения к поколению изменяются и приобретают новые плодовитость, скорость развития, размеры, рисунок дорсальной склеротизации кутикулы, специфичные для жизни тлей на данном виде растения. При этом для плодовитости тлей имеют место характерные колебания, размах которых от поколения к поколению уменьшается, пока не устанавливается адаптивная для жизни на данном растении норма. После возвращения тлей на прежнего хозяина также наблюдается постепенное затухание колебаний, пока не восстанавливается прежний фенотип. Чем дольше тли живут на новом растении до переноса на прежнее, тем в общем дольше они сохраняют способность передавать по наследству новый фенотип.

Результаты своих исследований авторы излагают не только в цитированных выше работах, но и в других обобщающих статьях (Смирнов, Самохвалова, 1955; Смирнов, 1957, 1958, 1961) и рассматривают их как доказательство наследования приобретенных признаков. Так же они расценивают и работы, сделанные на инфузориях (Jollos, 1921; Орлова, 1941). Подводя итоги опытам с тлями и своим теоретическим изысканиям, Е. С. Смирнов (1961), не отказываясь от идеи наследования приобретенных признаков, тем не менее делает выводы, которые не по форме, а по существу не являются неоламаркистскими. Он подчеркивает, что внешние воздействия в зависимости от их силы могут вызывать четыре различные категории изменений: две обратимые и две необратимые. Пользуясь иной, чем Е. С. Смирнов, терминологией, но оставляя в силе существо его четырех категорий, их можно назвать: 1) модификации, 2) длительные модификации, 3) изменения, служащие материалом для явного отбора, 4) макромутации, полностью отмечаемые отбором. Те явления, которые можно рассматривать как длительные модификации, он характеризует так: «...2. Изменения, распространяющиеся на большее или меньшее число жизненных циклов после возврата в исходные условия. Вызываются более длительными или интенсивными воздействиями, чем в первой категории. Имеют обратимый характер и лежат в рамках нормальной регулятивной способности организма» (Смирнов, 1961, стр. 178). Поскольку изменения осуществляются на протяжении жизни не одной особи, а многих поколений особей, правильнее говорить о регуляторной способности не организма, а клона.

Изменения, возникающие при смене хозяев, специфичные для жизни тлей на данном виде растения и во многих случаях явно адаптивные, наблюдались не только Е. С. Смирновым, но и другими исследователями у разных видов тлей: это изменения размеров и плодовитости (Самохвалова, 1951; Шапошников, 1961; Eichhorn, 1964), строения органов питания (Шапошников, 1965) и пищеварения (Moericke, 1960—1961; Moericke, Mittler, 1966), ферментов слюны (Adams, McAllan, 1958). В слюнных железах многоядного вида тли, *Myzus persicae* Sulz., по морфологическим и гистохимическим особенностям различается несколько типов клеток (Weidemann, 1968, 1970). После 8-недельного питания на новом виде растения, особенно если оно из другого семейства, объем ядер клеток одних типов увеличивался вплоть до 12 раз, тогда как других типов уменьшался, и при этом изменялась морфология ядер и особенно ядрышек (Weidemann, 1971). По-видимому, эти изменения связаны с продуцированием разных ферментов, необходимых для питания на разных видах растений, и поскольку они распространяются на ряд девственных поколений, то их можно рассматривать так же, как регуляторные преобразования в клонах. Здесь уместно еще раз подчеркнуть, что функционирование и эволюция живых систем, занимающих разное иерархическое положение, осуществляются в их взаимодействии (Шапошников, 1974б, 1976). В данном случае адаптация популяции определяется в первую очередь приспособ-

собительными изменениями клеточных ядер. В связи с этим нельзя не вспомнить высказывания о перспективности синтеза популяционной и молекулярной биологии (Simpson, 1969; Шварц, 1975).

Вид, с которым работала группа Е. С. Смирнова, клональный, облигатно партеногенетический, во всяком случае у него нигде никогда не наблюдалось амфигонное размножение. На таком объекте нельзя проверить, подавляет ли амфигония длительные модификации, подобно тому, как конъюгация или автогамия частично или полностью могут подавлять их у инфузорий. Ответ на этот вопрос дает изучение клонально-панмиктических видов тлей, у которых ряд партеногенетических поколений прерывается одним амфигонным.

Опыты Джэкоба (Jacob, 1949) с *Aphis sambuci* L. показывают, что длительные модификации могут фенотипически не отличаться от обычных. Тли этого двудомного вида, питаясь на побегах бузины, имеют длинные волоски, а на корнях бузины и ряда травянистых растений — короткие. В природе и в опытах коротковолосковые тли переселялись с разных растений на побеги бузины. Если до этого они жили на корнях бузины, то становились длинноволосковыми (обычная модификация), если же на корнях других растений, то в течение ряда поколений оставались коротковолосковыми (длительная модификация). Скрещивание в различных комбинациях коротковолосковых тлей с коротковолосковыми или с длинноволосковыми в потомстве всегда давало только длинноволосковых. Из этого следует, что амфигония подавляет длительные модификации. Как показала Д. А. Колесова (1974), у *Dysaphis geaumurii* Mordv. жизненный цикл раздваивается: часть особей остается жить на груше, основная же масса тлей перелетает на подмаренник, откуда лишь осенью возвращается на грушу. Благодаря этому осенью на груше образуется два типа амфигонных самок, хорошо различимых морфологически: грушевого облика и подмаренникового. После спаривания с самцами, которые образуются только на подмареннике, оба типа самок откладывают яйца, из которых весной выходят партеногенетические самки только грушевого типа. Очевидно, что и в этом случае фенотипические изменения наследуются лишь при девственном размножении и подавляются амфигонией.

В клонах тлей и инфузорий в период адаптации к новым условиям констатировалось усиление изменчивости, и хотя явной формы отбора не наблюдалось, не исключается его скрытая форма. Так, в опытах Женермона (1970) с *Ragastium caudatum* Ehgenb. 10—20% особей размножались столь медленно, что почти не влияли на рост культуры. По мнению Женермона, это вело к отбору: процент высокоплодовитых и, очевидно, наиболее приспособленных инфузорий в каждом поколении возрастал. Возможно, что именно этим объясняется постепенность возникновения длительных модификаций. Что же касается их постепенного «угасания» при возвращении в исходные условия, то это тот же самый адаптивный процесс: ведь, как справедливо замечает Е. С. Смирнов (1958), условия, в которых жили предки, для измененных потомков по существу тоже новые. Поэтому следует говорить не об «угасании» или «дезадаптации» (Женермон, 1970), а о новой адаптации или реадaptации, лежащей в пределах регуляторных способностей клона.

В отношении цитогенетических механизмов длительных модификаций предполагается внутриклеточный отбор мутантных или нормальных вариантов цитоплазматических генетических детерминантов, которые могут быстрее размножаться, вытесняя другие варианты (Джинкс, 1966; Рыжков, 1966). Полагают также, что изменчивость и возможность отбора в клонах инфузорий связаны с различной адаптивной ценностью эпигеномных изменений, возникающих в момент дифференцировки макронуклеуса (Полянский, 1974, 1976).

О цитогенетических механизмах длительных модификаций у тлей в самом общем виде можно высказать следующее предположение: возможность клетки работать в разных режимах запрограммирована в геноме, но реализуется эффекторами — веществами, образующимися в цитоплазме или поступающими в нее извне, возможно, какими-то веществами из растений, действующими, вероятно, опосредованно через какую-то сложную рецепторную систему; в цитоплазме происходит постепенная замена старых эффекторов (а может быть, иногда также и долгоживущих матриц РНК*) новыми, определяющими иной режим работы, например синтезирование новых ферментов, необходимых при питании на новом растении. Современные методы исследований позволяют проверить эту гипотезу экспериментально. Тли успешно размножаются на синтетических диетах (Mittler, Dadd, 1962; Auclair, Cartier, 1963) и по-разному реагируют на добавление различных химических агентов; например, даже ничтожная концентрация ряда антибиотиков (0,0001%) способна задержать появление крылатых форм в колониях бескрылых (Mittler, 1971). Добавляя в диеты сначала одни, потом другие вещества, содержащиеся в растениях, можно исследовать специфику реакций отдельных клеток, например, в слюнных железах, и реакцию организмов в целом и пронаблюдать за характером кумуляции и наследственной передачи полученных изменений. Клоны могут в течение неопределенно долгого времени размножаться партеногенотически со скоростью до 40 поколений в год. Однако в любой момент исследователь может заставить их перейти к обоеполюму размножению, сократив длину фотопериода. Таким образом, всегда можно проверить, снимает ли амфигония длительные модификации, и в той или иной мере оценить их эпигеномный характер.

Итак, в клонах при изменении среды могут наблюдаться регуляторные адаптивные изменения типа длительных модификаций. Они обратимы и возникают относительно быстро и без элиминации особей. Тлям они помогают разрешить противоречие между сменой хозяев, необходимой из-за сезонной неравноценности растений, и узкой пищевой специализацией, необходимой для наиболее экономичного и полного использования кормовых ресурсов.

Так обстоит дело с клонами. Но популяция состоит из многих клонов, обладающих разными адаптивными способностями, в частности и в отношении длительных модификаций. Маркуля и Роука (Marckkula, Roukka, 1970) воспитывали три клона тли *Acyrtosiphon pisum* Hagn. в течение длительного времени (от четырех месяцев до двух лет) каждый на определенном растении, после чего тли переносили на другие виды растений. Оказалось, что у одного клона (красная форма) плодовитость тлей после переноса значительно снижалась (подобно тому, как это наблюдалось в опытах Е. С. Смирнова и его сотрудников), нередко в несколько раз, тогда как в двух других клонах (зеленая форма) она изменялась очень мало. Очевидно, у тлей, так же как у инфузорий (Орлова, 1941; Полянский, 1976), способность давать длительные модификации присуща не всем клонам.

Популяции, особи которых способны размножаться бесполом или однополым путем, в частности и популяции тлей (Шапошников, 1961, 1974а; Eastop, 1973), состоят из многих клонов, отличающихся по разным показателям. Регуляторные преобразования в популяциях происходят за счет преимущественного размножения тех клонов, особи которых оказываются наиболее при-

* Показано, что РНК, способные передавать информацию, могут сохраняться в цитоплазме в течение нескольких недель (Харрис, 1973; Suzuki, Brown, 1972), а смена поколений у тлей может происходить через 7—10 дней.

способленными к условиям данного момента. Это давно уже было показано на инфузориях (Gause, 1942), а недавно и на тлях. У двудомного вида тли, *Pemphigus populitransversus* Ril., в восьми местообитаниях, отстоящих друг от друга не более чем на 8 миль, в 1961, 1964 и 1966 гг. были изучены ремигранты-полоноски на тополях по восьми одним и тем же морфологическим признакам (Sokal et al., 1971). После обработки данных на компьютере оказалось, что тли отличаются друг от друга как по местообитаниям, так и по годам. Авторы считают, что различия между ними по годам на одних и тех же тополях (первичный хозяин) объясняются разными направлениями межклонального отбора на вторичных хозяевах в разные годы.

Осенью у тлей партеногенез сменяется амфигонией и благодаря комбинативной изменчивости весной возникают новые генотипы, образуются новые клоны, открываются возможности для новых популяционных преобразований. Сходная картина наблюдается у угря, *Anguilla rostrata* Lesueur: из единого генофонда панмиктической популяции, размножающейся в районе Вест-Индии, в каждом поколении под воздействием отбора формируются генетически и фенетически отличные поселения в разных реках по атлантическому побережью Сев. Америки (Williams et al., 1973).

Регуляторные адаптивные преобразования нередко носят сезонный характер и при этом могут быть ограничены одним онтогенезом, когда направление отбора меняется по мере изменения возрастного состава популяции, или же несколькими онтогенезами, когда направление отбора меняется в связи с замещением одних специализированных поколений другими, как, например, у тлей. Иногда же преобразования могут повторяться через промежутки времени, измеряемые годами, и, по-видимому, связаны непосредственно или чаще опосредованно в конечном счете с периодическими изменениями солнечной активности.

Таким образом, генофонд как панмиктической, так и клональной популяции способен давать разное соотношение генотипов и фенотипов в зависимости от условий времени и места.

Ряд интересных примеров и важных обобщений по преобразованию популяций в связи с экологической ситуацией приводится в книге С. С. Шварца (1969). Ценный фактический материал, обстоятельно аргументирующий существование регуляторных механизмов в популяциях («субизолятах») и соображения о необходимости поддержания популяционного гомеостаза не только в естественных популяциях, но и в искусственных, дается в статье С. М. Коновалова (1975). Практическая значимость популяционного гомеостаза подчеркивается также Ю. П. Алтуховым (1975).

ЗаклЮчить раздел можно словами С. С. Шварца (1969 стр. 169): «...*Колебания качества популяции — столь же характерный ее атрибут, что и колебание численности. Обратимые изменения генетического состава популяции — закономерное явление; оно не является микроэволюционным процессом и должно рассматриваться как одно из проявлений популяционного гомеостаза — гомеостатическое преобразование генетического состава популяций.*»

КВАНТОВЫЕ АДАПТИВНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

Логическое представление о квантовой эволюции выдвинуто Симпсоном. Квантовые преобразования возникают при смене адаптивных зон в процессе движущего (направляющего, линейного) отбора. «...Когда адаптация завершена, отбор идет не линейный, а центростремительный, т. е. стабилизирующий (Шмальгаузен). Квантовое изменение — это прорыв от одной позиции стабилизирующего отбора к дру-

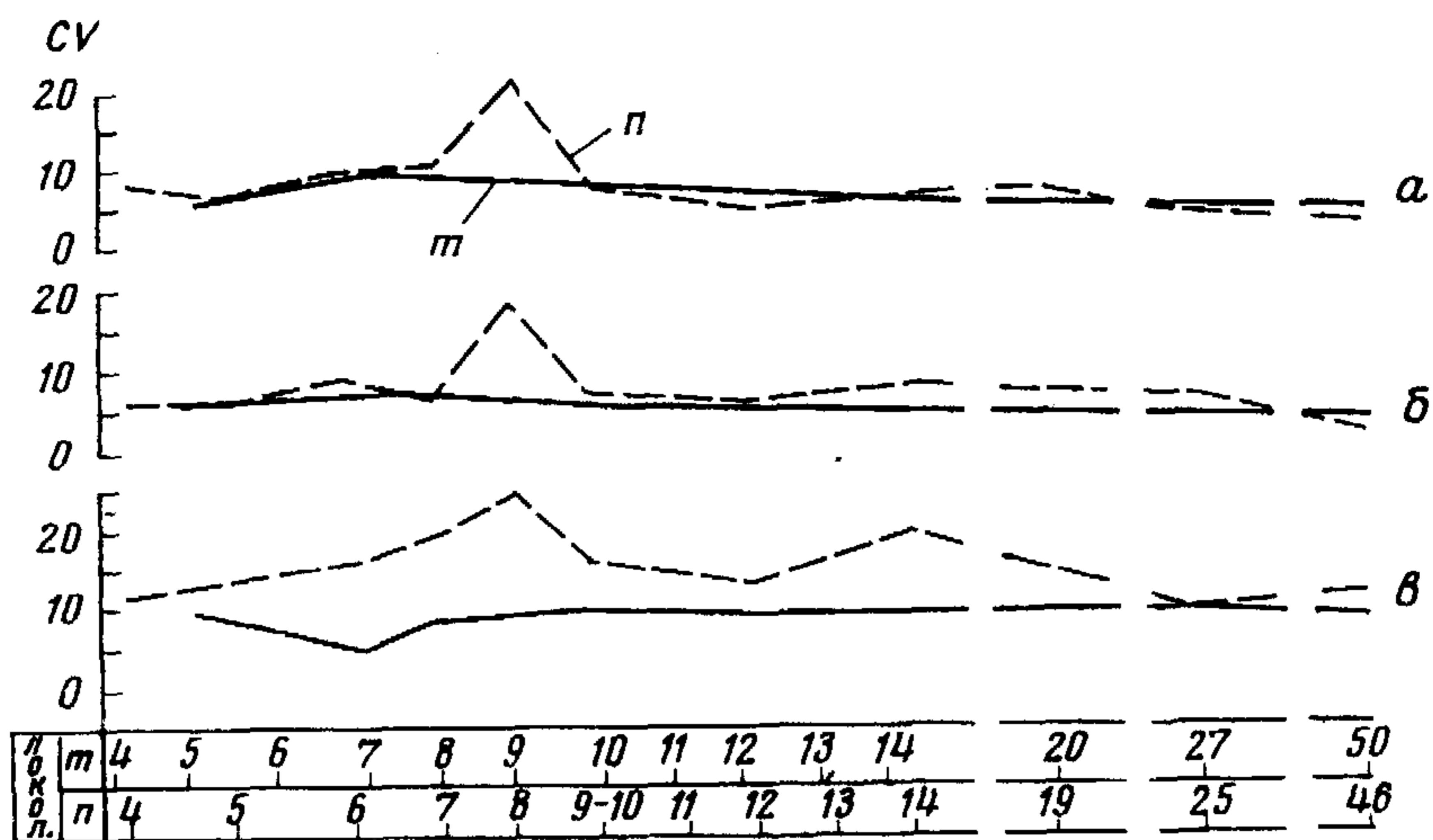


Рис. 1. Коэффициент изменчивости (CV). а — длина последнего членика хоботка; б — отношение длины последнего членика хоботка к длине 2-го членика задней лапки; в — отношение длины трубочек к их поперечнику в средней части. т — клон *Dysaphis anthrisci majkoricа* Shar. на *Anthriscus* (контроль); п — тот же клон в процессе адаптации к новым хозяевам (*Chaerophyllum*)

гой». (Simpson, 1961, стр. 391). Симпсон различает три фазы в квантовой эволюции: «...При филетической эволюции равновесие между организмом и средой непрерывно или близко к непрерывному, хотя точка равновесия может смещаться и обычно действительно смещается. При квантовой эволюции равновесие нарушается и восстанавливается вновь. Между этими двумя пунктами равновесия образуется перерыв, биологическая аналогия кванта, во время которого система неустойчива и не может существовать долго в таком положении: она либо возвращается в исходное состояние (что случается очень редко, а может быть, и никогда), либо исчезает (наиболее обычный исход), либо, наконец, претерпевает полный сдвиг от старого положения равновесия к новому (квантовая эволюция в строгом смысле слова)» (Симпсон, 1948, стр. 310—311). Квантовый сдвиг представляет собой типичный случай скачкообразного перехода одного качества в другое по всем правилам диалектики. При этом наблюдается глубокая необратимая перестройка генофонда клона или популяции, настоящая генетическая революция. Поскольку в новые условия попадают не все популяции вида, а лишь некоторые или только единичные особи, происходит обособление преобразованных популяций и дивергенция вида.

Все три фазы квантовых преобразований наблюдались в эксперименте с клоном тлей (Шапошников, 1961, 1965, 1966). Тли двудомного вида, *Dysaphis anthrisci majkoricа* Shar., весной перелетают с яблони на зонтичное *Anthriscus*, на котором дают 12—16 партеногенетических поколений, а осенью возвращаются на яблоню, где после амфигонного размножения откладывают зимующие яйца. Вид — строгий монофаг и ни в природе, ни в опытах не живет на видах рода *Chaerophyllum*, несмотря на близость этого рода к *Anthriscus*: на них специализированы другие виды тлей из того же подрода *Dysaphis*. Однако в эксперименте *D. a. majkoricа* все же сумел адаптироваться сначала к мало пригодному *Chaerophyllum bulbosum*, а затем и к вовсе не пригодному *Ch. maculatum*, пройдя все три симпсоновские фазы. О потере равновесия, дестабилизации, неустойчивом состоянии системы свидетельствует повышение изменчивости. у *D. a. majkoricа* в кульминационный период

квантового сдвига, приходящийся на 8-е поколение, среднее квадратичное отклонение (σ) и коэффициент вариации (CV) по нескольким морфологическим признакам увеличились в 2—3 раза по отношению к исходному и конечному состоянию клона и к контролю (рис. 1). В основном (в особенности по явно адаптивным признакам) выжившие тли отклонялись от фенотипа тајкоріса в сторону «хэрофильного» фенотипа (рис. 2), однако отдельные особи по некоторым признакам отклонялись и в противоположную сторону (беспорядочная изменчивость).

Естественно, что чем больше беспорядочная изменчивость, тем вероятнее, что в новых условиях проявятся такие генетические факторы, какие в нормальных условиях фенотипически не выражены.

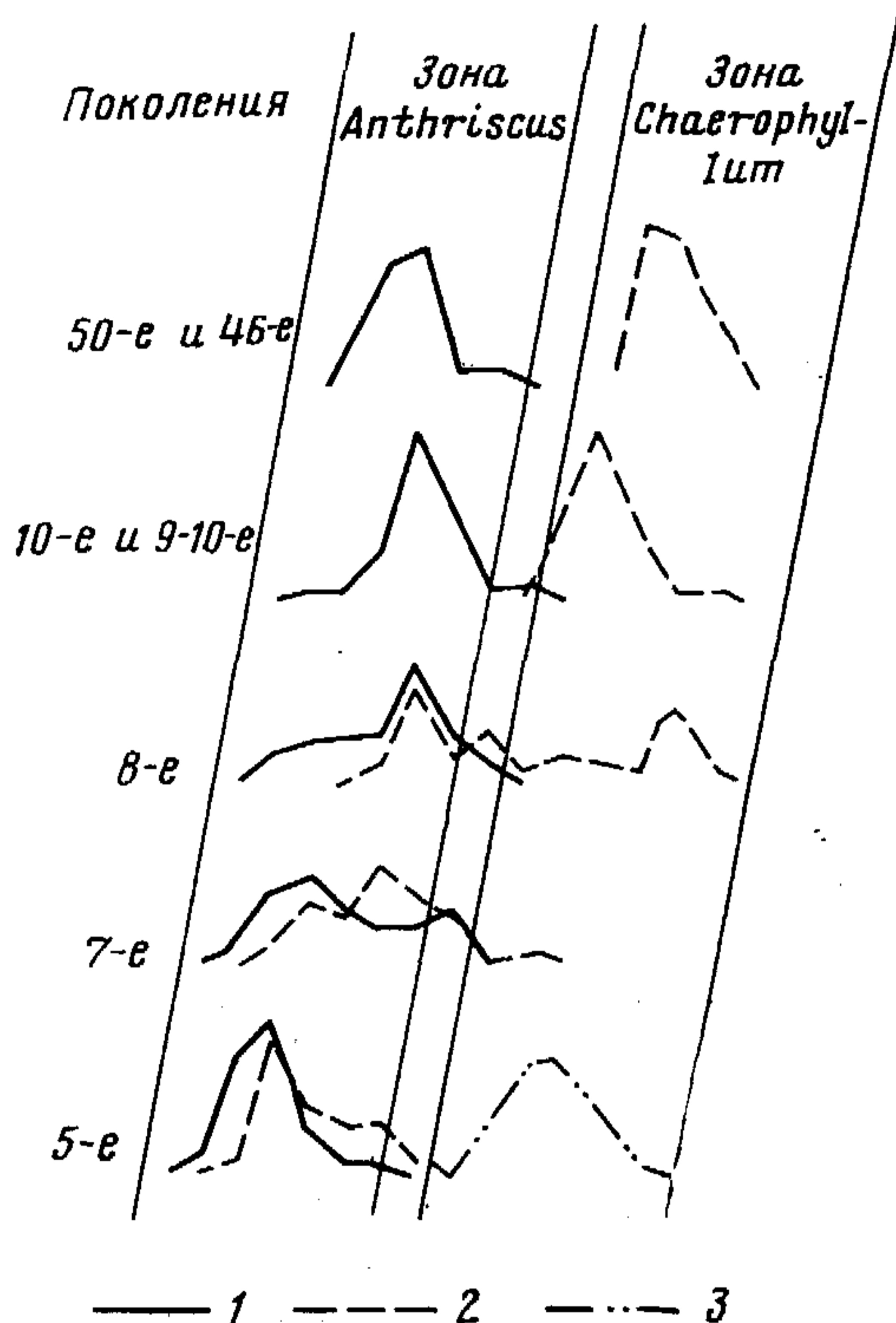


Рис. 2. Квантовый сдвиг в процессе освоения новой адаптивной зоны. В каждом поколении по оси абсцисс — размеры в мм, по оси ординат — процент особей, имеющих одинаковую длину последнего членика хоботка: 1 — в клоне *Dysaphis anthrisci* тајкоріса Shar. на *Anthriscus*, 2 — в том же клоне (превращающемся в новую форму) на *Chaerophyllum*, 3 — у *D. chaerophyllina* Shar. (на *Chaerophyllum*)

Действие естественно-го отбора поэтому в опыте с *D. a. тајкоріса* было двойким: сохранялись особи и линии, наиболее приспособленные к новой среде и в то же время наименее консервативные, наиболее способные к преобразованиям, наиболее изменчивые.

Индукция наследственной изменчивости искусственным отбором наблюдалась на капюшонных крысах, мышах, дрозофилах (Рокицкий, 1959) и лисицах (Беляев, 1972). Оба автора полагают, что такого рода отбор может быть не только искусственным, но и естественным. Опыт с *D. a. тајкоріса* подтверждает это предположение и заставляет считать, что употреблявшееся мною выражение «отбор на раскрытие потенций» в общем соответствует более удачному понятию «дестабилизирующий отбор», предложенному Д. К. Беляевым (1972). В опыте с клоном тлей одновременно с дестабилизирующим отбором, расшатывающим старую систему, наблюдался отбор, способствовавший созиданию и совершенствованию новой системы, установлению и закреплению новых корреляций и связей внутри нее и с внешней средой. Такой отбор можно назвать *организующим*. Обе эти формы вместе взятые представляют собой разные стороны единого процесса движущего отбора. Дойдя до своего апогея в переломный период в 8-м поколении дестабилизирующий отбор был вытеснен организующим, который постепенно после 16—25-го поколения (период постадаптивной подгонки — Воск, 1965) перешел в стабилизирующий, охраняющий новую, уже более или менее устоявшуюся норму (рис. 3).

Квантовые преобразования в клоне *D. a. тајкоріса* были столь глубокими, что возникла новая форма видового ранга: она потеряла спо-

способность жить на прежнем хозяине и скрещиваться с исходной формой (со своими 15—18-юродными сестрами и братьями) и приобрела собственный морфологический облик. Квантовый сдвиг имел определенную направленность. Новая форма не только морфологически уподобилась близкому виду *D. chaerophyllina* Shar., исконно живущему в этой же зоне (на *Ch. maculatum*), но и приобрела способность скрещиваться с этим видом, отсутствующую у исходной формы. Правда, как показали новые исследования автора, гибриды, хотя и способны нормально размножаться при партеногенезе, но это свидетельствует лишь о морфологическом и физиологическом конвергентном сходстве, но не генетическом: более половины взрослых особей оказываются аберрантными. Так, например, суммарное количество краевых и срединных бугорков

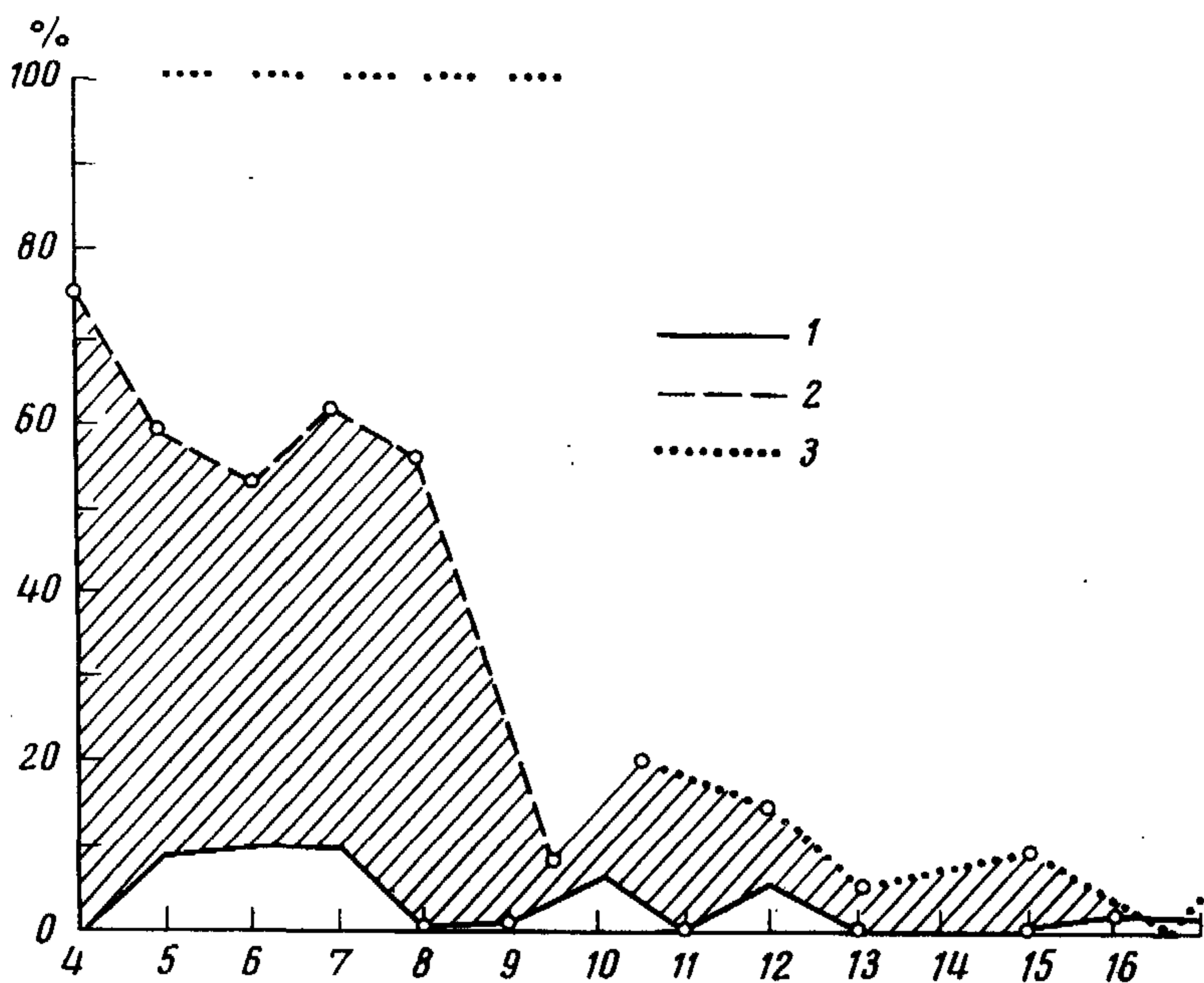


Рис. 3. Естественный отбор в процессе адаптации тли *Dysaphis anthrisci majkoricа* Shar. к новым растениям. Учтен лишь явный отбор, т. е. выживаемость особей (заштрихованное пространство — элиминация неприспособленных), а скрытый отбор, т. е. дифференциальная размножаемость, не учтен. Смертность личинок: 1 — на *Anthriscus* (контроль), 2 — на *Chaerophyllum bulbosum*, 3 — на *Ch. maculatum*. По оси абсцисс — поколения тлей

у всех 75 исследованных новорожденных личинок, а равно у эмбрионов, было таким же, как у родительских форм — от 17 до 22 (а у всех 17 видов подрода *Dysaphis* от 14 до 33), тогда как у взрослых гибридов (у 62 особей из 120) оно было резко сниженным — от 0 до 7, в среднем 1,5. Ясно, что более чем у половины всех гибридных особей была нарушена система эпигенетических преобразований, что свидетельствует о значительном отличии генетических систем новой формы и *D. chaerophyllina*. Несмотря на сильно выраженную конвергенцию и, в частности, обретенную способность скрещиваться, они, нужно полагать, остались разными видами. Столь значительное изменение в морфологии взрослых особей, выводящее половину из них далеко за пределы подрода, лишней раз показывает, на что способен интенсивный естественный отбор. В данном случае он не только создал новую форму

видового ранга, но и открыл путь для отдаленной гибридизации и благодаря этому возможности для дальнейшего отбора и нового этапа быстрой и глубокой дивергенции.

Квантовые преобразования наблюдались не только в опыте, но и в природе.

Большой интерес представляют многолетние исследования Карсона (Carson, 1970) процессов видообразования у гавайских дрозофил. Самый крупный остров архипелага — самый молодой, ему 700 тыс. лет и стало быть все эндемичные виды острова не старше этого возраста. Сравнительный анализ морфологии и скрещиваемости мух и генных последовательностей в политенных хромосомах их личинок позволил с высокой степенью точности констатировать, от каких видов с соседних, более древних островов произошли новые виды. Карсон полагает, что единственная оплодотворенная самка, попавшая на новый остров, образывала колонию (принцип основателя). В этой колонии случайности дрейфа генов приводили к неадаптивным изменениям генофонда и к образованию репродуктивной изоляции, а следовательно, к возникновению нового вида. Затем уже этот дестабилизированный (disorganizing) генофонд претерпевал адаптивные преобразования. Вероятность того, что изолированный вид в течение какого-то времени находится в состоянии неадаптивном к окружающей среде, вызывает естественное сомнение (Dobzhansky, 1972). Гипотеза Карсона — сначала изоляция, потом адаптация — не подтверждается и его собственными данными (Carson, Johnson, 1975): глубокое всестороннее изучение одной пары видов показало, что в прошлом они гибридизировались и лишь со временем развилась надежная репродуктивная изоляция. Натяжки в гипотезе Карсона легко устраняются, если открытые им факты рассматривать в том аспекте, как это было показано на тлях: адаптация и дестабилизация идут одновременно, а репродуктивная изоляция возникает как побочный продукт генетической перестройки. Или же она возникает как специальное приспособление, сохраняющее единство и целостность близких видов.

По типу квантовой эволюции идет видообразование в роде *Clarkia* (Lewis, 1962; Raven, 1964; Bartholomew et al., 1973). В условиях исключительной засухи экологически краевые популяции как бы попадают в новую адаптивную зону и обычно гибнут; лишь в некоторых из них выживают единичные особи (катастрофический отбор), которые дают начало популяциям, отличным от исходных. Если основателями новых популяций были растения с существенными хромосомными перестройками, популяции оказываются репродуктивно изолированными от исходного вида и рассматриваются авторами как самостоятельные производные виды. Льюис (Lewis, 1962) считает, что если первоначальная фертильность особей новых популяций была низка из-за хромосомной неорганизованности, то она могла восстановиться в процессе отбора, добавим — организующего отбора.

Что касается цитогенетических механизмов квантовых преобразований, то в панмиктических и клональных популяциях, по крайней мере вторично клональных, они могут иметь немало общего.

В последние годы многие исследователи полагают, что рекомбинации в регуляторных генах, включающих и выключающих структурные гены, могут вызвать быстрые и важные фенотипические изменения. Они могут быть главным источником наследственной изменчивости и привести к видообразованию без существенного изменения структурных генов и кодируемых ими белков (Soule, 1973). Поразительное сходство между человеком и шимпанзе по структуре белков подтверждает эту мысль (King, Wilson, 1975). Д. К. Беляев (1974) считает, что дестабилизирующая функция отбора связана прежде всего с изменением гормональной деятельности. По поводу эксперимента с *D. a. tajko-*

риса он допускает дерепрессирование «молчащих» генов, возможно, связанное с фитогормонами (устное высказывание). Трудно предположить, как именно и в какой связи с растительными веществами могло быть вызвано дерепрессирование; не исключено, что в какой-то связи с рекомбинацией регуляторных генов. А возможность рекомбинаций при партеногенезе и влияние на нее среды подтверждаются цитогенетическими исследованиями.

Как показал Коньети (Cognetti, 1961, 1962), ооцит тлей при девственном размножении может проходить все стадии мейотической профазы. При первом делении созревания наблюдаются биваленты в пахитене и хиазмы в диплотене, однако при расхождении гомологов не образовывается веретено, ядерная оболочка не растворяется и в ядре остается двойной набор хромосом. Единственное направительное тельце выделяется лишь при втором делении созревания. Такой тип мейотического диплоидного партеногенеза назван эндомейозом. Одновременно с эндомейозом у тлей наблюдается и апомиктический партеногенез, осуществляющийся путем митоза. Эндомейоз зарегистрирован у тлей из разных групп: у *Adelgidae* (Pagliai, 1967a), у *Pemphigidae* (Pagliai, 1963) и у *Aphididae*: *Aphidina* (Pagliai, 1961), *Liosomaphidina* (Paspaleff, 1929; Cognetti, 1961; Pagliai, 1962), *Macrosiphina* (Paspaleff, 1929; Cognetti, 1961; Boschetti, 1963; Boschetti, Pagliai, 1964; Pagliai, 1965, 1967b). Эндомейоз наблюдался и у *D. a. majkopica* (*Aphididae*: *Anuraphidina*) (Кузнецова, Шапошников, 1977).

Зависимость эндомейоза от внешних условий изучена у трех клонов *Macrosiphum rosae* L. (Cognetti, 1962; Boschetti, Pagliai, 1964). Результаты можно представить в таком виде:

Температура	18° С			28° С		
% особей, имевших метафазные пластинки, указывающие на закончившийся эндомейоз	100	100	100	23	50	33
Число пластинок в среднем на одну самку	13,6	21,5	40,3	1,2	1,3	0,5

Нетрудно видеть, что повышенная температура угнетает эндомейоз, причем у разных особей и клонов в разной степени. В первых двух клонах при 28° среднее число пластинок в 11 и 17 раз меньше, чем при 18°, а в третьем — в 81 раз. Небезынтересно, что в клоне тутового шелкопряда повышенные и пониженные температуры точно так же усиливают апомиктический партеногенез за счет уменьшения мейотического, при котором наблюдается гомозиготизация по всем аллелям (Терская, Струнников, 1975).

Коньети (Cognetti, 1961, 1962) не без основания полагает, что результатом конъюгации хромосом, образования бивалентов и хиазм является кроссинговер и генетическая рекомбинация, а также неизбежная при эндомейозе гомозиготизация. Если допустить, что эндомейоз благодаря рекомбинации регуляторных генов ответствен также за дерепрессирование, то быстрое и сильное увеличение изменчивости (например, в опыте с *D. a. majkopica*) могло происходить за счет фенотипического проявления как рецессивных, так и доминантных мутаций.

Как показывают опыты, отбор в клонах тлей в одних случаях наблюдается, в других — нет. Так, отбор на плюс- и минус-варианты по разным морфологическим признакам в течение 15 и 44 поколений не привел к изменениям у *Rhopalosiphum padi* L. (Ewing, 1916), тогда как отбор на изменение числа и формы каудальных волосков у *Acyrtosiphon pisum* Haug. дал положительный результат (Pagliai, 1967b). Точно так же отбор на изменение порога фотопериодической реакции давал то положительные, то отрицательные результаты (Cognetti, 1961, 1962; Шапошников, 1966).

Итак, в одних условиях наблюдается эндомейоз и отбор, в других — нет. Чтобы выяснить, действительно ли материал для отбора поставляется эндомейозом, нужно и можно экспериментально проверить действие отбора в условиях, как способствующих эндомейозу, так и исключая его. А этого пока не сделано.

Каковы бы ни были экологические и цитогенетические механизмы преобразования клонов и популяций, при смене адаптивных зон необходим именно квантовый сдвиг по принципу все или ничего: или быстрая, глубокая и достаточно полная перестройка системы, или ее гибель. В общем квантовая эволюция, подобно стрелочнику, переводит популяцию на другой путь филетической эволюции. И все дело в том, куда этот путь ведет. Если бы новая форма тли, полученная из *D. a. majcorica*, была выпущена в природу и сумела бы прижиться и распространиться, появился бы новый вид с таким же жизненным циклом и положением в биогеоценозах, как и у его сородичей, с такой же эволюционной перспективой. Прибавился бы новый вид в подроде *Dusaphis* и только.

Совершенно иная судьба у тлей, сменяющих деревянистое растение на травянистое. Они вынуждены адаптироваться не только к новым условиям питания, но и к новому характеру сезонных изменений этих условий, к новому биогеоценозу с новым микроклиматом, с новыми связями с симбионтами и врагами и т. д. Все это требует глубокой перестройки не только организменной, но и популяционной структуры вида. Создаются предпосылки для образования новых таксонов более высокого ранга. И едва ли случайно, что представления о квантовых преобразованиях сформировались у Симпсона именно в результате изучения изменений, наблюдавшихся у лошадиных при переходе от питания листьями деревянистых растений к питанию травянистыми растениями и, в частности, злаками. Эволюционное значение такого рода смены кормовых растений отмечено и в других таксонах: у оленей и полорогих (Соколов, 1959), у грызунов (Воронцов, 1967), из насекомых у листоблошек (Klimaszewski, 1964; Eastop, 1972), тлей (Шапошников, 1951; Eastop, 1972), сидячебрюхих перепончатокрылых (Benson, 1965), чешуекрылых (Кожанчиков, 1941), двукрылых (Spenser, 1973), а также у ржавчинных грибов (Lerrik, 1965).

Итак, из приведенных примеров нетрудно видеть, что квантовые преобразования могут происходить как при разных типах аллопатрического видообразования, так и при симпатрическом, как в панмиктических, так и в клональных популяциях. Схему квантовых преобразований клонов и популяций можно представить так: в малопригодных условиях возникает состояние, подобное стрессу, и если система не гибнет, → адаптация к новым условиям и одновременно дестабилизация системы, раскрытие ее потенций → отбор единичных основателей → быстрая организация новой системы → ее дальнейшее совершенствование (постадаптация) → стабилизация новой системы. По крайней мере иногда квантовые сдвиги могут проходить поэтапно — адаптация к малопригодным условиям служит ступенькой для адаптации к ранее непригодным.

ФИЛЕТИЧЕСКИЕ АДАПТИВНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

Процесс филетических преобразований необязательно связан с изменениями среды; он может сделать особей, популяцию и вид лучше приспособленными к той самой среде, в которой жили их предки. Процесс этот кумулятивный, плавный и медленный так как незначительное улуч-

шение уже существующей адаптации или постепенное становление новой не оказывает большого влияния на выживание особей и их потомков. Преобладает поэтому стабилизирующий отбор и скрытая форма движущего отбора (дифференциальное размножение), и система остается устойчивой.

При филетической эволюции один вид, изменяясь от поколения к поколению все в одном и том же направлении, может постепенно превратиться в другой вид. Дивергенция, следовательно, хотя и возможна, но необязательна. Такие «вертикальные виды», как правило, неразграничимы, но популяции, жившие в начале и в конце какого-то отрезка эволюционного пути, могут различаться друг от друга так же хорошо, как «горизонтальные или генетические виды», которые возникают в результате дифференциации популяций в пространстве и образования между ними репродуктивной изоляции (Simpson, 1961). По-видимому, при филетическом видообразовании так же, как и при географическом, происходит постепенное адаптивное изменение генетического состава популяций в относительно постоянной или постепенно изменяющейся среде. Например, одни и те же преобразования, связанные с адаптацией к более низкой температуре, могут наблюдаться при становлении более холодного климата в какой-то одной местности (филетическое видообразование) и при расселении вида в более холодные районы (географическое видообразование).

К сожалению, филетические преобразования в отличие от регуляторных и квантовых нельзя наблюдать в эксперименте. Их можно проследить лишь на уникальном палеонтологическом материале, когда в одном и том же местообитании оказываются захороненными сменяющие друг друга поколения одной и той же постепенно изменяющейся популяции. К сожалению, подобных работ нет, во всяком случае автору они неизвестны.

В качестве классического примера филетических преобразований называют обычно постепенные изменения формы раковины у моллюска *Guganulus*, вызванные адаптацией к меняющимся условиям среды (Wepz, 1922). Приводятся и критически оцениваются и многие другие случаи (Simpson, 1961; Hecht, 1965; Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Чтобы не повторять лишней раз известные примеры, достаточно будет остановиться лишь на двух: 1) становление бурого медведя (*Ursus arctos* L.) и пещерного (*U. spelaeus* Ros.), происходящих от вымершего *U. etruscus* Kerr. (Kurten, 1957, 1959 — цит. по Kurten, 1964; Hecht, 1965), и 2) становление степной пеструшки *Lagurus lagurus* Pall., происходящей от вымершего *L. transiens* Jan. (Малеева, 1971, 1976).

Как у медведей, так и у пеструшек изучались коренные зубы из среднепозднего плейстоцена и сравнивались с современными, причем изменения жевательной поверхности зубов связываются с характером питания: у пещерного медведя с растительностью, у бурого со всеядностью, у степной пеструшки с освоением более грубой растительной пищи. Во всех случаях выделяются формы, переходные от одного вида к другому. По А. Г. Малеевой, в ископаемых остатках наблюдается тот же характер полиморфизма, что и у географических форм современного вида: два, три или один морфотипы (основные) доминируют в выборке, а остальные 0—6 (резервные) встречаются с небольшой частотой. В процессе эволюции происходит смена морфотипов: основные переходят в разряд архаичных резервных и затем исчезают, а прогрессивные резервные, в число которых входят и вновь возникающие, становятся основными. Так, в Среднем и Южном Зауралье среди наиболее древних остатков *L. lagurus* архаичные морфотипы с признаками среднеплейстоценового *L. transiens* составляли 17,9%, морфотипы средней давности — 10,4% и наименее древние — 3,1%, тогда как во всех частях современного ареала вида их всего не более 10%.

К сожалению, даже в тех случаях, когда палеонтологические данные более или менее убедительно показывают постепенность изменения какого-либо органа, они недостаточны для доказательства филетических преобразований. Эволюция всегда мозаична: одни особенности могут изменяться плавно, постепенно, другие быстро, по типу квантового сдвига, третьи оставаться неизменными. Поэтому представления о филетической эволюции как с плавных, постепенных изменениях особей, популяций и видов приходится расценивать пока лишь как гипотезу. При этом следует подчеркнуть, что мозаичность эволюции проявляется не только в морфологии организмов. Между видами-двойниками различия сильнее выражены на молекулярном и клеточном уровнях или на поведенческом уровне. Между человеком и шимпанзе различия на молекулярном уровне минимальны (King, Wilson, 1975), в большей степени они выражены на организменном и в неизмеримо большей на видовом уровне (структура вида, поведение, роль в биосфере).

В сильной степени ощущается недостаток в капитальных исследованиях популяционных изменений во времени, полученных как в результате анализа палеонтологических данных, так и многолетних наблюдений в природе. В связи с этим нельзя не отметить диспропорцию: на одно исследование популяционных изменений, проведенное на фактическом материале, приходится десятки, если не сотни работ с математическими моделями теоретически возможных преобразований.

В описанных выше квантовых преобразованиях, наблюдавшихся в опыте с клоном тлей и в природных популяциях растений, имеет место ступенчатая направленность процесса. D. a. majcorica, продвигаясь в новую зону, переходя с *Anthriscus* на *Chaerophyllum*, освоил сначала малоприспособленное растение, *Ch. bulbosum*, и лишь затем ранее непригодное — *Ch. maculatum*. Род *Clarkia* освоил сначала менее засушливые районы Калифорнии, а затем, продуцируя все более и более засухоустойчивые виды, все глубже продвигался в новую, более засушливую зону. Как длительный многоступенчатый процесс постепенной аккумуляции частных адаптаций рассматривается и эволюция крупных таксонов — классов птиц (Wock, 1965), млекопитающих (Татаринов, 1976) насекомых (Расницын, 1976). Таким образом, постепенность эволюционного процесса не исключает возможности суммирования мелких квантовых сдвигов, следующих один за другим в определенном направлении.

Дарвин, противопоставляя свою теорию взглядам Кювье, подчеркивал известную формулу «природа не делает скачков». Вместе с тем он не представлял себе эволюцию как плавный, постепенный процесс и неоднократно оговаривал это: «...не предполагаю я также, чтобы процесс этот был непрерывен; гораздо более вероятно, что каждая форма в течение долгих периодов остается неизменной и затем вновь подвергается изменению», «...периоды, в течение которых виды претерпевают изменения, хотя и очень длинные, если их измерять годами, вероятно, были очень кратки в сравнении с периодами в течение которых виды сохраняли постоянную форму» (Дарвин, 1952, стр. 164 и 432).

Итак, декларируемые в начале раздела плавность филетической эволюции, постепенный переход одного вида в другой нуждаются в фактологическом подтверждении безусловно документированными палеонтологическими данными. Казалось бы, строго направленная эволюция, регулируемая сложной положительной обратной связью (Гилларов, 1970, 1976; Шапошников, 1977), должна представлять собой плавный непрерывный процесс. Однако ни теоретических, ни тем более фактических доказательств, исключающих кумуляцию мелких эволюционных скачков, нет и для подобных случаев.

Изучая популяционные преобразования в природных условиях в течение, как правило, немногих лет, мы далеко не всегда можем отличить регуляторные преобразования, когда показатели какой-либо особенности, изменяясь по годам, колеблются вокруг некоей средней величины, от эволюционных преобразований, меняющих самое эту величину. Регуляторные преобразования обратимы. Но факты, приводимые в статье, доказывают лишь фенотипическую обратимость. Не исключено, что при реадaptации клона или популяции восстанавливаются лишь адаптивные свойства и некоторые другие, сопутствующие им фенотипические признаки прежнего состояния, а достигается это разными молекулярно-генетическими механизмами. Так что трудно сказать, что именно наблюдается при регуляторных преобразованиях— относительная обратимость или почти полная конвергенция между старым и новым, реадaptированным состоянием системы.

Главное отличие эволюционных преобразований от регуляторных, по-видимому, в том, что они идут в одном направлении, не возвращаясь в исходное состояние ни фенотипически, ни генетически. Существует достаточно много переходных состояний и между филетической и квантовой эволюцией, на что обратил внимание и сам автор этих терминов— Симпсон (Simpson, 1961). В разделе о филетических преобразованиях этот вопрос уже обсуждался. И наконец, поскольку в природе нет абсолютно стабильных условий, в популяциях постоянно происходят регуляторные преобразования: и в те периоды, когда популяции и виды не эволюируют, и в периоды филетических и квантовых преобразований, как бы накладываясь на них.

Учитывая все эти обстоятельства, попробуем разобраться в том, что такое элементарный акт эволюции. Н. В. Тимофеев-Ресовский и др. (1973, стр. 183) подчеркивают курсивом, что «...изменение генотипического состава популяции (переход от одного набора и числовых соотношений генотипов к другому набору и соотношению частот) является элементарным эволюционным явлением». Затем авторы разъясняют, что это еще не эволюция, что эволюция представляет собой длительный векторизованный процесс, но все же еще раз утверждают, что переход одного генотипического равновесия в другое должен считаться элементарным эволюционным явлением. С. С. Шварц (1974; стр. 17) считает, что «...лишь тем межпопуляционным различиям можно приписать эволюционное значение, которые изменяют отношение животных к условиям существования и поэтому принципиально необратимы»: к одинаковым условиям такие популяции будут адaptироваться разными путями и перестройка генофонда каждой из них приведет к различным результатам.

Популяция, даже та, которая глубоко и необратимо преобразована в результате адaptации к измененной среде, может реадaptироваться к прежней среде. За счет собственных потенций и за счет переработки генетической информации, поступающей с иммигрантами из других популяций своего вида, она может вернуться к состоянию, близкому к исходному: не тождественному, но настолько близкому, что ее исходное и конечное (возвратное) состояния будут отличаться друг от друга не более, чем отличаются между собой другие популяции вида. Подобные ситуации теоретически возможны и, вероятно, наблюдаются в природе.

Если судить об одной такой популяции как суверенной системе, то придется признать, что в ней произошли необратимые изменения, свершился элементарный акт эволюции. Если же судить о попу-

ляции как о части вида, то, вероятно, правильнее будет говорить не об эволюции, а лишь о регуляторных адаптивных преобразованиях вида. Не слишком ли мы обесцениваем понятие эволюции, злоупотребляя термином «микроэволюция»? Можно было бы элементарным актом эволюции, знаменующим полную, недвусмысленную необратимость процесса, считать ту степень преобразования популяции или группы популяций, которая лишает их возможности функционировать в системе своего вида. Но тогда чем это будет отличаться от процесса видообразования?

В настоящее время изучена структура многих видов животных и растений. Показано, что у целого ряда видов популяции в центре ареала находятся в наиболее оптимальных условиях, а поэтому более тесно примыкают друг к другу, обладают большей плотностью и гетерозиготностью, а отсюда и большим генетическим и фенетическим полиморфизмом, что позволяет им заселять большее число ниш и быть более устойчивыми. Периферические и во всяком случае экологически краевые популяции, напротив, находятся в условиях, малоблагоприятных для вида, в которых способны выжить лишь немногие генотипы, и отсюда их большая изолированность друг от друга, меньшие плотность, гетерозиготность, полиморфизм и устойчивость. По этому вопросу имеется большая литература (см. Вавилов, 1931; Carson, 1958; Soulé, 1973; Красилов, 1976). Что касается тлей, то у них центральные популяции часто бывают панмиктическими, тогда как периферические — облигатно клональными. Однако иногда оба типа популяций сосуществуют в одном и том же местообитании, порою занимая одну и ту же нишу, и тогда встает трудно разрешимый вопрос — имеем ли мы дело с единой полиморфной популяцией или с набором симпатрических рас, т. е. с популяционной или видовой структурой (Шапошников, 1974а)?

Так обстоит дело с видами в статике. Что же касается динамики видов, то пока что мы располагаем лишь гипотезами (Майр, 1974; Красилов, 1976). Например, Майр (1974) полагает, что между центральными популяциями происходит интенсивный обмен иммигрантами и генами, а к периферии ареала поток генов уменьшается и становится односторонним, направленным наружу. Все это логично. Но ряд фактов говорит о значительном постоянстве популяций (Новоженков и др., 1973; Алтухов, 1975; Коновалов, 1975), о слабости межпопуляционного потока генов (Bartholomew et al., 1973; Sokal, 1973), а эксперименты показывают, что чуждые гены могут быстро элиминироваться из-за несоответствия местным условиям (Дубинин, Тиняков, 1947). Межпопуляционному обмену генами могут препятствовать, видимо, и микроорганизмы, обитающие в оплазме, вызывая стерильность самцов. Это явление изучалось у *Drosophila paulistorum* Dobzh. et Pavan (Williamson, Ehrman, 1967; Ehrman, Williamson, 1969; Kernaghan, Ehrman, 1970) и некоторых других видов дрозофил (Preer, 1971; Malogolovkin-Cohen, Rodrigues-Pereira, 1975).

Капитальное исследование динамики вида проведено группой Добжанского. Тридцатилетние наблюдения за одними и теми же 22 популяциями *Drosophila pseudoobscura* Frolova в юго-западных штатах США выявили существенные генетические изменения, которые на побережье были однонаправлены сразу во многих популяциях (Anderson et al., 1975). Однако авторы так и не смогли решить вопрос, вызваны ли эти изменения влиянием измененной среды, в частности применением пестицидов, или спонтанным возникновением и распространением новых адаптивных генных комплексов.

В самом общем виде раздел можно заключить словами И. И. Шмальгаузена (1961, стр. 129): «...Популяция представляет собой лишь элементарную эволюционную единицу. Основным объектом исторических изменений является вид в целом».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Клоны, популяции и виды постоянно находятся в динамике: в них происходят адаптивные преобразования разного характера и значения. Осуществляются они в процессе явного (дифференциальное выживание) или скрытого (дифференциальное размножение) естественного отбора. Выделяется три основных типа преобразований, различия между которыми показаны ниже:

Адаптивные преобразования	Среда	Характер естественного отбора	Состояние системы
Регуляторные	Давно освоенная, изменяющаяся лишь в небольших пределах	Стабилизирующий (преобладает) и движущий	Устойчивость сохраняется. Изменения быстрые, обратимые
Филетические	Более или менее постоянная или медленно изменяющаяся в определенном направлении	Стабилизирующий (преобладает) и движущий, в основном скрытый	Устойчивость сохраняется. Изменения медленные, постепенные, необратимые
Квантовые	Новая, неосвоенная	Движущий (дестабилизирующий и организующий), в основном явный	Старая устойчивость нарушается и создается новая. Изменения быстрые, необратимые

Постулируемая постепенность филетических преобразований может быть проверена лишь на добротном палеонтологическом материале, когда в одном и том же захоронении будут исследованы сменяющие друг друга поколения одной и той же популяции. Пока таких данных нет, представление о филетических преобразованиях приходится рассматривать лишь как гипотезу. Квантовые преобразования наблюдались в экспериментах и в природе. Они всегда связаны с пионерской адаптацией к новым условиям, на что способны лишь немногие особи. В начале адаптация сопровождается дестабилизацией системы, что способствует реализации ранее скрытых потенций, а затем становлением новой организации и ее постепенной стабилизацией. Не исключено, что филетическая эволюция таксонов (если не всегда, то по крайней мере часто) складывается из мелких квантовых сдвигов, каждый из которых ведет к усовершенствованию тех или иных адаптаций на молекулярном, клеточном, организменном, популяционном или видовом уровнях.

Вообще в природе столь четкое деление на разные типы преобразований наблюдается лишь в некоторых, так сказать, типичных случаях. Далеко не всегда можно определить, где кончаются регуляторные процессы, обеспечивающие гомеостаз клонов и популяций, и где начинаются эволюционные. Еще труднее установить, где динамика популяций переходит в динамику видов. В настоящее время изучена статика ряда видов у животных и растений, выявлена их сложная структура. Что же касается динамики видов, то даже в тех единичных случаях, когда проводились многолетние исследования, не удалось до конца понять причины и эволюционное значение выявленных генетических преобразований.

Генеральная стратегия, направленная на создание устойчивых и продуктивных биogeоценозов и ландшафтов в условиях, изменяемых человеком, должна основываться на ясном понимании законов их развития. Для этого человек прежде всего должен научиться управлять эволюцией природных популяций, составляющих основу биogeоценозов (Шварц, 1975). В связи с этим изучение генетической и фенетической динамики популяций и видов представля-

ется одной из актуальнейших задач биологии. Популяции и виды, так же как и составляющие их организмы, находятся на разных ступенях совершенства. В их жизни и эволюции есть и специфические закономерности, присущие, например, только панмиктическим или только клональным популяциям, есть и общие. Чтобы управлять природой, мы должны знать и те и другие.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю. П. 1975. Вестн. АН СССР, 10, 37—45.
- Беляев Д. К. 1972. В сб.: Проблемы доместикации животных и растений. М., «Наука», 39—45.—1974. В сб.: История и теория эволюционного учения, 2. Л., 76—84.
- Вавилов Н. И. 1931. Линнеевский вид как система. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 26, 3. 2-е изд., 1967, Л., «Наука», 60—84.
- Воронцов Н. Н. 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск, «Наука», 1—239.
- Гиляров М. С. 1970. Ж. общ. биол., 31, 2, 179—188.—1976. Вестн. АН СССР, 8, 68—76.
- Дарвин Ч. 1952. Происхождение видов путем естественного отбора. М., Сельхозгиз, 1—483.
- Джинкс Дж. 1966. Нехромосомная наследственность. М., «Мир», 1—288.
- Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. 1947. Докл. АН СССР, 55, 6, 541—544.
- Женермон Ж. 1970. Ж. общ. биол., 31, 6, 661—671.
- Камшилов М. М. 1975. В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы. М., «Наука», 130—158.
- Кожанчиков И. В. 1941. Зоол. ж., 20, с, 382—396.
- Колесова Д. А. 1974. Энтотомол. обозр., 53, 1, 38—53.
- Коновалов С. М. 1975. Ж. общ. биол., 36, 5, 731—743.
- Красилов В. А. 1976. Ж. общ. биол., 37, 4, 506—516.
- Кузнецова В. Г., Шапошников Г. Х. 1977. В сб.: III совещание по апомиксису. Саратов, 68—70.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М., «Мир», 1—460.
- Малева А. Г. 1971. Экология, 6, 84—85.—1976. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 60, 48—57.
- Новоженков Ю. И., Береговой В. Е., Хохуткин И. М. 1973. В сб.: Проблемы эволюции. Новосибирск, «Наука», 252—260.
- Орлова А. Ф. 1941. Зоол. ж., 20, 3, 341—370.
- Полянский Ю. И. 1974. В сб.: История и теория эволюционного учения. 2. Л., 107—113.—1976. В кн.: Матер. II Всесоюз. съезда протозоологов. Киев, 1, 116—117.
- Расницын А. П. 1976. Ж. общ. биол., 37, 4, 543—555.
- Рокицкий П. Ф. 1959. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Биол., 64, 4, 75—97.
- Рыжков В. Л. 1966. В сб.: Актуальные вопросы современной генетики. М., «Наука», 358—367.
- Самохвалова Г. В. 1951. Ж. общ. биол., 12, 3, 176—191.—1954. Зоол. ж., 33, 5, 1032—1040.
- Симпсон Д. Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М., Изд-во иностр. лит., 1—358.
- Смирнов Е. С. 1957. Ж. общ. биол., 18, 6, 464—475.—1958. В кн.: Достижения биологической науки. М., 44—48.—1961. Ж. общ. биол., 22, 3, 164—178.
- Смирнов Е. С., Келейникова С. И. 1950. Зоол. ж., 29, 1, 52, 68.
- Смирнов Е. С., Самохвалова Г. В. 1955. Агробиология, 2, 61—77.
- Смирнов Е. С., Чувахина З. Ф. 1952. Зоол. ж., 31, 4, 504—552.—1953. Вестн. МГУ. Сер. физ.-мат. и ест. наук, 3, 5, 17—26.
- Соколов И. И. 1959. Копытные звери. Фауна СССР. Млекопитающие, 1, 3, 1—639.
- Татаринов Л. П. 1976. Ж. общ. биол., 37, 1, 30—40.
- Терская Е. Р., Стручков В. А. 1975. Генетика, 11, 3, 54—67.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1—407.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Готов Н. В. 1973. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 1—277.
- Хагеман Р. 1962. Плазматическая наследственность. М., «Мир», 1—111.
- Харрис Г. 1973. Ядро и цитоплазма. М., «Мир», 1—190.
- Шапошников Г. Х. 1951. Чтения памяти Н. А. Холодковского. Изд. АН СССР, 1, 28—60.—1961. Энтотомол. обозр., 40, 4, 739—762.—1965. Энтотомол. обозр., 44, 1, 3—25.—1966. Энтотомол. обозр., 45, 1, 3—35.—1974а. В сб.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 53, 106—173.—1974б. Ж. общ. биол., 35, 2, 196—208.—1976. Ж. общ. биол., 37, 4, 493—505.—1977. Ж. общ. биол., 38, 518—521.
- Шварц С. С. 1969. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1—198.—1973. В сб.: Экспериментальные исследования проблемы вида. Тр. Ин-та экологии растений и животных, 86, 3—18.—1974. Экология и эволюция. М., «Знание», 1—64.—1975. В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы. М., «Наука», 100—112.
- Шмальгаузен И. И. 1961. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Биол., 66, 2, 104—134.

- Adams J. B., McAllan J. W. 1958. *Canad. J. Zool.*, 36, 305—308.
- Anderson W., Dobzhansky Th., Pavlovsky O., Powell J., Yardley D. 1975. *Evolution*, 29, 1, 24—36.
- Auclair J. L., Cartier J. J. 1963. *Science*, 142, 1068—1069.
- Bartholomew B., Eaton L. C., Raven P. H. 1973. *Evolution*, 27, 505—577.
- Benson R. B. 1965. *Proc. XII Intern. Congr. entom.*, London, 100—101.
- Bock W. 1965. *J. Syst. Zool.*, 14, 4, 272—287.
- Boschetti M. A. 1963. *Boll. Zool.*, 30, 91—94.
- Boschetti M. A., Pagliai A. M. 1964. *Caryologia*, 17, 1, 203—218.
- Carson H. L. 1958. In: *Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol.*, 23, 291—305.—1970. *Science*, 168, 3938, 1414—1418.
- Carson H. L., Johnson W. E. 1975. *Evolution*, 29, 1, 11—23.
- Cognetti G. 1961. *Experientia*, 17, 168—169.—1962. *Boll. Zool.*, 29, 11, 129—147.
- Dobzhansky Th. 1972. *Science*, 177, 664—669.
- Eastop V. F. 1972. In: *R. entom. Soc. London Sympos.*, 6, 153—174.—1973. In: *Perspectives in Aphid biology*. *Entom. Soc. New Zealand*, 2, 40—51.
- Ehrman L., Williamson D. L. 1969. *Genetics*, 62, 193—199.
- Eichhorn O. 1964. *Z. angew. Zool.*, 51, 2, 193—206.
- Ewing H. E. 1916. *Biol. Bull. Woods Hole Mass*, 31, 53—112.
- Gause G. F. 1942. *Quart. Rev. Biol.*, 17, 2, 99—114.
- Hecht M. K. 1965. *Syst. Zool.*, 14, 4, 301—317.
- Jacob F. H. 1949. *Proc. R. Entom. Soc. London, ser. A*, 24, 90—110.
- Jollos V. 1921. *Arch. für Protistenk.*, 43, 2, 1—222.
- Kernaghan R. P., Ehrman L. 1970. *Chromosoma*, 29, 291—304.
- King M. C., Wilson A. C. 1975. *Science*, 188, 4184, 107—116.
- Klimaszewski S. M. 1964. *Ann. Zool., Warszawa*, 22, 5, 81—138.
- Kurten B. 1957. *Evolution*, 11, 412—416.—1959. *Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol.*, 24, 205—215.—1964. In: *Approaches to Palaeoecology*, New York, 91—106.
- Leppik E. E. 1965. *Mycologia*, 57, 1, 6—22.
- Lewis H. 1962. *Evolution*, 16, 3, 257—271.
- Malogolowkin-Cohen Ch., Rodrigues-Pereira M. A. Q. 1975. *Evolution*, 23, 3, 579—580.
- Markkula M., Roukka K. 1970. *Ann. Agric. Fenn.*, 9, *Animalia nocentina*, 40, 127—132; *Anim. noc.*, 45, 304—308.
- Mittler T. E. 1971. *J. Insect Physiol.*, 17, 1333—1347.
- Mittler T. E., Dadd R. H. 1962. *Nature, London*, 195, 404.
- Moericke V. 1960—1961. *Z. angew. Entom.*, 47, 137—142.
- Moericke V., Mittler T. E. 1966. *Entom. Exptl. appl.*, 9, 287—297.
- Pagliai A. M. 1961. *Rend. Acc. Naz. Lincei*, 31, 455—457.—1962. *Caryologia*, 15, 3, 537—544.—1963. *Boll. Zool.*, 30, 85—90.—1965. *Caryologia*, 18, 2, 235—240.—1967a. *Ann. Soc. Entom. Fr. (N. S.)*, 3, 3, 835—843.—1967b. *Monitore Zool. Ital.*, 1, 191—200.
- Paspaleff G. 1929. *Jahrb. Univ. Sofia Phys. Math. Fak.*, 25, 238—272.
- Preer J. R. 1971. *Ann. Rev. Genetics*, 5, 361—406.
- Raven P. H. 1964. *Evolution*, 18, 2, 336—338.
- Simpson G. G. 1961a. *The major features of evolution*. *Columb. Univ. Press, New York*, 1—434.—1969. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, 2 (82), 149—160.
- Sokal R. R. 1973. *Syst. Zool.*, 22, 4, 360—374.
- Sokal R. R., Heryford N. N., Kishpaugh J. R. L. 1971. *Evolution*, 25, 3, 584—590.
- Soulé M. 1973. In: *Ann. Rev. ecol. syst.*, 4, *Palo Alto*, 165—187.
- Spenser K. A. 1973. *Agromyzidae (Diptera) of economic importance*. *Hague*, 1—418.
- Suzuki Y., Brown D. 1972. *J. Molec. Biol.*, 63, 409—429.
- Weidemann H. L. 1968. *Ent. exp. & appl.*, 11, 450—454.—1970. *Ent. exp. & appl.*, 13, 153—161.—1971. *Ent. exp. & appl.*, 14, 107—114.
- Wenz W. 1922. *Senckenb. Naturforsch. Ges.*, 52, 3, 135—158.
- Williams G. C., Koehn R. K., Mitton J. B. 1973. *Evolution*, 27, 2, 192—204.
- Williamson D. L., Ehrman L. 1967. *Genetics*, 55, 131—140.

Статья поступила в редакцию
18.III.1977

DYNAMICS OF CLONES, POPULATIONS, AND SPECIES AND EVOLUTION

G. SHAPOSHNIKOV

Zoological Institute, USSR Acad. Sci., Leningrad