

УДК 576.12

В. А. КРАСИЛОВ

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА И ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ

Для проверки гипотез селективной нейтральности белкового полиморфизма и молекулярных часов необходимо привлечение данных палеоэкологии. Выявлена прямая зависимость между стабильностью среды обитания, преобладанием К-отбора, видовым разнообразием и генетическим полиморфизмом. В нестабильных условиях р-отбор сдерживает реализацию потенциального полиморфизма, но способствует мегаэволюционным преобразованиям. Постоянство темпов эволюции (в тех случаях, когда оно соблюдается) связано с климатическими ритмами.

В книге «Темпы и формы эволюции» Дж. Симпсон (Simpson, 1944, русский перевод, 1948) предпринял попытку синтеза данных классической генетики и палеонтологической летописи. В предисловии к новому варианту этой книги, которая называется «Основные черты эволюции», он писал, что идея такого синтеза, казавшаяся новой 10 лет назад, теперь стала вполне тривиальной (Simpson, 1953). В начале 50-х годов многие думали, что каркас синтетической теории эволюции уже построен и осталось лишь поработать над облицовкой. Незадолго до этого начала развиваться молекулярная генетика, абстрактные гены и мутации классической генетики материализовались в цистронах и нуклеотидных замещениях, но основные теоретические положения сохранили силу. Однако в наши дни положение изменилось. Поток новых данных заставляет пересмотреть некоторые фундаментальные положения синтетической теории. При этом, возможно, прояснится смысл многих указаний палеонтологической летописи, которые сейчас выглядят сомнительными.

Наиболее важные проблемы возникли в последние годы в связи с внедрением методов электрофореза и рентгеноструктурного анализа белковых молекул. Появилась возможность выявить мутации с незначительным фенотипическим эффектом, оценить истинный полиморфизм популяций, который оказался весьма значительным, и уточнить скорость мутагенеза. Полученные результаты имеют прямое отношение к давним спорам о природе эволюционного процесса. Неизбежны ли эволюционные преобразования или же они происходят только при исключительных обстоятельствах? Непрерывен ли эволюционный процесс или же он развивается в промежутке между последовательными состояниями равновесия (Красилов, 1969; Eldredge and Gould, 1972)? Для решения этих вопросов требуются совместные усилия генетиков и палеонтологов.

НЕЙТРАЛИЗМ, СЕЛЕКЦИОНИЗМ И ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ В СТАБИЛЬНОЙ И НЕСТАБИЛЬНОЙ СРЕДЕ

Мутацией называют искажение генетической информации при замещениях нуклеотидов, дупликациях и делециях в структурных и регуляторных генах. В результате мутаций возникают аллели — различные состояния генетического локуса, который, таким образом, становится полиморфным. Число аллелей определяет степень полиморфизма локуса, а процент полиморфных локусов — полиморфизм популяции. Ранее удавалось обнаружить лишь небольшую часть мутаций, заметно сказываю-

щихся на морфологическом фенотипе. Методы молекулярной генетики позволили распознать дополнительную категорию мутаций, влияющих главным образом на белковый фенотип. С 1966 г. широко применяется метод электрофореза белков (главным образом энзимов), выявляющий мутации, изменяющие подвижность белковых молекул в электрическом поле. Электрофорез выявляет от V₁ до V_n всего полиморфизма (Воронцов и др., 1972; Lewontin, 1973; Johnson, 1973; Selander and Johnson, 1973). Эти исследования показали, что природные популяции в большинстве случаев высокополиморфны и отличаются друг от друга по числу полиморфных локусов, степени их полиморфизма и набору аллелей. Было предложено два принципиально различных объяснения полиморфизма: 1) большинство мутаций, изменяющих белковый фенотип, нейтрально по отношению к отбору или настолько незначительно снижает приспособленность, что скорость их элиминации не превышает скорости повторного мутирования; 2) высокий полиморфизм имеет адаптивный смысл и поддерживается такими механизмами, как гетерозис, или сверхдоминирование (превосходство гетерозиготы над обеими гомозиготами), отбор, зависящий от частоты генотипа (в ряде случаев селективная ценность генотипа обратно связана с его частотой) и др. Первую концепцию называют нейтрализмом (Kimura, 1968; Kimura and Ohta, 1971), вторую — селекционизмом (Clarke, 1973; Wills, 1973). Нейтрализм сочетается с теорией неदारвинской эволюции (King and Jukes, 1969), возлагающей ответственность за генетические отличия между популяциями на дрейф генов. Абсолютная нейтральность мутаций вызывает серьезные сомнения, хотя многие мутации, по-видимому, можно квалифицировать как нейтральные в определенных условиях (условно-нейтральные) или псевдонейтральные (в прошлом сбалансированные отбором; Thoday, 1975). Частота многих аллелей весьма стабильна, несмотря на различные условия отбора, что противоречит селекционизму, но не согласуется и с нейтрализмом, постулирующим случайное распределение аллельных частот в результате дрейфа. Экспериментальная проверка этой гипотезы очень сложна, поэтому приходится привлекать также косвенные доказательства — связь полиморфизма с шириной экологической ниши, разнообразием условий, стабильностью среды, давлением отбора, скоростью эволюции. Здесь пересекаются интересы генетиков и палеонтологов.

По традиционным представлениям, большая изменчивость способствует адаптации к гетерогенным условиям и расширению экологической ниши, обуславливает высокую эволюционную пластичность, в то время как сокращение изменчивости сопутствует стенобионтности, утрате пластичности и ведет в конечном счете к вымиранию. В. Людвиг (Ludwig, 1950) постулировал прямую связь хромосомного полиморфизма с размерами экологической ниши. J.L. Ван Вален (Van Valen, 1965) выступил с морфологическим обоснованием правила «ниша — изменчивость» (чем шире экологическая ниша, тем больше изменчивость). Необходимо учесть обратную зависимость между модификационной пластичностью и генетическим полиморфизмом. В некоторых исследованиях на лабораторных популяциях дрозофил получено экспериментальное подтверждение этого правила (Beardmore, 1970; Powell, 1971; Schugart and Blaylock, 1973). В упрощенных условиях, например у рыб, обитающих в пещерных водоемах, наблюдается сокращение полиморфизма (что, впрочем, может быть связано не с сужением экологической ниши, а с дрейфом генов в мелких популяциях; Avise and Selander, 1972).

Одновременно появились работы, в которых прямая связь между размерами экологической ниши и изменчивостью не подтверждается (Sonne and Stewart, 1970; Brown and Feldman, 1971; Soule, 1973; Sabath, 1974; Avise et al., 1974). Виды с узкой нишей (например, *Trimerotropis thalassica*, живущий лишь на одном растении *Adenostoma*) обнаруживают высокий генетический полиморфизм. Причина разногласий, по-видимому, кро-

ется в трудности определения размеров ниши, требующего одновременного учета колебаний многих экологических факторов как в пространстве, так и во времени.

Палеоэкологический анализ морских сообществ свидетельствует о более высоких темпах эволюции организмов нижней части шельфа, условия обитания которых, как полагают, более стабильны (Bretsky, 1969). П. Брецки и Д. Лоренц (Bretsky and Lorenz, 1970) исследовали характер связей между: 1) стабильностью среды и разнообразием; 2) стабильностью среды и устойчивостью биоты во времени; 3) разнообразием и устойчивостью биоты. На примере палеозойских моллюсков они показали, что в первом случае связь прямая, а во втором и третьем — обратная. Такой характер связей, по их мнению, свидетельствует о сокращении генетической изменчивости (гомоселекции) в стабильных условиях. Поэтому здесь чаще происходят массовые вымирания и обновление биоты. По крайней мере одно из положений этой теории — прямую связь между стабильностью биотопа и разнообразием — можно считать хорошо обоснованным. Высокое видовое разнообразие, как правило, сочетается с небольшой численностью и биомассой (например, у силурийских брахиопод; Hancock et al., 1974). Некоторые авторы подтверждают также корреляцию между стабильностью условий и вымираниями (Jackson, 1974, на примере моллюсков Карибского моря), в то время как другие (Rohr and Boucot, 1973) считают ее недостоверной.

Были предприняты попытки оценить экспериментально обеднение генофонда вымирающих видов. В качестве модели была избрана *Tridacna patina* — высокоспециализированный вид с узкой экологической нишей, живущий в стабильных условиях. Электрофоретически выявленный полиморфизм тридакны оказался очень высоким (в среднем 20,2% гетерозиготных локусов у одной особи, что близко к предельному значению полиморфизма у беспозвоночных), никакого обеднения генофонда не обнаружено (Valentine et al., 1973). Генетик Д. Левин и палеоботаник У. Крепет (Levin and Crepet, 1973) опубликовали результаты изучения генетического полиморфизма у реликтового плауна *Lycopodium lucidulum*, морфологически сходного с девонским *Asteroxylon*. Здесь также не наблюдается обеднения генофонда. Таким образом, нет доказательств прямой связи между генетической изменчивостью и эволюционной пластичностью. Изучение корреляционных плеяд также показало, что константные признаки с низким коэффициентом корреляции нередко эволюируют быстрее, чем изменчивые высокоррелированные признаки (Колосова, 1973). Иначе говоря, стабилизирующий отбор, обеспечивающий константность признака, способствует ускорению эволюции (Шмальгаузен, 1968; Long, 1969).

Некоторые палеоботанические данные недвусмысленно указывают на эволюционную консервативность изменчивых структур. У растений листья, как правило, более изменчивы, чем репродуктивные органы, и в то же время значительно более консервативны. Например, листья птеридоспермов практически не отличаются от листьев папоротников. Точно так же листья современных цветковых тождественны листьям их меловых предков, хотя репродуктивные органы существенно изменились. На этой почве возникли таксономические разногласия между палеоботаниками, изучающими листья, плоды и пыльцу. Автор предпринял таксономическую ревизию меловых цветковых при помощи кутикулярного анализа (Krassilov, 1973a). Из цагайских отложений р. Бурей был изучен эпидермис *Platanus gainoldsii* Newb. Листья этого вида исключительно полиморфны и ранее были описаны под несколькими названиями. Наряду с обычными для платана лопастными листьями здесь встречаются цельные листовые пластинки. Впрочем, два современных восточноазиатских вида платана также имеют цельные листья. Эпидермальные признаки подтвердили принадлежность цагайских листьев платану. Затем были обнаружены репродуктивные органы растения с этими листьями. Мужские соцветия, описанные

как *Tricolpopollianthus* (Krassilov, 1973b), сходны с тычиночными головками платана, но имеют ряд существенных отличий. Женские соцветия Steinhauera скорее напоминают пестичные головки *Altingia*, но семена крупнее и снабжены более развитым крылом. Род *Trochodendroides*, давший название троходендроидным флорам северного полушария, имел такие же листья, как современное японское дерево *Cercidiphyllum*, но резко отличался от него строением соплодий. Еще один пример: листья *Nilssonia compta* из средней юры Йоркшира и *Nilssonia schmidtii* из верхней юры и нижнего мела Буреинского бассейна почти неразличимы. Они обнаруживают аналогичную изменчивость сегментированное™ пластинки и формы сегментов. Эпидермальные признаки также большей частью совпадают. Женские репродуктивные органы растений, которым принадлежали эти листья, отнесены к разным орган-родам — *Beania* и *Dirhopalostachys*. У первых соцветия распадались открыто, а у вторых — внутри сомкнутых капсул. По гипотезе автора (Krassilov, 1975), структуры типа *Dirhopalostachys* произошли от *Beania*. Однако морфологическая дистанция между ними так велика, что их приходится отнести к разным семействам, в то время как листья практически не изменились.

Число подобных примеров можно было бы значительно умножить. Во всех случаях, когда мозаичность эволюции органов выражена достаточно отчетливо, более изменчивые оказываются в эволюционном плане более консервативными. Эта закономерность, по-видимому, выдерживается и на популяционном уровне.

Популяционно-генетические исследования определенно свидетельствуют о сокращении белкового (и в еще большей степени хромосомного) полиморфизма у краевых популяций, находящихся в нестабильных стрессовых условиях. Г. Карсон (Carson, 1958), работы которого по генетике популяций гавайских дрозофил получили широкую известность, выдвинул гипотезу гомоселекции, постулирующую селективные преимущества гетерозиготности в оптимальных и гомозиготности в стрессовых условиях. Связь между стабильностью условий и генетическим полиморфизмом была исследована в серии работ, выполненных палеонтологами в содружестве с генетиками. Т. Шоф и Дж. Гуч (Schopf and Gooch, 1972) изучили методом электрофореза белковый полиморфизм восьми глубоководных видов и пришли к выводу, что они не менее полиморфны, чем мелководные. Ф. Айала и Дж. Валентайн (Ayala and Valentine, 1974; первый автор — генетик, работающий над проблемой полиморфизма, второй — палеонтолог, известный своими трудами по палеоэкологии, палеобиогеографии и общим вопросам эволюции) привели данные по полиморфизму популяции глубоководной офиуры *Orphiomusium Iugianum*. Около 53% локусов оказались полиморфными, и каждая особь в среднем гетерозиготна по 17% локусов. Приблизительно такие же цифры были получены и для других глубоководных беспозвоночных, они гораздо выше, чем аналогичные цифры для мелководных организмов тех же широт,

Валентайн (Valentine, 1971a, б) полагает, что основным фактором, определяющим уровень полиморфизма и видовое разнообразие, служит трофический режим. Стабильные трофические условия способствуют увеличению изменчивости. Этим и объясняется высокий полиморфизм и разнообразие представителей глубоководной фауны. Трофический режим шельфовых сообществ в свою очередь зависит от тектонической стабильности шельфа. Рассматривая историю континентов с позиций тектоники плит, Валентайн постулирует связь между дрейфом континентов, стабильностью условий, трофическим режимом и основными эволюционными событиями (Valentine, 1971a; Valentine and Moores, 1972). Данные по фауне эдиакара подтверждают гипотезу Валентайна (Germis, 1974). Во время соединения докембрийских континентов преобладали бедные видами космополитно распространённые сообщества илоедов, тогда как дрейфу континентов сопутствовало возрастание таксономического

разнообразия, адаптивная радиация и углубление специализации. Однако Дж. Левинтон (Levinton, 1974) указывает, что среди мелководных видов преобладали илоеды, а среди глубоководных — фильтраторы, живущие за счет фитопланктона, продуктивность которого колеблется в широких пределах. Таким образом, трофическая система глубоководной биоты менее стабильна, что противоречит как модели Брецкого — Лоренца, так и построениям Валентайна.

По мнению И. Элдриджа (Eldridge, 1974), разнообразие глубоководной фауны само по себе не доказывает более высоких темпов эволюции в стабильных условиях. В эпикратонных морях с преимущественно карбонатным осадконакоплением условия относительно однообразны, что способствовало сужению экологических ниш и специализации видов населявшей их трилобитовой фауны. Однако обогащение этой фауны новыми формами происходило главным образом за счет иммиграции из геосинклинальных бассейнов с неоднородными условиями. Эти представления согласуются с общей филогенетической концепцией Элдриджа, который принимает аллопатрическую модель видообразования и считает пространственную неоднородность среды основным его фактором.

Сопоставление сообществ умеренного и тропического климата открывает дополнительную возможность анализа связей между полиморфизмом, видовым разнообразием и темпами эволюции. Стабильность условий в тропиках наводит на мысль о морфологическом и генетическом мономорфизме тропических видов. В действительности, однако, связь между стабильностью условий и полиморфизмом оказывается не прямой, а обратной. Морские беспозвоночные образуют ряд по степени полиморфизма от 20,2% гетерозиготных локусов на особь у тропических моллюсков (тридакна) до 3,9% у антарктических брахиопод. Виды средних широт занимают промежуточное положение: 9% у калифорнийских *Phoronida*, 6,7% у *Limulus polyphemus* из северной Атлантики (Ayala et al., 1974). Тропические сообщества, как правило, богаче видами. Это нередко служит аргументом в пользу более высоких темпов эволюции в стабильных условиях. Полагают, например, что темпы эволюции моллюсков в тропиках выше, чем в умеренных широтах (Necht and Agan, 1972). С тропиками связывают и основные эволюционные события в мире растений. Широко распространено мнение, что цветковые растения появились и долгое время (с позднего палеозоя) развивались в тропиках и лишь в конце раннемеловой эпохи, достигнув высокого уровня организации, проникли в умеренную зону. Однако в свете новых палеоботанических открытий вырисовывается совсем иная картина. Наиболее важным событием древнейшей истории наземной флоры было появление прогимноспермов — предков всех семенных растений. Они возникли в области накопления девонских красноцветов, в условиях сезонного периодически засушливого климата. В позднем палеозое флора Евразийской области с бессезонным климатом была наиболее богатой и разнообразной. Однако формирование новых доминирующих групп — цикадофитов, гинкговых и хвойных происходило за пределами этой области. В позднем палеозое Тунгусского бассейна найдены, по-видимому, наиболее древние представители этих групп (Мейер, 1970). Евразийские лебахиевые, которых считают самыми древними хвойными, были скорее специализированной ветвью кордаитов. В мезозое ангиоспермные признаки развивались параллельно у кейтониювых, чекановские и диropалостахиювых, составляющих группу проангиоспермов. Из них кейтоииювые распространены космополитно, чекановские были основными доминантами листопадных лесов Сибирской области с умеренным сезонным климатом. За ее пределами они играли относительно скромную роль. Ангиоспермные признаки у сибирских чекановскиеювых выражены более отчетливо, чем у европейских (Krassilov, 1973c). Диropалостахиювые пока известны лишь из восточных районов Сибирской области. Растительность этих районов в конце юры — начале мела в значительной мере со-

стояла из проангиоспермов. Логично предположить, что именно здесь появились настоящие покрытосеменные.

Мы видим, что хотя тропическая флора всегда была богаче видами, в мегаэволюционном плане она более консервативна, чем флора областей с сезонным климатом (возникновение новых типов организации называют мегаэволюцией или макроэволюцией; последний термин лингвистически менее удачен, так как означает буквально «длинная эволюция»). Появление тетрапод (Westoll, 1943) и плацентарных млекопитающих (Трофимов и Решетов, 1975) также приурочено к нестабильным условиям резко сезонного климата. В целом намечается такой характер связей между средой, полиморфизмом и темпами эволюции: в стабильных условиях — небольшие размеры популяций, высокий полиморфизм, высокие темпы диверсификации видов, низкие темпы мегаэволюционных преобразований; в нестабильных условиях — крупные популяции, незначительный полиморфизм, небольшое таксономическое разнообразие, высокие темпы мегаэволюции. Эти закономерности указывают на существование двух принципиально различных адаптивных стратегий, описываемых теорией «зернистости» среды (Levins, 1968), а также К- и r-отбора (MacArthur and Wilson, 1967). Генетическая система видов, приспособленных к нестабильным условиям, допускает широкую фенотипическую пластичность, благодаря которой среда воспринимается как «тонкозернистая» (нестабильность нивелируется). Генетически полиморфные, но фенетически более стереотипные виды воспринимают среду как «грубозернистую». Выбор адаптивной стратегии диктуется преобладающей формой естественного отбора: r-отбора по темпам размножения и К-отбора по эффективности использования ресурсов среды. Эти формы отбора в чистом виде не встречаются, их соотношение зависит от экологической ситуации: r-отбор преобладает в неустойчивых условиях среды, при высокой неизбирательной элиминации (по И. И. Шмальгаузену), на ранних стадиях сукцессии, при образовании популяции немногими основателями; К-отбор преобладает в устойчивой среде, на поздних сукцессионных стадиях, в условиях напряженной конкуренции. Они определяют различия между выделенными Л. Г. Раменским (1938) жизненными формами эксплерентов (активных колонизаторов) и виолентов (конкурентноспособных видов). Под действием r-отбора формируются эвритопные виды с высоким репродуктивным потенциалом и широкой экологической нишей, тогда как К-отбор ведет к специализации и диверсификации. Видовой состав виолентов, как правило, более разнообразен. Например, среди африканских рыб эксплеренты представлены одним и тем же видом во многих озерах, тогда как виоленты имеют по одному виду в каждом озере (Fryer and lies, 1969). Обобщая такого рода сведения, Валентайн (Valentine, 1971a) приходит к выводу, что разнообразие в условиях К-отбора максимально, а при r-отборе минимально. Видовое разнообразие связано прямой зависимостью с генетическим полиморфизмом, который, таким образом, также контролируется отбором. По-видимому, r-отбор сдерживает реализацию потенциального полиморфизма генетической системы. У эвритопных генерализированных видов приспособление к новым условиям существования сопровождается глубокой перестройкой генетической системы, заметными эволюционными сдвигами. С другой стороны, ослабление r-отбора в стабильных условиях в сочетании с небольшими размерами популяций и генетическим дрейфом способствует выявлению потенциального полиморфизма. Узкоспециализированные виды в мегаэволюционном плане наиболее консервативны.

Названия типов отбора происходят от принятых в экологии популяций обозначений: К - несущая способность среды, или максимальные размеры популяции; r — свойственная популяции скорость роста.

Сходные по составу и структуре белки одной функциональной группы принято считать гомологичными, т. е. происходящими от одного предко-вого белка данной группы. Соответственно кодирующие эти белки гены — цистроны произошли от одного працистрона в результате дупликаций и дивергирующих мутаций. Различия между гомологичными белками можно перевести в мутационную дистанцию между их цистронами. При этом приходится учитывать, что часть нуклеотидных замещений не приводит к изменению аминокислоты, остается «невидимой». Параллельные и обратные мутации также нарушают соответствие между числом мутаций и дивергенцией цистронов. Поэтому в расчет обычно принимается минимальное число мутаций, ответственных за дивергенцию. Скорость эволюции вычисляют путем деления минимальной мутационной дистанции на время

(в миллионах лет), отделяющее сравниваемые белки от их ближайшего общего предка. Здесь палеогенетику приходится обратиться к палеонтологии в поисках предков дивергирующих эволюционных линий. Скорость эволюции белковых молекул измеряют в элементарных эволюционных периодах — времени, затраченном на замену одного процента аминокислотных остатков (Dayhoff, 1969; Ратнер, 1972; Крепе, 1973; Fitch, 1973). Гипотеза молекулярных часов, выдвинутая Е. Цукеркандлом и Л. Полингом (Zuckerlandl and Pauling, 1965), предполагает постоянство скорости мутационного процесса. Если известен элементарный эволюционный период, то, основываясь на гипотезе молекулярных часов, можно произвести обратную операцию, т. е. рассчитать время существования общего предка дивергирующих линий (или возникновения тех или иных физиологических адаптаций). Полученные этим способом датировки во многих случаях приблизительно совпадают с палеонтологическими, что подтверждает потенциальные возможности палеогенетического метода. В ряде случаев, однако, такого совпадения нет. Разделение эволюционных линий понгид и гоминид произошло, по палеонтологическим данным, в позднем олигоцене или начале миоцена (около 25 млн. лет назад), тогда как сопоставление гемоглобина и фибринопептидов человека и шимпанзе, а также иммунологические дистанции по ряду белков и комплементарность ДНК указывают на гораздо более позднюю дивергенцию — менее 10 млн. лет назад (Washburn, 1972). Располагая достаточным набором мутационных дистанций, можно построить филогенетическое древо, скорость эволюции во всех ветвях которого будет неизменной. Такие построения выполнены для цитохромов (дыхательных пигментов, содержащихся в митохондриях), глобинов и некоторых других белков и нуклеиновых кислот.

Возникает вопрос, правомочна ли гипотеза молекулярных часов, и если да, то как объяснить постоянство скорости эволюции белков. Упрощающие допущения, положенные в основу расчетов, — равное распределение мутаций между дивергирующими линиями и кодонами, совпадение дивергенции на молекулярном и морфологическом уровнях и некоторые другие — несомненно сказываются на достоверности палеогенетических построений. Эти допущения приемлемы лишь с позиций нейтралитета. В действительности большие различия в скорости эволюции таких белков, как фибринопептиды, глобины, цитохромы и гистоны, связаны со сложностью выполняемых ими функций (цитохромы, взаимодействующие со сложными молекулами ферментов, эволюируют гораздо медленнее гемоглобина), что указывает на действие стабилизирующего отбора (Крепе, 1973). Об этом же свидетельствуют инвариантность части аминокислотных остатков и неслучайное распределение мутаций между кодонами.

Влияет на точность построений и выбор ближайшего общего предка. Например, выбор предка шимпанзе и человека в построении филогенетического древа гемоглобина колеблется между рамапитеком и австралопитеком (Goodman and Mooge, 1973), причем ни один из них, конечно, не

является таковым. Новая реконструкция строения черепа рамапитока ставит под сомнение его близость к основному стволу развития антропоидов. Австралопитека многие считают представителем гоминид, хотя по строению конечностей он ближе к орангутангу (Oxhard, 1973). Но даже если какой-либо из этих родов может служить моделью «общего предка», это еще не доказывает, что реальный предок существовал одновременно с моделью и что расчет вообще имеет смысл.

Неотъемлемая часть палеогенетических построений — это строгая монофилия таксонов всех рангов и исключительно дивергентный путь эволюции. Негласно принимается, что дивергирующие филумы происходят от одной панмиксной популяции, мономорфной по данному белку. Когда речь идет, например, о дивергенции прокариот и эукариот, неадекватность такого подхода очевидна, несмотря на некоторое формальное совпадение палеогенетических (2,6 млрд. лет по цитохрому *c*) и палеонтологических датировок. Древнейшие ископаемые организмы обычно сопоставляют с сине-зелеными водорослями и бактериями, хотя у них обнаружены способы размножения (почкованием; Darby, 1974) и некоторые другие особенности, не свойственные прокариотам (Reanney, 1974). Уже на этом эволюционном уровне цитохромы могли значительно дивергировать, что подтверждается их разнообразием у бактерий (Amber, 1973).

М. Гудмен и Дж. Мур (Goodman and Moore, 1973), построившие наиболее детализированную филогению гемоглобина, пришли к выводу, что скорость эволюции изменяется: вслед за дубликацией цистронов она возрастает, а затем, по мере специализации метамеров, снижается. Высокий темп мутирования сохраняется лишь в кодонах аминокислот, не имеющих определенной функции. Усложнение организации уменьшает число допустимых нейтральных мутаций и замедляет эволюцию в целом. Изменения скорости эволюции носят периодический характер. Тем не менее Гудмен и Мур пользуются гипотезой молекулярных часов при экстраполяциях, дающих приблизительное представление о давности дивергенции. Например, время расхождения альфа- и бета-цепей на основе модели часов определяется в 437 млн. лет, что приблизительно соответствует времени возникновения тетрапод (около 400 млн. лет назад).

Таким образом, скорость эволюции макромолекул изменяется, по-видимому, периодически. Однако усредненная скорость для больших отрезков геологического времени оказывается более или менее постоянной. Некоторые исследователи полагают, что причину этого следует искать в периодических изменениях условий естественного отбора (Johnson, 1973; Van Valen, 1973). Сказанное выше о связи генетического полиморфизма, видового разнообразия и темпов эволюции с различными формами отбора позволяет предположить, что экологический фактор, изменяющий соотношение форм отбора, может оказать существенное влияние на эволюционный процесс. Таким фактором следует, по-видимому, считать климат. Влияние климата на эволюцию многообразно и хорошо документировано геологической летописью, так как важнейшие биостратиграфические рубежи совпадают с климатическими изменениями. Здесь нет места для сколько-нибудь подробного обсуждения этого вопроса, тем более что я уже затрагивал его в других работах (Красилов, 1972, 1973, 1974; Krassilov, 1973d, 1974). Важно лишь подчеркнуть, что усиление или ослабление сезонности климата дает перевес соответственно *r*-отбору или *K*-отбору, определяя в первом случае тенденцию к диверсификации в рамках потенциального полиморфизма генетической системы, а во втором — к перестройкам мегаэволюционного плана. Периодический и относительно регулярный характер изменений климата, таким образом, накладывает отпечаток на процесс эволюции. Эта гипотеза носит предварительный характер, и, разумеется, большая работа должна быть проделана, прежде чем теория связи эволюционных событий на молекулярном и экосистемном уровнях приобретет законченный вид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Становится все более очевидным, что основные свойства генетической системы (в частности, степень полиморфизма) и сочетание микро- и мегаэволюционных процессов связаны с адаптивной стратегией, которая в свою очередь зависит от устойчивости среды. Исследование этой зависимости требует более тесных контактов между генетикой и палеонтологией, Интеграция достижений этих двух дисциплин будет способствовать совершенствованию эволюционной теории, решению одной из кардинальных проблем — роли геологических факторов в эволюции. Изложенное выше позволяет предположить, что основное значение геологических событий (тектонической активизации, трансгрессивно-регрессивных циклов и др.) состоит в том, что они увеличивают нестабильность условий, вызывая изменение адаптивной стратегии, соотношения К- и р-отбора и соответственно различных форм эволюционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронцов Н. Я., Фомичева И. И. и Баранов О. К. 1972. Перспективы и границы применения электрофоретических и иммунологических методов в таксономии млекопитающих. Зоол. ж., т. 51, вып. 12, стр. 1864—1869.
- Красилов Я. А. 1969. Филогения и систематика. В сб.: Пробл. филогении и систематики. Владивосток, Изд-во ДВФ СО АН СССР, стр. 12—30.
- Красилов Я. А. 1972. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, Изд-во ДВНЦ АН СССР, стр. 1—212.
- Красилов В. А. 1973. Этапность эволюции и ее причины. Ж. общ. биол., т. 34, № 2, стр. 227—240.
- Красилов Я. А. 1974. Космические факторы и мегаэволюция. В сб.: Космос и эволюция организмов. М., стр. 217—230.
- Крепе Е. М. 1973. Физиологически активные молекулы и их эволюция. Ж. эволюц. биохим. и физиол., т. 9, № 4, стр. 327—334.
- Мейен С. Я. 1970. Пермские флоры. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 208, стр. 111—157.
- Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-биологическое исследование земель. Сельхозгиз, стр. 1—620.
- Ратнер В. А. 1972. О некоторых молекулярных критериях дивергенции, конвергенции и систематики. В сб.: Пробл. эволюции, т. 2. Новосибирск, «Наука», стр. 5—27.
- Трофимов Б. А. и Решетов Я. Ю. 1975. Азия как центр развития млекопитающих. Природа, № 8, стр. 32—44.
- Шмальгаузен И. И. 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. 2-е изд. «Наука», стр. 1—451.
- Amber J. P. 1973 (1974). Bacterial cytochromes c and molecular evolution. Syst. Zool., vol. 22, p. 554—565.
- Avise J. C. and Selander R. K. 1972. Evolutionary genetics of cave dwelling fishes of the genus *Astyanax*. Evolution, vol. 26, № 1, p. 1—19.
- Avise J. C., Smith M. H., Selander R. K., Lawlor T. E. and Ramsey P. R. 1974. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Syst. Zool., vol. 23, № 2, p. 226—238.
- Ayala F. J. and Gilpin M. E. 1974. Lack of evidence for the neutral hypothesis of protein polymorphism. J. Heredity, vol. 64, p. 297—298.
- Ayala F. J., Tracey M. L., Barr L. G., McDonald J. F. and Perez-Salas S. 1974. Genetic variation in natural populations of five *Drosophila* species and hypothesis of the selective neutrality of protein polymorphisms. Genetics, vol. 77, p. 343—384.
- Ayala F. J. and Valentine J. W. 1974. Genetic variability in the cosmopolitan deep-water ophiuran *Ophiomusium lymani*. Marine biol., vol. 27, p. 51—57.
- Ayala F. J., Valentine J. W., Barr L. G. and Zumwalt G. S. 1974. Genetic variability in a temperate intertidal phoronid. *Phoronopsis viridis*. Biochem. Genet., vol. 11, № 6, p. 413—427.
- Beardmore J. A. 1970. Ecological factors and the variability of gene-pools in *Drosophila*. In: M. K. Hecht et al. (eds.). Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky. Appleton Century-Crofts, New York, p. 299—314.
- Bretsky P. W. 1969. Evolution of Paleozoic benthic marine invertebrate communities. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeocol., vol. 6, № 1, p. 45—59.
- Bretsky P. W. and Lorenz D. W. 1970. An essay on genetic-adaptive strategies and mass extinctions. Bull. Geol. Soc. America, vol. 81, p. 2449—2456.
- Brown J. A. and Feldman C. R. 1971. Evolution in constant and fluctuating environments: thermal tolerances of desert pupfish (*Syrphodon*). Evolution, vol. 25, № 2, p. 390—398.

- Carson H. L. 1958. Response of selection under different conditions of recombination in *Drosophila*. Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., vol. 23, p. 291–305.
- Clarke B. 1973. Neutralists vs. selectionists. Science, vol. 180, № 4086, p. 600–601.
- Darby D. G. 1974. Reproductive modes of *Huronispora microreticulata* from cherts of the Precambrian Gunflint Iron-Formation. Bull. Geol. Soc. America, vol. 85, p. 1595–1596.
- Dayhoff M. O. 1969. Computer analysis of protein evolution. Scient. Amer., vol. 221, p. 87–95.
- Eldredge N. 1974. Stability, diversity, and speciation in Paleozoic epeiric seas. J. Paleontol., vol. 48, № 3, p. 540–548.
- Eldredge N. and Gould S. J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: T. J. M. Schopf (ed.). Models in Paleobiology. San Francisco, p. 82–115.
- Fitch W. M. 1973. Aspects of molecular evolution. Annual Rev. Genet., vol. 7, p. 343–380.
- Fryer G. and Iles T. D. 1969. Alternative routes to evolutionary success as exhibited by African eichlid fishes of the genus *Tilapia* and the species flocks of the Great Lakes. Evolution, vol. 23, № 1, p. 359–368.
- Germis G. J. B. 1974. The Nama Group in South West Africa and its relationship to the Pan-African geosyncline. J. Geol., vol. 82, № 3, p. 301–318.
- Goodman M. and Moore G. W. 1973 (1974). Phylogeny of hemoglobin. Syst. Zool., vol. 22, p. 508–532.
- Hancock N. J., Hurst J. M. and Fürsich Fr. T. 1974. The depths inhabited by Silurian brachiopod communities. J. Geol. Soc., vol. 130, p. 151–156.
- Hecht A. D. and Agan B. 1972. Diversity and age relationships in recent and miocene bivalves. Syst. Zool., vol. 21, № 5, p. 308–312.
- Jackson J. B. C. 1974. Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary significance. Amer. Naturalist, vol. 108, № 962, p. 541–560.
- Johnson G. B. 1973. Enzyme polymorphism and biosystematics: the hypothesis of selective neutrality. Annual Rev. Ecol. Syst., vol. 4, p. 93–116.
- Kimura M. 1968. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles. Genet. Res., vol. 11, p. 246–269.
- Kimura M. and Ohta T. 1971. Theoretical aspects of population genetics. Princeton, Princeton Univ. Press, p. li–219.
- King J. L. and Jukes Th. H. 1969. Non-Darwinian evolution. Science, vol. 169, p. 788–798.
- Krassilov V. A. 1973a. Cuticular structure of Cretaceous angiosperms from the Far East of the USSR. Palaeontographica, Abt. B, Bd. 142, Lief. 1, 2, p. 105–116.
- Krassilov V. A. 1973b. Upper Cretaceous staminate heads with pollen grains. Palaeontology» vol. 16, p. 1, p. 41–44.
- Krassilov V. A. 1973c. Mesozoic plants and the problem of angiosperm ancestry. Lethaia, vol. 6, p. 163–178.
- Krassilov V. A. 1973d. Climatic changes in eastern Asia as indicated by fossil floras. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., vol. 13, p. 261–273.
- Krassilov V. A. 1974. Causal biostratigraphy. Lethaia, vol. 7, p. 173–179.
- Krassilov V. A. 1975. Dirhopalostacyhaceae — a new family of proangiosperms and its bearing on the problem of angiosperm ancestry. Palaeontographica, Abt. B, Bd. 153, Lief. 1–3, p. 100–110.
- Levin D. A. and Crepet W. L. 1973. Genetic variation in *Lycopodium lucidulum*: a phylogenetic relic. Evolution, vol. 27, p. 622–632.
- Levins R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton, Princeton Univ. Press, p. 1–120.
- Levinton J. S. 1974. Trophic group and evolution in bivalve molluscs. Palaeontology, vol. 17, № 3, p. 579–585.
- Lewontin R. C. 1973. Population genetics. Annual Rev. Genet., vol. 7, p. 1–18.
- Long Ch. A. 1969. On the use of constancy in estimating conservatism of characters. Evolution, vol. 23, № 3, p. 516–517.
- Ludwig W. 1950. Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als fünfter Evolutionsfaktor. Neue Ergebn. Probl. Zool. Halle, S. 516–537.
- MacArthur R. H. and Wilson E. O. 1967. The theory of Island biogeography. Princeton, Princeton Univ. Press, p. 1–203.
- Oxnard Ch. E. 1973. (1974). Functional inferences from morphometries: problems posed by uniqueness and diversity among the primates. Syst. Zool., vol. 22, p. 409–429.
- Powell J. R. 1971. Genetic polymorphisms in varied environments. Science, vol. 174, p. 1035–1036.
- Reaney D. C. 1974. On the origin of prokaryotes. J. Theoret. Biol., vol. 48, p. 243–251.
- Rohr D. M. and Boucot A. J. 1973. Evolutionary patterns in the Paleozoic Bivalvia: documentation and some theoretical considerations: discussion. Bull. Geol. Soc. America, vol. 85, p. 665–666.
- Sabath M. D. 1974. Niche breadth and genetic variability in sympatric natural populations of *Drosophila* flies. Amer. Naturalist, vol. 108, № 108, p. 533–540.
- Schopf T. J. M. and Gooch J. L. 1972. A natural experiment to test the hypothesis that loss of genetic variability was responsible for mass extinctions of the fossil record. J. Geol., vol. 80, № 4, p. 481–483.

- Selander R. K. and Johnson W. E.* 1973. Genetic variation among vertebrate species. Annual Rev. Ecol. Syst., vol. 4, p. 75—91.
- Selander R. K. and Kaufman D. W.* 1973. Genie variability and strategies of adaptation in animals. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., vol. 70, p. 1875—1877.
- Simpson G. G.* 1944. Tempo and Mode in Evolution. New York, Columbia Univ. Press, p. 1-237.
- Simpson G. G.* 1953. The Major Features of Evolution. New York, Columbia Univ. Press, p. 1—434.
- Shugart H. H. Jr. and Blaylock B. G.* 1973. The niche-variation hypothesis: an experimental study with *Drosophila* populations. Amer. Naturalist, vol. 107, № 956, p. 575—579.
- Soule M.* 1973. The epistatis cycle: a theory of marginal populations. In: R. F. Johnston (ed.). Annual Rev. Ecol. Syst., vol. 4, p. 165—187.
- Soule M. and Stewart B. R.* 1970. The «niche-variation» hypothesis. A test and alternatives. Amer. Naturalist, vol. 104, № 935, p. 85—97.
- Thoday J. M.* 1975. Non-Darwinian «evolution» and biological progress. Nature, vol. 255, № 5511, p. 675—677.
- Tracey M. L. and Ayala F. J.* 1974. Genetic load in natural populations: is it compatible with the hypothesis that many polymorphisms are maintained by natural selection? Genetics, vol. 77, № 3, p. 569—589.
- Valentine J. W.* 1971a. Resource supply and species diversity patterns. Lethaia, vol. 4, p. 51-61.
- Valentine J. W.* 1971b. Plate tectonics and shallow marine diversity and endemism, an actualistic model. Syst. Zool., vol. 20, № 3, p. 253—264.
- Valentine J. W., Hedgecock D., Zumwalt G. S. and Ayala F. J.* 1973. Mass extinctions and genetic polymorphism in the «Killer Calm» Tridacna. Bull. Geol. Soc. America, vol. 84, p. 3411—3414.
- Valentine J. W. and Moores E. M.* 1972. Global tectonics and the fossil record. J. Geol., vol. 80, p. 167—184.
- Van Valen L.* 1965. Morphological variation and width of ecological niche. Amer. Naturalist, vol. 99, p. 377—390.
- Van Valen L.* 1973. Body size and number of plants and animals. Evolution, vol. 27, № 1, p. 27-35.
- Washburn S. L.* 1972. Human evolution. In: Th. Dobzhansky et al. (eds). Evolutionary biology, vol. 6. New York, Appleton-Century Crofts, p. 346—362.
- Westoll T. S.* 1943. The origin of the tetrapods Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc., vol. 18, № 2, p. 78—98.
- Wills Ch.* 1973. In defence of naive pan-selectionism. Amer. Naturalist, vol. 107, № 953, p. 23—34.
- Zuckermandl E. and Pauling L.* 1965. In: Evolving genes and prot-eins. New York, Acad. Press, p. 97—166.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
17 III 1975