

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЖУРНАЛ
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

Том 51

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

4

МОСКВА · 1990

УДК 575.8

© 1990 г.

С. В. ПУЧКОВСКИЙ

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ КАК УНИВЕРСАЛЬНЫЙ МЕХАНИЗМ ЭВОЛЮЦИИ БИОСИСТЕМ. СЕЛЕКТОГЕНЕЗ В ИЕРАРХИИ БИОСИСТЕМ

Разработана эволюционная концепция, назначение которой — дать более универсальное объяснение механизму эволюции биосистем. Предлагается понятие «селективная система», которое применимо для каждого из рассмотренных уровней: организмы (онтогенезы), популяции (виды), биоценозы, биоты. Микроэволюция понимается как универсальный механизм эволюции биосистем, который действует через отбор составляющих их подсистем. Отбор — общий фактор эволюции любых биосистем, но единицы отбора (подсистемы) специфичны для каждого уровня. Филогенез биосистем есть составная часть процесса эволюции без ее механизма.

Биологическая наука прошла путь от организмоцентризма к видоцентризму (Хайлов, 1973). Сведение всей биологической эволюции к популяциогенезу и видообразованию — общая черта многих биологических трудов (Дарвин, 1935; Emerson, 1960; Майр, 1968; Тахтаджян, 1970; Голдовский, 1973; Huxley, 1974; Leôn, 1974; Тимофеев-Ресовский, 1975; Рьюз, 1977; Грант, 1980; Frankel, Soulé, 1981; Назаров, 1984, и др.). Ограниченность такой позиции, не однажды отмеченная (Williams, 1966; Любищев, 1973; Хайлов, 1973; Навроцкий, 1985; Расницын, 1986), определяется как популяциоцентризм (Депенчук, Крисаченко, 1987, с. 175).

Задача предлагаемой публикации — развитие более универсальной эволюционной концепции, способной дать объяснение механизму эволюции не только популяций, но и биосистем других уровней. Полезной основой для такой концепции являются построения Виллиамса (Williams, 1966), который выделил два уровня эволюции биосистем: органический и биотический; им соответствуют генный и групповой типы отбора. По нашему мнению, эволюция всех биосистем осуществляется на основе селектогенеза. В обоснование этой центральной идеи и развивается предлагаемая концепция. Для большей определенности рассматриваются лишь биосистемы четырех основных структурно-организационных уровней (Вернадский, 1967; Завадский, 1968).

Автором не используется термин «макроэволюция». По смыслу он синонимичен филогенезу, последний же как термин значительно более давний, предпочтительнее. Кроме того, сложившееся понимание, в соответствии с которым макроэволюция начинается там, где завершается микроэволюция (Goldschmidt, 1940; Ригер, Михаэлис, 1967; Тимофеев-Ресовский, 1975; Биологический энциклопедический словарь, 1986, и др.), делает совершенно бесперспективными поиски решения проблемы сводимости макроэволюции к микроэволюции, которая обсуждается довольно оживленно (Vosk, 1970; Яблоков, Познанин, 1975; Давиташвили, 1978; Грант, 1980; Lewin, 1980; Борзенков, 1980, и др.).

Современное понимание филогенеза (Шмальгаузен, 1969) также является популяциоцентристским, поэтому нами предлагается более универсальное его толкование. Филогенез — исторический ряд биосистем, в котором каждая предыдущая биосистема относится к последующей как предок и потомок. В этом смысле можно говорить о филогенезе особи (онтогенеза), популяции, биоценоза и биоты. Филогенез есть часть целостного процесса эволюции, при выявлении которой исследователь абстрагируется от механизма эволюции. По нашему мнению, именно к филогенезу следует отнести идеи о закономерном характере эволюции

(Берг, 1922). Филогенез — искусственно отпрепарированная часть эволюции, без микроэволюции он не существует.

В рамках развиваемой концепции микроэволюция понимается существенно differently от традиционного толкования (Филипченко, 1978; цитированная выше литература). Микроэволюция — это универсальный механизм филогенеза любых биосистем, это селектогенез, в котором всегда взаимодействуют три фактора: естественный отбор, репликация и генотипическая изменчивость (либо аналоги двух последних факторов, обеспечивающие относительное постоянство и изменчивость биосистем).

Филогенез не может быть сведен к микроэволюции, поскольку это — разные составные части процесса эволюции. Их соотношение можно конкретизировать в такой аналогии: вращение винта — это микроэволюция, а его поступательное движение — филогенез. Поступательное движение винта имеет своей причиной вращение, однако не может быть сведено к последнему.

Соответственно невозможен филогенез без микроэволюции, а последняя, коль скоро она действует, приводит к микрофилогенезу (Тимофеев-Ресовский и др., 1977) или филогенетическому сдвигу (Пучковский, 1984).

Для теории биологической эволюции весьма полезным методологическим основанием является теория систем (Богданов, 1927; Bertalanffy, 1969; Гаазе-Рапопорт, 1973). Каждая биосистема состоит из некоторого числа подсистем, в свою очередь биосистема входит в состав биосистемы (или экосистемы) более высокого уровня — надсистемы. Эволюцию любых биосистем можно представить как изменение числа подсистем или их перекомбинацию.

По нашему мнению, общим микроэволюционным механизмом для эволюции всех биосистем является селективная система. Назовем ее важнейшие черты. Для начала представим идеальную селективную систему, где одной подсистеме соответствует одна вакантная функция. В такой системе принципу отбора нет места. Если в другой селективной системе одной функции соответствуют две (или более) подсистемы, которые функционально совершенно равноценны, отбор возможен, но неэффективен (Йогансен, 1935; Kimura, 1979). Наконец, в третьем случае одной функции соответствуют две (или более) подсистемы, которые функционально однозначны, однако эффективность выполнения функции у них неравноценна. В такой селективной системе будет действовать естественный отбор.

Основные черты селективной системы таковы: 1) избыточность подсистем (их всегда больше, чем вакантных функций); 2) функциональная однозначность (конкурентность) подсистем; 3) функциональная количественная неравноценность (изменчивость) подсистем; 4) селективный цикл, в ходе которого количество подсистем уменьшается до количества вакансий, остальные подсистемы элиминируются.

Нами рассматривается эволюция биосистем на уровне особи или онтогенеза (соматогенез); эволюция на популяционно-видовом уровне (демогенез); эволюция биоценозов (ценозогенез) и эволюция биот (биотогенез). Для каждого уровня эволюции характерны специфические подсистемы, являющиеся единицами отбора: в соматогенезе это гены или их группы; в демогенезе — особи или группы особей; в ценозогенезе — популяции, виды, возможно, консорции (Быков, 1975); в биотогенезе это биоценозы. Эволюция биосистем более высоких уровней обладает интегральным эффектом, т. е. может включать в себя и эволюцию биосистем низших уровней (отбор биоценозов означает отбор и всех их подсистем). Однако далее рассматриваются лишь специфические проявления эволюции на каждом уровне.

Соматогенез — это эволюция особи (онтогенеза) на основе микроэволюционного механизма, где единицей отбора является подсистема суборганизменного уровня. Возможен селективный процесс среди клеток, гамет, хромосом и генов (Грант, 1980; Хесин, 1984). Одним из пер-

вых принципы борьбы за существование и отбор распространил на гаметы и молекулы А. Вейсман (1896; 1909, цит. по: Завадский, 1973). Сходные идеи высказывали Уайт (Whyte, 1965), В. А. Красилов (1979), Стилль (Steele, 1980, цит. по: Кейлоу, 1986), А. П. Козлов (1983). По-видимому, этому уровню действия отбора соответствует теория «эгоистического гена» (Кейлоу, 1986), хотя традиционно она толкуется в рамках эволюции популяций. Сюда же можно отнести действие механизмов, направленных на поддержание постоянства генотипа клеток внутри организма (Дубинин, 1976; Уотсон, 1978).

Экспериментально доказана возможность так называемого горизонтального переноса наследственной информации (Davey, Reapney, 1980; Хесин, 1984). На этой же принципиальной основе выборочный перенос генов или их групп в неродственные клетки определил впечатляющие успехи генетической инженерии (Уотсон, 1978; Хесин, 1984). Заслуживает упоминания высказывание о «соматическом дарвинизме» (Weil, Reupaud, 1980; цит. по: Хесин, 1984).

Демогенез — это эволюция биосистем в пределах популяционно-видового уровня. Единицей эволюции здесь является популяция, селективной системой — поколение особей, единицей отбора — особь или группа особей. Теория эволюции для этого уровня разработана весьма обстоятельно (см. Дарвин, 1935; Майр, 1968; Шмальгаузен, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Солбриг, Солбриг, 1982; Кейлоу, 1986, и др.). Микроэволюция на этом уровне ввиду широкого принятия мировой наукой дальнейших пояснений не требует. Необходимо одно уточнение: мутации любого ранга, включая сюда макромутации и сальтации, вопреки нередко выраженному мнению (Mivart, 1871, цит. по: Кейлоу, 1986; Goldschmidt, 1940; Ивановский, 1976; Воронцов, 1980, и др.), понимаются нами как материал естественного отбора, а не как фактор макроэволюции. В этом вопросе решающим оказывается не степень необычности биосистемы, а ее положение в иерархии: особь-макрмутант является единицей отбора в демогенезе.

Предлагаемая иерархия уровней эволюции биосистем нуждается в обсуждении и усовершенствовании. Наиболее сложно представить селектогенез в эволюции надвидовых биосистем. Авторы сводок по динамике биоценозов не дают критериев для разграничения сукцессий и эволюции сообществ (Сукачев, 1972; Collier et al., 1973; Одум, 1975; Пианка, 1981), хотя и высказано мнение строго различать эти процессы (Сукачев, 1972, с. 212). Б. А. Быков (1975) выделяет «биоценогенез — единовременный и единый процесс эволюции видов и биоценозов» (с. 28). По мнению этого автора, «в биоценозах эволюирующей единицей может быть не только популяция, .. но в известном отношении и консорция» (с. 25). С высказанным мнением можно согласиться, введя определенное уточнение: если говорить об эволюции биоценоза, то единицами отбора могут рассматриваться популяции и консорции, как подсистемы биоценоза.

Ценозогенез — это эволюция биоценозов. В селективной системе этого уровня единица отбора — вид (популяция, консорция), который может либо занять пустующую экологическую нишу, либо вытеснить вид-конкурент. Элиминация здесь соответствует вымирание видов (Stanley, 1975), а отбор действует в форме межвидового отбора, по поводу реальности которого существуют различные мнения (Williams, 1966; Одум, 1975; Давиташвили, 1978; Грант, 1980; Боертон, 1981; Георгиевский, 1984; Кейлоу, 1986, и др.). По нашему мнению, отбор из двух особей одного вида является абстракцией, как и отбор из двух видов, но первая абстракция проще и давно стала привычной. Отбор межвидовой проявляет себя в иных масштабах времени и пространства, чем отбор особей. Имеет значение и то, что целостность особи как единицы отбора куда более очевидна, чем целостность вида.

Несомненно, что в процессе одомашнивания организмов человек не только манипулировал особями, но и избирательно вводил в культуру определенные виды. Человек сам всегда был центральной частью ан-

тропогенных биоценозов (и экосистем) и достраивал их, селективно вводя одомашненные виды: зеленые растения, травоядных млекопитающих и т. д. Со временем такие искусственные биоценозы могли меняться за счет новых сочетаний видов, обогащаться на основе введения поликультур (Одум, 1975). Таким образом, человек располагает давней традицией в конструировании и совершенствовании сельскохозяйственных биоценозов на основе межвидового отбора, что находит свое современное выражение в экологической инженерии (Шварц, 1963; Дорст, 1968; Яблоков, Остроумов, 1985). Огромный размах в масштабах планеты приобрел процесс интродукции и реинтродукции разнообразных видов (Житков, 1934; Слудский, 1963; Кирис, 1973; Агаев, 1978; Frankel, Soulé, 1981; Вавилов, 1987), активной «перетасовки» видов мировой биоты (Франклин, 1983). Акклиматизация является составной частью биологической эволюции (Йоганзен, 1963). Как естественное, так и обусловленное человеком вторжение новых видов может стать причиной катастрофически быстрого вымирания аборигенных форм (Collier et al., 1973; Frankel, Soulé, 1981; Симпсон, 1983; Яблоков, Остроумов, 1985, и др.).

В биотогенезе селективной системой является биота, единицей отбора понимается биоценоз из числа тех, которые составляют биоту. Ареальной действия биотогенеза является крупное подразделение биосферы (зона суши, остров и т. д.). Селективность биосистем на этом уровне эволюции проявляет себя в виде смены конкурирующих биоценозов (Одум, 1986). Мы не разделяем мнение Э. Пианки (1981, с. 328), который считает отбор биоценозов маловероятным, в том числе потому, что «размножение сообщества или экосистемы представить себе чрезвычайно трудно». Если о размножении сообществ говорить и не принято, то о способности к самовоспроизведению или самовосстановлению биосистем этого уровня говорить можно.

В истории человечества переход от охоты и собирательства к скотоводству, земледелию означал возникновение культурных биот и их смену (Дорст, 1968; Одум, 1975; Динесман и др., 1986; Краснов, 1987). Разнообразные антропогенные воздействия, масштаб которых постоянно возрастает (введение аквакультур, вырубка лесов и распашка степей, водохранилища, технические сооружения и т. д.), вызывают далеко идущие изменения в окружающей среде и смену биоценозов (Дорст, 1968; Ленькова, 1971; Одум, 1975; Frankel, Soulé, 1981; Эрлих, 1983; Краснов, 1987, и др.). К этому можно добавить, что космические исследования включают в себя создание искусственных биоценозов и экосистем (Одум, 1975), что фактически означает подбор оптимальных биоценозов в целом.

Труднее показать действие отбора в естественном биотогенезе, хотя бы по той причине, что он включает в себя и ценозогенез. В пользу развиваемой версии говорит явно выраженная этапность развития живой природы, подтверждаемая и самыми современными исследованиями (Herpan, 1981; Russell, 1982; Сулей, 1983; Татаринев, 1985; Уэбб, 1986, и др.). Хотя палеонтолог обычно имеет явные свидетельства вымирания, например крупного млекопитающего, на деле вместе с ним одновременно вымирают специфические паразиты (Верещагин, Барышников, 1985), а в целом — паразитоценоз. Возможно и обратное явление — акклиматизация животных и одновременно завоз новых паразитических видов (Насимович, 1963; Агапова, 1963). Есть основания полагать, что представители мамонтовой фауны вымерли при исчезновении целого своеобразного ландшафта — тундростепей (Верещагин, 1979), при этом, видимо, сменилась биота в целом.

Эволюции подвержены все биосистемы, включая и биосферную (Вернадский, 1967). По нашему мнению, иерархии биосистем в биосфере соответствует иерархия систем отбора. Можно представить естественный отбор биосистем любого уровня, за исключением биосферного, ибо в известных человечеству пределах она уникальна.

В применении к разным уровням целостности живой материи А. А. Любищев писал, что «...без идеи выбора не обойтись» (1973, с. 53) и здесь же «...наличие возможности выбора (в самом разном смысле) в процессе развития.. совпадает с индетерминизмом». Последнее нам представляется ошибочным, ибо эволюция на основе отбора означает лишь особую форму детерминации (Вишаренко, 1975).

Логически принцип отбора (или подбора) применим к эволюции любых систем (Богданов, 1927), включая сюда биосистемы разных уровней (Мазинг, 1972) и космические системы (Волькенштейн, 1986). Л. Н. Ляхова (1979) приводит подборку высказываний разных авторов, где принцип отбора применяется к эволюции небиологических систем, о «предбиологическом» отборе писал А. И. Опарин (1972).

Во всех этих случаях подсистема — объект отбора. Однако с меньшими основаниями можно говорить о биосистеме, проявляющей селективное отношение к элементам среды. Тончайшая избирательность характерна для жизнедеятельности субклеточных биосистем и клетки, тканей и органов, организмов. Эти аспекты селективности дополняют представление об универсальности принципа отбора. Видимо, есть основания утверждать, что в эволюции имеет место обоюдно селективный процесс. Легче всего подобную ситуацию представить в случае взаимодействия двух видов (хищник — жертва и т. д.), подсистемы которых являются одновременно и отбирающими, и отбирающимися.

Иерархически организованной биосфере соответствует иерархия селективных систем, в которых действует отбор составляющих их подсистем.

ВЫВОДЫ

1. Принцип естественного отбора лежит в основе эволюции живой материи на всех ее структурно-организационных уровнях.

2. Предлагается универсальное понятие: селективная система, которая характеризуется избыточностью подсистем, их качественной функциональной однозначностью и количественной неравноценностью, а также элиминацией излишних подсистем в селективном цикле.

3. В эволюции биосистем любого уровня можно выделить два ее аспекта (уровня): филогенез и микроэволюцию.

4. Применение понятия «филогенез» означает особую позицию исследователя: он рассматривает процесс эволюции, абстрагируясь от эволюционного механизма.

5. Под микроэволюцией предлагается понимать эволюционный механизм, действующий в эволюции биосистем любого уровня через селектогенез.

6. Рассмотрены четыре уровня эволюции: соматогенез, демогенез, ценозогенез и биотогенез. Эволюция биосистем этих уровней осуществляется через отбор специфических подсистем.

Автор выражает благодарность Л. С. Степаняну и Н. Н. Воронцову, ознакомившихся с первоначальным вариантом рукописи и сделавших полезные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаев М. Г. Экспериментальная эволюция (на примере модельных популяций автогамных растений). Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 272 с.
- Агапова А. И. Изменения паразитофауны у рыб, акклиматизированных в Казахстане// Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С. 336—337.
- Бере Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петербург: Госуд. изд-во, 1922. 306 с.
- Биологический энциклопедический словарь/Под ред. Гилярова М. С. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.
- Богданов А. А. Всеобщая организационная наука. Тектология. Изд. 3-е. Л.; М.: Книга, 1927. 268 с.
- Богертон П. Методологические проблемы соотношения микро- и макроэволюции//Совр. проблемы эвол. морфологии животных. М.: Наука, 1981. С. 12—13.
- Борзенков В. Г. Принцип детерминизма и современная биология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 196 с.

- Быков Б. А.** Биогеноценоз и эволюция//Флора и растительные ресурсы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1975. С. 23—35.
- Вавилов Н. И.** Пять континентов. Изд. 2-е. М.: Мысль, 1987. 174 с.
- Верещагин Н. К.** Почему вымерли мамонты. Л.: Наука, 1979. 194 с.
- Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф.** Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 131. С. 3—38.
- Вернадский В. И.** Биосфера. М.: Мысль, 1967. 376 с.
- Вишаренко В. С.** Детерминация в биологических процессах. Л.: Наука, 1975. 87 с.
- Волькенштейн М. В.** Энтропия и информация. М.: Наука, 1986. 192 с.
- Воронцов Н. Н.** Синтетическая теория эволюции: ее состояние, основные постулаты и нерешенные проблемы//Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. 1980. Т. 25. № 3. С. 295—314.
- Газзе-Рапопорт М. Г.** Кибернетика и теория систем//Системные исследования. Ежегодник. М.: Наука, 1973. С. 63—75.
- Георгиевский А. Б.** Видовые адаптации и групповой отбор//Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 247—255.
- Голдовский А. М.** Биохимия и проблемы эволюции//Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973. С. 57—82.
- Грант В.** Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Давиташвили Л. Ш.** Эволюционное учение. Т. 2. Тбилиси: Мецниереба, 1978. 523 с.
- Дарвин Ч.** Происхождение видов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 630 с.
- Депенчук Н. П., Крисаченко В. С.** Экология и теория эволюции (методический аспект). Киев: Наук. думка, 1987. 240 с.
- Динесман Л. Г., Князев А. В., Болд Г.** К истории охоты и скотоводства в Монголии//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. № 1. С. 31—37.
- Дорст Ж.** До того как умрет природа: Пер. с франц. М.: Прогресс, 1968. 415 с.
- Дубинин Н. П.** Общая генетика. М.: Наука, 1976. 590 с.
- Житков Б. М.** Акклиматизация животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1934. 112 с.
- Завадский К. М.** Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
- Завадский К. М.** Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920-е гг.). Л.: Наука, 1973. 423 с.
- Ивановский А. Б.** Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск: Наука, 1976. 64 с.
- Иогансен Б. Г.** Научные основы акклиматизации животных//Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С. 9—13.
- Иогансен В. Л.** О наследовании в популяциях и чистых линиях. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 77 с.
- Кейлоу П.** Принципы эволюции. М.: Мир, 1986. 128 с.
- Кирилс И. Д.** (Ред.). Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 1. Киров: Волго-Вят. кн. изд-во, 1973. 536 с.
- Кирилс И. Д.** (Ред.). Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. 2. Киров: Волго-Вят. кн. изд-во, 1974. 459 с.
- Козлов А. П.** Принципы многоуровневого развития организмов//Проблемы анализа биологических систем. М.: Изд-во МГУ, 1983. С. 48—62.
- Красилов В. А.** Роль случайности в эволюции//Эволюционные исследования. Параллелизм и дивергенция. Владивосток, 1979. С. 7—19.
- Краснов А. Н.** Под тропиками Азии. Изд. 2-е. М.: Мысль, 1987. 174 с.
- Ленькова А.** Оскальпированная земля. М.: Прогресс, 1971. 285 с.
- Любищев А. А.** О постулатах современного селектогенеза//Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973. С. 31—56.
- Ляхова Л. Н.** Отражение и активность матерни. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1979. 176 с.
- Мазинг В. В.** Системы биоценотического уровня и их усложнение в эволюции//Развитие концепции структурных уровней. М.: Наука, 1972. С. 349—356.
- Майр Э.** Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Навроцкий Б. А.** Проблема объяснения в современной биологии. М.: Высш. шк., 1985. 120 с.
- Назаров В. И.** Финализм в современном эволюционном учении. М.: Наука, 1984. 284 с.
- Насимович А. А.** Теоретические основы акклиматизации млекопитающих//Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С. 24—27.
- Одум Ю.** Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Одум Ю.** Экология. Т. 1. М.: Мир, 1986. 326 с.
- Опарин А. И.** Пути становления биологической организации//Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 235—246.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Пучковский С. В.** Филогенез как самопрограммирующийся и программируемый процесс//Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов. Ижевск: УдГУ, 1984. С. 3—19.
- Расницын А. П.** Инадаптации и эвадаптации//Палеонтол. журн. 1986. № 1. С. 3—7.
- Ригер Р., Михаэлис А.** Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 607 с.
- Рьюз М.** Философия биологии. М.: Прогресс, 1977. 319 с.
- Симпсон Дж.** Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. М.: Мир, 1983. 256 с.
- Слудский А. А.** Теория и практика акклиматизации охотничьих зверей//Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С. 167—172.
- Солбриг О., Солбриг Д.** Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.

- Сукачев В. Н. Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.
- Сулей М. Э. Пороги для выживания: поддержание приспособленности и эволюционного потенциала//Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 177—197.
- Татаринов Л. П. Направленность филогенетических процессов и прогнозируемость эволюции//Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46. № 1. С. 3—19.
- Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. Популяции, биогеоценозы и биосфера Земли//Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975. С. 19—29.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. Изд. 2-е. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Уотсон Дж. Молекулярная биология гена. М.: Мир, 1978. 720 с.
- Уэбб С. Д. О двух типах быстрых фаунистических переворотов//Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 413—434.
- Филиппенко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. Изд. 5-е. М.: Наука, 1978. 238 с.
- Франклин Ян. Р. Эволюционные изменения в небольших популяциях//Под ред. Сулея М., Уилкокса Б. Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 160—176.
- Хайлов К. М. К эволюции теоретического мышления в биологии: от моноцентризма к полицентризму//Системные исследования. Ежегодник. М.: Наука, 1973. С. 239.
- Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1984. 472 с.
- Шварц С. С. Эколого-физиологические основы процесса акклиматизации//Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: Из-во АН КазССР, 1963. С. 33—34.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Эрлих П. Р. Стратегия охраны природы//Биология охраны природы. М.: Мир, 1983.
- Яблоков А. В., Остроумов С. А. Уровни охраны живой природы. М.: Наука, 1985. 175 с.
- Яблоков А. В., Познанин Л. П. Особенности современного этапа развития эволюционной теории//Зоология позвоночных. Т. 7. Проблемы теории эволюции. М.: ВИНТИ. Bertalanffy L., von. General system theory. Foundation, development, application. N. Y.: G. Brasillier, 1969. 289. P.
- Bock W. J. Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models//J. Evolution. 1970. V. 24. № 4. P. 704—722.
- Collier B. D., Cox L. W., Johnson A. W., Miller Ph. C. Dynamic ecology. N. Y.: Englewood Cliffs, 1973. 563 p.
- Davey R. B., Reanney D. C. Extrachromosomal genetic elements and the adaptive evolution of bacteria//Evolutionary Biology. 1980. V. 13. P. 113—148.
- Emerson A. E. The evolution of adaptation in population systems//Evolution after Darwin. V. 1. The evolution of life. Chicago: Chicago Press, 1960. P. 303—348.
- Frankel O. H., Soule M. E. Conservation and evolution. Cambridge: Cambr. Univ. Press.
- Goldschmidt R. The Material basis of evolution. New Haven: Yale Univ. Press, 1940.
- Herman Y. Causes of massive biotic extinctions and explosive evolutionary diversification throughout Phanerozoic time//Geology. 1981. V. 9. № 3. P. 104—108.
- Huxley J. Evolution: The modern synthesis. 3-rd ed. L., 1974. 705 p.
- Kimura M. The neutral theory of molecular evolution//Sci. Amer. 1979. V. 241. № 5.
- León J. A. Selection in contexts of interspecific competition//Amer. Natur. 1974. V. 108. № 964. P. 739—757.
- Lewin R. Evolutionary theory under fire//Science. 1980. V. 210. № 4472. P. 883—887.
- Russell D. A. The mass extinctions of the late mesozoic//Sci. Amer. 1982. V. 246. № 1.
- Stanley S. M. A theory of evolution above the species level//Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1975. V. 72. № 2. P. 646—650.
- Whyte L. L. Internal factors of evolution. N. Y.: G. Brasillier, 1965. 128 p.
- Williams G. C. Natural selection. A critique of some current evolutionary thought. Princeton, New Jersey, 1966. P. 307.

Удмуртский государственный университет,
Ижевск

Поступила в редакцию
23.V.1988

MICROEVOLUTION AS A UNIVERSAL MECHANISM OF BIOSYSTEM EVOLUTION. SELECTOGENESIS IN BIOSYSTEM HIERARCHY

S. V. PUCHKOVSKII

State University of Udmurtia, Ishevsk

One of the major drawbacks of the modern theory of evolution is the fact that it is population-centered. An evolutionary concept has been proposed that allowed to explain evolution of biosystems of different levels. The notion of selective system has been introduced. This notion can be applied to each of the considered levels: organisms, populations, biocenoses, biotes. Selection of the general factor of evolution of any biosystem, but the units of selection are specific for each level. Sub systems are evolutionary equal, but their functional efficacy differs. The number of subsystems is greater than that of functional vacancies and in the course of generative cycle the excessive subsystems are eliminated. Microevolution can be seen as a universal mechanism of biosystem evolution that functions by selecting its constitutive subsystems. Phylogenesis of biosystems in the evolutionary process minus its mechanism.