

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ТРОФИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

С. М. ЯБЛОКОВ-ХИЗОРЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — До сих пор естественный отбор понимался согласно трактовке Дарвина, этот тип отбора не направлен. Но существует, с нашей точки зрения, и другой тип отбора, названный нами трофическим. В основном он проявляется в условиях постоянной среды и стремится стабилизировать трофические цепи биоценозов, он направлен. Этот тип отбора долгое время развивался в морях и океанах, где образовал пирамиды, но с повышенном ступени свободы организмов он проявился на суше и привел к созданию человека.

Հանձնարար — Զարգացնելով բնական ընտրության երկուսի բնույթի մասին իր պատկերացումները, Հեղինակը մարդու առաջացումը բացատրում է որպես տրոֆիկ հիմքով էվոլյուցիայի վերջնական էտապ՝ նախառակ դարձնելու էվոլյուցիայի, որը սահման չունի:

Abstract — Developing his conception of the dualistic nature of the Natural Selection the author explains the creation of man as the final stage of the kind of Evolution, which he has called the trophic one, in opposition to the Darwinian selection, which has no limit (see also: L'évolution trophique, *Année biolog.*, 25 (1): 1—23, 1986).

Ключевые слова: естественный отбор, трофическая эволюция, происхождение человека.

С тех пор как Ч. Дарвин показал роль естественного отбора в процессе эволюции, этот отбор был признан ее ведущим фактором почти всеми эволюционистами. Однако его особенности были недостаточно поняты из-за недоучета специфики его влияния на разные уровни биоценозов.

Согласно представлениям Дарвина, каждая особь, потерявшая в безбрежном мировом пространстве, боролась за свое выживание путем повышения своей приспособляемости к местным условиям среды. В дальнейшем вместо особи за элементарную единицу эволюции была признана популяция, так как судьба каждой особи приобретает эволюционную значимость лишь постольку, поскольку она отражается на судьбе своей популяции. А каждой популяции свойственны определенный биоценоз и биотоп, хотя некоторые популяции кочуют и могут тем самым изменять и тот и другой, чем расширяется арена их жизни. В условия существования популяций дополнительные уточнения внесло учение об экосистеме, исследующее распределение потоков энергии по ее трофическим цепям и сетям, чем определяется доля энергии, поступающая в каждую популяцию. А так как эта энергия в большин-

стве случаев солнечного происхождения, то она колеблется циклически, хотя обычно достаточно постоянна из года в год. Соответственно, популяции так или иначе приспособлены к этим колебаниям, но сохраняют свою среднюю плотность, пока условия среды достаточно постоянны.

Таким образом, каждая популяция подвергается воздействию двух независимых факторов. Одним из них является ее биомасса, которая определяется объемом поступающей в нее энергии, а другим — действие естественного отбора, который стремится повысить жизнеспособность каждой популяции, что приводит к увеличению доступной ей энергии в ущерб соседним и тем самым к перестройке имеющихся трофических цепей. Иными словами, один и тот же естественный отбор, действуя однопородно, но на разных уровнях, на уровне популяции стремится увеличить ее биомассу, а на уровне экосистемы — закрепить ее путем уничтожения прироста всех популяций экосистемы. Соответственно, действие отбора можно распределить по нескольким типам. На уровне популяции отбор действует согласно представлениям Дарвина, поэтому его можно назвать дарвинским, на уровне экосистемы этот отбор назван нами «трофическим» [11] и ответственным за «трофическую эволюцию» [13].

Но существуют и промежуточные уровни, так как в любом биоценозе создаются группы организмов, связанных особыми зависимостями, которые можно назвать биоконкомплексам и которые способны эволюционировать независимо от их экосистемы. К таким биоконкомплексам можно отнести, например, энтомофильные растения и их опылители — насекомых, птиц и рукокрылых, многие грибы и их микетофаги, симбионтов и их хозяев и т. д. Многие биоконкомплексы эволюционируют с пользой для всех их компонентов, следовательно, согласно дарвинскому типу эволюции, но часто наблюдается и трофический тип эволюции, например, между паразитами и их хозяевами или в почвах, о чем указано ниже.

Трофическая эволюция вполне укладывается в рамки ароморфоза покойного акад. А. Н. Северцова, но является лишь одним из его вариантов, так как свойственна лишь консументам, а ароморфоз известен и у растений и включает разные процессы, в том числе и не связанные с трофическим отбором. Но именно трофическая эволюция ответственна за бурное развитие животного мира, намного превысившее развитие растительности. Но как проявляется эта эволюция?

Любая популяция обладает продуктивностью, т. е. способна увеличивать свою биомассу, так как популяция, лишенная такой способности, т. е. обладающая сходными темпами рождаемости и смертности, сокращалась бы необратимо при каждом неблагоприятном для нее событии, а при достаточном количестве таких повторностей была бы обречена на вымирание. Поэтому всякая популяция обладает приростом, но она имеет и врагов, понимая под этим все организмы, так или иначе способные снизить ее численность. Соответственно, когда условия среды достаточно постоянны, трофической эволюции вмещается в обязанность уничтожить прирост всех популяций путем усиления деятель-

ности их врагов. (Вопрос о существовании авторегуляции рассматривается ниже). Соответственно, каждый раз, когда любой популяцией удастся увеличить свою биомассу, стратегия биоцепоза приводит к увеличению биомассы и ее врагов. Но и эту биомассу следует регулировать, так что таким путем вопрос не разрешается, а лишь переносится на новые объекты. Однако стратегия природы нашла выход из этого положения путем создания пирамидальных структур.

Первые пирамиды были описаны Элтоном [22] исходя из учета биомассы составляющих ее этажей. Позднее, преждевременно скончавшийся Линдеман [31, 32], построил новые пирамиды, в которых биомассу заменил продуктивностью, что гораздо лучше отразило их биологическое значение.

В таких пирамидах все продуценты занимают нижний этаж, а консументы следующие, причем продуктивность каждого этажа тем ниже, а жизненность тем выше, чем выше расположен данный этаж; каждый этаж поглощает продуктивность нижерасположенного, так что природе остается отрегулировать продукцию лишь последнего этажа. Конечным этапом построения пирамид является создание цивилизованного человека, так как лишь он способен закрепить все трофические цепи экосистем, тем самым извлекая из них наибольшую возможную продукцию для своих нужд, а также отрегулировать собственную продукцию согласно своим ресурсам. Как известно, уже сейчас существует несколько цивилизованных стран, где рождаемость не превышает смертность несмотря на усовершенствование в них медицинского обслуживания.

В отличие от прочих форм арморфоза, трофическая эволюция подчиняется лишь ей свойственной закономерности, которой подвержены лишь консументы, в том числе и человечество. Эта закономерность выражается в необходимости создавать новые группы консументов с повышенной плодовитостью, компенсируемой повышенной жизнедеятельностью, как единственный путь, способный закрепить трофические цепи экосистем.

Но этим путем достигается лишь временное состояние равновесия, которое автоматически нарушается эволюцией и по-разному в зависимости от ее хода. Если условия среды изменчивы, то существующие экосистемы разрушаются или перестраиваются и торжествует дарвинская эволюция. Но когда они достаточно постоянны, происходит рост пирамид с укреплением трофических цепей. Поэтому представления многих экологов о возможности существования в экосистемах предельного состояния равновесия—климакса Клементца—без воздействия цивилизованного человека фиктивны, а имеющиеся на этот счет данные относятся не к эволюции экосистем, а к их регенерации после неблагоприятных воздействий среды. Иными словами климакс может создаваться лишь в экосистемах, лишенных эволюционных способностей, а в природе до сих пор таких нет. Но пирамиды могут строиться лишь при достаточно постоянных условиях среды, следовательно, лишь в некоторых привилегированных биотопах, в которых только и могли возник-

нуть новые типы животных, но этот процесс протекает очень медленно. Соответственно, эти типы появились издавна, как это явствует из палеонтологической летописи. Так, первые остатки членистоногих сейчас обнаружены уже в отложениях прекембрия. У хордовых самые древние окаменелости известны из палеозоя, но представлены позвоночными, т. е. формами, гораздо более молодыми, чем исходные хордовые, которые к тому же вряд ли могли оставить четкие следы в древних отложениях, поэтому и хордовые должны были возникнуть в прекембрии.

За отсутствием более четких данных для эволюции древних экосистем можно предложить следующую модель:

На первобытной Земле эволюция должна была возникнуть из-за борьбы прокариотов с исходными вирусами («зовирусами»), питающимися, те и другие, скоплениями органических веществ абиотического происхождения, с образованием биоценозов из прокариотов, вирусов и зовирусов, эти последние должны были исчезнуть с окислением атмосферы. В этих биоценозах преобладали продуценты, но имелись и сапрофаги. Тогда, как и сейчас, объем биомассы продуцентов определялся объемом доступной солнечной энергии, который, по-видимому, мало отличался от современного, а природу уничтожался вирусами, хотя многие прокариоты должны были погибать из-за недостатка пищи и сами становились пищей для сапрофагов. С появлением протистов создаются и хищники, а многоклеточные начинают строить пирамиды, в которых консументы играют все большую роль, так как они регулируют плотность популяций гораздо полнее, чем вирусы или бактерии, пролиферация которых приводит к вспышкам эпизоотий, регуляторные способности которых очень грубы и резко нарушают строение экосистем.

Интересным примером современной регуляции плотности популяций может служить подавление вспышек у бабочек-волнянок. И сейчас эти вспышки приводят к уничтожению листвы древесных растений, часто на обширных площадях, их подавление достигается взаимодействием богатого набора врагов, в том числе и видов, специально приспособившихся к этим вспышкам, как некоторые птицы (кукушки), жесткокрылые (красотелы, сальфы), которые, однако, не способны их ликвидировать, так что эту роль приходится выполнять разным болезням, в основном вирусам, вирусного происхождения. Этот пример хорошо иллюстрирует градуальный ход трофической эволюции, постепенно обогащающий набор врагов тех популяций, которые нарушают строение трофических цепей, за счет все более эволюционированных организмов. Он также доказывает отсутствие популяционной авторегуляции, как это особенно явствует на примере опустошений, произведенных в США одним видом волнянок — непарным шелкопрядом, проникнувшим туда случайно, или колорадского жука, на родине безвредного, но в Европе ставшего бичом картофеля, или японского хрущика — *Popillia japonica*, также безвредного на родине, но бурно размножившегося в Северной Америке после его случайного завоза. Впрочем, сходные примеры многочисленны, в противовес примерам авторегуляции, которые отсутству-

ют полностью. Однако подавляющее большинство популяций консументов сейчас выпышек не образует из-за совершенства свойственных им экосистем, если только структура этих последних не нарушена человеком. Но эпизоотии остаются главным оружием экосистемы для подавления выпышек консументов почти во всех биотопах.

Наиболее совершенная регуляция численности популяций достигнута в трех первых этапах водных пирамид, о чем подробнее сказано ниже. Здесь вирусы и бактерии уже никакой роли не играют. Но в этих пирамидах эволюция продуцентов и редуцентов осталась очень скромной, хотя и привела к появлению многоклеточных водорослей, роль которых, однако, в пирамидах незначительна.

Наиболее крупные пирамиды известны в пелагиалях океанов и озер. Здесь продуценты представлены главным образом одноклеточными водорослями, в основном диатомеями, перидиниями, кокколитофорами, биомасса которых скромна, но продуктивность огромна. Они питаются богатый и разнообразный зоопланктон (консументы первого порядка), и свою очередь служащий пищей разнообразным консументам второго порядка, распределенным по нескольким этажам, из которых самый верхний состоит в основном из млекопитающих, как киты, кашалоты, ластоногие, и также некоторых птиц. В этих биоценозах трофические связи довольно просты, хотя и более сложны, чем это представлялось раньше. Основными регуляторами являются хищники, биомасса которых во много раз превышает биомассу фитопланктона, флора очень древняя и едва изменилась с палеозоя, фауна каждого этажа в целом тем древнее, а продуктивность тем выше, чем ниже расположен этот этаж, миграции, как суточные, так и сезонные, обычны. Редуценты [60] немногочисленны, в основном представлены бактериями и одноклеточными грибами, роль которых, однако, существенна, так как они возвращают среде из трупов производные азота, фосфора и углекислоты, обогащая ими воды океанов, в чем остро нуждается планктон, но их биомасса скромна (в среднем в 500 раз меньше, чем в наших садах и огородах). Болезни и паразиты немногочисленны и играют подчиненную роль.

Путь трофической эволюции прослеживается замечательно четко, но заметно влияние и других путей, значительно осложнивших исходные трофические цепи, в особенности в верхних этажах. Биомасса консументов велика, но какая-то ее часть из пелагиалей поступает в абиссальную зону, служа пищей ее фауне, что приводит к обеднению ресурсов пелагиали.

С пелагиалями океанов интересно сравнить пелагиали озер, например, озера Байкал, относящегося к озерам олиготрофного типа, но близкого к мезотрофному [3].

В этом озере органические вещества на 92% автохтонного и на 8% аллохтонного происхождения.

Биомасса редуцентов (бактерий)—9,4 ккал/м², годовая продукция—314,8 ккал. У продуцентов (фитопланктон)—соответственно 3 и 874,8; у консументов первого порядка (зоопланктон I)—6 и 80,5; у

консументов второго порядка (зоопланктон 2)—3,4 и 8,1; у рыб—5.82 и 3,56; у тюленей (нерпа)—1,28 и 0,22.

По сравнению с пелагиальми океанов эти данные отличаются в основном обилием редуцентов, громадная продукция которых составляет значительную часть рациона зоопланктона. Обилие редуцентов вызвано обилием трупов, отмершего фитопланктона и прижизненных выделений организмов; аналогичные явления частыми известны и в морях. Донная фауна бедна. Замечательное совпадение в продукции продуцентов и двух первых этажей консументов (в соотношении 100:10:1), несмотря на возросшую роль редуцентов и несоответствия в продуктивности рыб и млекопитающих, что можно приписать скудности жизненных форм в этой экосистеме. С этими оговорками их биоценоз обладает теми же характеристиками, что и биоценозы многих морей и других крупных озер.

В противоположность водным наземные биоценозы отличаются очень сложным строением, при большой скромности пирамидальных структур, так как здесь основные факторы среды на экосистему влияют совершенно иначе. Основными характеристиками наземных экосистем можно считать следующие.

1. Большая изменчивость климата в пространстве и во времени, резко отразившаяся на биоценозах, но по-разному для разных популяций, поэтому здесь большое значение приобрели формы отбора, связанные с изменениями среды.

2. Обилие специализированных экологических ниш, столь редких в пелагиалях, в которых создались многочисленные микробиоценозы.

3. Обилие и разнообразие редуцентов, в том числе и позвоночных, размножившихся из-за обилия органических остатков и выделений, накапливающихся на месте, с образованием многочисленных обратных связей между ними и другими компонентами биоценозов.

4. Обилие болезней, эпизоотий и паразитов, играющих большую роль в регуляции численности многих популяций.

5. Изменчивость наземного рельефа, вызвавшая пространственную изоляцию многих популяций, на эволюцию которых влияло и изменение этого рельефа за геологические периоды.

6. Изменчивость влажности среды в пространстве и во времени, резко отразившаяся на видовом спектре многих биоценозов.

7. Тесная связь наземных биоценозов с почвой, состав биоты которой сильно влияет на специфику каждой экосистемы.

Хотя первые исследования по биологической географии восходят к Дарвину и некоторым отечественным почвоведом, основателем этой науки следует считать швейцарского микробиолога Франсэ [23], который впервые изучил микрофауну и флору почвенных биоценозов, названных им эдафоном, на примере одного участка около города Базель. Эту биоту можно было бы распределить по трем разным группам биоценозов, если бы они не были переплетены в пространстве теснейшим образом, так что их правильнее рассматривать как три компонента одного целого [48].

Один из них, явно наиболее древний, заселяет капельно-жидкую фракцию почвы, развиваясь в воде. В основном он состоит из прокариотов, протистов, колократок и водорослей, насчитывает протопланктон, хищников и сапрофагов и служит пищей некоторым членистоногим. Его биомасса и роль в почвообразовательных процессах скромны, но он явился исходным биоценозом почвы, способствовавшим развитию ее прочих компонентов.

Сейчас основная масса почвенных организмов сконцентрирована во втором компоненте—скважинах почвы, состоит из бактерий и грибов, питающихся растительным опадом и образующих первый этаж пирамиды этого компонента, с высокой продуктивностью и скромной биомассой. Этими организмами питается богатая фауна беспозвоночных, в основном клещей, многоножек, коллембол и других насекомых, среди них имеются также редуценты. Здесь одноклеточные играют более или менее ту же роль, что и фитопланктон пелагиалей, что побудило Франца рассматривать их как продуцентов, но и здесь настоящими продуцентами являются зеленые растения, произрастающие на месте, опад которых составляет первичную продукцию почвенных биоценозов. Но испражнения беспозвоночных создают ту мелкокомковатую структуру почвы, которой акад. В. Р. Вильямс [1] справедливо придавал ведущее значение в ее плодородии. Наконец, в самой почве развивается третий компонент, самый молодой, состоящий в основном из личинок сравнительно крупных насекомых, в особенности двукрылых и жесткокрылых, а также дождевых червей и нематод, являющихся хищниками, фитофагами и сапрофагами, иногда у одних и тех же видов. В почве живут и некоторые млекопитающие (кроты, сумчатые кроты, некоторые грызуны), представленные фитофагами и хищниками. Разрыхляя почву, эти виды способствуют ее аэрации, а местами и почвообразованию, их испражнения повышают плодородие почвы, как это отмечалось уже Дарвином в отношении земляных червей, но они повреждают корни и всходы. Однако их роль обычно невелика из-за скудности биомассы и продуктивности этого компонента, хотя из этого правила есть и исключения. Так, на английских пастбищах биомасса дождевых червей может быть больше биомассы выпасаемого на них скота [46].

Почвенные беспозвоночные страдают от заболеваний и паразитов, но их роль в регуляции почвенных биоценозов, по-видимому, невелика, хотя точных данных по этому вопросу еще не имеется, а успешное применение некоторых микроорганизмов в борьбе против ряда почвенных вредителей свидетельствует о возможном значении этого фактора. Зато сейчас хорошо известно, что в скважинах почвы численность популяций может колебаться сильно, сокращаясь после каждого дождя или полива, а еще больше после вспашки почвы.

Влияние эволюции почв на эволюцию наземных экосистем должно было быть очень большим, но изучено недостаточно, так как проследить за ее ходом нелегко. Однако уже большая сложность, богатство и разнообразие почвенных биоценозов свидетельствуют об их длительной эволюции, имевшей решающее значение для повышения плодородия

почв, которое долгое время должно было быть очень скромным, чем объясняется наличие богатой микрофлоры и корней палеозойской растительности [8]. Сходная микориза существует и сейчас у некоторых растений, произрастающих на бедных почвах. Понадобилось, по-видимому, очень длительное время для достижения такого уровня плодородия почв, которое позволило большей части наземной растительности обойтись без своих грибных симбионтов, хотя и сейчас этот уровень очень изменчив. Таким образом, между почвенной фауной беспозвоночных и растительностью издавна, вероятно почти исходно, образовалась тесная взаимосвязь по образцу нашей биоконплексной модели, резко повлиявшая на эволюцию обеих этих групп, так как специфика почвенного опада должна была отразиться на эволюции почвенной фауны и тем самым на плодородии почв. И сейчас почвы под лиственными насаждениями плодороднее, чем под хвойными.

Таким образом, наземные экосистемы в противовес морским характеризуются богатой эволюцией своих продуцентов, приведшей к расцвету высшей (перелогеновой) растительности, постепенно завоевавшей почти всю сушу, а также вторично проникнувшей в водоемы. Примечательно, что эта эволюция сравнительно быстро привела к образованию деревьев, тогда как кустарниковая и травянистая растительность современного типа возникла гораздо позднее, может быть из-за недостаточного в прошлом плодородия почв, однако и в палеозое высота растений была очень разной.

Долгое время прирост насаждений должен был быть ограничен лишь физическими условиями среды, уровнем плодородия почв и конкуренцией за жизненное пространство, приведшей к бурному росту растений и высоте. Значение консументов должно было быть очень скромным, хотя в окаменелых стволах пермского периода найдены следы ходов насекомых-ксилофагов. Соответственно, и разрушение мертвой древесины должно было протекать очень медленно. Этой причине следует, по-видимому, приписать образование колоссальных отложений каменного угля в верхнем палеозое, в мезозое они уже гораздо меньших размеров, вероятно, потому, что к этому времени разрушение древесины протекало уже гораздо быстрее, хотя и сейчас оно протекает очень медленно, о чем свидетельствует нагромождение мертвых стволов по всех лесах, не эксплуатируемых человеком. Однако и в кайнозое образовались мощные скопления бурого угля, по-видимому, в связи с резким повышением плодородия почв.

В палеозое леса должны были быть завалены мертвыми стволами, образовавшими над почвой толстый слой, препятствовавший прорастанию всходов и развитию почвенной фауны. В таких лесах круговорот веществ сильно замедлялся, а почвы истощались, что должно было привести к отмиранию древостоя, превращавшегося в кладбища деревьев, а лесу приходилось заново осваивать новые участки суши. По-видимому, именно в этих кладбищах создались главные отложения каменного угля, что подтверждается и рядом находок, хотя некоторые скопления мертвых стволов были вызваны паводками.

Дальнейшая эволюция растительности была направлена на завоевание все более ксерофильных и криофильных станций, как об этом уже писал Энглер, и к образованию многоярусных насаждений, в дальнейшем обогатившихся синузниями кустарников и трав. Замечательно, что и сейчас в лесу большинство кустарников и трав консументами по-вреждается гораздо меньше, чем древостой, по крайней мере в умеренной зоне, а в гилее почти все консументы держатся в кронах. Но в густом лесу их влияние обычно второстепенное, тогда как оно может стать значительным в изреженных насаждениях или в степях.

Бурное развитие продуцентов привело к полной перестройке консументов первого порядка, а за ними и прочих, в результате чего фитофаги появились во всех группах наземных организмов, от грибков до позвоночных и человека, а также среди растений, в том числе и высших. Соответственно, здесь пирамидальные структуры сохранились лишь частично или создались заново.

Достоверных данных о ходе заселения наземных биотопов не имеется, но заселение материков должно было протекать в три этапа. Сначала и издавна заселились водоемы, затем почвы и, много позднее, наземные биотопы. В водных биоценозах сохранились разные пирамидальные структуры, особенно крупные в озерах. В почве они скромнее, но и здесь могли привести к образованию новых групп организмов. Давно уже была предложена модель дифилетического происхождения членистоногих, а Тиллард даже описал предположительного исходного наземного предка для насекомых и многоножек (Протантера). Однако отсутствие палеонтологических остатков таких предков препятствует разрешению этого вопроса, а онихофоры оказались плохими кандидатами на эту роль из-за спорности их филогенетических связей. Как бы то ни было, в почвах должны были создаться пирамиды, преобразованные остатки которых сохранились до сих пор. Первые почвы должны были образоваться в речных наносах, где возникла первая наземная растительность, в них же должны были появиться и первые наземные членистоногие. В дальнейшем частые и резкие изменения среды настолько перестроили наземные биоценозы, что сейчас в них сохранились лишь скромные пирамиды из 2—3 этажей недавнего происхождения, не отражающего хода эволюции их пирамид. Но у позвоночных трофическая эволюция четко проявилась в повышении их жизнестойкости и снижении плодородности. Соответственно, они всегда заселяли верхний этаж существовавших пирамид. Особенно крупной вехой явилось появление теплокровных, которое явно связано с трофической эволюцией. У наземных членистоногих эту эволюцию проследить гораздо труднее.

Давно уже установлено морское происхождение позвоночных, дальнейшее заселение ими суши, откуда они частично снова проникли в моря и океаны, чем они отличаются от наземных членистоногих. Известно также, что сначала заселились берега рек и водоемов, затем леса, откуда жизнь проникла в открытые пространства—саванны, простепи и, наконец, в арктику и пустыни. Но ароморфозы создались лишь в

стациях с малоизменчивым климатом. Так, первые теплокровные возникли в морях, а род *Номо* в тропической Африке, в период, когда здесь климатические колебания были незначительными. Впрочем, то же верно для ареала всех человекообразных обезьян, тогда как человек, раз возникнув, сравнительно быстро заселил все материки и мало пострадал от ледниковых периодов и силу своей высокой жизнеспособности.

В ходе Эволюции большую роль сыграла пища, но эта роль разная для разных элементов экосистемы. Как мы об этом уже писали [9], она очень скромна, когда пища мертвая, и значительна, когда она живая, так как между ней и консументами образуются сложные и разнообразные взаимосвязи.

В эволюции фотосинтезирующих прокариотов и морских растений роль пищи незначительна, но резко интенсифицируется у наземных растений, среди которых появляются даже консументы (паразиты, насекомоядные растения), и биоценозах играющие, однако, второстепенную роль. У редуцентов роль пищи гораздо сложнее.

Настоящими сапрофитами следует считать лишь одноклеточных и грибы, так как пища прочих редуцентов содержит множество одноклеточных, что сближает их с консументами, от которых они, однако, отличаются четко по ряду особенностей. Так, пригодный пищевой субстрат всегда уничтожается полностью или почти полностью, несмотря на обилие врагов-хищников и паразитов, которые, однако, могут влиять на видовой состав редуцентов, эти последние могут образовывать наслоения, несколько напоминающие пирамиды, но им не равноценные, так как пищевой субстрат остается одним и тем же, но может потребляться по-разному, между редуцентами и консументами известны также переходные формы, которые могут включиться в пирамиды, в том числе и среди позвоночных. В зависимости от их трофики редуценты давно уже распределены по ряду экологических группировок, но среди них грибы образуют особый элемент.

Для грибов характерна зигогамия—особый процесс оплодотворения. Хотя зигогамия известна у некоторых водных грибов (миксохитридиевых), она приобрела свое полное биологическое значение у наземных групп, позволившее им заселить самые разнообразные биотопы, а также создать патогенных консументов.

В отличие от прочих групп редуцентов, грибы эволюционировали сильно, но лишь в дарвиновском направлении, образуя, однако, часто удивительные биокомплексы, из которых самыми замечательными можно считать лишайники. Многие другие образовались между ними и микетофагами, они, в частности, интересны тем, что пищевым субстратом для микетофагов служат плодовые тела грибов, споры которых расселяются экзо- или энтомохорией, чем напоминают плоды.

Что же касается консументов, то для них роль пищи чрезвычайно велика и отражается на эволюции всех их органов, к консументам принадлежат также паразиты и кровососы, но эти последние плохо укладываются в пирамидальные структуры экосистемы и сами пирамид не образуют, а среди вторичноротых паразиты отсутствуют полностью.

Предложенный в этой статье анализ действия естественного отбора значительно отличается от общепринятого. Известны ли сходные высказывания?

В современной литературе имеются некоторые указания на этот счет, но они достаточно туманны, а эволюционное значение пирамидальных структур почти никем не рассматривалось.

Так, Дунбар [21] отмечает, что отбор может действовать на уровень особей, популяций или экосистем, но считает, что во всех случаях он направлен на обогащение спектров консументов, которые якобы очень бедны в субарктике, где экосистемы «имматурные». Однако именно здесь (звукрылые удивительно многочисленны и имеют богатый видовой спектр).

В своих многочисленных работах Макартур [34—36 и др.] настаивает, как и мы [12], на большом влиянии биотического фактора на Эволюцию и преобразования биоценозов, считая [33], что стабильность экосистем зависит в основном от богатства спектра ее консументов; если этот спектр беден, стабильность достигается, да и то непрочно, лишь когда консументы обладают достаточной многоядностью. Однако от этого правила известно достаточно исключений [37, 38, 44, 47]. Он также приписывает каждой экосистеме определенный видовой состав, степень его разнообразия и плотности [36], как, впрочем, и Одум [7].

В 1973 г. появилась теория «Красной королевы» Ван Валена [51, 52], нашедшая ряд сторонников [45, 49]. Согласно этой теории, виды эволюционируют даже тогда, когда условия среды постоянны в силу коэволюции популяций, но в этом случае темпы эволюции, видовой состава и видообразования стабилизируются (его суммарная нулевая гипотеза). Эти представления подкрепляются математической моделью, которая в ее последнем варианте [50] сведена к следующему. Следуя за Майнардом-Смисом [39], выдвигается представление о «загрузке» (lag load L), определяемой формулой

$$L = \frac{W - W_0}{W}$$

Здесь W обозначает степень адаптации популяции к условиям среды в данный момент, измеряемую в условных единицах, W_0 — оптимальную адаптацию этой популяции (адаптивный пик) к тем же условиям среды, допуская ее возможное преобразование мутационным путем. Темпы эволюции этой популяции, $V = dW/dt$, принимаются пропорциональными L , т. е. $V = kL$, что достаточно неожиданно. Исходя из [39] Майнард-Смис считал, что W_0 должно было иметь конечную величину, но в его новой трактовке [50] она становится бесконечной, как это допускали Ван Вален, а также Стенсет [49]. Они же признают, что в природе L не поддается измерению и что Эволюция может следовать либо по «стационарному пути», при котором она зависит лишь от изменений физических условий среды, либо по пути «Красной королевы», но что разграничение этих двух путей с помощью палеонтологических

данных часто затруднительно. Однако давно уже Криштофович в своей блестящей теории «полихронных флор» [4] убедительно доказал решающую роль стационарного пути в эволюции растений, сходные данные известны и для животных [10]. Но давно уже мы писали [12], что Эволюция может продолжаться и при стандартизации условий среды, как это считает Ван Вален, хотя многие генетики утверждают обратное. Так, Ли [5] пишет: «при постоянных условиях окружающей среды частота генов в бесконечно большой популяции из поколения в поколение остается постоянной и находится в точках устойчивого равновесия, которые определяются противодействующими систематическими давлениями отбора, миграций и мутаций. Однако в небольших по численности популяциях возможны случайные флуктуации» (стр. 504). Что же касается предложенной математической модели, то она так непосредственно отражает суть дела, что вряд ли заслуживает внимания. Ведь ни «запаздывание нагрузки» L , ни степень адаптации популяций не поддаются измерению в природе, как и темпы эволюции V , которые заведомо не могут быть линейной функцией времени.

Однако основным недостатком указанных выше работ, как и уймы других, следует считать более или менее неосознанное сведение Эволюции к идноадаптации («fitness» англосаксонских авторов), которая измеряется [15] с учетом лишь выживаемости, плодовитости и продуктивности популяций. В крайнем случае [55] отмечается лишь, что выживаемость зависит не только от адаптивной способности популяции (на примере паразитов, которые неизбежно погибают, когда погибают все их хозяева). А значение эволюции популяций на стабилизацию трофических цепей ее экосистем игнорируется. Прибавим, что Ван Вален изучал взаимодействия лишь на одном уровне пирамид и что никаких отличий между продуцентами и консументами в указанных работах не проводится.

Для нас гораздо интереснее представления Медникова [6], считающего, что «Эволюция экосистем шла путем надстройки пирамид Элтона до тех пор, пока не достигла предела возможного для того уровня радиации, которое Земля получает от Солнца. После этого (приблизительно полмиллиарда лет тому назад) экосистемы эволюционировали количественно, но не качественно» (стр. 469). Эта цитата ценна тем большим значением, которое справедливо приписывается в Эволюции пирамидам, но вряд ли «качественная» Эволюция на Земле, в понимании этого термина Медниковым, зависела от уровня солнечной радиации, которая вдобавок лучше всего усваивается некоторыми одноклеточными (диатомовыми). На наш взгляд, Медников недоучел громадную разность между темпами «количественной» и «качественной» Эволюции, так как в первом случае эти темпы гораздо более медленные, чем во втором, а также специфику этих двух направлений Эволюции.

Ламонт и Бурлнер [28], изучая временные изменения биоценозов, отличают в них циклические и «нециклические» преобразования. Эти последние вызваны изменениями в действии внешних факторов (т. е.

действием дарвиновской эволюции) или наличием внутреннего детерминизма, проявляющегося в способности к регенерации до конечного этапа, климакса, («лишь он в состоянии равновесия, правда, относительного» (стр. 7), а регуляцию трофических цепей приписывают «взаимодействию интересов» экосистем и гомеостазу.

Одум [7], рассматривая то, что он принимает за эволюцию экосистем, трактует ее в том же духе, но серии Ламонта и Бурлиера он называет сукцессиями. Однако этот процесс отражает ход не эволюции, а регенерации, для которой используются лишь имеющиеся, иногда недостаточные, ресурсы и не создаются никакие новые таксоны (ведь и регенерация органов может быть несовершенной). Он также рассматривает вопросы длительней эволюции экосистемы, но при этом настаивает на действии отбора на видовом и популяционном уровне, отмечая, что он может быть полезным для биоценоза в целом, даже в ущерб некоторым из его компонентов, ссылаясь, в частности, на групповой эффект. Но этот эффект настолько разнообразен, что не может быть обобщен и вызывает до сих пор бурные споры (см., напр., [54]).

Уже с 1911 г. [26] биологи настаивают на роли плотности в регуляции численности популяций, но имеющиеся данные достаточно противоречивы, как и соответствующие математические модели, часто лишены всякого биологического смысла. В частности, Нихольсон попробовал различать факторы, зависящие и не зависящие от плотности популяций, но Андреварту и Бёрчу [14] нетрудно было доказать искусственность этих отличий. Нихольсон [40] изучал также гомеостаз и стремился доказать наличие авторегуляции плотности популяций, в частности, на примере одного двукрылого сапрофита (*Lucina cuprina*), плодовитость которого зависит от плотности. Но он сам объясняет, что колебания плотности его популяций определяются колебаниями пищевых ресурсов.

В результате своих наблюдений в лаборатории по выращиванию жесткокрылых-хрущаков, космополитных вредителей запасов, Уатт [53] находит доказательство авторегуляции в каннибализме. Но каннибализм лишь форма хищничества, обычная среди насекомых. Среди вредителей запасов он, например, известен у мукоеда *Laemophloeus ferrugineus* Steph., но не у *L. fusillus* Schönherr или *L. turcicus* Grouv [17]. У этих же видов установлена зависимость каннибализма от плодовитости и плотности популяций. У каннибалов повышение этой плотности снижает плодовитость, а у прочих видов повышает ее [29]. Каннибализм отсутствует также у многих двукрылых, в частности, у дрозофил, являясь проявлением трофической эволюции, которое, однако, может исчезнуть и преобразоваться под действием дарвиновского отбора.

Так, многие кокциinelлиды откладывают яйца пачками. Новорожденная личинка, проглотив оболочку своего яйца, часто нападает на соседние яйца, так как ее собственных пищевых запасов хватает лишь на сутки, но обычно отбирает неоплодотворенные яйца, всегда имеющиеся в пачках, но может ошибаться [16, 19]. Таким образом, личинка является каннибалом, но благодаря этому самка обеспечивает потомству

дополнительный источник питания, что следует приписать дарвинской эволюции.

Один из наиболее изученных примеров авторегуляции обнаружен у некоторых грызунов.

Уже в середине века в Европе были известны «мышиные напасти», отраженные Моцартом в его знаменитой опере «Волшебная флейта». Многими исследователями установлены пики численности, быстро, но поразному, угасающие после достижения определенного порога всегда задолго до уничтожения доступных пищевых запасов. Однако недавно [27] выращивание полевки в достаточно тщательно огражденном участке позволило достичь плотности, втрое превышающей максимальные пики, установленные у этого же вида, и с уничтожением всей доступной пищи. И в этом случае авторегуляция отсутствует.

Что же касается Ю. Одума, то он убежден в том, что цель эволюции любой популяции сводится к авторегуляции ее плотности с помощью гомеостаза, но обосновывает свои воззрения малоудачными ссылками на работы В. Винне-Эдуардса и Д. Пайментеля.

Первый из них [58, 59] изучал регулирующие действие территориального инстинкта и групповое поведение некоторых теплокровных. (Плотность популяций зависит и от этих факторов, но также и от многих других, так что не поддается простому обобщению). Второй [42, 43] настаивает на обращении генетического эффекта при некоторых взаимодействиях организмов, отмечая, что эволюция растений зависит от плотности популяций их консументов, которые в свою очередь приспособляются к этой эволюции. Такие примеры обычны, они всегда приводят к колебанию численности популяции, образуя биокomплексы, но не свидетельствуют о наличии авторегуляции или гомеостаза.

Согласно представлениям Одума, снижение плотности популяций обязательно повышает продуктивность, и наоборот. Но известно много примеров иных зависимостей. В частности, снижение этой плотности ниже определенного порога приводит к гибели популяции [напр., 14], а в определенных пределах плодовитость зависит не от плотности, а от емкости среды ("carrying capacity" англосаксонских авторов), в том числе от обилия и качества доступных экологических ниш.

Одум и Пинкертон [41] считают, что эволюция всех экосистем направлена на оптимальное использование энергии, поступающей извне, в основном солнечной радиации, путем образования максимальной биомассы, что приводит к установлению ее предельного равновесного состояния. Но эта тенденция сказывается по-разному: более или менее четко у хищников и фитофагов, плохо у паразитов, еще хуже на патогенных организмах, а на коэффициенте использования солнечной энергии путем фотосинтеза не сказывается вовсе. Можно также напомнить, что в хвойных лесах биомасса обычно больше, чем в лиственных, несмотря на частую многоярусность этих последних. Таким образом, роль этой тенденции неоднородна, и установление этим путем предельного равновесного состояния сомнительно.

Также спорным остается вопрос о гомеостазе популяций.

Понятие о гомеостазе впервые было выдвинуто Кэнионом [18] для реакций организма, восстанавливающих постоянный химизм крови после его нарушения теми или иными воздействиями, что необходимо для выживания организма. Сходные воздействия были описаны в дальнейшем во многих других случаях, но всегда при наличии специального гомеостатического механизма.

Позднее Лернер [30] выдвинул понятие о популяционном гомеостазе, под которым он понимал «тенденцию менидерирующей популяции в целом сохранять свой генетический состав, достигнутый на своем предыдущем эволюционном пути». Однако он не сумел доказать существование такого гомеостаза, а тем более его регуляционного механизма, а генетиками уже давно описаны значительные колебания в геноме популяций, даже посезонно [20, 57], совсем иным путем, чем под воздействием гомеостаза. За последние годы появились представления о гомеостазе экосистемы, но без достаточного изучения вопроса, в том числе и Одумом [7], который даже не делает различия между гомеостазом популяции и экосистемы. Он видит его проявление в способности организмов сохранять некоторые биогенетические вещества, в стабильности популяций и экосистем при изменении условий среды, в стремлении уменьшить их энтропию и обогатить спектр компонентов, а также в эффекте, описанном Гесснером [24], установившим, что в листьях, плавающих на поверхности воды, количество хлорофилла на единицу площади водоема изменяется гораздо меньше, чем площадь этих листьев, и независимо от их видовой принадлежности; он также ссылается на некоторые примеры, отмеченные нами выше.

На эти соображения легко ответить, что ни один из приведенных примеров не соответствует гомеостазу из-за громадной разницы в природе и совершенстве регулирующего механизма, что изменения энтропии ничего общего с гомеостазом не имеют, а проявляются по-разному, что многие учтенные явления относятся к процессам регенерации. Таким образом, вопрос о существовании гомеостаза у популяций и экосистем нуждается в доработке. Пока что можно лишь отметить, что отбор стремится оздоравливать популяции, хотя его действие далеко от совершенства, а быстрый рост популяций часто приводит к накоплению в них вредных мутаций, а также к миграциям, иногда своеобразным. Но этими данными вопрос о роли и специфике гомеостаза не решается. Однако сейчас под гомеостазом часто понимают самые разнообразные взаимодействия, в том числе и в биоценозах и популяциях, чем полностью искажается их исходный смысл и ценность этого термина.

Предложенная модель эволюции эукариотов резко отличается от существующих тем, что основную роль в Эволюции приписывает особой форме отбора, названной «трофической», свойственной, однако, лишь консументам, чем объясняется, между прочим, громадная разница в эволюции животных и растений и появление человека. Трофическая эволюция в какой-то мере напоминает ароморфоз акад. А. И. Спернова, но представляет лишь одно из его направлений, то, которое привело к созданию пирамидальных структур экосистем,—вопрос, ко-

торый Северцов не рассматривал. Особенности этой эволюции отличаются ее от обычной, названной дарвиновской, они породили много других эволюционных теорий, как финализм, дивергизм, типострофизм, ортогенез и т. д., которые, однако, нашли лишь скромное признание, так как не сумели отразить сути дела.

Из приведенных данных следует, что эволюция протекала по-разному в разных экосистемах, в том числе водных и наземных и в каждом из их компонентов — у продуцентов, консументов и редуцентов. Однако ее основным путем оказалась эволюция консументов, потому что она и только она обладает направленностью. Эта направленность вызвана необходимостью стабилизировать трофические цепи любой экосистемы, что привело к построению пирамидальных структур как производных действия трофической эволюции. Но завершение конструкции этих пирамид требует появления полноценного управленческого аппарата, т. е. разумных существ. Таким образом, неизбежным конечным этапом этой эволюции является создание разумного человечества. Дарвиновская эволюция, наоборот, не имеет предела, так как зависит от изменений среды, которые могут быть вечными.

Действие обоих направлений эволюции прослеживается на любых примерах, так как дарвиновское направление путем конкуренции вытесняет менее приспособленных, тогда как трофическое стремится сохранять всех конкурентов, но подчинять их друг другу, что приводит к пирамидальным структурам, хотя и в них дарвиновское направление продолжает развиваться нормально; но неизбежным производным трофической эволюции является появление разумного существа. Отсюда следует, что если еще где-нибудь в космосе создалась жизнь и образовались биосферы, то и там рано или поздно должны появиться разумные организмы.

Эти представления позволяют, наконец, разрешить один старый спор между дарвинистами и антидарвинистами, сейчас столь многочисленными за рубежом, и ответить на одну основную критику, выдвинутую против дарвинизма.

Как классический дарвинизм, так и его современный вариант — синтетическая теория Эволюции, — утверждает, что Эволюция носит случайный, т. е. ненаправленный характер, «тихогенез», по выражению покойного акад. Л. С. Берга, хотя сейчас многие дарвинисты охотно признают, что возможные направления Эволюции в известной мере ограничены [25, 56], так как «случайный характер мутационной изменчивости не противоречит возможности существования определенной канализованности путей Эволюции, возникающей как результат прошлой истории вида» [2, стр. 56].

Однако уже издавна многие биологи приходили к убеждению, иногда более или менее интуитивно, о существовании направленной Эволюции, отнюдь не определяемой лишь какими-то ограничениями, хотя, за отсутствием лучшего объяснения, прибегали к витализму, т. е., по существу, к эпителем Аристотеля. Но так как в наш век витализм потерял привлекательность, им приходилось перенаряжать свои теории во все новые облачения с применением все более замысловатой тер-

минологии. Однако отказ от витализма отнюдь не означает обязательства отрицания направленной Эволюции, которая, согласно предложенной выше трактовке, существует на самом деле, но проявляется медленно и лишь при стабилизации условий среды. Именно эти соображения позволяют осветить путь, приведший к появлению разумного организма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вильямс В. Р. Почвоведение. 4-е изд., М., 1939.
2. Воронцов Н. Н. Теория Эволюции. Истоки, постулаты и проблемы Биологии. М., 1984.
3. Воинцен К. К. Зоол. ж., 50, 2, 165—172, 1971.
4. Криштофович А. Н. Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. 2, 21—86, 1946.
5. Ли У. Введение в популяционную генетику. М., 1978.
6. Медникова Б. М. Ж. Общ. биол., 46, 4, 462—470, 1985.
7. Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
8. Тахтаджян А. Л. Высшие растения. I. М.—Л., 1956.
9. Яблоков-Хизорян С. М. Бюлл. Моск. Об-ва испыт. природы, отд. биол., 68, 5, 1435—1445, 1963.
10. Яблоков-Хизорян С. М. Зоол. ж., 42, 10, 1435—1445, 1963.
11. Яблоков-Хизорян С. М. Ж. Общ. биол., 33, 6, 725—733, 1972.
12. Яблоков-Хизорян С. М. Проблемы Эволюции, 2, 154, 169, 1972.
13. Яблоков-Хизорян С. М. Макроэволюция (Мат-лы конф. по проблемам Эволюции). Тезисы, 172—173, М., 1984.
14. Andrewartha H. G. & Birch L. C. The distribution and abundance of animals, Univ. Chicago Press, Ill., 1954.
15. Arnold S. J., Wade M. J. Evolution, 38, 4, 709—719, 1984.
16. Banks G. J. Proc. Ent. Soc. Lond., A, 31, 56—60, 1956.
17. Bishop G. W. Ann. Ent. Soc. America, 52, 6, 657—663, 1959.
18. Cannon W. B. The Wisdom of the body. Rev. and enlarg. ed., N.—Y., 1939.
19. Dixon A. F. G. J. anim. Ecology, 28, 2, 259—281, 1959.
20. Dobzhanski Th. Science, 127, 1091—1098, 1959.
21. Dunbar M. S. The Amer. Naturalist, 94, 875, 129—136, 1960.
22. Elton Ch. S. Animal Ecology, MacMillan, N.—Y., 1927.
23. Francé R. H. Das Edaphon, Deutsche mikrobiol. Ges., Arb. Biol. Inst., 2, München, 1913.
24. Gessner F., Schweiz. Z. f. Hydrologie, 11, 378—410, 1949.
25. Goodwin B. C., Holder N., Wylie C. C. Development and Evolution, Cambridge Univ. Press, 1983.
26. Howard L. A. & Friske W. F. Bull. U. S. Bureau Ent., 91, 16, 1911. ;
27. Krebs Ch. J., Gaines M. S., Keller B. L., Myers J. H., Tamarin R. H. Science, 179 (4068), 35—41, 1973.
28. Lamotte M. & Bourlière F. Problemes d'Ecologie, Ecosystemes terrestres, Masson, Paris, 1978.
29. Lefkowitz L. P. & Milne R. H. Bull. ent. Res., 51, 1, 107—112, 1963.
30. Lerner I. M. Genetic Homeostasis, Oliver & Boyd, Edinburg, 1954.
31. Lindeman R. L. Amer. Midland Naturalist, 25, 101—112, 1911.
32. Lindeman R. L. Ecology, 23, 4, 398—418, 1942.
33. MacArthur R. H. Ecology, 36, 3, 533—536, 1955.
34. MacArthur R. H. Biol. Revue, 40, 410—539, 1965.
35. MacArthur R. H. & Connell J. The Biology of Populations, J. Wile a. Sons, N.—Y., 1966.
36. MacArthur R. H. & Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography, Princeton Univ. Press, 1967.

37. May R. M. Stability and complexity in Model Ecosystems. Princeton Univ. Press. 1967.
38. May R. M. & Anderson R. Proc. R. Soc. Lond., B, 219, 281—313, 1983.
39. Maynard-Smith J. Amer. Naturalist, 110, 325—330, 1976.
40. Nicholson A. J. Nature, 173, 862—863, 1954.
41. Odum H. T. & Pielou E. C. Amer. Scientist, 43, 331—343, 1955.
42. Plamenet D. Amer. Naturalist, 95, 65—79, 1961.
43. Plamenet D. Science, 159, 1432—1437, 1968.
44. Rosenzweig M. L. Evolution, 27, 84—94, 1973.
45. Rosenzweig M. L. Quart. Rev. Biol., 52, 371—380, 1977.
46. Russel E. J. The world of the soil, London, 1957.
47. Schaffer W. M. & Rosenzweig M. L. Theoret. Pop. Biol., 14, 135—157, 1978.
48. Soil Zoology. Proc. Univ. Nottingham Sec. Easter school in agr. sci. DK Mc. E. Kevan ed., Lond. Butherworths, 1955.
49. Stenoth N. C. Oikos, 33, 196—227, 1979.
50. Stenoth N. C. & Maynard Smith J. Evolution, 38, 4, 870—889, 1984.
51. Van Valen L. Evol. Theory, 1, 1—30, 1973.
52. Van Valen L. Evol. Theory, 1, 179—229, 1976.
53. Watt K. E. F. Ecol. Monographs, 25, 269—290, 1955.
54. Williams G. C. Adaptation and natural Selection. Princeton Univ. Press, 1966.
55. Williams G. C. Sex and Evolution. Princeton Univ. Press, 1975.
56. Williamson P. G. Nature, 294, 214—215, 1981.
57. Wright S. & Dobzhanski Th. Genetics, 31, 125—156, 1946.
58. Wynne-Edwards V. C. Animal dispersion in relation to social behavior. Hafner, N.-Y., 1962.
59. Wynne-Edwards V. C. Science, 147, 1541—1543, 1963.
60. ZoBell C. E. Marine Microbiology, Waltham Mass., 1946.

Поступило 29.X 1985 г.

Биолог. ж. Арменин, т. 39, № 8, с. 705—712, 1986

УДК 596:591.553

ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ СЛЕПНЕЙ (*DIPTERA, TABANIDAE*)

А. Е. ТЕРТЕРЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — Рассматривается происхождение *Tabanidae*, высказывается точка зрения, согласно которой личинки древних слепней первоначально обитали в полуводных средах, затем перешли в новые экологические ниши — суходутные (вдали от воды) и в текущие водоемы. Этот переход привел к возникновению в процессе эволюции у реофильных и эдифобонтных слепней новых приспособительных особенностей в их экологии и внешней морфологии. Кровососание у них, вероятно, обусловлено контактом с животными на «открытых пространствах». На современном этапе для слепней характерны растительность и гематофагия.

Անոտացիոն — Քննարկված է *Tabanidae* ծագումը, աստղարկված է կուրծիք այն մասին, որ Պալեոլիթի մագերի թրթուրները սկզբնական շրջանում ապրել են կիսաջրային միջավայրում, իսկ հետագայում անցել են նոր էկոլոգիական որոնախորշեր՝ ցամաք (ջրից հեռու) և հոտող ջրեր: Էդաֆորիկոնտ և ռեոֆիլ մագերի էկոլոգիայում այդ անցումը հանգեցրել է էկոլոգիական և արտաքին մորֆոլոգիական նոր հարմարական հատկանիշների առաջացմանը: Մագերի արյունն ձգելու