



**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ
ПРОБЛЕМЫ ВИДА**

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ
ПРОБЛЕМЫ ВИДА

Экспериментальные исследования проблемы вида. Сб. статей. Свердловск, 1973.

В сборнике обобщены материалы многолетних исследований группы авторов, сделана попытка комплексного решения проблемы вида. Статьи посвящены вопросам межвидовой и внутривидовой дифференциации у рыб и млекопитающих, приводятся методы изучения этой дифференциации.

Несмотря на принципиальную несхожесть объектов исследования (рыбы и млекопитающие), все материалы прекрасно сливаются в единую группу благодаря всесторонности подхода к решению общей проблемы — проблемы вида, одной из узловых проблем биологии. Этому во многом способствовало использование новейших методик экспериментальной экологии — карноанализа, иммунологии, электрофореза и ставшей уже классической гибридизации.

Книга представляет несомненную ценность для всех интересующихся проблемой вида.

Табл. 29. Илл. 16. Библ. 223 назв.

С. С. ШВАРЦ

ПРОБЛЕМА ВИДА И НОВЫЕ МЕТОДЫ СИСТЕМАТИКИ

Вид — основное биологическое понятие, реальная единица структуры природы, реальная единица таксономической системы, с достаточной для современного естествознания объективностью отражающей филогенетические взаимосвязи животных и растений. Теория вида могла возникнуть лишь на основе материалистического взгляда на природу (Ч. Дарвин); она развивалась преимущественно на основе морфологии, эмбриологии и зоогеографии — господствующих биологических наук второй половины XIX — первой половины XX вв. Итог этих исследований — хорошо известный биологический критерий вида, основанный на представлении о его генетической замкнутости (в противоположность любым внутривидовым формам). Симптоматично, что этот вывод сформулирован задолго до того, как генетический эксперимент взят на вооружение систематикой.

Систематики классического направления сумели правильно понять истинные причины зоогеографических и морфологических различий между видом и внутривидовыми формами. Однако нерешенных вопросов оставалось много, споры вокруг проблемы вида не утихали, они продолжаются и до сих пор. Естественно поэтому, что возможность использования новых методов, новых подходов к теории и практике таксономии и, в частности, к проблеме вида была встречена систематиками с энтузиазмом. В сущности «новые» подходы к решению таксономических проблем не являются новыми. Значение исследования биохимической специфики организмов для систематики отмечалось А. В. Благовещенским еще в двадцатых годах (Blagoveschensky, 1929), а В. Л. Комаров (1944) писал: «В основе всех, даже чисто морфологических признаков, на основе которых мы классифицируем растения и устанавливаем виды, лежат биохимические различия». Однако для реализации этих глубоких положений необходимо было освоение и внедрение в исследовательскую практику доступных для систематика методических приемов. Наиболее важными из них оказались хроматография, электрофорез тканевых белков и группа имму-

нологических тестов. Примерно в это же время получили распространение и кариологические исследования, а также методы, позволяющие с большей степенью объективности описывать наблюдаемые между сравниваемыми формами различия (колориметрия окраски, аллометрические уравнения и т. п.) или с большей степенью точности, на основе современной математической техники, оценивать масштаб обнаруженных различий (дискриминантный анализ, нумерическая таксономия).

Значение «новых методов» трудно, разумеется, переоценить, так как они позволяют при построении таксономической системы использовать такие признаки животных, которые были недоступны в прошлом. У некоторых биологов, к сожалению довольно многих, это породило убеждение, что «новые методы» могут работать по принципу «волшебной палочки», безошибочно решая главный биологический вопрос «вид — не вид».

Чтобы оценить истинное значение новых методов для решения принципиальных вопросов эволюционного учения и систематики, нам казалось целесообразным включить их в комплексные исследования, позволяющие подойти к проблеме вида с позиций экспериментатора. В течение многих лет нами проводилось сравнительное экспериментально-экологическое изучение серии близких форм: *Microtus oeconomus oeconomus* Pall.—*M. o. chahlovi* Scalon; *M. gregalis gregalis* Pall.—*M. g. major* Ogn; *M. juldaschi juldaschi* Sev.—*M. j. carruthersi* Thomas; *M. middendorffi middendorffi* Poljakov—*M. m. hyperboreus* Vinorg.; *M. arvalis transuralensis* Serebr.—*M. transcaspicus* Satunin.

Видно, что попарному сравнению подверглись внутривидовые формы разных рангов и близкие виды. Обследовались также *Lagurus lagurus*, *Lemmus obensis*, *Clethrionomis frater*, *Cl. rufocanus*, *Alticola roylei*, *A. strelzovi* и смежные популяции *M. arvalis*, *M. oeconomus*. Результаты этих исследований нашли отражение в большой серии публикаций (Копеин, 1958; Шварц и др., 1960; Овчинникова, 1966, 1968; Михалев, 1970; Сюзюмова, 1969; Жуков, 1967; Большаков и др., 1969; Покровский и др., 1970; Покровский, 1969, 1971; Гилева, Покровский, 1970; Ищенко, 1966, и др.) и в ряде статей настоящего сборника.

Общий итог сравнительного изучения перечисленных форм приводится в прилагаемой таблице, которая ясно показывает, что решение вопроса «вид или не вид» возможно лишь на основе комплексного исследования животных. Обратим внимание хотя бы на следующие факты. Кариологические различия и некоторые особенности распространения вполне могли бы послужить основанием для выделения *juldaschi* и *carruthersi* в самостоятельные виды. Но изучение других свойств этих форм (в том числе и гибридизационные опыты) свидетельствует о ее безусловной ошибочности. Оказалось ошибочным и представление о видовой самостоятельности *middendorffi* и *hyperboreus*.

Морфологические и морфофизиологические различия между *M. g. gregalis* и *M. g. major* вполне соизмеримы с различиями между любыми близкими (и даже не очень близкими) видами *Microtus*, но комплекс других показателей свидетельствует об их видовой общности. При сравнении *M. o. oeconomus* и *M. o. chahlovi*, с одной стороны, и *M. g. gregalis* и *M. g. major* — с другой, оказалось, что степень их морфофизиологической дифференциации не соответствует суммарным показателям электрофоретической дистанции между сравниваемыми подвидами. К аналогичным выводам приводит и сравнение изученных форм на основе иммунологического критерия.

Среди новых методов особое значение имеют иммунологические тесты. Анализ громадного фактического материала, собранного исследователями разных школ, приводит к мысли об иммунобиологическом единстве вида. Об этом свидетельствует и представленное в настоящем сборнике исследование Л. М. Сюзумовой. На фоне четких межпопуляционных различий видовая специфичность на гетеротрансплантат подтверждается всеми экспериментами. Любой подвид, любая форма, любая популяция вида отличает «свой» вид от «чужого». Единство вида на тканевом уровне, видовая специфичность тканей, объединяет все уровни внутривидовой дифференциации. Это подтверждается как характером проявления тканевой несовместимости на гетеротрансплантат (вне зависимости от внутривидовых различий доноров), так и видовой специфичностью гуморальных изменений.

Однако наблюдения Л. М. Сюзумовой и ее ученика В. В. Жукова очень ясно показали, что как на внутривидовом, так и на надвидовом уровнях иммунологическая дистанция, отражающая биохимическую специфику организмов, не соответствует степени морфофизиологических различий сравниваемых форм.

Это значит, что биохимические особенности животных определяются не только адаптацией разных форм к разным условиям среды, но и генетическими различиями, непосредственно не связанными с приспособительными особенностями популяций, подвидов, видов. Легче всего было бы приписать эти различия действию нейтральных мутаций, которые в условиях даже не очень жесткой изоляции неизбежно должны были бы накапливаться в сравниваемых формах в разном количестве и в разном качестве¹. Разнообразные исследования показывают, однако, что нейтральных мутаций в строгом смысле слова нет.

Даже в тех случаях, когда мутация ведет к изменению химически пассивной части белковой молекулы и не оказывает на ее функционирование существенного влияния, она не может быть

¹ Эта точка зрения имеет приверженцев. Симптоматично, однако, что она приводит большинство исследователей к антидарвиновским, а по существу к антиэволюционистским выводам, отраженным в термине «Non Darwinian Evolution». Критика этих представлений дана недавно Ричмондом (Richmond, 1970).

Сравнительная характеристика близких

Сравниваемые формы	Морфологические отличия	Экологические отличия	Морфофизиологические особенности
<p>Смежные популяции <i>Microtus arvalis</i> и <i>M. oeconomus</i></p>	<p>Нет</p>	<p>Нет</p>	<p>Нет</p>
<p><i>Microtus oeconomus oeconomus</i> — <i>M. o. chahlovi</i></p>	<p>Незначительные различия в размерах и пропорциях тела. Бросающиеся в глаза отличия по длине хвоста определяются разной морфогенетической реакцией на изменение температуры. Различия в окраске незначительны, но статистически достоверны (колориметрия), детерминированы полигенно</p>	<p><i>M. o. oeconomus</i> — лесостепная форма, <i>M. o. chahlovi</i> — субарктическая. Несмотря на это, различий в сезонной цикличности жизнедеятельности нет. Основные циркадные ритмы совпадают, но период генеративного покоя у <i>M. o. chahlovi</i> больше, а период повышения плодовитости наступает раньше. В природе <i>M. o. chahlovi</i> крупнее, отличается большей плодовитостью, более длительным периодом максимальной скорости роста молодняка</p>	<p>Общее направление морфофизиологических различий указывает на более экономный тип обмена веществ <i>M. o. chahlovi</i>. Эти особенности выражены в значительно меньшей степени, чем у типичных субарктических грызунов (лемминги, полевка Миддендорфа). В экспериментальных условиях <i>M. o. oeconomus</i> отличается более крупными семенниками и меньшими надпочечниками</p>
<p><i>Microtus gregalis gregalis</i> — <i>M. g. major</i></p>	<p>Морфофизиологические различия соизмеримы с различиями между видами (отличия в размерах, пропорциях тела и черепа, окраске). По ряду признаков имеется хиатус. Резкие различия в характере аллометрического роста частей черепа указывают на очень существенную морфологическую дивергенцию</p>	<p><i>M. g. gregalis</i> — лесостепная форма, <i>M. g. major</i> — субарктическая. Различия в биологии размножения, скорости роста и развития молодняка, сезонной динамике скорости роста, реакции на изменение температуры и др.</p>	<p>Морфофизиологические особенности <i>M. g. major</i> указывают на более экономный тип обмена веществ</p>

форм грызунов по комплексу показателей

Суммарная электрофоретическая характеристика белков сыворотки крови	Иммунологическая дистанция	Карнологические различия	Результаты гибридизационных опытов
<p>Отличия несущественны</p> <p>Отличия незначительно превышают отличия между смежными популяциями одного подвида</p>	<p>Достоверные существенные различия по средним показателям. Иммунологические различия между отдельными особями соизмеримы с отличиями между подвидами</p> <p>Не превышает обычных межпопуляционных отличий</p>	<p>Нет</p> <p>Нет</p>	<p>Абсолютная фертильность гибридов</p> <p>То же</p>
<p>Суммарный показатель электрофоретической дистанции меньше, чем у близких видов, но больше, чем у других обследованных внутривидовых форм</p>	<p>Не изучена</p>	<p>Нет</p>	<p>Абсолютная фертильность исходных форм и гибридов</p>

Сравниваемые формы	Морфологические отличия	Экологические отличия	Морфофизиологические особенности
<p><i>Microtus middendorffi middendorffi</i> — <i>M. m. hyperboreus</i>. (Всеми авторами считаются самостоятельными видами.)</p> <p><i>Microtus juldaschi juldaschi</i> — <i>M. j. caruthersi</i>. (Многими авторами рассматриваются в качестве самостоятельных видов.)</p>	<p>Морфологические различия незначительны. Среди <i>M. m. hyperboreus</i> отмечен полиморфизм по окраске; часто встречаются меланисты</p> <p>Различия по окраске незначительны, но статистически достоверны (колориметрия). Нередко отмечавшиеся различия в пропорциях тела и черепа являются следствием различий в размерах тела. Аллометрические кривые частей тела и черепа и внутренних органов различаются на уровне «средних» подвидов, изменения аллометрических показателей при гибридизации не происходит. По ряду признаков наблюдаются существенные различия в кривых распределения</p>	<p>Субарктические полевки. <i>M. m. hyperboreus</i> тяготеют к горным районам, <i>M. m. middendorffi</i> в горах не встречается</p> <p>Существенных экологических различий в природе не отмечено, они не наблюдались и при содержании животных в неволе</p>	<p>Существенных различий нет</p> <p>Существенных различий нет</p>
<p><i>Microtus arvalis</i> — <i>M. transcaspicus</i></p>	<p>Существенные различия в размерах, пропорциях тела и окраске</p>	<p><i>M. arvalis</i> характеризуется широким распространением; достигает максимальной численности в лесостепных районах. <i>M. transcaspicus</i> встречается преимущественно в речных долинах пустынной и полупустынной зон. Плодовитость <i>caspicus</i> ниже, чем у <i>M. arvalis</i>, скорость роста молодняка значительно выше, но рост заканчивается в более молодом возрасте</p>	<p>Морфофизиологические различия многочисленны. Одно из наиболее существенных — исключительно крупные размеры надпочечника <i>M. transcaspicus</i></p>

Суммарная электрофоретическая характеристика белков сыворотки крови	Иммунологическая дистанция	Карнологические различия	Результаты гибридизационных опытов
Электрофоретические различия на уровне обычных подвидов	Не изучена	Кариотипы идентичны (NF самцов 57—59, самок 58—60). Для обеих форм характерен полиформизм наиболее крупной аутосомы	Абсолютная фертильность исходных форм и гибридов
Различия на уровне обычных подвидов	То же	Для обеих форм характерен внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм. Кариотипические различия по ряду показателей (морфология X-хромосомы и трех пар аутосом) настолько существенны, что могли бы послужить основанием для признания видовой самостоятельности сравниваемых форм	То же
Различия на уровне видов	»	2n обеих форм=54	Половая аттракция исходных форм нарушена, жизнеспособность гибридов ослаблена, гибриды стерильны

признана нейтральной, так как замещающая аминокислота должна присутствовать в клетке в том же количестве, что и замещенная, а ее синтез и транспорт должны требовать одинаковых затрат энергии (Richmond, 1970). В противном случае неизбежно нарушение взаимной конформации белков и нарушение энергетического баланса организма². Поэтому представление о «нейтральных мутациях» как о самостоятельном факторе эволюционного преобразования организмов не выдерживает критики. Эта точка зрения кажется нам глубоко обоснованной. На основе комплексного морфофизиологического изучения большого числа форм в разных условиях среды мы пришли к выводу, что степень приспособленности любого организма определяется не только его эколого-физиологическим совершенством, но и энергетической стоимостью тех физиологических, биохимических и морфогенетических реакций, которые обеспечивают его жизнеспособность³ (Шварц, 1968). Эта система взглядов позволяет объяснить возникновение генетических различий между морфофизиологически неотличимыми популяциями на основе теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена и развивающего эту теорию принципа оптимального фенотипа (Шварц, *op. cit.*).

Длительное существование вида в определенной среде приводит к столь полному сбалансированию его биологических особенностей с условиями среды, что любые отклонения от нормы отсекаются отбором. Если две популяции находятся в одинаковых условиях среды (точнее, настолько близких, что стабилизирующий отбор оказывается выгоднее ведущего), то отбор будет работать в направлении поддержания и стабилизации оптимального фенотипа. Но так как генетическая структура популяций изначально различна (результат генетико-автоматических процессов) и различия постепенно усиливаются вследствие случайного мутирования, то отбор на стабилизацию оптимального фенотипа с неизбежностью должен привести к реанжировке генотипов для того, чтобы нейтрализовать действие новых мутаций. Это приводит к возникновению генетических различий между популяциями, обладающими большим морфофизиологическим сходством: степень генетических различий не совпадает со степенью различий морфофизиологических.

Нам кажется, что полученные данные и их анализ проливают свет на природу так называемых видов-близнецов. Грубо говоря,

² Существуют и более специальные доказательства крайней сомнительности существования нейтральных мутаций. Одно из наиболее интересных заключается в следующем. Случайные инверсии могли бы перенести нейтральную аллель в другое генное окружение (*gene arrangements*). Точные наблюдения показали, что в действительности этого не происходит в течение миллионов лет (Prakash, Lewontin, 1968). Отсюда следует вывод, что естественный отбор не остается безразличным к «нейтральным» мутациям и поддерживает генную аранжировку на оптимальном уровне.

³ Заслуживает внимания принципиальное совпадение выводов исследований, проведенных на морфофизиологическом и молекулярном уровнях.

виды-двойники — это виды, которые с помощью привычных морфологических методов не поддаются диагностике. Э. Майр пишет: «Виды-двойники можно определить как морфологически сходные или идентичные, но репродуктивно изолированные природные популяции» (Майр, 1968, стр. 42). В тех случаях, когда за одинаковой внешностью скрываются существенные эколого-физиологические или внутренние анатомические отличия, виды-двойники ничем принципиально от обычных видов не отличаются, так как естественный отбор одинаково успешно работает на любом уровне организации, а генетическая охрана физиологической специфики вида столь же необходима, что и охрана специфики морфологической. Однако в ряде случаев морфофизиологические различия между видами-двойниками не превышают средних различий между популяциями, видовая общность которых не подлежит сомнению. В этом случае происхождение их превращается в проблему первостепенной важности.

В настоящее время теории происхождения видов-двойников не существует, хотя этого вопроса касаются многие исследователи. Э. Майр (Майр, 1968) пишет: «Видообразование среди видов-двойников ничем не отличается от видообразования у других видов». Н. В. Тимофеев-Ресовский и другие (1969) связывают возникновение видов-двойников с симпатрическим видообразованием на основе случайной перестройки кариотипа первоначально немногих особей популяции. Авторы приводят гипотетические примеры, призванные показать, что возникающая при этом возможность выделения вида-двойника в пределах предковой популяции — «ситуация маловероятная, но не исключаемая» (стр. 294). Нельзя категорически отрицать, что помимо магистрального пути эволюции — возникновения новых видов в процессе прогрессивного освоения новых экологических ниш, прогрессивной приспособляемости под влиянием естественного отбора — могут существовать и иные пути видообразования, в том числе и на основе случайного возникновения генетической изоляции части особей единой популяции. Однако нам представляется, что возникновение видов-близнецов естественно объясняется хорошо обоснованными теоретическими представлениями, в частности, на основе теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена.

Любая, хотя бы частично изолированная, популяция генетически специфична. Для объяснения этой специфики, как мы пытались показать, нет надобности прибегать к сомнительной гипотезе нейтральных мутаций. Она превосходно объясняется на основе теории стабилизирующего отбора и развивающего эту теорию принципа оптимального фенотипа (Шварц, 1968) и подкрепляется результатами исследований, показывающих, что степень иммунологической и морфофизиологической дивергенции не совпадает. Теоретически допустимо, что возникающие под влиянием стабилизирующего отбора отличия между популяциями приведут к формированию генотипа, настолько отличного от гено-

типов других популяций вида, что возникнет генетическая изоляция. Этот процесс, несомненно, медленный и тормозится неизбежной межпопуляционной гибридизацией. Поэтому истинные виды-двойники, отличия между которыми не превышают обычных межпопуляционных отличий, вероятно, встречаются очень редко; но в тех случаях, когда отделяющаяся популяция приобретает слегка выходящие за средние величины эколого-физиологические особенности, процесс межпопуляционной гибридизации должен быть ослаблен и возникающая генетическая изоляция резко ускоряет процесс видообразования.

Таким образом, возникновение видов-близнецов естественно объясняется на основе теории стабилизирующего отбора. Нам кажется, что к близким представлениям подошел и Э. Майр. В другом месте уже цитированной книги он связывает возникновение видов-двойников с «селективным преимуществом сохранения неизменности фенотипа» (Майр, 1968, стр. 60), с «высокой селективной ценностью стандартизации фенотипа» (стр. 183). К сожалению, эта более глубокая по сравнению с цитированным категорическим высказыванием того же автора мысль далее не развивается. Поэтому остается неясным, как Э. Майр соглашается ее с утверждением о том, что «видообразование среди видов-двойников ничем не отличается от видообразования у других видов». Как мы пытались показать, эти различия существенны: «обычное» видообразование происходит на основе ведущей формы естественного отбора, «двойниковое» — на основе его стабилизирующей формы. Однако в обоих случаях движущей силой видообразования является главный фактор эволюционного процесса — естественный отбор. Проведенные исследования показали, что «средние» иммунологические различия между популяциями не превышают различий между крайними вариантами одной популяции. Учитывая, что иммунологическая дистанция отражает степень биохимических различий между сравниваемыми организмами, которая в свою очередь отражает степень генетических различий (наследственная информация реализуется в процессе биосинтеза белка), законно полагать, что иммунологическое единство вида исключает возможность возникновения хиатуса между любыми внутривидовыми формами. Давно подмеченный систематиками-практиками формальный критерий вида (хиатус) отражает, таким образом, его биологическую сущность — генетическое единство, проявляющееся в характере внутривидовой изменчивости биохимических признаков.

Иммунологические исследования дают интересный материал также для анализа вопроса о равноценности видов в пределах разных таксонов.

Вполне ли сопоставимы виды млекопитающих, рыб, цветковых растений, бактерий? С общебиологической точки зрения, безусловно, сопоставимы, так как в пределах каждой из этих групп вид представляет собой относительно замкнутую генети-

ческую систему, характеризующуюся морфофизиологической определенностью. Однако любой зоолог знает, что морфологические различия между видами млекопитающих и птиц неизмеримо меньше, чем между многими внутривидовыми формами рыб. Эти различия определяются разным диапазоном внутривидовой изменчивости. Лишь многовековой опыт и интуиция позволяют систематикам избегать ошибок, вытекающих из принципиальных различий в характере внутривидовой изменчивости в пределах разных таксонов. Приведенный в этом сборнике материал позволяет надеяться, что иммунологические исследования подводят под интуицию систематиков объективную основу. Проиллюстрируем это положение путем сопоставления исследований по млекопитающим (Л. М. Сюзумовой) и рыбам (Л. А. Добринской). Многочисленные эксперименты (Gotronei, Perri, 1946; Vojtiskova, 1960), а также теоретические соображения указывают на теснейшую и безусловно причинную зависимость между тканевой совместимостью и способностью организмов давать при скрещивании плодовитое потомство. Поэтому наиболее глубокие биохимические отличия между внутривидовыми формами могут быть обнаружены в тех группах, в которых межвидовая гибридизация распространена шире. В этом отношении различие между млекопитающими и рыбами значительно. Межвидовая гибридизация среди рыб встречается чаще, чем между млекопитающими. Поэтому отдельные популяции рыб, оставаясь в рамках вида, могут «позволить себе роскошь» дивергировать на биохимическом уровне: иммунологическая дистанция некоторых превышает видовую норму.

Работа Л. А. Добринской (статья в настоящем сборнике) показывает, что совместимость тканей рыб разных видов может быть более высокой, чем между особями из разных популяций одного вида. Результат поистине парадоксальный, но он находит себе объяснение в следующей системе взглядов, которую мы (в самой общей форме) уже имели возможность аргументировать (Шварц, 1969).

Вид морфофизиологически уникален, характеризуется определенными взаимоотношениями со средой и сохраняет биологическую специфику во всех своих проявлениях. Поэтому он занимает уникальное положение в экологических системах любых рангов: от отдельных биогеоценозов до биосферы в целом. Об этом, в частности, очень ясно свидетельствуют многие наблюдения, которым мы придаем значение *experimentum crucis*. Замена одной формы вида на другую не приводит к существенным биоценогическим последствиям. Если новая форма успевает пройти первый период акклиматизации, то биогеоценоз не заметит подмены. Об этом свидетельствуют многочисленные промышленные опыты по реакклиматизации промысловых видов. Замена же одного вида другим неизбежно вызывает изменения характера биоценогических взаимоотношений.

Отсюда следует, что видовыми признаками организма в строгом смысле слова следует считать именно те, которые определяют его биологическую уникальность. Как правило, дифференциация отдельных популяций на тканевом уровне изменяет характер связи организма со средой, нарушает видовую целостность; поэтому биохимические различия, которые наиболее чутко улавливаются иммунологическими реакциями, между видами оказываются более существенными, чем между внутривидовыми формами. Этим объясняется хорошее соответствие между генетической совместимостью сравниваемых форм и их иммунологической дистанцией. Вместе с тем исследования показывают, что между иммунологической дистанцией, отражающей генетические различия между организмами, и степенью их морфофизиологической дивергенции прямой зависимости нет.

Это находит себе естественное объяснение в различной генетической стоимости разных признаков (Vreemermann, 1967). Количество генетической информации разных анатомических структур и физиологических процессов различно. Поэтому теоретически допустимо, что в отдельных случаях внутривидовая дифференциация, не нарушающая морфологическую специфику вида, потребует большего изменения генетической информации, чем дифференциация видового ранга. В этих случаях иммунологическая дистанция между видами может быть меньшей, чем между внутривидовыми формами⁴. По причинам, на которых мы останавливались, подобная ситуация должна быть редкой и среди рыб наблюдаться чаще, чем у высших позвоночных.

Тем не менее можно было надеяться, что применение еще более тонких методов исследования позволит констатировать принципиально сходные явления и у млекопитающих. Заманчиво было провести непосредственное сравнительное изучение структуры генома двух экологически резко дифференцированных подвидов одного вида и самостоятельного вида того же рода. Наш выбор остановился на арктическом (Ямал) и лесостепном (Южное Зауралье) подвидах полевки-экономки, которые сравнивались с обыкновенной полевкой.

⁴ Эта же мысль может быть выражена иначе. Иммунологические различия устанавливают лишь степень генетических различий, а не их качество. Они фиксируют степень биохимических различий (первичные отпечатки гена), в первую очередь различия в белковом составе. Однако изменения набора биологически активных белков могут в процессе эпигенеза привести к изменению признака, коренным образом изменяющего отношение организма к среде со всеми вытекающими отсюда последствиями, а в другом случае — аналогичные с иммунологической точки зрения изменения будут иметь лишь незначительные морфофизиологические последствия. Поэтому иммунологическая дистанция между двумя существенно дифференцированными формами может оказаться равной иммунологической дистанции между неотличимыми популяциями, а в некоторых группах та степень морфофизиологической дифференциации, которой вековой опыт зоологов придает «видовой ранг», может быть осуществлена на основе менее существенных генетических различий, чем те, которые характеризуют среднюю иммунологическую дистанцию между популяциями одного вида.

Проведен анализ ДНК *M. o. oeconomus*, *M. o. chahlovi* и *M. arvalis*.

Материал для исследования (фиксированная этанолом пень) передан в межфакультетскую лабораторию биоорганической химии МГУ. Определение нуклеотидного состава ДНК, частот встречаемости пиримидиновых изоплит и «геноспектров» проведено сотрудниками лаборатории Г. П. Мирошниченко, К. М. Вальсхо-Роман и Н. Б. Петровым. Используемые для этой цели методы описаны ранее (Антонов, Белозерский, 1972).

Найдено, что ДНК всех трех форм полевков имеют практически одинаковый нуклеотидный состав (42—43 мол. % ГЦ). Это не удивительно, поскольку состав ДНК млекопитающих в целом варьирует в очень узких пределах (Антонов, 1972). Анализ степени сблоченности пиримидиновых нуклеотидов в ДНК (β) показал, что по этому признаку ДНК *M. o. oeconomus* и *M. arvalis* неотличимы ($\Delta\beta=0,03$), но обе эти формы заметно отличаются от *M. o. chahlovi* ($\Delta\beta=0,23$ и $0,26$, соответственно). Основные различия отмечены во фракции монопиримидиновых фрагментов. Сходные результаты получены при сопоставлении «геноспектров» ДНК изученных форм. Статистически достоверные различия (использован критерий Фишера) были найдены как при сопоставлении «геноспектров» *M. o. oeconomus* и *M. arvalis* (7,5), так и обеих этих форм с *M. o. chahlovi* (19,7 и 27,0). Результаты эти предварительны, поскольку в опытах использовано по одному препарату ДНК каждой изученной формы полевков.

Тем не менее полученные данные позволяют предполагать, что генный материал *M. o. oeconomus* более сходен с ДНК *M. arvalis*, чем с ДНК *M. o. chahlovi*. Наибольшие различия обнаружены при сопоставлении первичных структур ДНК *M. arvalis* и *M. o. chahlovi*. Степень генетических различий между двумя подвидами оказалась большей, чем между видами: закодированные в ДНК морфологические особенности арктической полевки-экономки потребовали больших изменений на уровне генома, чем отличия между исходной (лесостепной) формой *M. oeconomus* и *M. arvalis* (генетическая стоимость подвидовых отличий оказалась большей, чем отличий видовых). Иммунологические исследования и их анализ показывают, что этот результат мог быть теоретически предсказан и послужил основой для постановки соответствующих экспериментов. Видовая самостоятельность определяется качеством, а не количеством генетически закрепленных особенностей животных. Вопрос «вид — не вид» решается на экологическом, а не на физиологическом или генетическом уровне.

Это свидетельствует о том, что процесс видообразования по своей биологической сути заключается в прогрессирующей морфофизиологической дифференциации близких форм, которая на определенной стадии приводит к экологическому и генетическому обособлению зарождающихся видов. Морфофизиологическая оп-

ределенность и генетическая замкнутость вида — это две стороны единого процесса. Подобная постановка вопроса не ставит под сомнение исключительного значения критерия «плодовитого скрещивания». Более того, мы полагаем, что если бы живой покров Земли не состоял из генетически замкнутых единиц, эволюция была бы невозможной (Шварц, 1969). Однако мы считаем, что «генетическая изоляция» и «морфофизиологическая определенность» должны рассматриваться в качестве диалектического единства⁵, ведущим элементом которого является морфофизиологическая определенность, обуславливающая биологическую (экологическую) уникальность вида. Симптоматично, что в тех случаях, когда явная биологическая уникальность не сопровождается генетической изоляцией, систематик, не раздумывая отдает предпочтение морфологическому критерию. Приведем для иллюстрации лишь два примера.

Гибридизация пятнистого оленя с изюбром известна давно (Менард, 1930; Миролюбов, 1949). В неволе гибриды этих видов получают легко и вполне плодовиты. Доказана и полная плодовитость естественных гибридов, известных китайцам под названием «чин-да-гуйза». Изюбрь отбивает «гарем» у пятнистого оленя, что приводит к появлению большого числа гибридных особей. Интересно, что и Р. К. Маак и Н. М. Пржевальский считали их самостоятельным видом. Однако ни один современный систематик не объединяет изюбря и пятнистого оленя в один вид.

Другой пример заимствован нами из новейшей литературы. После инвазии серебристой чайки в Исландии стали наблюдаться многочисленные случаи ее гибридизации с бургомистром. В некоторых популяциях гибридные особи составляют до 50%, и их даже предложено именовать *Larus argentatus hyperboreus* (Ingolfsson, 1970). Этот номенклатурный монстр достаточно красноречив, но не подрывает уверенности в видовой самостоятельности *L. argentatus* и *L. hyperboreus*.

Анализ показывает, что использование новых методов систематики позволяет подойти к более глубокому пониманию сложнейших вопросов проблемы вида; они оказываются полезными и при решении некоторых вопросов популяционной экологии.

Л. М. Сюзюмова начала исследования с изучения родственных животных — родных братьев и сестер. Подобная постановка

⁵ Наличие трудных случаев (генетически изолированные виды, не отличающиеся существенными морфофизиологическими особенностями или, наоборот, резко дифференцированные, но генетически совместимые) ни в малейшей степени не противоречит этому утверждению. Вспомним слова В. И. Ленина: «...quasi — реалистическая, а на самом деле эклектическая погоня за полным перечнем всех отдельных признаков и отдельных «факторов». В результате, конечно, эта бессмысленная попытка внести в общее понятие все частные признаки единичных явлений или наоборот, «избегнуть столкновения с крайним разнообразием явлений», — попытка, свидетельствующая просто об элементарном непонимании того, что такое наука, — приводит «теоретика» к тому, что за деревьями он не видит леса» (В. И. Ленин. Полн. собр. соч., т. 5, стр. 142).

работы первоначально казалась нам несколько формальной (хотелось серию внутривидовых сравнений начать с минимальной генетической дифференциации животных и довести до видов), но привела к неожиданным и интересным результатам. Оказалось, что хотя средняя иммунологическая дистанция между популяциями больше, чем между индивидами одной популяции, но даже среди родных братьев и сестер наблюдаются случаи столь же резкого иммунологического несходства, что и между разными популяциями. Поэтому несходство происхождения родителей (из разных или одной популяции) не всегда повышает генетическую гетерогенность их потомства. Однако по средним показателям межпопуляционное скрещивание, как правило, увеличивает иммунологическую разнокачественность потомства. При этом эффект гибридизации отчетливо обнаруживается независимо от степени разобщенности популяций и их морфофизиологических особенностей. Эти выводы имеют принципиальное экологическое значение, так как раскрывают еще одну сторону проявления популяционного гомеостаза.

Резкое падение численности приводит к тому, что на больших территориях, занятых определенным видом, остаются лишь разрозненные очажки его переживания. В этих условиях нарастание численности неизбежно начинается с близкородственного скрещивания. Высокая генетическая емкость родителей обеспечивает гетерогенность потомства. Следующая за периодом депрессии численности миграция (следствие локального повышения плотности поселений) неизбежно приведет к скрещиванию заведомо неродственных животных и повышению гетерогенности их потомства. Это является следствием поддержания достаточно высокой жизнеспособности вида, несмотря на постоянное изменение его численности и, соответственно, изменение системы формирования пар.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонов А. С. В сб.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М., Изд-во МГУ, 1972.
- Антонов А. С., Белозерский А. Н. Там же.
- Большаков В. Н., Россолимо О. Л., Покровский А. В. Систематический статус памиро-алайских горных полевков группы *Microtus juldaschi* (Mammalia, Cricetidae).— Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 7.
- Гилева Э. А., Покровский А. В. Особенности кариотипов и хромосомный полиморфизм у памиро-алайских горных полевков группы *Microtus juldaschi* (Mammalia, Cricetidae).— Зоол. ж., 1970, т. 49, вып. 8.
- Жуков В. В. Иммунологические взаимоотношения некоторых форм полевков рода *Microtus*.— Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии животных Института экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 1. Свердловск, 1967.
- Ищенко В. Г. Использование аллометрических уровней для изучения морфофизиологической дифференциации.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 5.
- Комаров В. Л. Учение о виде растений. М., Изд-во АН СССР, 1944.

- Копеин К. И. Материалы по биологии обского лемминга и большой узко-черепной полевки.— Бюлл. Урал. отд. МОИП, вып. 1. Свердловск, 1958 (УФАН СССР).
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.
- Менард Г. А. Пантовое хозяйство. М.—Л., Госторгиздат, 1930.
- Миролюбов И. И. Гибридизация пятнистого оленя с изюбром.— Каракулеводство и звероводство, 1949, № 2.
- Михалев М. В. Анализ таксономических взаимоотношений в группе Microtinae на основе электрофоретических исследований. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1970.
- Овчинникова Н. А. Биологические особенности северного и номинального подвидов полевки-экономки и их помесей.— Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966, УФАН СССР.
- Овчинникова Н. А. Сравнительное изучение закаспийской и обыкновенной полевки в лабораторных условиях.— Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 2. Свердловск, 1968.
- Покровский А. В. Плодовитость памирской и арчевой полевки и их помесей в лабораторных условиях.— Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 3. Свердловск, 1969.
- Покровский А. В. Размножение и гибридизация полевки Миддендорфа и северосибирской полевки.— Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 4. Свердловск, 1971.
- Покровский А. В., Кривошеев В. Г., Гилева Э. А. Экспериментальное изучение экологии и степени репродуктивной изоляции двух близких форм северных полевок (*Microtus middendorffi* Poljakov, 1881, *M. hyperboreus* Vinogradov, 1933).— Экология, 1970, № 1.
- Сюзюмова Л. М. Видовая специфичность в проявлении антигенных свойств тканей при реакции на гетеротрансплантат. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 68.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.
- Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора).— Ж. общ. биол., 1968, т. 29, № 1.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 65.
- Шварц С. С., Копеин К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *Microtus gregalis gregalis* Pall, *M. g. major* Ogn. и их помесей.— Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 6.
- Blagoveschensky A. V. On the relation between the biochemical properties and the degree of evolutionary development of organisms.— *Biologia generalis*, 1929, vol. 5.
- Bremermann H. Quantitative Aspects of Goal-Seeking, Self-Organizing Systems.— *Progress in Theoret. Biology*, vol. 1, Acad. Press, N.-Y., 1967.
- Gotronei G., Perri T. I trapianti studiati in rapporto con le ibridazioni interspecifiche.— *Bull. Zool.*, 1946, N 12.
- Ingolfsson A. Hybridization of Glaucous Gulls *Larus hyperboreus* and Herring Gulls *L. argentatus* in Iceland.— *Ibis*, 1970, vol. 112, N 3.
- Prakash S., Lewontin R. Proc. U. S. Nat. Acad. Sci., 1968, vol. 59, N 398.
- Richmond R. C. Non-Darwinian Evolution: A Critique.— *Nature*, 1970, vol. 225, N 5237.
- Vojtiskova M. Zur Frage des Mechanismus der Befruchtungskompatibilität bei der entfernten Kreuzung des Geflügels.— Arbeitstagung: Fragen der Evolution. Jena, 1960.