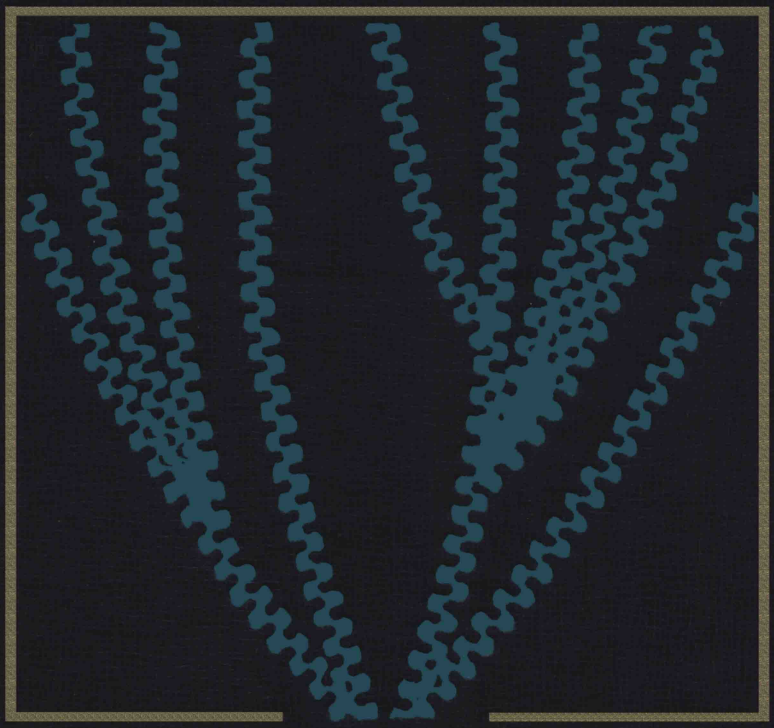


С. С. Шварц

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

С. С. Шварц

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1980

УДК 576.12.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: «Наука, 1980.

В книге рассмотрены современные представления о путях эволюционного преобразования популяций. Подробно проанализирована биологическая специфичность вида и связь ее с видообразованием. Обосновывается недостаточность морфофизиологических, биохимических, генетических критериев для оценки видовой самостоятельности и специфичности. Кратко изложены генетические предпосылки преобразования популяций. Развивается представление о большой роли косвенного отбора и анализируются экологические механизмы преобразования популяций. Связь микро- и макроэволюционного процесса рассматривается на примере становления родов. Показано, что род как таксономическая категория представляет объективную реальность, и отвергается представление о роде как субъективной единице.

Книга рассчитана на широкий круг биологов, зоологов, ботаников, генетиков, экологов.

Ил. 20, табл. 26, библ. 638 назв.

Ответственный редактор

Н. Н. ДАНИЛОВ

© Издательство «Наука», 1980 г.

Ш $\frac{21001-171}{055(02)-80}$ 550—79, кн. 2. 2001000000

ОТ РЕДАКТОРА

В 1979 г. исполнилось 60 лет со дня рождения выдающегося отечественного эколога — академика С. С. Шварца, научная деятельность которого была плодотворной и многообразной. Его работы неизменно привлекали внимание биологов, выступления на конференциях и совещаниях всегда были яркими по форме и глубокими по содержанию. Особенностью их было то, что они будили мысль, показывали широкие теоретические перспективы рассматриваемых вопросов, завоевывали не только признание, но и многочисленных последователей. Сам С. С. Шварц всегда был готов обсуждать как насущные проблемы экологии, так и частные вопросы, результаты отдельных исследований. Поэтому роль его в развитии экологии не ограничивается перечнем разработанных научных проблем и официально признанными результатами научно-организационной деятельности.

Научные взгляды С. С. Шварца сформировались под влиянием одного из основателей отечественной экологии — профессора Д. Н. Кашкарова, на кафедре которого он специализировался студентом, а затем обучался в аспирантуре. От Д. Н. Кашкарова он воспринял широту научного кругозора и стремление к глубокому теоретическому осмысливанию полученных фактических материалов, глубокий интерес к проблемам экологии и непоколебимую веру в выдающееся значение экологии для развития биологии, тесную связь этой области биологии с практическими нуждами человека.

Талант С. С. Шварца как исследователя, теоретика и организатора науки развернулся на Урале, где он начал работать после окончания аспирантуры. Здесь он не только вырос в крупного ученого, заслуги которого признаны у нас в стране и за рубежом, но и создал уральскую школу экологов, объединяемых единством теоретических и методических подходов к решению актуальных научных вопросов. Организационно это вылилось в созданный стараниями С. С. Шварца первый в нашей стране Институт экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР. Другим важным итогом научно-организационной деятельности С. С. Шварца было основание журнала «Экология». Он преодолел все организационные и технические трудности, и журнал начал регулярно выходить с 1970 г., способствуя объединению сил оте-

чественных экологов, нацеливая их на выполнение наиболее перспективных и актуальных задач.

Научные интересы С. С. Шварца были необычайно широки, и он в своих исследованиях в той или иной мере затрагивал почти все проблемы современной экологии. Но с первых шагов в науке до последних дней жизни его более всего интересовали проблемы эволюционной экологии, т. е. экологические механизмы преобразования популяций и видообразования. Это определило и понимание им характерных свойств популяций и закономерностей их жизнедеятельности. Поэтому он придавал популяционной экологии столь большое значение и изучению популяций отдал много сил. Какими бы вопросами экологии он ни занимался в разное время, всегда их связывал с исторической судьбой популяций и видов. И всегда неизменно возвращался к этой проблеме, которую считал главной не только в своей научной деятельности, но и в экологии вообще.

Важным этапом в разработке проблем эволюционной экологии был выход в 1969 г. книги С. С. Шварца «Эволюционная экология животных», в которой подведены итоги собственных 25-летних исследований и его учеников, обобщены многочисленные материалы и идеи, накопленные биологами в этой области. Книга получила широкое признание и давно стала библиографической редкостью. Она была переведена и издана в США.

Вскоре после выхода книги С. С. Шварц стал думать об ее переработке. В первую очередь он хотел подробнее осветить те вопросы, которые, на его взгляд, не были достаточно разработаны ранее. Для этого он подбирал литературу, делал выписки, обдумывал план, записывал отдельные мысли. Надо сказать, что С. С. Шварц писал быстро, но этому предшествовало длительное обдумывание материала. В ходе обдумывания он делал «заготовки» — писал отдельные разделы или развивал отдельные мысли, помечая места, где должны быть приведены конкретные данные и ссылки на литературу. Незадолго до болезни С. С. Шварц начал писать новый вариант книги, которую решил назвать «Экологические закономерности эволюции». К сожалению, из-за тяжелой болезни ему не удалось сделать всего намеченного и завершить книгу.

Во имя связывавшей нас со студенческих лет дружбы и совместной работы все последующие годы я посчитал своим долгом подготовить к публикации черновики оставленной С. С. Шварцем рукописи. При этом считал совершенно необходимым сохранить в неизменном виде все, что было написано автором. В незавершенных главах, для которых были написаны лишь «заготовки», стремился расположить их в том порядке, который, на мой взгляд, соответствовал целям С. С. Шварца. Те главы, которые не были подготовлены для последующей работы, взяты из книги «Эволюционная экология животных». Наибольшие трудности вызвали литературные источники и ссылки, поскольку в рукописи они дале-

ко не всегда были расшифрованы. По мере возможности я стремился выполнить эту часть работы.

Настоящая книга С. С. Шварца в основном сохраняет план предыдущей. Она начинается с главы о биологической специфике вида и стоящих в связи с этим проблем видообразования, а не с генетических основ преобразования популяций. Эта глава была написана заново и включает много новых материалов. В следующую главу о генетике популяций внесены дополнения, связанные с распространившимися в последние годы представлениями о возможности «недарвиновского» пути преобразования генотипа популяций. Написана новая глава об экологической обусловленности фенотипа, которой не было в предыдущей книге. Надо сказать, что С. С. Шварц намечал написать отдельную книгу о взаимодействии фенотипа и генотипа, набросал предварительный план и начал подбирать материал. Глава о закономерностях формирования фенотипа в расширенном виде должна была войти туда составной частью. Выполнить задуманное ему помешала болезнь. Главы с IV по VI включены в книгу в том же виде, в каком они были опубликованы в «Эволюционной экологии животных», поскольку никаких замечаний об изменениях и дополнениях к ним в оставшихся архивах не было найдено. Главы об естественном отборе и онтогенетическом предварении филогенеза совершенно новые. Они не были завершены, хотя основные мысли и положения С. С. Шварц изложил. Поскольку пришлось соединять части, написанные в разное время, изложение получилось не везде стройным и последовательным. Заключительная глава о сути макроэволюционных преобразований и принципиальном единстве их механизмов с микроэволюционными процессами была написана заново и опубликована в виде отдельной статьи в сборнике трудов Московской ветеринарной академии им. К. И. Скрябина.

В заключение можно сказать, что книга С. С. Шварца «Экологические закономерности эволюции» не представляет повторного издания книги «Эволюционная экология животных» и наполовину написана заново. В ней разработан ряд новых идей и положений, не затронутых или лишь упомянутых ранее. Она вносит существенный вклад в общую теорию эволюции и в решение других общебиологических проблем. Нет сомнения, что книга с большим интересом будет воспринята широким кругом биологов.

Н. Н. Данилов

Глава I

СПЕЦИФИЧНОСТЬ ВИДА И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Жизнь дискретна. Природа этой дискретности двойственна. Она проявляется не только в том, что все живое на нашей планете представлено отдельными особями, индивидами, но и в том, что все они группируются в виды, в пределах которых осуществляется свободное скрещивание. Дискретность жизни — один из наиболее фундаментальных законов природы.

Мельчайшее и примитивнейшее живое существо — полноценный носитель жизни, обладающий изменчивостью и наследственностью. Отсюда следует, что дискретность жизни в ее первом проявлении дает материал для отбора, а следовательно, для прогрессирующего приспособления к изменяющимся условиям внешнего мира. Половой процесс (его существование сейчас доказано даже для бактерий) ведет к непрерывному и принципиально безграничному обогащению того генетического материала, из которого естественный отбор творит поражающее нас разнообразие живых организмов. Однако ничем не ограниченное скрещивание из фактора прогресса очень скоро могло бы превратиться в его тормоз. Оно повело бы к совмещению генотипов, различие между которыми сделало бы невозможным гармоничное развитие их потомков. Половой процесс должен был быть ограничен группой особей, достаточно близких для того, чтобы слияние их половых клеток давало бы новый жизнеспособный организм, но достаточно разнообразных, чтобы обеспечить непрерывное обогащение их общего генофонда. Отсюда следует, что вид — это не только основная категория таксономии, но и основная форма существования живой материи, а обособление нового вида — это этап в развитии жизни. Вид — не только основная таксономическая единица, но и основная единица структуры живой природы. Это ответственное утверждение нам хочется аргументировать путем анализа ставшего весьма популярным (заслуженно популярным!) учения об уровнях организации живой материи.

Клетка — организм — популяция — биогеоценоз — эти уровни организации живой материи, характеризующиеся своими законами развития, но вместе с тем подчиняющиеся общим биологическим законам, образуют целое — жизнь. Существует множество схем уровней организации. Их анализ выходит за пределы нашей темы, но место вида в структуре природы мы обойти не можем. Почти все авторы таких систем включают вид в качестве одного из уров-

ней организации наряду с клеткой, организмом, популяцией, биогеоценозом. Так, например, К. М. Завадский [1961] выделял следующие уровни: организменный, популяционно-видовой, биоценотический, формационный. Б. П. Ушаков [1963] выделяет 9 уровней и среди них высшие: популяционный, видовой и межвидовой. Примеров подобных систем можно было бы привести много, но нам важно подчеркнуть одно: видовой уровень включается на равных правах в систему организм — популяция.

Однако были и авторы, исключившие вид из подобных систем. Так, И. И. Пузанов [1963] отмечает, что понятие вид относится к другой категории явлений, чем организм и биоценоз, а И. И. Шмальгаузен [1961] выделяет интеграцию на клеточном уровне, уровне многоклеточной особи, популяции и вида. И. И. Шмальгаузен полагает, что на уровне вида дальнейшая интеграция в рассматриваемом плане прекращается, а интеграция в системе биоценоза должна быть отнесена уже к другой категории явлений.

Нам представляется, что система Шмальгаузена страдает только одним недостатком: она не завершена, связь между видом и биоценозом не «уложена в систему», но принципиальных ошибок в схеме Шмальгаузена нет. Объединение же в единую линейную систему популяции, вида и биогеоценоза нам представляется ошибкой.

Если взять последовательность клетка — организм — популяция — вид, то клетки интегрируются в организм, организмы в популяции, популяции — в вид. Кажется, все верно. Но разве организм не является полномочным представителем своего вида, разве мы можем представить себе клетку, которая не относилась бы к определенному виду? Популяция — это форма существования вида, так как только в форме популяции вид может существовать и развиваться, но видовые свойства столь же полно закодированы в геноме клетки, как и в особенностях популяции. Останавливаясь в своей системе на уровне вида и исключая вид из системы, И. И. Пузанов и И. И. Шмальгаузен по существу говорили об одном и том же: структура природы не может быть отображена в иерархической схеме уровней, не отражающей реальное взаимоотношение разных **категорий** биологических явлений. Нам представляется, что возникающее противоречие может быть разрешено следующей схемой.

Клетка — организм — популяция — это три уровня интеграции жизни, входящие в систему любого вида. Любой вид состоит из организмов, интегрированных в популяцию. Совокупности популяций и составляют вид. С этой точки зрения вид представляет собой высшую систему интеграции. Но популяция входит и в иную систему интеграции — биоценоз, который, по образному выражению В. Н. Беклемишева [1951], есть именно интеграция видовых популяций, а не индивидов. Поэтому ставить биогеоценоз выше или ниже вида бессмысленно — это разные системы ин-

теграции, которые должны быть адекватно отражены в схеме структуры природы. Эта схема рисуется нам в следующем виде: клетка, организм, популяция — уровни организации жизни, развивающиеся **в рамках видовой системы интеграции.** Высшие уровни видовой системы интеграции — популяции в свою очередь интегрируются в биогеоценотическую систему интеграции; интеграция видов осуществляется на высшем, популяционном уровне. Структура природы оказывается в конечном итоге предельно простой: она определяется **двумя системами интеграции** — видовой и биогеоценотической.

Соотношение развития разных систем интеграции служит особым предметом анализа. Здесь же нам казалось важным подчеркнуть, что в структуре живой природы естественно выделяются две основные системы интеграции — видовая и биогеоценотическая. Отсюда следует, что вид — есть основная структурная единица живой природы. Не случайно поэтому «вид» является центром внимания ряда биологических наук.

Рассмотрим проблему вида с позиций эволюционной экологии. От всех внутривидовых категорий вид отличается биологической самостоятельностью и морфофизиологической уникальностью. С обособлением нового вида две близкие формы приобретают эволюционную самостоятельность. Основной критерий вида, который выработала систематика в своем длительном развитии, остается в силе и в настоящее время. Это так называемый тройной критерий: 1) виды генетически изолированы (нескрещиваемость), 2) между самыми близкими видами всегда обнаруживается хиатус, 3) виды обладают самостоятельным ареалом. Этот критерий в большинстве случаев работает при решении самых разнообразных таксономических проблем. Трудные случаи не компрометируют тройной критерий, так как практические трудности неизбежны при применении любой теории к необозримо разнообразным явлениям живой природы.

Не трудно видеть, что тройной критерий фактически является двойным. Важнейшее свойство вида — самостоятельный ареал, это прямое следствие генетической изоляции. Один подвид не может существовать в ареале другого, так как в результате скрещивания они сольются в единое целое. Лишь в совершенно исключительных случаях, когда биологические различия между подвидами чрезвычайно велики, может произойти вытеснение одного подвида другим. Но и в таких случаях вытеснение вряд ли может быть полным; вероятно, оно сопровождается их взаимным поглощением. Генетическая изоляция вида позволяет ему проникать в ареал другого, даже наиболее близкого. Возникающая при этом конкуренция преодолевается с помощью специальных и достаточно хорошо изученных механизмов.

Основной тип видообразования — видообразование географическое. Доводы авторов, указывающих на возможность симпатрического видообразования, не лишены основания, однако общая

структура живой природы как целого ясно указывает на то, что видообразование происходит в процессе приспособления близких форм к разной географической среде, к разным частям первоначального единого ареала. Не случайно громадному большинству видов может быть дана четкая географическая характеристика. Не случайно также многие виды викариируют подобно подвидам, и круг рас (Rassenkreise) и круг форм (Formenkreise) или круг видов (Artenkreise) — внешне вполне аналогичные явления [Kleinschmidt, 1926; Rensch, 1929] [1]. Уже после обособления вида его географическая специфика может быть смазана — вид расширяет первоначальную область своего распространения и может заселить ряд ландшафтно-географических зон. Однако и в этом случае происхождение вида дает себя знать очень отчетливо. В лесостепи или лесотундре, фауна которых состоит из элементов разного происхождения, виды лесного происхождения придерживаются участков леса, степные — степей, субарктические — тундры и т. п.

Процветающий вид завоевывает ареал, участки которого различны по условиям существования. Возникают дифференцированные географические формы, в предельных случаях — подвиды. Какие события должны произойти для того, чтобы географическая форма превратилась в вид? Возможны два различных ответа на этот вопрос. Первый из них сводится к тому, что в одной из форм случайно возникают изменения, делающие ее скрещивание с другими формами вида невозможным. Эту точку зрения, как будет показано ниже, отстаивают некоторые исследователи и в настоящее время.

Возможен и иной подход к проблеме. Видообразование — это результат прогрессирующего преобразования географической формы, сопутствующего совершенствованию приспособлений к специфическим условиям среды. Этот процесс в конечном итоге приводит к таким изменениям в организме, которые мы расцениваем как видовые. Эта точка зрения на процесс видообразования является экологической по существу. Однако, прежде чем перейти к экологическому анализу проблемы, необходимо оценить возможность решить проблему видообразования на основе формальных критериев, на основе иммунологических, гибридологических и кариологических данных.

Одним из важнейших отличий вида от подвида является, как известно, различное поведение при скрещивании. Подвиды одного вида скрещиваются и дают вполне плодовитое потомство. Виды или бесплодны, или дают потомство не вполне плодовитое. Несмотря на большой ряд исключений из этого правила, значение его остается бесспорным. Оно не ограничивается диагностикой, но имеет глубокий и принципиальный характер.

[1] В качестве примера можно указать на монографическое исследование по систематике водяных полевок [Kratochvil, 1965]. По мнению автора, род Arvicola соответствует кругу форм Клейншмидта.

Ряд современных биологов видят в плодовитом скрещивании главную характеристику вида. Так, Добжанский [Dobzhansky, 1941] понимает под видом такую стадию эволюционного процесса, «в которой впервые упорядочивается действительное или возможное скрещивание форм, оказавшихся поделенными на два или более раздельных строя, которые физиологически не в состоянии скрещиваться друг с другом». Н. А. Бобринский [1944] пишет: «Только на основании критерия плодовитого скрещивания мы можем обосновать понятие о виде, противопоставив его всем вышестоящим систематическим категориям. Ибо в противоположность всем вышестоящим систематическим категориям более высокого систематического ранга только вид представляет собой совокупность особей, связанных в единое целое способностью нормального скрещивания, в результате чего признаки отдельных особей постоянно перемешиваются в их потомках и вид может эволюционировать как нечто единое». Однако хорошо известно, что в неволе большое число видов при скрещивании приносит плодовитое потомство, не отличаясь в этом смысле от подвидов.

Среди млекопитающих плодовитых гибридов дают различные виды семейства псовых (Canis lupus×C. aureus, C. latrans×C. aureus, C. familiaris × C. aureus, C. familiaris × C. lupus), рода коз (известно 7 межвидовых гибридов), рода овец (известно 3 межвидовых гибрида), рода лама (4 межвидовых гибрида), семейства быков (8 межвидовых и даже межродовых гибридов) и т. д. Продолжать этот список нет необходимости, так как в недавнее время издана сводка по гибридам у млекопитающих [Gray, 1954]; стоит лишь подчеркнуть, что у млекопитающих (подобно птицам и низшим позвоночным животным) известны гибриды форм, которые трудно признать близкородственными. Так, например, известен гибрид бурого медведя с белым (Ursus arctos × Thalassarctos maritimus), потомство которого оказалось плодовитым при размножении «в себе». В Лондонском зоопарке была получена плодовитая самка от скрещивания Elaphurus davidianus × Cervus elaphus, которая при спаривании всегда выбирала самца благородного оленя [Kelham, 1956]. В целом можно сказать, что межвидовые гибриды имеются во всех отрядах млекопитающих и немалая часть из них плодовита.

Много вполне плодовитых межвидовых гибридов среди птиц. Плодовитыми оказываются гибриды домашних кур с различными видами диких кур (Gallus varius, G. bankiva, G. lafaieti, G. sonnerati, G. gallus). Доказана также плодовитость различных гибридов голубей (Streptopelia orientalis×S. decaocto, S. risoria×Onopopelia humilis, Columba oenas×C. palumbus) и представителей некоторых других групп (Fringillidae, Laridae и др.).

Подробно изучена гибридизация разных видов сорокопутов [Панов, 1972; Eck, 1973], дубоносов [Kroodsma, 1974], тетеревиных [Stüwe, 1971], чаек [Harris, 1970], цапель [J. Harrison, P. Harrison, 1968]. Очень важно, что известны гибриды и между

весьма далекими в филогенетическом отношении видами: Anser albifrons×Branta leucopsis [J. Harrison, P. Harrison, 1969], Tadorna tadorna×Somateria mollissima [Wackernagel, 1972], Lagopus lagopus×Canachites canadensis [Lumsden, 1969]. Подобные случаи можно рассматривать как поставленный природой experimentum crucis, показывающий, что снижение жизнеспособности гибридов есть следствие морфофизиологической дивергенции, генетическая изоляция — вторичное, а не первичное явление. Об этом свидетельствуют и прямые наблюдения. На птицах было многократно показано, что, когда один вид проникает в ареал другого, близкого вида, в пограничных зонах гибридизация вполне обычна. Со временем гибридизация становится редкой или прекращается, так как вырабатываются изолирующие механизмы. Это явление было хорошо изучено, в частности, на Dendrocopus syriacus и D. major в юго-восточной Европе, Parus cyanus и P. coeruleus в местах перекрывания ареалов [Short, 1969].

Среди рептилий межвидовых гибридов меньше. Лантцу [Lantz, 1926] в результате проведенных скрещиваний 17 видов ящериц рода Lacerta удалось получить только один межвидовой гибрид — Lacerta fuimana×L. muralis. Тем не менее и среди рептилий известны плодовитые межвидовые гибриды. Описаны гибриды Lacerta trilineata×L. viridis [Nettmann, Silke, 1974]. Плодовиты гибриды двух видов полозов: Elaphe guttata×E. quadrivittata [Lederer, 1950]. Мертенс [Mertens, 1950, 1956, 1963] приводит данные о гибридах черепах, ящериц, змей. Им описано 14 межвидовых гибридов, многие из них плодовиты. Специально поставленные эксперименты показали [Montalenti, 1938], что по крайней мере 7% известных межвидовых гибридов амфибий плодовиты. Плодовитых гибридов дают многие виды жаб (род Bufo). Путем искусственного оплодотворения были получены гибридные личинки Hyla microcephala × H. phlebodus, отличавшиеся высокой жизнеспособностью и быстрым ростом [Fouguette, 1960]. Препятствием к естественной гибридизации этих видов являются незначительные, но четкие различия в характере брачных криков, которые были установлены сонографически. Особенности брачных криков служат препятствием к скрещиванию и других видов квакш [Blair, 1958] — рода, изученного в этом отношении наиболее полно [Pyburn, Kennedy, 1961]. Описаны межвидовые гибриды и у тритонов рода Taricha [Twitty, 1964]. Интересно, что они отличаются большой скоростью метаморфоза.

Все эти данные не новы. Они свидетельствуют о том, что в условиях эксперимента получено большое количество вполне плодовитых межвидовых гибридов, и доказывают, что у различных видов потомство часто бывает способным к нормальному воспроизведению. Это положение справедливо в отношении всех классов наземных позвоночных.

Однако еще в большем числе случаев получение межвидовых гибридов оказалось невозможным или полученные гибриды обла

дали пониженной жизнеспособностью и плодовитостью. Нескрещиваемость различных видов объясняется разнообразными причинами; строением половых органов, исключающим возможность спаривания, малой живучестью семенных клеток в половых путях самки, различиями в скорости и характере эмбрионального развития, неспособностью сперматозоида проникнуть в яйцо и оплодотворить его, рассасыванием отцовского хроматина и, наконец, резкими нарушениями развития, являющимися следствием наследственной несовместимости скрещиваемых видов.

Огромное значение фактора наследственной несовместимости доказано опытами по пересадке зародышей «приемной матери». Так, при пересаживании в организм козы зародыша овцы он гибнет в большинстве случаев уже на ранних стадиях развития. В отдельных случаях зародыш завершает свое развитие, но депрессия роста выявляется при этом с полной определенностью [Лопырин и др., 1951].

У некоторых бабочек гибридные самцы развиваются нормально, а самки гибнут в стадии куколки. Однако если гибридной куколке-самке прилить гемолимфу отца или его же вида, то она продолжает нормально развиваться и из нее выходит бабочка-самка [Meyer, 1955]. Тем самым доказывается, что нормальное развитие гибридного зародыша находится в прямой зависимости от биохимических особенностей внутренней среды его организма. Этот вопрос специально изучался Войтисковой [Vojtiskova, 1960]. Полученные ею данные заслуживают подробного изложения. Параллелизм между тканевой несовместимостью и результатами опытов по отдаленной гибридизации привел автора к предположению о том, что в основе нарушений нормального оплодотворения и понижения жизнеспособности гибридов лежат явления, связанные с иммунологической реактивностью скрещиваемых животных. Это предположение было проверено экспериментально. Опыты автора по трансплантации кожи у различных птиц показали, что инъекция эмбрионам будущих реципиентов клеток костного мозга доноров облегчает взаимную трансплантацию тканей в дальнейшем. В процессе развития реципиент адаптируется к антигенам и перестает вырабатывать против них антитела. Принципиально аналогичные результаты были получены в опытах по скрещиванию цесарок с петухами. В экспериментальной группе петухам вводили кровь цесарок, а цесаркам — кровь петухов. Изучение агглютинации показало, что прилитие чужой крови приводит к резкому сокращению продукции антител против чужих эритроцитов. При скрещивании петухов и цесарок из экспериментальных групп около 50% гибридов обладали нормальной жизнеспособностью, хотя и оказались стерильными. В контрольной группе все вылупившиеся цыплята (менее 6% от числа оплодотворенных яиц) погибли в течение 5 дней. Результаты опытов подтвердили наличие связи между иммунологической реактивностью животных и

их способностью к гибридизации, хотя механизм этой связи остается невыясненным.

Многочисленные эксперименты показали, что способность к нормальному плодовитому скрещиванию находится в соответствии со способностью взаимного приживления тканей при трансплантации [Cotronei, Perri, 1946].

Наиболее общей причиной, определяющей возможность успешного скрещивания, является взаимоотношение ядра и цитоплазмы [Zeller, 1956; Perri, 1965; Чилингарян, Павлов, 1961 и др.]. С особой подробностью этот вопрос экспериментально изучен Вейсом [Weiss, 1960] на амфибиях. Хромосомы B. bufo содержат двойной геном[1]. Соответственно с этим при скрещивании самки этого вида с самцом B. viridis гибриды имеют двойной материнский геном. Они заканчивают метаморфоз, вполне жизнеспособны, но стерильны. При обратной комбинации скрещивания у гибридов нарушается гаструляция и личинки гибнут на ранних стадиях развития. Результаты опытов объясняются тем, что в первом варианте скрещивания взаимодействие двойного генома B. bufo с видоспецифичной плазмой обеспечивает нормальное развитие эмбриона (вредное действие отцовского генома подавляется). Экспериментальным путем (воздействием высоких температур) удается вызвать удвоение ядер у B. viridis. При скрещивании подобных особей двойному геному B. bufo соответствует двойной геном B. viridis. Развитие гибридов идет лучше, но метаморфоз не завершается. Это показывает, что для нормального развития эмбриона соотношение своего и чужого геномов в плазме 2:2 еще недостаточно. Удвоение генома B. calamita также вызвало улучшение развития гибридов этого вида с B. viridis. Нарушение в развитии, вызываемое инородным геном, компенсируется двойным геномом материнской клетки.

В естественных условиях основным препятствием межвидовой гибридизации часто являются причины не столько физиологического порядка, сколько экологического: различные места обитания, различные периоды размножения, половая аверсия и т. д. Тем не менее известно большое количество межвидовых гибридов, многие из которых дают вполне плодовитое потомство и могли бы, следовательно, принять участие в эволюции породивших их видов, если плодовитое скрещивание было бы единственной причиной, определяющей возможность эволюции данного комплекса форм как целого.

Естественные межвидовые гибриды отнюдь не являются редкостью, как это иногда представляется, и широко распространены во всех классах наземных позвоночных. Естественные гибриды среди амфибий известны для многих видов жаб (род Bufo). Всю-

---

[1] В последнее время это подтвердилось и при изучении содержания ДНК в ядрах разных видов жаб [Ullrich, 1965].

ду, где встречаются совместно B. americanus, B. terrestris, B. fowleri, B. woodhousei, B. vallipes, они дают естественных гибридов. Экспериментально доказано, что получаемые гибриды плодовиты. [Blair, 1941]. В местах совместного обитания B. woodhousei и B. vallipes они образуют смешанные стаи, 8% пар состоят из разных видов, но число гибридов не превышает 1% [Thornton, 1955]. Гибридные головастики жизнеспособны и быстро растут и развиваются, но взрослые особи бесплодны. В некоторых случаях гибридизация между морфологически отчетливо дифференцированными видами становится массовым явлением. Хорошим примером могут служить Hyla cinerea и H. gratiosa. Ареалы этих видов перекрываются на большом пространстве. Репродуктивная изоляция поддерживается экологическими механизмами. В штате Алабама строительство искусственных водоемов вызвало резкое снижение численности H. gratiosa и повышение численности H. cinerea. Репродуктивная изоляция была нарушена, в гибридной популяции наблюдались все переходы от типичных родительских форм, в том числе и по признакам, по которым сравниваемые виды отличались отчетливо (хиатус!). Однако численно доминировали типичные gratiosa и cinerea и особи, по своим признакам соответствующие гибридам первого поколения. Это свидетельствует о возможности размножения гибридов в себе, что подтвердилось наблюдениями, показывающими, что гибриды обладают повышенной взаимной половой аттракцией, вероятно определяющейся специфичностью их брачных криков. Детально описаны гибриды Bombina bombina × B. variegata [Schneider, Eichelberg, 1974].

Гибридизация Bufo americanus×B. fowleri иллюстрирует несколько иную ситуацию [Cory, Manion, 1955]. Скрещивание между этими видами происходит часто, но ослабление жизнеспособности гибридов обнаруживается отчетливо. Типичные americanus придерживаются леса, fowleri — открытых мест. Гибриды встречаются в смешанных ландшафтах, но их приспособленность нигде не достигает того совершенства, что у исходных форм. Этим авторы объясняют относительную малочисленность гибридов. Предполагается, что ранее виды были изолированы, а соприкосновение их ареалов явилось следствием вырубания лесов.

Принципиальный интерес имеют исследования по гибридизации видов B. americanus и B. woodhousei,— которые изучались в Блумингтоне (Индиана) в 1941 г. [Jones, 1973]. Было установлено, что 9,4% всех брачных пар были межвидовые. В природе гибридные особи отличаются пониженной жизнеспособностью. В настоящее время гибридизации между этими видами не наблюдается. Морфологически оба вида конвергировали, и их трудно различить по морфологическим признакам даже с помощью дискриминантного анализа по 18 признакам. В эксперименте F_1 и баккроссы жизнеспособны, но этологические механизмы изоляции (брачные крики, время икрометания и др.) препятствуют скрещиванию.

В других районах другими авторами были получены иные ре-

зультаты. Но это не снижает интереса к названной работе. Она ясно показывает, что снижение жизнеспособности гибридов возникла как результат самостоятельного развития исходных форм. Нескрещиваемость — побочный продукт эволюции.

В Европе детально изучены как гибридизация, так и изолирующие механизмы у Bufo calamita и B. viridis [Hemmer, Kadel, 1971; Hemmer, 1973].

Естественные гибриды известны среди рептилий, например Vipera aspis × V. ammodites [Schweizer, 1941]. Некоторые более новые исследования [Даревский, 1967; Cooper, 1965; Mertens, 1950, 1956, 1963; Taylor, Medica, 1966 и др.] позволяют думать, что межвидовая гибридизация рептилий в природе происходит чаще, чем это фиксируется непосредственными наблюдениями.

Среди птиц уже в конце прошлого века наблюдались сотни естественных межвидовых гибридов [см. обзор Gray, 1958]. Сюшет [Suchetet, 1890] указывает, что в отрядах куриных, воробьиных, пластинчатоклювых и дневных хищных насчитывается не менее 20 гибридов. Очень большое число естественных гибридов у колибри [Berlioz, 1929, 1937] и голубей, причем, как уже говорилось, большая часть их плодовита. Г. П. Дементьев [1939] приводит большое число данных о гибридах у пластинчатоклювых птиц. Два дятла — Colaptes auratus и C. cafer дают гибридов повсюду, где они встречаются совместно [Amadon, 1950].

Аналогичные наблюдения приводятся в отношении медоедов Новой Гвинеи — Melidectes leucostephes и M. belfordi [Mayr, Gillard, 1952]. Подобно амфибиям, и у птиц гибридизация иногда наблюдается как закономерное явление. Сибли [Sibley, 1954] указывает, что в Мексике в результате рубки лесов экологические барьеры между Pipilo ocai и P. erythrophtalmus оказались нарушенными, и это привело к массовому появлению гибридов (отмечено 24 степени гибридизации). Гибридизация между указанными видами происходит уже в течение 300 лет.

Можно было бы привести еще множество подобных данных, показывающих, что среди птиц естественные межвидовые гибриды — явление отнюдь не редкое. Степень их плодовитости не всегда возможно установить, но приведенный выше материал о плодовитости гибридов, полученных в условиях неволи, заставляет думать, что немало естественных гибридов птиц плодовиты.

Из млекопитающих, пожалуй, наибольшей известностью пользуется кидус — гибрид соболя и куницы (Martes zibellina × M. martes). Доказано [Старков, 1947], что кидус при скрещивании с исходными формами вполне плодовит. Плодовитость кидусов-самок используется в практике звероводства для получения так называемых вторичных помесей (кидус — соболь): потомство от кидуса-самки и баргузинского соболя расценивается как соболь весьма высокого качества. В литературе имеются указания и на другие межвидовые гибриды в семействе куньих, например M. americana × M. caurina [Wright, 1953]. В условиях неволи получены гиб-

риды светлого хоря с африканским (Putorius eversmanni × P. furo). Отмечена гибридизация хоря и норки. В настоящее время в Америке биологам приходится учитывать существование гибридных популяций, в образовании которых принимают участие волк, койот, рыжий волк и одичавшие собаки [Gipson et al., 1974]. Некоторые признаки пещерного льва напоминают гибридов «лев × × тигр». Некоторые авторы считают возможным допустить гибридное происхождение этого весьма многочисленного вида [Rousseau, 1971]. Охотники хорошо знают помесь зайцев-русаков с беляками (так называемые тумаки, изредка встречающиеся в районах совместного обитания обоих видов). У насекомоядных известен гибрид Erinaceus roumanicus × E. europeaus [Herter, 1935]. Среди мышевидных грызунов межвидовые гибриды отмечаются сравнительно редко, но отдельные случаи зафиксированы (например, гибрид Microtus californicus × M. montanus) [Hatfield, 1935]. Известны гибриды сусликов Citellus pygmaeus×C. major, C. major×C. fulvus [Бажанов, 1945], C. armatus×C. beldingi [Hall, 1943] и других видов [Денисов, 1961], но степень их плодовитости не изучена. Описан гибрид лани и благородного оленя. По всей вероятности, гибриды эти плодовиты, так как в литературе указывается на встречи гибридных самок с детенышами [Hagendorf, 1926]. Однако попытка получить гибриды от северного оленя и марала окончилась неудачей [Стекленев, 1969]. Лучше изучена естественная гибридизация пятнистого оленя Cervus nippon с изюбрем C. elaphus xanthopygus [Менард, 1930; Миролюбов, 1949]. В неволе гибриды этих видов получаются легко и вполне плодовиты. Доказана и полная плодовитость естественных гибридов, известных китайцам под названием «чин-дагуйза». Изюбрь отбивает гарем пятнистого оленя, что приводит к появлению большого числа гибридных особей. Насколько обычны эти гибриды в Уссурийском крае, видно из того, что Р. К. Маак и Н. М. Пржевальский считали их самостоятельным видом. Гибриды между другими видами оленей наблюдались как в природе, так и в зоопарках [Стекленев, 1972; Whitehead, 1972]. Жизнеспособное потомство дают гибриды белохвостого и чернохвостого оленей (Odocoileus virginianus×O. hemionus) [Whitehead, 1972]. Принципиальный интерес представляют исследования гибридизации оленей, показывающие, что число хромосом не всегда является решающим фактором, определяющим возможность гибридизации [Стекленев, 1972]. Изучение гибридизации зубра с домашним скотом, проведенное в Польском институте млекопитающих в Беловеже, показало, что гибриды весьма далеких форм (разных родов) могут обладать высокой жизнеспособностью [Krasinska, 1969].

Своеобразным теоретическим итогом работ по гибридизации явилась серия исследований американских авторов, сделавших попытку сопоставить результаты гибридизационных опытов с данными «протеиновой таксономии». В одной из них Вильсон и соавторы [Wilson et al., 1974] исходят из представления, согласно

которому существуют два типа молекулярной эволюции: процесс изменения последовательности аминокислот в протеинах, протекающий с постоянной скоростью, и процесс эволюционных изменений анатомии и образа жизни. В основе «анатомической эволюции» лежит эволюция регуляторных систем [Wolpert, 1959; Britten, Davidson, 1971]. Отсюда возникла мысль, что важнейший молекулярный барьер, препятствующий межвидовой гибридизации, заключается в различии регуляторных систем родительских геномов. Это подтверждается опытами по гибридизации рыб. У гибридов Lepomis × Micropterus глюкоза-6-фосфат дегидрогеназа кодируется исключительно отцовским аллелем, материнский аллель полностью репрессирован [Whitt et al., 1973]. Подобная репрессия свидетельствует о нарушении генной регуляции. Примеры подобного рода известны из разных групп. У некоторых гибридов репрессированы оба родительских аллеля.

В исследованиях ряда авторов различия в аминокислотном составе белков (альбумина) определялись иммунологически, а результат выражался в иммунологической дистанции (для альбумина одна единица иммунологической дистанции примерно соответствует одной аминокислотной субституции). Было также доказано, что виды, существенно отличающиеся по структуре альбумина, отличаются и по другим локусам.

Электрофоретическое определение генетической дистанции строго коррелированно (r=0,8) с иммунологической дистанцией. Если два вида отличаются в 50% локусов (результат электрофореза), иммунологическая дистанция по альбумину обычно оказывается около 22. Генетическая дистанция может быть также определена путем гибридизации ДНК. Ее корреляция с иммунологической дистанцией очень высока (r=0,9).

Изучение 31 пары видов млекопитающих, дающих гибридов, показало, что иммунологическая дистанция (и. д.) колеблется от 0 до 10. Много явных видов характеризуются и. д.=0 (Papio anubis×P. cynocephalus, P. hamadryas×Theropithecus gelada, Ursus americanus×U. arctos и др.). Следует особо обратить внимание на такие пары: Bison bison×Bos taurus (и. д.=1), Cervus canadensis×C. elaphus (и. д.=2). Другие исследования показали, что столь же мало отличаются гибридизуемые виды млекопитающих и по другим белкам (фибрино-пептиды, трансферрины и др.).

У Anura (изучено 50 пар видов) рассмотренный показатель колеблется от 0 до 91 (в среднем 37), как правило, 0—10 характеризует явно внутривидовые формы.

Различия между млекопитающими и Anura могут быть объяснены различиями в эволюции регуляторных систем. Это находит косвенное подтверждение в том, что в культуре гибридизируют даже клетки птиц и млекопитающих, беспозвоночных и млекопитающих. Большую чувствительность млекопитающих можно объяснить и тем, что если бы между видами были отличия масштаба Anura, то во время беременности мать выработала бы против эмб-

риона антитела. К принципиально сходным результатам приводит и изучение гибридизации птиц. Ряд авторов в последние годы выдвинули предположения, что эволюция в большей степени определяется изменениями в системе контроля (У-регуляции) проявления генов, чем в изменении последовательности аминокислот в протеинах, которая кодируется структурными генами. Исследование, проведенное ранее Вильсоном [Wilson et al., 1974] на лягушках и млекопитающих, подтверждает этот вывод. Предполагалось, что чем больше сходства в структуре белков, тем больше вероятность успешного скрещивания близких видов. Этот вывод подтвердился на млекопитающих, но не подтвердился на амфибиях. Виды амфибий, существенно различные на белковом уровне, часто дают плодовитых гибридов. Пругер и Вильсон [Pruger, Wilson, 1975] высказали предположение, что «молекулярные барьеры» межвидовой гибридизации заключаются преимущественно в «регуляторных различиях» родительских геномов, которые у млекопитающих эволюируют быстрее, чем у амфибий. При этом под «регуляторными различиями» понимаются различия в экспрессивности (проявлении) генов. Быстрая регуляторная эволюция (У — эволюция регуляторных систем) млекопитающих имела следствием их быструю анатомическую эволюцию и быструю потерю способности к межвидовой гибридизации. Новая система регуляции связана с реаранжировкой генов. Для того чтобы объяснить разницу в скорости эволюции млекопитающих и амфибий, ими предполагается, что протеиновая эволюция не является первоосновой эволюции организмов.

Авторы рассматриваемой работы изучили 33 вида птиц, способных давать межвидовых гибридов. Были приготовлены антисыворотки к альбуминам от шести видов и к-трансферринам от пяти видов и проведены иммунологические сравнения протеинов (яичный белок, сыворотки и экстракты тканей) 36 пар видов, дающих гибридов. Антигенами изученных видов птиц были иммунизированы кролики. Степень антигенных различий выражалась в единицах иммунологической дистанции, соответствующей различиям в аминокислотном составе двух гомологичных протеинов. Средняя иммунологическая дистанция для альбуминов между видами, дающими жизнеспособных (но не всегда способных к размножению) гибридов, оказалась равной 12, варьируя от 0 до 34 (Anas platyrhynchos=A. acuta=0, Aix sponsa=8, Tadorna tadorna=13, Anser anser=13; Gallus gallus—G. varius=11, Phasianus colchicus=29, Pavo cristatus=24, Coturnix coturnix=23, Numiota meleagris=34 и т. п.). Средняя трансферриновая дистанция оказалась равной 25 единицам (0—69). Это соответствует большей скорости эволюции трансферринов позвоночных по сравнению с альбуминами.

При анализе полученных материалов авторы исходят из того, что, **после того** (выделено мною) как виды расщепляются на два, геномы двух новых видов медленно дивергируют до тех пор, пока межвидовая зигота уже не развивается в жизнеспособный орга-

низм. У млекопитающих средняя иммунологическая дистанция (для гибридизируемых видов) равна 3,2. Существуют достаточно обоснованные данные, что у млекопитающих (плацентарных и сумчатых) и у лягушек эволюция альбуминов происходит со скоростью 1,7 единиц за 1 млн лет. Нескрещиваемость млекопитающих возникает за 2—3 млн лет. Аналогичный анализ, проведенный на основе изучения трансферринов, дает 3 млн лет. Для лягушек соответствующие показатели равны 21 млн. (по альбуминам), для птиц — 20 (по альбуминам) и 23 (по трансферринам). Эти данные удовлетворительно соответствуют палеонтологическим данным.

Среди Anura известно около 400 межвидовых гибридов, но 97% из них — это виды одного рода (исключения Pseudacris×Hyla). Из 256 гибридов млекопитающих только 11% относятся к разным родам, из 1000 гибридов птиц 44 — межродовые.

Хромосомная эволюция млекопитающих протекала в 20 раз быстрее, чем у Anura. Это наводит на мысль, что реаранжировка генов определяет изменение в системе регуляции генов и создает основу для изменения в анатомии и способности давать гибридов. У птиц хромосомные числа относительно стабильны.

Анализ работы по гибридизации приводит к двум важным выводам. Во-первых, он ясно показывает, что степень генетической несовместимости разных видов различна — от полной изоляции до почти полной фертильности. Во-вторых, очевидно, что генетическая несовместимость развивается в условиях самостоятельного развития близких форм — она результат их развития в своеобразных условиях среды, результат приспособления к специфическим условиям существования. Когда ареалы подобных форм приходят в соприкосновение, на основе этой генетической несовместимости развивается полная репродуктивная изоляция, так как возникновение нежизнеспособных потомков невыгодно для обоих видов и поэтому отбор работает против их возникновения[1]. Однако если бы решающая стадия развития генетической несовместимости уже не была пройдена, отбор был бы бессилен. Если потомки от скрещивания двух близких форм по степени жизнеспособности не отличаются от своих родителей, то это приводит к интеграции генофонда на новой основе. Как указывалось ранее, это имеет место при скрещивании популяций и подвидов, но не видов. Таким образом, гибридизационные исследования не дают и не могут дать ответ на вопрос: почему отдельные формы приобретают видовые особенности и каков механизм этого процесса. К принципиально сходным выводам приводит анализ интереснейших исследований по сравнительной кариологии.

---

[1] Справедливость этого положения подтверждается следующим правилом: пространственно разделенные популяции двух близких видов очень сходны и трудно различаются; в местах совместного обитания те же виды различаются отчетливо (многочисленные примеры и теоретический анализ проблемы см. [Brown, Wilson, 1956]).

Естественно, что уточнение роли хромосом в передаче наследственной информации привело некоторых исследователей к мысли о том, что кариологические особенности отдельных форм могут быть использованы в качестве решающего критерия при определении их таксономического ранга. Первые работы в этом направлении дали обнадеживающий результат. Было установлено различие в числе хромосом и их строении у близких видов сусликов [Nadler, 1962], землероек [Halkka, Skaren, 1964], голубей [Sharma et al., 1961], водяных полевок [Matthey, 1955], хамелеонов [Matthey, Van Brink, 1960], дроздов [Udagawa, 1955], белок [Nadler, Block, 1962] и т. д. Были получены также данные, свидетельствующие о том, что подвиды одного вида по кариологическим признакам существенно не отличаются [Monroe, 1962]. Все эти данные (их сейчас получено довольно много) привели некоторых авторов к убеждению о возможности строить таксономические выводы на основе изучения морфологии хромосомного аппарата клетки. Характерны в этом отношении интересные работы Н. Н. Воронцова [1967 и др.]. Вот выводы одного из его исследований [Воронцов, и др., 1967]: «Наличие дифференциации между аллопатрическими и географически разобщенными популяциями Phodopus sungorus sungorus и Ph. s. campbelli является свидетельством далеко зашедшей дивергенции. Эти две генетически изолированные друг от друга формы правильнее было бы рассматривать как аллопатрически возникшие виды in status nascendi — Ph. sungorus и Ph. campbelli, принадлежащие к надвиду Phodopus sungorus» (с. 705). Кариологические различия между сравниваемыми формами сводятся к различиям в строении и размерах X-хромосом.

Как мы попытаемся показать ниже, подобные выводы выходят за рамки методических вопросов (можно или нет выделять виды на основе сравнительно-кариологических данных), имеют очень серьезное общебиологическое значение, в частности для понимания роли экологических факторов в эволюционном процессе. Однако и с чисто технической точки зрения затронутая проблема оказывается сложной. Трудности связаны прежде всего с наличием явного хромосомного полиморфизма у ряда форм [Mattey, 1963; 1964; Nadler, 1964; Pasternak, 1964; Rao, Venkatasubba, 1964].

Можно, конечно, трактовать хромосомный полиморфизм как проявление начальных стадий симпатрического видообразования, но в очень многих случаях это объяснение выглядит явной натяжкой. Это было понятно уже довольно давно. Так, Хамертон [Hamerton, 1958] на основе изучения вопросов цитотаксономии млекопитающих пришел к выводу о том, что даже различий в числе хромосом (не говоря уже о различии в строении отдельных хромосом) недостаточно для подразделения морфологически гомогенных популяций на таксономически существенные единицы. Этот вывод кажется важным, так как цитологические различия обна-

ружены и между морфологически абсолютно неразличимыми формами [Valentine, Löve, 1958]. То, что многие виды имеют одинаковое число хромосом, а иногда вообще не отличаются на кариологическом уровне, хорошо известно [Sandness, 1955; Schmidtke, 1956; Tappen, 1960 и др.]. Значительно важнее некоторые результаты современных исследований, которые показывают, что существенные кариологические различия могут быть обнаружены у форм, не всегда заслуживающих даже самого низкого таксономического ранга. Резкие цитологические различия были обнаружены между подвидами Bufo boreas [Sanders, Gross, 1964]. Хромосомные расы (отличие в числе хромосом) описаны у прямокрылых [White et al., 1964]. А. П. Дыбан и Л. Д. Удалова [1967] установили, что кариотипы двух линий крыс отличаются по строению двух пар хромосом (в том числе и одной пары аутосом, отличающихся большей стабильностью строения). Цитологические механизмы и генетические следствия этих различий лежат вне сферы наших интересов. Исключительно важно, однако, подчеркнуть, что специальные опыты названных авторов показали, что ни малейших признаков репродуктивной изоляции между этими линиями обнаружено не было. Кажется ясным, что кариологические различия сами по себе не могут служить основой для суждения ни о степени внутривидовой дивергенции, ни тем более о начальных стадиях видообразования. Это особенно справедливо в тех случаях, когда речь идет об отличиях в строении X-хромосом, которые обнаруживаются у разных линий крыс при сравнении данных разных исследователей [Погосянц и др., 1962; Yosida, 1955; Fitzgerald, 1961]. Более того, у разных особей одной линии обнаруживаются как субтелоцентрические, так и акроцентрические хромосомы [Hungerfold, Nowell, 1963]. Различие в изменчивости строения аутосом и половых хромосом кажется понятным, так как последние содержат преимущественно гетерохроматин, характеризующийся относительно низкой генетической активностью. Возможно, в частности, что крупные и мелкие Y-хромосомы содержат одинаковое количество генетического материала [Nadler, 1962]. Существуют данные, свидетельствующие о возможности конвергенции на кариологическом уровне [Matthey, 1961).

Приведенные данные показывают, что кариологическая методика может быть использована только в качестве дополнительной, вспомогательной. Полученные с ее помощью данные не снимают необходимости широкого биологического анализа процесса видообразования. Для определения понятия «вид» формальный критерий оказывается бессильным даже при использовании новейшей техники исследований, позволяющей анализировать элементарные биологические структуры.

Исходя из чисто логических соображений, можно было бы допустить, что морфофизиологическая дифференциация вида может происходить как до, так и после его генетического обособления

[Воронцов, 1967]. Вопрос этот глубоко принципиален. Если генетическая изоляция вида — результат морфофизиологического преобразования предковой популяции исходного вида, то процесс видообразования рассматривается как строго детерминированный, как результат прогрессирующего приспособления к своеобразным условиям среды. Если же морфофизиологической дивергенции предшествует генетическая изоляция (результат «хромосомной эволюции»), то процесс видообразования предстает как процесс случайный. Сумма знаний о живой природе свидетельствует в пользу первого решения проблемы: эволюция — приспособительный процесс.

Сопоставление кариологических данных с результатами наблюдений по гибридизации также подтверждает этот вывод: генетическая изоляция — это результат приспособительного преобразования популяций, а не защита от скрещивания форм, дивергенция которых зашла дальше некоторой «видовой нормы». Лучшим свидетельством в пользу такого решения вопроса является общий вывод основоположника сравнительной кариологии Маттея [Matthey, Van Brink, 1960]. Он справедливо утверждает, что «хромосомная эволюция» — это независимый процесс. К аналогичным общим выводам приводят исследования, атакующие проблему вида с помощью иных методических приемов.

Особый интерес к кариологическим исследованиям психологически понятен. В хромосомах записана наследственная информация. Естественна поэтому надежда, что в структуре хромосом может быть найден ключ к оценке генетических отличий между сравниваемыми формами и тем самым к проблеме вида. В самом деле, если бы оказалось, что генетические различия точно отражены в фиксируемых современными средствами различиях в строениях хромосом, то критерий вида был бы найден. Оказалось, что нет строгого соответствия между таксономической дистанцией и хромосомными различиями. Остается, однако, надежда, что та же проблема может быть решена иным путем — путем анализа белкового состава тканей организмов. При этом исходят из предпосылки, что белки — это прямые продукты реализации наследственной информации [Peakall, 1964]. Изучение белков можно, следовательно, использовать для определения степени наследственных различий между формами и группами животных. Возникла «протеиновая таксономия» [Sibley, 1960], «таксономическая биохимия», проблемы которой послужили темой обсуждения на специальном симпозиуме [Geone, 1964].

Нам нет нужды входить в детали исследований этого направления, можно лишь подчеркнуть главное. Успехи биохимической таксономии бесспорны. Применение методов хроматографии, электрофореза, иммунологии позволили приблизить решение некоторых важных вопросов макроэволюции и систематики, в частности доказать изолированное (на уровне отряда) положение

зайцеобразных [Moody, et al., 1949], показать родство хордовых и иглокожих, моллюсков и кольчатых червей, китообразных и парнокопытных [обзор см. Sebek, 1955], показать относительную близость чистиковых и пингвинов [Gysels, Rabaev, 1964], решить ряд вопросов систематики птиц [Peakall, 1960; Sibley, 1960; Сухомлинов и др., 1966], приматов [Goodman, 1961] и некоторых других групп животных.

С помощью этих методов было уточнено таксономическое положение отдельных видов в разных группах [Fox et al., 1961; Goodman, Poulik, 1961; Bertini, Rathe, 1962; Schmidt et al., 1962; Picard et al., 1963; Miller, 1964; Kaminski, Balbierz, 1965; Cei, Erspamer, 1966; Maldonado, Ortiz, 1966; Manwell, Kerst, 1966; Nadler, Hughes, 1966 и др.]. Полученные с помощью биохимических и иммунологических методов данные послужили основой для широких обобщений, касающихся как специальных вопросов, так и общих закономерностей эволюции [Благовещенский, 1945; Флоркэн, 1947; Голдовский, 1957; Белозерский, 1961; Федоров, 1966; Florkin, 1966; Антонов, 1973].

Однако успехам сопутствовали трудности. Главная из них заключалась в том, что в тех случаях, когда биохимические отличия касаются признаков, имеющих прямое приспособительное значение, биохимические конвергенции — обычное явление [Mayr, 1965], их изменчивость определяется общими законами изменчивости организмов. Это приводит к тому, что филогенетически близкие, но экологически различные формы могут по биохимическим признакам различаться больше, чем формы из более далеких таксонов, но ведущие сходный образ жизни. Это становится совершенно ясным, когда дело касается, например, таких биохимических признаков, как химизм жиров, сродство гемоглобина к кислороду, содержание витаминов в тканях, активность ферментов и т. п. Приведение соответствующих примеров, как хорошо известных, кажется излишним. Важно лишь отметить, что это касается и изменчивости на молекулярном уровне. Так, было показано, что наиболее важная в физиологическом отношении часть молекулы гемоглобина (α-цепь) отличается большой стабильностью; функционально менее существенные части молекул изменчивы [Ingram, 1962].

Проанализируем с большей подробностью работы, выполненные с помощью методик, позволяющих установить различия между близкими формами на молекулярном уровне, и имеющие непосредственное отношение к проблеме вида. Бертини и Рате [Bertini, Rathe, 1962] методом электрофореза на бумаге изучили подвижность белков плазмы крови большого числа амфибий. Было установлено, что в ряде случаев виды хорошо отличаются по числу белковых фракций, их подвижности и плотности. Результаты этих исследований хорошо согласуются с данными других авторов, поэтому их нет нужды подробно описывать. Нам кажется важнее, что в пределах рода Bufo (B. marinus, B. arenarum, B. paracnemis)

различия между видами практически не могли быть установлены. Между тем два подвида B. granulosus (major и fernandezae) отличаются подвижностью белковых фракций. Интересен общий вывод авторов: «В пределах группы granulosus видообразование связано с хорошо выраженной дифференциацией протеинов крови, а в пределах группы marinus имела место лишь незначительная дифференциация» (с. 184). В пределах рода Pleurodema различия между видами максимальны, но, как подчеркивают авторы, P. nebulosa и P. bibrani по электрофореграммам очень сходны, хотя это отнюдь не близкие виды. Общие выводы этой работы подтверждаются исследованиями, выполненными с помощью более точных методов. При изучении стереохимических особенностей эстераз большого числа видов животных [Bamann et al., 1962] было обнаружено, что некоторые виды отличаются между собой отчетливо, между другими различий обнаружить не удалось (человек и шимпанзе, коза и серна и др.). С другой стороны, стереохимическая специфика эстераз была констатирована у некоторых внутривидовых форм (породы собак, овец, свиней, подвиды тигра и др.). При помощи иммуноэлектрофореза не всегда удавалось установить различия между человеком и орангутаном [Picard et al., 1963]. Неясные результаты дало серологическое изучение кур [Sasaki, Suzuki, 1962]. Между дикими банкивскими курами и японскими домашними отличия обнаружены не были, между банкивскими и леггорнами устанавливались легко. Возможность использования иммунологической методики для определения таксономического ранга близких форм не могла быть доказана при сравнении зубра, бизона и крупного рогатого скота. Наконец, интересные данные, показывающие, что у межвидовых гибридов с помощью иммунологической и электрофоретической методик можно уловить признаки обоих родителей [Beckman et al., 1963; Crenshaw, 1965; и др.], несколько теряют свое значение, так как аналогичные результаты были получены при гибридизации подвидов [Dessauer et al., 1962]. Н. И. Соколовская [1936] использовала серологическую методику (преципитиновая реакция) для изучения филогенетических отношений 13 видов пластинчатоклювых. Конкретные выводы в основном совпали с представлениями систематиков. Заслуживает внимания вывод о соотношении серологических и гибридологических данных. Автор пишет следующее: «Особого внимания заслуживает тот факт, что в большинстве случаев серологические данные совпадают с данными гибридологическими. Между видами, которые оказались близкими по крови, известны случаи получения гибридов. Таковы следующие пары: гусь — лебедь, нильский гусь — пеганка, нильский гусь — мускусная утка, серый гусь — китайский гусь (повсеместно получаются), мускусная утка — кряковая утка, серый гусь — белолобая казарка и др., не говоря уже о более близких видах уток.

Наоборот, те виды, сыворотки которых плохо реагируют между

собой, не дают гибридов (по крайней мере нет зарегистрированных наблюдений). Таковы следующие пары: кряква — серый гусь, огарь — шилохвость, лебедь — кряква и т. д. На совпадение серологических и гибридологических показателей указывает также Сазаки, работавший с крупным рогатым скотом. Однако эта закономерность отнюдь не всеобща. С помощью совершенной иммунологической методики (реакция фиксации микрокомплемента) изучались особенности гомологических протеинов в разных группах амфибий [Salthe, Kaplan, 1966]. Авторам удалось получить данные, имеющие большое значение для систематики и филогении (большая антигенная близость Caudata и Anura по сравнению с рептилиями, родство Amphiuma с Plethodontidae, Racophoridae и Ranidae) и позволяющие им сделать один общий вывод, представляющий для нас непосредственный интерес. Оказалось, что средняя скорость преобразования белков остается постоянной в исследованных филогенетических рядах. Эти материалы показывают, что скорость преобразования белков не зависит от степени морфофизиологической дивергенции, «коэффициент несходства» птиц и рептилий по сравнению с амфибиями оказался одинаковым. Бросается в глаза совпадение общего вывода авторов с выводом Маттея: «протеиновая эволюция и эволюция морфофизиологическая» отнюдь не всегда совпадают.

Анализ изложенных данных приводит к заключению, что и «протеиновая таксономия», подобно сравнительной кариологии, не может быть использована в качестве решающего критерия при определении таксономического ранга близких форм (вид, подвид?). Однако известный параллелизм общих выводов «протеиновой таксономии» с результатами гибридизационных и кариологических исследований привлек наше особое внимание. В нашей лаборатории были поставлены опыты, позволяющие проверить выводы рассматриваемого направления исследований на тщательно подобранном материале. В. В. Жуков [1966, 1967] изучал иммунологические взаимоотношения разных видов полевок. В первой серии работ исследовался комплекс эритроцитарных антигенов с гетероиммунными сыворотками, полученными на кроликах. Были получены антисыворотки против Microtus oeconomus, Arvicola terrestris, Ondatra zibethica, Clethrionomys frater. Установлена бóльшая иммунологическая близость любых видов полевок друг к другу, чем к любому виду мышей. Отношения между видами определялись по формуле иммунологической дистанции Майнарди [Mainardi, 1961, 1963]. Полученные данные заслуживают внимания. Виды одного рода в иммунологическом отношении представляют собой довольно компактную группу, хорошо отличающуюся от близких родов. Однако иммунологическая дистанция между разными родами не соответствует их морфологической дифференциации и филогенетическим взаимоотношениям. Это хорошо видно на представленной диаграмме (рис. 1). Оказалось, что иммунологическая дистанция между представителя-

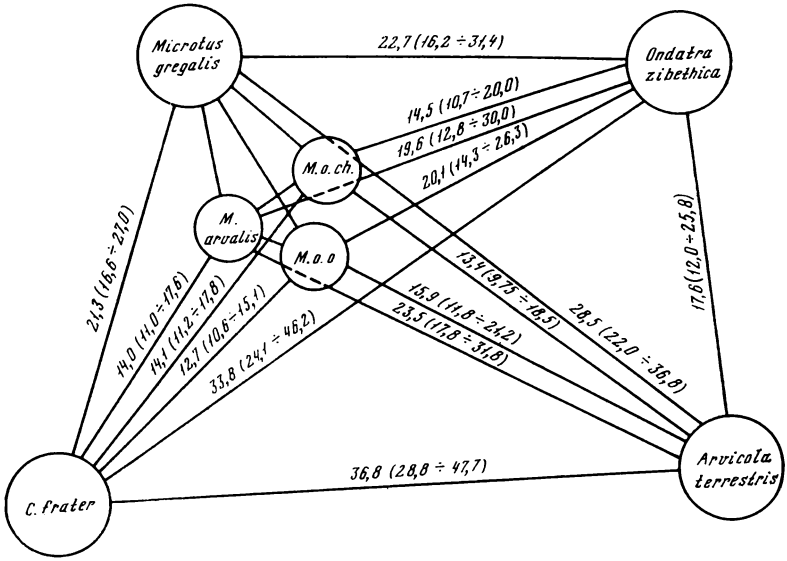


Рис. 1. Иммунологическая дистанция между полевками родов Microtus, Arvicola, Ondatra, Clethrionomys подсемейства Microtinae

ми крайне близких родов — Microtus и Arvicola, двух резко различных — Microtus и Ondatra практически одинакова. На надвидовом уровне степень иммунологической удаленности не находится в соответствии с морфологическими различиями. При сравнении видов в пределах рода исследовались абсорбированные антисыворотки, что позволило более четко дифференцировать сравниваемые формы. Было установлено, что близкие виды (M. oeconomus, M. arvalis, M. agrestis) в иммунологическом отношении отличаются между собой меньше, чем представитель самостоятельного подрода Stenocranius. В данном случае соответствие иммунологических и морфологических данных выражено четко.

Антигенная дифференциация внутри вида изучалась в нашей лаборатории Л. М. Сюзюмовой [1967] методом трансплантации. В первой серии опытов были взяты лабораторные колонии двух подвидов полевки-экономки (Microtus oeconomus oeconomus и M. oeconomus chahlovi). Вторая серия опытов проводилась на обыкновенных полевках (M. arvalis), добытых непосредственно в природе на участках, расположенных друг от друга на расстоянии не более 40—50 км. Иммунологические отношения между зверьками определялись по антигенам комплекса гистосовместимости. Реакция на трансплантат позволяла определить различия полевок по генам гистосовместимости и давала возможность с определенной степенью вероятности выделить среди них (по срокам отторжения и гуморальным показателям иммунитета) наиболее «сильный» локус. Четко выраженная реакция несовмести-

мости тканей при гетеротрансплантации типа экономка — узкочерепная полевка характеризуется очень коротким периодом выживания лоскутов (4—5 дней) и появлением у реципиентов антител, строго специфичных к эритроцитам донора. Можно полагать, что в реакции участвует весь комплекс трансплантационных антигенов, отражая их видоспецифические особенности в целом. Антигенные отношения между подвидами экономки приближаются к межвидовым. Сроки выживания лоскутов ограничиваются 6—7 днями. Специфичность гуморальной реакции южного подвида на эритроцитарные антигены северного сохраняется.

У полевок одного подвида трансплантаты выживают в течение 8—9 дней. Генетическое разнообразие внутри колоний обоих подвидов приблизительно равнозначно. Более гомогенны полевки одного помета. Жизнеспособность лоскутов сохранялась 10—20 дней. Внутриподвидовая трансплантация сопровождалась более слабой гуморальной реакцией. Она отмечалась в основном только к эритроцитам донора. Статистически значимые различия получены между полевками смежных популяций. Однако образование антител отмечалось лишь у небольшого числа зверьков. При этом не наблюдалось четкой специфичности антител. Сыворотки реагировали с эритроцитами некоторых полевок из обеих популяций.

Отмеченные проявления реакции на трансплантат позволяют предполагать наличие у полевок несовместимости по сильному антигенному комплексу, подобному H-2 у мышей. Намечаются и некоторые внутривидовые особенности антигенных отношений, возможно обусловленные структурными особенностями этого сильного локуса гистосовместимости. Нам представляется, что они отражают степень внутривидовой дифференциации. Высокие показатели несовместимости установлены на уровне подвидов. Между смежными популяциями эти различия сглаживаются и проявляются в общности факторов, определяющих наличие более широкой группы однородных антигенов в обеих популяциях. Внутрипопуляционные и внутриколониальные отношения, видимо, в основном ограничиваются только индивидуальными различиями антигенов, ответственных за клеточную реакцию в отторжении трансплантата. Антигены, вызывающие гуморальную реакцию, возможно, идентичны.

Результаты этих опытов очень показательны; внутри вида наблюдаются все ступени антигенной дифференциации — от едва заметной до значительной, приближающейся к видовой. Если учесть, что в качестве контроля Л. М. Сюзюмова использовала реакцию тканевой несовместимости у двух видов, относящихся к разным подродам, то ее данные можно рассматривать в качестве дополнительного доказательства возможности «видовой» антигенной дифференциации на внутривидовом уровне. Сравниваемые формы (M. o. oeconomus и M. o. chahlovi) были всесторонне изу-

чены в нашей лаборатории. Морфологические отличия между ними незначительны [Пястолова, 1967], ни малейшего нарушения нормального скрещивания не обнаружено, что было подтверждено экспериментами [Овчинникова, 1966]. Однако географическая изоляция этих форм произошла давно. Продолжительность их самостоятельного существования измеряется десятками тысячелетий [Шварц, 1963]. Этим, видимо, и объясняется возникновение между ними четких антигенных различий. В соответствии с Сальте и Каплан [Salte, Kaplan, 1966], эти данные заставляют полагать что «дифференциация на белковом уровне» в тех случаях, когда она не имеет непосредственного приспособительного значения, является в значительной степени функцией продолжительности самостоятельного развития сравниваемых форм (нейтральные изменения цитогенетического аппарата возникают с относительно постоянной скоростью). Скорость морфологических преобразований зависит от давления отбора и условий, в которых отбор работает, и может варьировать в поистине громадных пределах. Понятно поэтому, что скорость морфологической и иммунологической дивергенции может не совпадать.

Работам Л. М. Сюзюмовой мы придаем принципиальное значение, так как они не только подтверждают важнейшее положение о биологическом единстве вида, но и показывают, что это единство отчетливо проявляется на фоне существенной внутривидовой генетической дифференциации. Сам автор обобщает свои исследования следующим образом.

В исследованиях был выбран следующий иммуногенетический подход. Вся система гистосовместимости генома донора, которая детерминирует соответствующий комплекс антигенов, оценивалась по реакции реципиента. В реакции проявляли себя структуры, т. е. определяемые ими антигены, отсутствующие в геноме реципиента. Перекрестная трансплантация определяла по средним данным степень генетических отличий между животными. Кроме того, имелась возможность выявить отличия, связанные с группой сильных антигенов, от комплекса слабых антигенов, поскольку несовместимость по сильным антигенам обычно сопровождается появлением гемагглютинирующих антител в сыворотке реципиента [Palm, 1964; Cohen и др., 1964; Stark и др., 1967]. При несовместимости по группе слабых антигенов этого типа антител не обнаруживают [Eichwald, Weissmann, 1966]. Поэтому отторжение трансплантатов в минимально короткие сроки, которое сопровождается появлением в крови животных гемагглютинирующих антител, рассматривается как несовместимость по группе сильных антигенов.

У полевок при реакции на трансплантат сибсов во всех сериях опытов гуморальная реакция обнаруживалась не более чем у одного процента зверьков. Это, по-видимому, связано с фиксацией сильных специфичностей в пределах одной семьи. В этих случаях явления несовместимости в основном определяются системой сла-

бых антигенов, аддитивный эффект между которыми может вызвать интенсивное отторжение ткани донора. Таким образом, высокое внутрисемейное разнообразие у полевок определяет и высокую генетическую емкость особей, слагающих природные популяции.

С другой стороны, межсемейные связи способствуют еще большему повышению их гетерогенности за счет сегрегации группы сильных антигенов [Hildemann, 1962]. У полевок это проявляется в увеличении количества четко несовместимых между собой животных, реагирующих на трансплантат появлением гемагглютинирующих антител. При этом гетерогенность по слабому комплексу выражается не всегда (Billingham и др., 1962; Stark и др., 1967].

На фоне высокого антигенного внутрипопуляционного разнообразия существует и определенная общность, характерная для отдельных групп животных. Это явление подробно изучено Е. А. Зотиковым [1958, 1969] у кроликов. Среди животных одной колонии, несмотря на высокое антигенное разнообразие, выделялись группы животных, обладающих антигенным сходством. О возможности распространения сходных антигенов у людей неоднократно сообщалось [Rapaport и др., 1960; Friedman и др., 1961; Wilson и др. 1963]. Подобное было установлено нами у обыкновенных полевок (положительные сыворотки реагировали с эритроцитами неродственных с донором животных и даже сибсами реципиента), а также и у экономок, хотя гуморальная реакция у них выражена слабее. Это отличает полевок от некоторых представителей Cricetidae, например сирийских хомячков, у которых гуморальных антител на первичный гомотрансплантат обычно не обнаруживается [Billingham, Silvers, 1964].

В настоящем исследовании специальные вопросы о связи эритроцитарных и трансплантационных антигенов не решались. Здесь мы ограничивались изучением общих проявлений (в основном различий), а также антигенных особенностей между группами животных. Антигенная общность отмечалась только внутри популяции, у животных смежных популяций она наблюдалась реже, а между подвидовыми формами практически отсутствовала.

Возможно, что в каждой генетически обособленной группе животных (как колонии, так и популяции) частота распределения отдельных специфичностей и их проявление своеобразны и отличаются от любой другой группы. Экспериментально это подтверждается всеми материалами межпопуляционных трансплантаций и гибридологическим анализом. Механизм этого своеобразия, по-видимому, поливалентен, поэтому он и проявляется не в индивидуальных, а в групповых показателях. С другой стороны, своеобразие, по-видимому, может выражаться в характере сочетаний отдельных структур и их комбинативной изменчивости. В этом случае имеются отличия от установленной поливалентности штам-

мной специфичности у крыс, где определяется закрепленный комплекс структур [Stark и др., 1967].

Структура общего генофонда популяции включает и крайние варианты генотипов, которые могут приближаться к средним нормам отличий даже между популяциями подвидовых форм. Они составляют генетическую емкость популяции в целом. У изученных форм эта структура определяет потенциальную возможность широких обратимых изменений даже в пределах подвидовой дифференциации. Четкая несовместимость тканей между отдельными животными колонии одного подвида совпала с отторжением трансплантата чужого подвида.

Эти факты свидетельствуют о широких генетических потенциях популяции, развитых механизмах ее адаптивной изменчивости. Среди них, возможно, играет роль гибридизация на границах ареалов популяций. Иммунологический эффект на примере смежных популяций обыкновенных полевок учебного хозяйства и ботанического сада кажется очевидным. Не исключена возможность обогащения генофонда качественно отличимыми от обеих популяций сочетаниями отдельных структур, а следовательно, и признаками. Эволюционное значение этих преобразований подробно рассматривается в работах С. С. Шварца [1967, 1969].

Сравнение проявления различий между популяциями с одинаковыми морфофизиологическими признаками и таксономически разобщенными по этим признакам дало приблизительно однозначные результаты. Разнокачественность по тканевым антигенам сопровождалась интенсивной реакцией отторжения и гуморальными изменениями, указывающими на несовместимость по сильному локусу в обоих случаях. Поэтому рассматривать полевок как лабильные формы с выраженной фенотипической изменчивостью адекватно среде при условии сохранения и поддержания генофонда [Поляков, 1967] в данном случае нет оснований.

Генетические различия между популяциями подвидовых форм (и даже одной формы), территориально изолированными, выражены достаточно четко. Межпопуляционная дифференциация у полевок устанавливалась по крайней мере по двум важнейшим признакам: во-первых, по степени распространения у животных комплекса общих эритроцитарных антигенов — более широкое распространение однородных антигенов у полевок смежных, близких популяций и, напротив, относительная редкость их выявления у животных отдаленных популяций (подвидов). Это объясняется различиями в структуре сильного локуса, подобного Н-2; во-вторых, одинаково высокая несовместимость тканей (по средним срокам жизни трансплантатов) независимо от пространственной изоляции и таксономического ранга сравниваемых популяций.

Известно, что у мышей комплекс Н-2 имеет двойственную природу. Он детерминирует сильную тканевую несовместимость и эритроцитарные антигены [Горер, 1968]. Поскольку эритроцитарные специфичности не отражают всей системы гисто-

совместимости [Billingham и др., 1956], различия по ним, по-видимому, следует расценивать как проявление более общих антигенных свойств (подобно групповым факторам крови). Проявление сильной тканевой несовместимости можно рассматривать следующим образом: либо реакция организма на ткани животных другой популяции настолько интенсивна, что не в состоянии выявить межпопуляционные отличия (чувствительность метода), либо она отражает действительные различия между популяциями. В любом случае резкие различия между тканями животных смежных популяций дают основание предполагать, что степень морфологической дифференциации и степень общегенетических отличий, возможно, не всегда соответствуют друг другу. «На генетическом и морфофизиологическом уровнях различные формы репродуктивной изоляции нередко выступают как явления разного порядка» [Шварц, 1969].

Межвидовые различия тканей, несмотря на широту внутривидового разнообразия, всегда выступают отчетливо. Чужеродность ткани воспринимается организмом независимо от филогенетических отношений между донором и реципиентом [Лопашев, Строева, 1950; Steinmuller, 1961]. Здесь даже между полевками относительно однородной в морфологическом отношении группы видов, в пределах рода или одного подсемейства, никаких признаков уменьшения несовместимости не наблюдается. Возможно, что в сложной антигенной структуре тканей выделяется комплекс антигенов, определяемый генетическими структурами, характерными для вида в целом. Этим подтверждается один из основных аспектов биологической концепции вида: «объективность биологического вида — результат внутренней связанности генофонда и биологической обусловленности разрывов между видами» [Майр, 1968].

Видовая специфичность тканей, должно быть, объединяет все уровни внутривидовой дифференциации. Это подтверждается как самим характером проявления тканевой несовместимости на гетеротрансплантат (вне зависимости от внутривидовых различий донора), так и видовой специфичностью гуморальных изменений. Действительно, гуморальная реакция реципиента на гетеротрансплантат обычно видоспецифична. Установлено, что иммунизация крыс тканями одного штамма хомяков вызывает образование антител, реагирующих с эритроцитами донора и других штаммов [Steinmuller, 1961]. Видовая специфичность определяется у лейкоцитарных антигенов [Merrill, 1964; Gray и др., 1966b] и в культуре ткани по цитотоксическому эффекту гетероиммунных сывороток [Harris, 1943; Habel и др., 1957]. Она наблюдается по отношению к виду в целом, независимо от штаммной принадлежности или индивидуальных особенностей донора. Нашими исследованиями была установлена общность эритроцитарного комплекса антигенов даже между подвидовыми формами, несмотря на различия между ними по «сильным» антигенным структурам. В связи с этим можно предполагать, что видовая специфичность опреде-

ляется более широким комплексом антигенов (вызывающих интенсивное отторжение), которые подавляют внутривидовые специфичности. Однако иммуногенетика несовместимости тканей животных, относящихся к разным видам, как и механизм отторжения гетеротрансплантатов, остается слабо изученной».

Этот же вопрос изучался в нашей лаборатории М. В. Михалевым [1966] путем исследования подвижности белковых фракций у близких форм грызунов с помощью электрофореза. Им изучена та же пара подвидов (M. o. oeconomus и M. o. chahlovi) и два очень резко дифференцированных подвида узкочерепной полевки (M. g. gregalis и M. g. major). Несмотря на то, что морфологические различия между второй парой подвидов неизмеримо более существенны, чем подвиды полевки-экономки, электрофоретические различия в обоих случаях четкие, хотя и выражены в разных особенностях электрофореграмм.

Позднее М. В. Михалев, принимая участие в коллективной работе сотрудников нашей лаборатории [Покровский и др., 1973], изучил электрофоретические особенности белков сыворотки крови арчевой и памирской полевок, двух форм, таксономический статус которых до сих пор вызывает споры. Полученные данные представлены в табл. 1 и 2.

На фореграммах всех исследованных особей ясно видны две α-глобулиновые фракции, движущиеся вслед за альбумином, две β-глобулиновые и одна γ-глобулиновая. В табл. 1 приведены данные о количественном содержании белка в каждой белковой фракции у памирской и арчевой полевок, в табл. 2 — данные об относительной их подвижности.

Содержание α-глобулинов у памирской полевки выше, чем у арчевой. По β- и γ-глобулиновым фракциям статистически достоверных различий констатировать не удалось, хотя у некоторых особей арчевой полевки содержание белка в этой функции выше, чем у памирской. Различия по подвижности достоверны лишь по γ-глобулиновой фракции. Следует, однако, заметить, что из-за значительного варьирования γ-глобулиновой фракции эти различия не всегда проявляются с достаточной четкостью и могут оказаться невыявленными при небольшом материале.

Обобщая результаты исследования, следует сказать, что, хотя изученные формы могут быть дифференцированы по электрофоретическим особенностям сывороточных белков, различия эти выражены нерезко, гораздо слабее, чем между видами. Соответственно и показатель электрофоретической дистанции между ними невелик — 6,8. Необходимо отметить, что ранее исследованные подвиды узкочерепной полевки (Microtus gregalis gregalis и M. g. major) и полевки-экономки (M. oeconomus oeconomus и M. o. chahlovi) отличаются примерно на том же уровне: соответственно 7,7 и 5,3.

Мы рассмотрели три важнейших и наиболее быстро развивающихся в настоящее время направления в изучении проблемы вида (гибридизационные исследования, сравнительная кариология, про-

Таблица 1

Содержание белка (в %) по фракциям у арчевой и памирской полевок

Вид		Альбумины	Глобулины белковых фракций				
			α_1	α_2	β_1	β_2	γ
M. carruthersi	(M)	47,17	9,36	16,34	19,20	2,82	5,11
M. juldaschi		46,19	13,61	15,32	17,50	2,75	4,63
M. carruthersi	(m)	0,91	0,32	0,71	0,50	0,50	0,55
M. juldaschi		1,29	0,93	1,38	0,72	0,59	0,81
M. carruthersi	(σ)	3,30	1,19	2,56	1,82	1,80	2,01
M. juldaschi		2,90	2,08	3,08	1,62	1,33	1,82
Степень различия	(t)	0,62	4,32	0,66	1,94	0,06	0,49

Таблица 2

Относительная подвижность глобулиновых фракций у арчевой и памирской полевок

Вид		Глобулины белковых фракций				
		α_1	α_2	β_1	β_2	γ
M. carruthersi	(M)	0,62	0,24	0,45	0,77	1,45
M. juldaschi		0,64	0,26	0,43	0,72	1,28
M. carruthersi	(m)	0,0051	0,0081	0,0133	0,0203	0,0209
M. juldaschi		0,0108	0,0187	0,0210	0,0262	0,0367
M. carruthersi	(σ)	0,0184	0,0293	0,0479	0,0587	0,0756
M. juldaschi		0,0243	0,0420	0,0470	0,0733	0,0821
Степень различия	(t)	1,68	0,98	0,81	1,73	4,03

теиновая таксономия) и убедились в том, что на основе формальных критериев эта проблема решена быть не может. К этому выводу мы пришли не только на основе изучения ряда форм с помощью перечисленных методов, но и на основе многолетних комплексных исследований.

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. m. middendorffi Poljakov — M. m. hyperboreus Vinogr.; M. arvalis transuralensis Serebr.— M. transcaspicus Satunin.

Видно, что попарному сравнению подверглись внутривидовые формы разных рангов и близкие виды. Обследовались также Lagurus lagurus, Lemmus sibiricus, Clethrionomys frater, Cl. rufocanus, Articola 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; Ищенко, 1966, и др.; Овчинникова, 1966, 1968; Жуков, 1967; Большаков и др., 1969; Покровский и др., 1970; Покровский, 1969, 1971; Сюзюмова, 1969; Гилева, Покровский, 1970; Михалев, 1970].

Общий итог сравнительного изучения перечисленных форм приводится в табл. 3, 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 Microtus juldaschi и M. carruthersi в самостоятельные виды. Но изучение других свойств этих форм (в том числе и гибридизационные опыты) свидетельствует о безусловной ошибочности этого. Оказалось ошибочным и представление о видовой самостоятельности Microtus middendorffi и M. hyperboreus.

Морфологические и морфофизиологические различия между M. g. gregalis и M. g. major вполне соизмеримы с отличиями 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.

Старое определение понятия «вид», разработанное систематиками и зоогеографами на широкой биологической основе, объективно отражает соотношение явлений в природе. Вид отличается от любых внутривидовых форм биологической самостоятельностью: он не теряет своей морфофизиологической определенности при любых изменениях во внешней среде (хиатус), видовая специфика проявляется в любой особи вида (подвиды определяются лишь на сериях), вид обладает самостоятельным ареалом. Познать процесс видообразования — это значит познать те закономерности, которые приводят к генетической и морфофизиологической изоляции близких форм. В разных группах самостоятельность близких форм возникает на фоне различного развития генетической изоляции (кариология и «протеиновые показатели» отражают степень этих различий). Отсюда следует, что проблема вида может быть решена только как комплексная биологическая проблема, рассматривающая процесс видообразования как этап прогрессивного освоения жизнью нашей планеты.

Таблица 3

Сравнительная характеристика близких форм грызунов по комплексу показателей

Сравниваемые формы	Морфологические отличия	Экологические отличия	Морфофизиологические особенности	Суммарная электрофоретическая характеристика белков сыворотки крови	Иммунологическая дистанция	Кариологические различия	Результаты гибридизационных опытов
Microtus arvalis (смежные популяции) M. oeconomus (смежные популяции)	Нет	Нет	Нет	Отличия несущественны	Достоверные существенные различия по средним показателям. Иммунологические различия между отдельными особями соизмеримы с отличиями между подвидами	Нет	Абсолютная фертильность гибридов
Microtus oeconomus oeconomus — M. o. chahlovi (популяции разных подвидов)	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	M. o. oeconomus — лесостепная форма, M. o. chahlovi — субарктическая. Несмотря на это, различий в сезонной цикличности жизнедеятельности нет. Основные циркадные ритмы совпадают, но период генеративного покоя у M. o. chahlovi больше, а период повышения плодовитости наступает раньше. В природе M. o. chahlovi крупнее, отличается большей	Общее направление морфофизиологических различий указывает на более экономный тип обмена веществ M. o. chahlovi. Эти особенности выражены в значительно меньшей степени, чем у типичных субарктических грызунов (лемминги, полевка Миддендорфа). В экспериментальных условиях M. o. oeconomus отличается более крупными семенниками	Отличия незначительно превышают отличия между смежными популяциями одного подвида	Не превышает обычных межпопуляционных отличий	Нет	То же

Таблица 3 (продолжение)

Сравниваемые формы	Морфологические отличия	Экологические отличия	Морфофизиологические особенности	Суммарная электрофоретическая характеристика белков сыворотки крови	Иммунологическая дистанция	Кариологические различия	Результаты гибридизационных опытов
		плодовитостью, более длительным периодом максимальной скорости роста молодняка	и меньшими надпочечниками				
Microtus gregalis gregalis — M. g. major (популяции хорошо дифференцированных подвидов)	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	M. g. gregalis — лесостепная форма, M. g. major — субарктическая. Различия в биологии размножения, скорости роста и развития молодняка, сезонной динамике, скорости роста, реакции на изменение температуры и др.	Морфофизиологические особенности M. g. major указывают на более экономичный тип обмена веществ	Суммарный показатель электрофоретической дистанции меньше, чем у близких видов, но больше, чем у других обследованных внутривидовых форм	Не изучена	Нет	Абсолютная фертильность исходных форм и гибридов
Microtus middendorffi middendorffi — M. m. hyperboreus (популяции хорошо дифференцированных подвидов, которые многими счита-	Морфологические различия незначительны. Среди M. m. hyperboreus отмечен полиморфизм по окраске; часто встречаются меланисты	Субарктические полевки M. m. hyperboreus тяготеют к горным районам, M. m. middendorffi — в горах не встречаются	Существенных различий нет	Электрофоретические различия на уровне обычных подвидовых	Не изучена	Кариотипы идентичны (NF самцов 57—59, самок 58—60). Для обеих форм характерен полиморфизм наиболее	То же

Таблица 3 (продолжение)

Сравниваемые формы	Морфологические отличия	Экологические отличия	Морфофизиологические особенности	Суммарная электрофоретическая характеристика белков сыворотки крови	Иммунологическая дистанция	Кариологические различия	Результаты гибридизационных опытов
ются самостоятельными видами)						крупной аутосомы	
Microtus juldaschi juldaschi — M. j. carruthersi (популяции хорошо дифференцированных подвидов, которые многими рассматриваются в качестве самостоятельных видов)	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	Существенных экологических различий в природе не отмечено, они не наблюдались и при содержании животных в неволе	Существенных различий нет	Различия на уровне обычных	Не изучена	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	Абсолютная фертильность гибридов

Таблица 3 (окончание)

Сравниваемые формы	Морфологические отличия	Экологические отличия	Морфофизиологические особенности	Суммарная электрофоретическая характеристика белков сыворотки крови	Иммунологическая дистанция	Кариологические различия	Результаты гибридизационных опытов
Microtus arvalis — M. transcaspicus (близкие виды)	Существенные различия в размерах, пропорциях тела и окраске	M. arvalis характеризуются широким распространением; достигают максимальной численности в лесостепных районах M. transcaspicus встречается преимущественно в речных долинах пустынной и полупустынной зон. Плодовитость caspicus ниже, чем у M. arvalis, скорость роста молодняка значительно выше, но рост заканчивается в более молодом возрасте	Морфофизиологические различия многочисленны. Одно из наиболее существенных — исключительно крупные размеры надпочечника M. transcaspicus	Различия на уровне видов	Не изучена	Число хромосом обеих форм 54	Половая аттракция исходных форм нарушена, жизнеспособность гибридов ослаблена, гибриды стерильны

Говоря о трех критериях вида, обычно забывают о существовании четвертого, кажущегося более расплывчатым, но по существу более существенного и всеобщего. Любой вид животного экологически специфичен, всегда приспособлен к определенным условиям среды. Нельзя назвать ни одного исключения из этого правила, так как даже наивысшая экологическая пластичность — одна из форм специализации. Приспособленность специализированного вида всегда выше приспособленности любой специализированной внутривидовой формы. Нам кажется, что и из этого правила нет ни единого исключения. Это закон. Говоря о специализации, не следует трактовать это понятие в узком смысле. Речь идет не только (и не столько) об узкой специализации, но и о приспособлениях очень широкого значения, вплоть до приспособлений к условиям одного или нескольких физико-географических районов. В этом понимании любой вид (даже такой, как волк или пасюк) специализирован, и его адаптивная специализация выше, чем адаптивная специализация внутривидовых форм. Экологический подход к проблеме вида становится неизбежным.

Этот вопрос специально изучался нами на примере млекопитающих Субарктики [Шварц, 1963в]. Териофауна тундры слагается из небольшого числа видов-автохтонов (сибирский лемминг, копытный лемминг, полевка Миддендорфа, северный олень, овцебык, песец и немногие другие) и ряда специализированных форм широко распространенных видов. Легко убедиться в том, что приспособления субарктических видов неизмеримо более глубоки и разнообразны. Для этого достаточно сравнить лемминга с любым широко распространенным видом полевок (в том числе и такими специализированными формами, как Microtus g. major), песца — с субарктическими подвидами лисицы, северного оленя — с северными формами благородного оленя или лося и т. п. К вполне аналогичным выводам приводит материал, представленный Н. Н. Даниловым [1966] в монографии по птицам Субарктики. Это же явление отчетливо прослеживается при сравнении горных или пустынных видов с горными или пустынными формами. Бо́льшая приспособленность видов по сравнению со специализированными популяциями проявляется в более полном использовании ресурсов среды при меньших затратах энергии, в более полном освоении разнообразных биотопов, в большей численности и т. п. Естественно, что превосходство видов над специализированными внутривидовыми формами, не достигшими видового уровня дифференциации, особенно отчетливо проявляется при анализе путей приспособления животных к экстремальным условиям среды. Специальный анализ, который мы попытаемся дать далее, показывает, что это явление имеет всеобщее значение. Этот вывод подтверждается при сравнении любых видов в любых условиях среды, и только недостаток наших знаний делает эту закономерность не всегда очевидной.

Видообразование завершает микроэволюционный процесс. Новый вид отличается от исходной популяции предкового вида более совершенной приспособленностью к специфическим условиям среды. Естественно, что это совершенство видовых адаптаций необозримо разнообразно. Адаптация лемминга к условиям существования на Крайнем Севере заключается в совершенстве физической терморегуляции, экономизации обмена веществ, повышенной способности к накоплению запасов энергии, в анатомических особенностях кишечника, специфике обмена витаминов (в частности, витаминов А и С), в способности размножаться зимой, в относительной автономизации сезонной и суточной ритмики жизнедеятельности от изменений во внешней среде, повышенной способности к изменению физиологических функций при резком изменении условий существования и т. п. Столь же разнообразны приспособительные особенности специализированных арктических, пустынных, горных видов. Столь же необозримо разнообразны видовые приспособления к определенному типу питания, локомоции, защите от врагов. Можно ли считать случайностью, что видовые адаптации (в указанном понимании) совершеннее популяционных (внутривидовых), что вид, отличающийся от любых внутривидовых форм генетической и морфофизиологической самостоятельностью, отличается и наивысшей степенью приспособленности? Нам кажется, что между этими явлениями существует глубокая внутренняя связь. Когда приспособительная специализация одной из географических популяций предкового вида достигает высшего уровня, возникает новый вид, новая генетика, изолированная и самостоятельно эволюционизирующая система.

Можно ли за необозримым разнообразием видовых адаптаций обнаружить нечто общее, что отличает их от адаптации наиболее специализированных внутривидовых форм? Специальные исследования, проведенные в нашей лаборатории в течение более чем 15 лет, позволяют ответить на этот вопрос утвердительно.

Совершенство любого приспособления определяется не только его функциональной эффективностью, но и энергетической стоимостью. При прочих равных условиях эффективнее то приспособление, которое не требует дополнительных затрат энергии. Развитие этих представлений привело нас к убеждению, что совершенствование любых приспособлений животных с неизбежностью закона затрагивает и тканевый уровень организации живого [Шварц, 1959]. Это, в свою очередь, привело нас к некоторым общим соображениям, касающимся процесса видообразования.

Микроэволюционный процесс начинается с возникновения экологически необратимых преобразований популяций и заканчивается видообразованием. Является ли процесс видообразования качественно иным процессом по сравнению с первой стадией микроэволюции?

По этому вопросу мы уже имели возможность детально обосновать наши взгляды в ряде специальных работ, в том числе и

монографического характера [Шварц, 1959], и поэтому ограничимся краткими выводами, имеющими значение в рамках настоящей темы, и дополним их некоторыми новейшими материалами.

При экспериментальном анализе теории видообразования мы исходили из следующих основных предпосылок. Любое изменение условий жизни животных прямо или косвенно связано с изменением условий поддержания энергетического баланса [Калабухов, 1946; Bock, 1965; Wahlert, 1965]. Это изменение, естественно, отражается на морфофизиологических особенностях животных. Такая связь была установлена уже давно. Так, например, в начале нашего века было показано, что интенсификация обмена веществ ведет к увеличению размеров сердца. Закономерности подобного характера выражены столь отчетливо, что в современной литературе они возводятся в ранг «законов эволюции», ограничивающих и направляющих эволюционный процесс [Rensch, 1961]. Мы подошли к исследованию этих законов со строгими количественными критериями [Шварц, 1954, 1959; Шварц и др., 1964, и др.]. При этом оказалось, что количественный подход к исследованию казалось бы ясной проблемы привел к совершенно неожиданным результатам. Было установлено, что все условия, вызывающие интенсификацию обмена (в простейших случаях — увеличение двигательной активности), действительно приводят к соответствующим морфофункциональным сдвигам (увеличение размеров сердца и почек, повышение концентрации гемоглобина в крови и т. п.). Однако эти сдвиги оказались резко выраженными лишь в том случае, когда сравнивались различные внутривидовые формы. У специализированных видов морфофункциональные сдвиги очень часто вообще не могли быть обнаружены, а во всех случаях были выражены несравненно менее резко, чем у внутривидовых форм. Экологические исследования сомкнулись, таким образом, с проблемами теоретической таксономии.

Если бы мы имели дело с единичными наблюдениями, можно было бы приписать их случайности или недостаточно точному суждению об уровне энергетических затрат сравниваемых форм. Однако за 15-летний период исследований, проведенных в нашей лаборатории в указанном направлении, были изучены сотни видов животных всех классов наземных позвоночных в самых различных условиях среды (от тундры до пустыни и от приморских равнин до высокогорий) по комплексу весьма разнообразных показателей (относительный вес сердца, почек, мозга и печени, длины кишечника, гематологические показатели, содержание витаминов в тканях, интенсивность газообмена и др.). Несмотря на это, мы не можем назвать ни одного исключения из сформулированной выше закономерности; изменение образа и условий жизни животных вызывает значительно более резко выраженные морфофункциональные сдвиги в пределах вида, чем у разных видов. Стало ясным, что мы столкнулись с закономерностью, имеющей общее значение.

Для дополнительной проверки нашего вывода были предпри-

Таблица 4

Индекс сердца птиц (в ‰), типичных для Субарктики и близких им видов более южного распространения

Вид	Субарктика		Вид	Умеренные широты	
	N	M		N	M
Nyroca marila	6	10,0	N. ferina	11	9,4
			B. buteo	3	6,75
Buteo lagopus	1	7,9	B. ferox	2	6,9
			Alauda arvensis	28	14,95±0,5
Chionophilos alpestris	44	15,4±0,47	Saxilaudas yeltoniensis	32	14,3±0,85
Anthus cervina	25	17,5±0,64			
Acanthis flammea	43	17,2±0,3	A. campestris	37	17,9±0,4
			Linaria flavirostris	28	17,2±0,8

Таблица 5

Индекс сердца птиц (в ‰) — субарктов и субарктических популяций широко распространенных видов

Вид	Субаркты		Вид	Широко распространенные виды	
	N	M		N	M
Nyroca marila	6	10,0	Anas platyrhyncha	5	14,0
Anser albifrons	4	10,2	Cygnus cygnus	2	11,3
Clangula hiemalis	12	11,0	Mergellus albellus	5	12,9
Oedemia nigra	25	10,9±0,27	Anas acuta	32	14,6±0,4
Lagopus lagopus koreni	41	12,4±0,3	Bucephala clangula	2	14,0
			Lyrurus tetrix	4	14,8

няты исследования морфофизиологических особенностей животных Крайнего Севера, с одной стороны, и некоторых горных видов — с другой. Полученный материал по первому вопросу включен в специальную монографию [Шварц, 1963], поэтому мы ограничиваемся лишь приведением ее общих результатов.

Исследованиями Л. Н. Добринского [1962] показано, что на Крайнем Севере у большого числа видов птиц относительный вес сердца оказывается большим, чем у родственных южных форм сопоставимых размеров (табл. 4, 5). Однако наиболее резко гипертрофия сердца проявляется у видов, основной ареал которых лежит за пределами Субарктики, которые только проникали в Субарктику (например, кряква и чирок-трескунок из утиных). У типичных полярных видов птиц индекс сердца лишь незначительно превышает соответствующие показатели южных форм (табл. 5). Этот казалось бы парадоксальный результат, который подтвержден на

Таблица 6

Относительный вес сердца (в ‰) видов рода Clethrionomys в разных условиях среды *

Вид	Место сбора материала	Высота над уровнем моря, м	Относительный вес сердца
C. rutilus	Средний Урал	Подножье гор	6,5±0,12
C. glareolus	То же	600–800	7,9±0,24
	»	Подножье гор	6,9±0,08
	»	600–800	7,4±0,17
	Южный Урал	100–150	5,5±0,13
	То же	500–600	5,9±0,11
	»	800	6,1±0,23
C. rufocanus	»	800	4,9±0,26
C. frater	Заилийский Ала-Тау	2300	5,7±0,21
Alticola argentatus		2500–3000	4,9±0,14

* Для сравнения приведены данные по горной серебристой полевке.

очень большом материале, показывает, что типичные полярные виды поддерживают энергетический баланс в условиях Крайнего Севера без резко выраженных морфофункциональных приспособлений.

Исследования на горных видах проводились на полевках рода Clethrionomys, в разной степени приспособленных к обитанию на больших высотах. Полученные данные представлены в табл. 6, ее анализ позволяет сделать следующие заключения.

У широко распространенных видов (C. rutilus, C. glareolus) обитание в горах связано со значительным увеличением сердечного индекса. Различия между сравниваемыми популяциями статистически достоверны. При обследовании красно-серой полевки (C. rufocanus) — вида, чаще встречающегося в верхних поясах гор, получены несколько иные данные. Размеры сердца у нее значительно меньше, чем у красной и рыжей полевок. Даже учитывая крупные размеры красно-серой полевки, можно было бы ожидать, что в горах сердечный индекс у нее будет больше. Очевидно, что уже у этого вида, который нельзя с полным правом назвать горным, проявляются какие-то механизмы, которые позволяют ему поддерживать нормальную жизнедеятельность в горах при относительно незначительных размерах сердца. В предельно ясной форме это проявляется у типичного горного вида — тяньшанской полевки (C. frater). Сердечный индекс у этого вида оказался ниже, чем у всех обследованных горных популяций красной и рыжей полевок сопоставимых размеров, несмотря на то, что тяньшанская полевка обитает на многие сотни метров выше, чем последние два вида.

Более того, таблица показывает, что у тяньшанской полевки, добытой на высоте более 2000 м, сердечный индекс ниже, чем у равнинных популяций красной и рыжей полевок Среднего Урала. Указанные различия статистически достоверны. Таким образом, материал по четырем видам одного рода отчетливо показывает, что специализация к жизни в горах связана со снижением сердечного индекса.

Очень низким индексом характеризуется и высокоспециализированный горный вид, относящийся к близкому к Clethrionomys роду — горная серебристая полевка (Alticola argentatus). Размеры сердца этого вида не превышают размеров сердца равнинных популяций широко распространенных видов полевок.

Исследования этого направления были продолжены в нашей лаборатории Р. И. Бирловым [1967]. Он сравнил серию интерьерных показателей двух землероев — обыкновенную слепушонку (Ellabius talpinus) и прометееву полевку (Prometheomys schaposhnicovi) — в условиях высокогорья. Оказалось, что горная популяция широко распространенного вида по сравнению со специализированным горным видом (прометеева полевка — эндемик Кавказа) отличается более крупным сердцем (6,1±0,36‰ против 4,3±0,27; t=12,0), почкой (5,2±0,36‰ против 4,7±0,33; t=3,85) и значительно большим содержанием гемоглобина (16,5±0,57 г% против 11,7±0,66; t=21,81). Аналогичные результаты были получены нами и при сравнении двух видов пищух: южного равнинного (Ochotona pusilla) из степей Челябинской области и северного горного (O. alpina) с Полярного Урала. Сравниваемые специализированные виды по размерам сердца не отличаются: у O. alpina относительный вес сердца оказался равным 5,32± ±0,09‰, у O. pusilla — 5,58±0,38 (сравнивались животные одинакового возраста и размера); не отличаются сравниваемые виды и по размерам почек (7,85±0,18 и 8,1±0,45‰). Более обширные исследования, проведенные В. Н. Большаковым в нашей лаборатории, подтвердили этот вывод (см. табл. 10). Особенно интересно, что высокогорные виды пищух (красная и большеухая) характеризуются небольшим индексом сердца.

В связи с этим интересно отметить, что северные популяции зайцев (Lepus timidus) отличаются очень крупными размерами сердца. Средний относительный вес сердца добытых нами в лесотундре Ямала зайцев оказался равным 10,4±0,46‰. Это существенно превышает соответствующий показатель более южных популяций этого вида, в особенности если учесть исключительно крупные размеры полярных зайцев (вес летних экземпляров до 5 кг).

Развиваемая гипотеза подтверждается и анализом материалов, полученных другими авторами. Исследования Моррисона и Элснера [Morrison, Elsner, 1962], проведенные в горах Южной Америки, показали, что у горных популяций домовой мыши относительный вес сердца в среднем превышает соответствующий пока-

затель равнинных популяций того же вида на 53%. Однако индекс сердца типичных горных видов грызунов (Phillotis darwini, Ph. pictus, несколько видов Acodon), обитающих на высоте 4500м, лишь на 20% превышает индекс сердца близких видов, обитающих на равнине. Комплексные исследования указанных авторов показали, что характерное для человека, домашних и лабораторных животных увеличение содержания гемоглобина в крови при подъеме в горы у типичных горных видов не обнаруживается. Мы сталкиваемся здесь с принципиально тем же явлением: характер приспособлений специализированных видов к специфической среде обитания не соответствует внутривидовым приспособлениям.

Приведенные факты подтверждают гипотезу, высказанную нами ранее: приспособления специализированных видов и приспособления отдельных популяций широко распространенных видов идут принципиально различными путями.

В приспособлении видов к определенным условиям существования ведущую роль играют глубокие биохимические изменения, которые делают излишними выраженные изменения анатомических особенностей, столь характерные для внутривидовых форм. Приспособления анатомо-физиологического порядка имеют в этом случае подчиненное значение (естественно, что здесь речь идет только об анатомических приспособлениях, непосредственно связанных с поддержанием обмена на определенном уровне). Наоборот, последние играют ведущую роль в процессе адаптаций отдельных особей, популяций и подвидов. Другими словами, основу различий близких видов животных мы видим в их биохимических отличиях, определяющих специфику их взаимосвязи с внешней средой. Изученные нами интерьерные особенности животных являются индикаторами этих различий [Шварц, 1959]. Конкретные механизмы адаптаций близких видов на тканевом уровне остаются в большинстве случаев неизученными. Некоторые новейшие исследования позволяют подойти к пониманию биохимических процессов интересующего нас явления.

Большое значение для теоретического анализа данных, характеризующих морфофизиологические особенности горных млекопитающих, имеет изучение молекулярных механизмов приспособления к гипоксии, которое в последние годы проводится в Институте нормальной и патологической физиологии АМН СССР. Ф. З. Меерсоном [1973] было обосновано представление, согласно которому решающую роль в увеличении мощности систем утилизации и транспорта кислорода играет активация синтеза нуклеиновых кислот и белков, закономерно развивающаяся при адаптации к гипоксии. Эксперименты показали, что при адаптации к гипоксии в системах транспорта кислорода постоянно наблюдается увеличение синтеза, т. е. в системе крови, в сердце, легких, а также в некоторых системах, не имеющих непосредственного отношения к транспорту кислорода, и прежде всего в головном мозгу. При этом ра-

боты последнего десятилетия позволили прийти к заключению, что приспособление к гипоксии идет за счет двух основных факторов. Во-первых, за счет увеличения мощности и эффективности функционирования систем транспорта кислорода, т. е. систем внешнего дыхания, кровообращения и крови. Во-вторых, за счет увеличения мощности системы утилизации кислорода и ресинтеза АТФ в клетках. Данный сдвиг делает возможной достаточную экстракцию кислорода из крови и ресинтез АТФ в клетках, несмотря на гипоксемию. Механизм адаптации к гипоксии сводится автором к следующему. Возникший недостаток кислорода уменьшает образование АТФ каждой митохондрией. Соответственно образование АТФ на единицу массы ткани также снижается. В ответ на это активируется образование митохондрий, и количество этих органелл на единицу массы ткани возрастает. Такой экстенсивный по своему существу сдвиг восстанавливает или даже увеличивает образование АТФ на единицу массы клетки, увеличивает способность клетки утилизировать кислород из крови и восстанавливает образование АТФ на единицу массы ткани. В результате описанных изменений нарушение функций, возникшее первоначально вследствие дефицита АТФ, устраняется, несмотря на сохранившийся недостаток кислорода и уменьшенное образование АТФ каждой митохондрией.

Таким образом, заключает Ф. З. Меерсон, «развитие адаптационных изменений на уровне клеток порождает восходящее влияние, меняющее архитектуру адаптационного процесса в направлении максимальной экономии ресурсов организма». То, о чем двадцать с лишним лет тому назад мы на основании морфофизиологических исследований могли только догадываться, получает в исследованиях биохимиков строгую экспериментальную аргументацию. Однако совпадение общих выводов симптоматично. В связи с этим мы позволяем себе привести общий вывод, который был нами сделан на основе эколого-морфологических исследований около 20 лет тому назад.

При изменениях в образе жизни, которые связаны с обитанием или в более суровом климате, или в условиях пониженного атмосферного давления, или же требующих вести более активный образ жизни, что вызывает большие энергетические затраты, потребность тканей животного в кислороде повышается. Если эта потребность не будет удовлетворена — животное погибает. Как же разрешается возникающее противоречие между организмом и средой? Наилучше изученный путь разрешения этого противоречия заключается прежде всего в приспособительных реакциях со стороны кровообращения и дыхания: изменяется минутный объем сердца, просвет сосудистого ложа, содержание гемоглобина в крови, легочная вентиляция и т. д. Таким путем приток кислорода к тканям увеличивается. Однако параллельно с этим идет и интенсификация функций ряда других органов, связанных с трансформацией питательных веществ. Приспособления этого порядка,

как мы убедились, являются типичными приспособлениями популяций и подвидов; для видов они уже менее характерны, несмотря на то, что типичные полярные виды, например, полнее приспособлены к полярному климату, чем полярные подвиды широко распространенных видов. Естественно поэтому полагать, что у видов ведущим приспособлением к изменению условий поддержания энергетического баланса являются «тканевые факторы», «тканевая акклиматизация»: перестройка ферментативного аппарата тканей, изменение энзиматических функций белков клетки, увеличение васкуляризации тканей, повышающее напряжение кислорода в клетках [Stickney, van Liere, 1953], образование функционально-специфических белков, связанное с изменением способности к мобилизации энергии в протоплазме, и т. д. [Шварц, 1959, стр. 78]. Как видим, эколого-морфологические исследования дали основания и для заключения о двух путях приспособления к новым условиям поддержания энергетического баланса и о «борьбе за экономичность работы организма» как главном факторе, определяющем прогресс физиологических адаптаций.

Не менее важно, что отмеченное в наших исследованиях сходство морфофизиологических реакций животных в ответ на изменение температуры среды, интенсивность двигательной активности и обитание в горах находят себе объяснение в современных биохимических исследованиях.

Обратимся еще раз к упомянутой работе Ф. З. Меерсона [1973]. Установив, что адаптации животных к экстремальным воздействиям основаны на активации синтеза белка и увеличении активности системы митохондрий, автор отмечает, что «эта реакция возникает не только в ответ на гипоксию, но также в ответ на действие любого фактора, вызывающего дефицит макроэргических фосфатов в клетках». Об этом свидетельствуют данные последних лет. Так, доказано, что при интенсивных и длительных нагрузках ресинтез АТФ в сердце, мышцах и нейронах может существенно отставать от расхода АТФ на работу. В результате возникает снижение концентрации АТФ и креатинфосфата, закономерно сопровождающееся активацией синтеза нуклеиновых кислот и белков и в первую очередь — ростом образования митохондрий.

Другой фактор — холод вызывает, как известно, разобщение процессов окисления и фосфорилирования в митохондриях и таким образом ведет к значительному снижению концентрации богатых энергией фосфорных соединений (макроэргов). Доказано, что при этом возникает активация синтеза нуклеиновых кислот и белков и увеличение образования митохондрий.

Эти факты привели нас к гипотезе, существо которой состоит в том, что три главных фактора внешней среды — физическая нагрузка, гипоксия, холод, к которым адаптируется организм, действуя различными путями, в итоге приводят к одному и тому же общему сдвигу — дефициту богатых энергией фосфорных соединений и увеличению потенциала фосфорилирования. Этот первич-

ный сдвиг действует как сигнал, который за счет механизма, еще требующего изучения, активирует генетический аппарат клеток.

Наконец, при теоретическом обобщении полученных данных мы неоднократно отмечали, что развитие «тканевых адаптаций», адаптации морфофизиологические теряют свое значение и у форм высокой степени специализации отсутствуют. И этот вывод нашел себе подтверждение в исследованиях, проведенных на молекулярном уровне: возникшее увеличение мощности системы митохондрий оказывает существенное «восходящее» влияние на деятельность физиологических систем организма, играющих важную роль в адаптации. Так, в результате показанной в схеме цепи изменений клетки приобретают способность поглощать увеличенное количество кислорода из единицы объема притекающей крови. Это явление, хорошо изученное Н. В. Лауэр и А. З. Колчинской[1] и другими исследователями, приводит к тому, что необходимое потребление кислорода может быть достигнуто при меньшей легочной вентиляции и меньшем минутном объеме сердца. В полном соответствии с этим мобилизация транспортных систем, резко выраженная в начальном периоде действия гипоксии, по мере развития адаптации, как известно, закономерно уменьшается [Меерсон, 1973].

Отличая принципиальное совпадение выводов, вытекающих из морфофизиологических и биохимических исследований, нельзя не обратить внимания на следующее обстоятельство. Мы изучали видовые и внутривидовые особенности животных, генетически закрепленные, возникшие в процессе приспособления форм разных таксономических рангов к разным условиям среды. Физиологи и биохимики изучали процесс индивидуальной адаптации. Поэтому их сопоставление дает основу для анализа конкретного физиологического значения и конкретных физиологических механизмов тех отличий, которые обнаруживаются между специализированными видами и внутривидовыми формами. Закономерности эволюционного преобразования отдельных видов и форм исследуются уже другими методами, на другом уровне биологической интеграции. С другой стороны, они создают основу для анализа фенотипического предварения филогенеза — явления, анализу которого мы посвящаем отдельную часть этой книги.

Одна из первых экспериментальных попыток оценить степень правомочности развиваемых взглядов была сделана в нашей лаборатории Г. Б. Ливчак [1960]. Она определила предпочитаемую температуру, интенсивность газообмена и содержания гликогена в печени полярных полевок.

Объектами исследований были: сибирский лемминг (Lemmus sibiricus) — представитель специализированного к тундре надрода Lemmi, полевка Миддендорфа (Microtus middendorffi) — тундровый вид широко распространенного рода Microtus и большая узко-

---

[1] — В кн.: Кислородный режим организма и его регулирование. Киев, 1966.

черепная полевка (Microtus (Stenocranius) gregalis major Ogn.) — северный подвид широко распространенного вида Microtus (Stenocranius) gregalis того же рода. Для сравнения использовалась степная пеструшка (Lagurus lagurus), относящаяся вместе с полевками рода Microtus к надроду Microti. Основные выводы проведенной работы сводятся к следующему:

1. Все северные полевки отличаются от степных пеструшек меньшей интенсивностью потребления кислорода при низких тем-

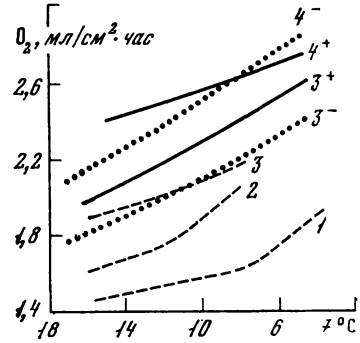


Рис. 2. Интенсивность потребления кислорода северными полевками Lemmus sibiricus (*1*), Microtus middendorfi (*2*), M. gregalis major (*3*) и южной Lagurus lagurus (*4*) в зависимости от температуры среды

Значком «плюс» обозначены животные, акклиматизированные к теплу, значком «минус» — акклиматизированные к холоду

пературах среды, что, по-видимому, выражает общее направление адаптации полярных животных, идущее по пути экономизации энергетических расходов организма (рис. 2).

2. В наибольшей степени отличия в интенсивности потребления кислорода выражены у леммингов и полевок Миддендорфа, которые отличаются от полных полевок также низкими предпочитаемыми температурами и низким содержанием гликогена в печени.

3. В наименьшей степени отличия от южных полевок выражены у узкочерепных полевок, сближающихся с южными полевками также высокими предпочитаемыми температурами и высоким уровнем гликогена в печени.

4. Отсутствие значительных физиологических отличий между узкочерепной полевкой и степной пеструшкой, а также большая требовательность узкочерепной полевки к микроклиматическим условиям (распространение ее строго ограничено сухими возвышенными участками тундры) заставляют предполагать, что приспособление узкочерепной полевки к полярным условиям больше связано с выбором подходящих микроклиматических условий, чем с адаптивными изменениями организма. Очевидно, обитая на севере, узкочерепная полевка в большой степени сохраняет физиологические черты теплолюбивого вида. Последнее, по-видимому, является препятствием для широкого расселения узкочерепной полевки на севере и определяет строгую приуроченность ее распространения к локальным участкам тундры, микроклиматиче-

ские условия которых соответствуют требованиям этой теплолюбивой формы.

5. Приспособление леммингов и полевок Миддендорфа, напротив, связано с большими адаптивными изменениями, позволяющими им переносить неблагоприятные климатические условия Севера и более полно осваивать территорию тундры.

6. Приспособление полевок к полярным условиям может осуществляться различными путями: 1) приобретением физиологических приспособлений, позволяющих переносить неблагоприятные условия среды; 2) заселением территорий, микроклиматические условия которых соответствуют потребностям организма, не вызывая необходимости их значительных изменений.

Не менее интересные данные были получены ею в исследованиях, проведенных в Отделе экологической физиологии Института цитологии и генетики СО АН СССР. Цель новой работы Г. Б. Ливчак [1975] заключалась в том, чтобы определить зависимость между уровнем тканевого метаболизма и массой органов при адаптации животных к различным условиям среды.

В качестве показателей эколого-физиологической специфики обследованных видов были использованы: относительный вес органов животных (печень, сердце, почки; в мг/см^2), интенсивность тканевого дыхания (в мкл $O_2 \cdot 100$ мг/час) и удельное дыхание (в мкл $O_2 \cdot$час/см^2). Определяя удельное дыхание, автор стремился снять зависимость энергетики животных от их веса.

При исследовании степных и пустынных видов (Rhombomys opimas, Meriones unguiculatus, Mesocricetus auratus, Phodopus sungorus, Lagurus luteus, L. lagurus, Microtus socialis, M. gregalis) было обнаружено, что мелкие виды (джунгарский хомячок, мелкие полевки) характеризуются повышенной интенсивностью тканевого дыхания и пониженным относительным весом органов. Это вполне согласуется с развиваемыми нами взглядами на сущность процесса видообразования.

Еще больший интерес представляют для нас данные, полученные автором на полярных полевках (Lemmus sibiricus obensis, L. s. chrysogaster, Microtus hyperboreus, по нашему мнению, правильнее M. middendorffi hyperboreus) и северных подвидах Microtus oeconomus, Clethrionomys rutilus. Было установлено, что по удельному дыханию субарктические серые полевки близки к степным полевкам. Лемминги не характеризуются резко пониженными показателями тканевого дыхания сердца и почек. Автор справедливо рассматривает эти данные как показатель пониженного уровня метаболизма типичных обитателей высоких широт.

У L. s. obensis интенсивность тканевого дыхания прямой мышцы бедра оказалась значительно выше, чем у других полевок. Г. Б. Ливчак рассматривает это как компенсацию, определяющуюся слабым развитием указанной мышцы (относительный вес 1,6; у северо-сибирской полевки больше 2,3). Однако у желтобрюхого лемминга подобной компенсации автору установить не удалось.

Несмотря на то, что относительный вес прямой мышцы бедра у этой формы еще ниже (меньше 1,4), более низким оказалось и удельное дыхание (2,5 против 3,4)[1].

Приведенные данные показывают, что приспособления леммингов определяются глубокими сдвигами тканевого метаболизма. Важно также, что по ряду показателей тканевого обмена к леммингам приближается красная полевка. Естественно, что «зачатки» видового типа приспособлений должны быть обнаружены уже на внутривидовом уровне. Субарктические C. rutilus — хороший подвид [Большаков, Шварц, 1962], а исходя из иных, зоогеографических соображений, мы имели основания полагать, что красные полевки проникли в южную Субарктику раньше серых [Шварц, 1963в].

По аналогичному плану (но в методическом отношении весьма различные) были построены исследования у нас в группе Г. Г. Рунковой. Изучались биохимические особенности субарктических грызунов, которые сравнивались с «южными» формами. Первоначально наши представления о двух путях приспособления животных к специфическим условиям существования основывались преимущественно на некоторых данных, полученных при изучении географической изменчивости морфофизиологических показателей птиц и млекопитающих. Особенно много материалов, свидетельствующих об эффективности биохимического пути приспособления, было получено в последнее время на арктических беспозвоночных. Сводка данных была недавно сделана Беришем [Behrisch, 1972]. Ссылаясь на многочисленные исследования ряда авторов, выполненные в конце 60-х — начале 70-х годов, Бериш показывает, что арктические пойкилотермные животные обладают весьма совершенными механизмами, обеспечивающими нормальное протекание физиологических процессов в широком диапазоне температур. Более того, многие из них способны поддерживать уровень метаболизма на постоянном уровне, несмотря на изменения температуры [Somero, 1969]. Один из распространенных путей приспособления беспозвоночных к снижению температуры заключается в увеличении сродства энзима к субстрату (изменение конформации молекул энзима). Это, в частности, было показано на фруктозе-1, 6-дифосфатазе (ФДП) арктического краба Paralithodes camthschatica [Behrisch, 1972], лактатдегидрогеназе (ЛДГ) и изоацетатдегидрогеназе форели [Moon, 1970].

Исследования многих авторов [Hochachka, Somero, 1968; Somero, 1969; Somero, Hochachka, 1969, 1971] показали, что между максимальным сродством ферментов (ЛДГ, пируваткиназа и др.) к субстрату и температурой среды существует строгая зависимость.

---

[1] Автор ошибается, считая «обского» и «желтобрюхого» леммингов подвидами. Лемминги с признаками типичных chrysogaster в большом числе добывались нами на Ямале, в ареале L. s. obensis [Шварц, 1963в] Желтобрюхий лемминг — генетический вариант (фаза) обского лемминга. Тем больший интерес представляют данные автора.

Для антарктической рыбы Trematomus borchgrevinki сродство максимально при температуре около 2°, а для тропической Lepidosiren paradoxa — 33°.

У тунца (Thynnys thynnus) температура тела выше температуры среды на 5—10° (результат высокой мускульной активности), но температура сердца ниже, чем температура скелетных мышц. Установлено, что максимальное сродство к субстрату у ЛДГ сердечной мышцы наблюдается при 10°, скелетных мышц — при 16° [Hochachka, Somero, 1968]. У некоторых видов в разные сезоны года функционируют различные варианты энзимов, характеризующихся разным сродством к субстрату при разной температуре [Baldwin, Hochachka, 1970].

Не меньшее значение имеет и изменение внутриклеточной среды. Изменение концентрации ионов изменяет сродство к субстрату тканевых энзимов арктического краба [Behrisch, 1972] и некоторых других видов. К сходному эффекту приводит и повышение внутриклеточного pH при снижении температуры[Hochachka, Lewis, 1971; Behrisch, 1972].

У северных млекопитающих периферические нервы нормально функционируют при температуре, при которой проведение в глубинных нервах прекращается [Irving, 1963; Miller, 1969]. Скорость деления клеток периферических тканей в меньшей степени зависит от температуры, чем тканей глубинных [Feltz, Fay, 1966]. Северные виды характеризуются, как известно, высоким йодным числом жира.

Конкретные исследования показали, что энзимы пойкилотермных животных при низкой температуре обладают большей каталитической активностью, чем аналогичные энзимы гомойотермных [Assaf, Groves, 1969; Cowey, 1967]. У млекопитающих, впадающих в спячку (Citellus undulatus), снижение температуры так не повышает сродства энзима к субстрату [Hochachka, Somero, 1971].

Комплексные биохимические приспособления северных форм дают себя знать и при изучении общего уровня их обмена веществ. На Carassius carassius, Anguila vulgaris и Salmo gairdneri показано, что уровень метаболизма выше у акклиматизированных к низкой температуре форм вида во всех случаях, когда измерения проводились при температуре, промежуточной по сравнению с температурами акклиматизации [Behrisch, 1972]. С этими данными хорошо согласуются наблюдения, показывающие, что приспособления к холоду форели Salvelinus fontinalis характеризуются повышенной скоростью синтеза жиров и повышенной активностью метаболизма пентозы [Hochachka, Hayes, 1962]. У многих рыб гаметогенез совпадает с самым холодным временем года, что требует резкого изменения (повышения?) обмена и соответственного повышения активности обмена пентозы.

Естественно, что аналогичные результаты были получены не только при изучении приспособлений животных к низким температурам. На птицах [Wilson et al., 1963] и летучих мышах [Val-

diviesco et al., 1968] показано, что хорошо летающие виды содержат в мышцах ЛДГ, приспособленную к аэробному метаболизму («Н»-цепь); для плохих летунов характерна большая приспособленность ЛДГ к анаэробному метаболизму («М»-цепь).

У овец гемоглобин В характеризуется меньшим сродством к кислороду и встречается обычно у пород, разводимых на равнинах [Evans et al., 1958; Meyer, 1963; Efremov, Braend, 1965]. Экспериментально доказано, что овцы с гемоглобином В менее устойчивы к гипоксии по сравнению с животными, обладающими гемоглобином А [Dawson, Evans, 1966]. Показано также, что гемоглобин А — это не только приспособление к обитанию в горах, но и приспособление к большей двигательной активности. Гемоглобин Б медленнее синтезируется и быстрее разрушается, и поэтому для поддержания оптимального количества гемоглобина в крови требуется больше энергии. Поэтому овцы А-типа оказываются более продуктивными [Watson, Khattab, 1964].

Все эти данные показывают, что животные разных таксономических групп обладают богатым и разнообразным арсеналом средств приспособлений, основанных на «молекулярных механизмах адаптаций», преимущества которых отмечались нами ранее [Шварц, 1969]. Известно также, что биохимические сдвиги используются организмом в процессе индивидуальных адаптаций. Так, уже в процессе акклимации происходит изменение синтеза различных изозимов ЛДГ (опыт на лягушках и рыбах) [Hochachka, 1965, 1967; Vesell, Yielding, 1966], а в процессе отбора происходит изменение в составе протеинов, активность которых в разной степени зависит от температуры. Широко известны биохимические сдвиги, происходящие в процессе приспособления животных к гипоксии[1]. Согласно П. А. Верболович и В П. Верболович [1974], адаптация к условиям гипоксии сопровождается выраженным нарастанием содержания и активности хромопротеидов (гемоглобина, миоглобина, цитохрома С, цитохромоксидазы, каталазы и пероксидизы), что указывает на усиление не только процессов транспорта кислорода, но и его потребления тканями. Еще более интересно, что и на популяционном уровне изменения биохимической характеристики определенной совокупности животных могут происходить очень быстро. Так, в период «краха» популяции Microtus agrestis в Шотландии частота нуль-аллельных гомозигот по локусу эстадазы Е-1 возросла от 0—30 до 0,50 за 3 месяца [Semeonoff, Robertson, 1968].

Возникает естественный вопрос: почему в процессе микроэволюции (точнее, в процессе внутривидовых преобразований популяций эволюционного масштаба) организмы относительно редко используют молекулярные механизмы адаптации, «довольствуясь» энергетически невыгодными морфофизиологическими приспособлениями?

---

[1] О противоречивости этих приспособлений будет сказано ниже.

В первом приближении ответ на этот вопрос может быть дан исходя из следующих соображений. Адаптации на молекулярном уровне неизбежно связаны с изменением внутренней среды организма, что в свою очередь приводит к нарушениям при скрещивании. Если наш ход рассуждений правилен, то можно ожидать, что морфологически почти идентичные популяции, основной путь приспособления которых к специфическим условиям среды заключается в биохимических преобразованиях, должны обладать ограниченной репродуктивной совместимостью. Это предположение оправдывается. При гибридизации популяций Rana pipiens, обитающих в холодных и теплых районах, наблюдается резко повышенная смертность, иногда до 100% [Moor, 1963]. Известны и исключения: гибриды лягушек из Вермонта и Коста-Рики обладают нормальной плодовитостью. Можно полагать, что к той же категории явлений относятся наблюдения, показывающие, что в Альпах горные формы обыкновенной полевки не только географически, но и генетически изолированы от равнинных [Ле Луарн, 1974]. В пользу развиваемых взглядов свидетельствуют также и нарушения в развитии, которые наблюдаются нередко и между весьма близкими внутривидовыми формами.

Гибриды нередко отличаются повышенной чувствительностью к агентам, нарушающим развитие. Мыши линий CBA и DBA/2 не выделяются «предрасположенностью к раку», но у их гибридов (F_1) в 45% случаев наблюдается лейкемия [Rask — Nielsen et al., 1962]. Аналогичные явления наблюдались при скрещивании разных видов рыб из рода Xiphophorus [Gordon H., Gordon M., 1957] и некоторых растений [Emsweller et al., 1962]. Естественно, что в подобных ситуациях отбор должен работать на установление жестких репродуктивных барьеров между формами, скрещивание которых ведет к резко повышенной смертности, должен стимулировать процесс видообразования.

Один из путей тканевой адаптации специализированных к обитанию в горах видов может заключаться в повышении содержания миоглобина в тканях [Reynafarie, Morrison, 1962]. У типичных горных форм (различные Phillotis, Acodon, Hesperomys, Chinchillula, Conepatus rex, альпака, викунья и др.) содержание миоглобина в тканях очень высоко (у викуньи до 8 мг/г), что в условиях пониженного парциального давления кислорода имеет явно приспособительное значение. Увеличение содержания миоглобина в тканях происходит в процессе акклиматизации в горах равнинных видов. Специфика горных видов заключается в том, что у них высокое содержание миоглобина в тканях сохраняется и при воспитании на равнине. Может быть, именно поэтому ни у одного из обследованных горных видов перенос даже на очень большие высоты и обратно не вызывает изменений частоты сердцебиения и частоты дыхательных движений. Биохимические исследования показали также, что ткани горных видов отличаются высокой активностью цитохром-С-редуктазы; повышение ферментатив-

ной активности тканей имеет особое значение при условии работы отдельных органов.

К сожалению, нами не проводилось изучение морфофизиологических особенностей животных из третьего типа экстремальных условий — пустыни. Однако мы имели возможность проанализировать очень интересный материал М. А. Амановой по рукописи, с которой автор нас любезно познакомила.

М. А. Аманова исследовала четыре вида воробьев, обитающих в Каракумах: домового, полевого, саксаулового и пустынного (Passer domesticus, P. montanus, P. ammodendri, P. simplex). Оказалось, что у пустынных популяций широко распространенных видов (полевой и домовой) сердце значительно меньше, чем у популяций тех же видов из средних или высоких широт. Этот результат понятен: высокая температура ведет к снижению обмена и соответственному снижению индекса сердца. Однако у пустынного и саксаулового воробьев индекс сердца оказался примерно равным индексу сердца полевого и домового воробьев из центров их ареала. Понять результаты этих наблюдений помогают данные М. А. Амановой по содержанию воды в тканях указанных видов. Из богатого материала автора приведем лишь следующие данные. Содержание воды в тканях головного мозга летом у P. domesticus равно 77,4± ±0,11%, P. montanus — 77,8±0,15, P. ammodendri — 72,7±31, P. simplex — 67,7±0,02. У пустынного воробья содержание воды в тканях (в период наибольшей жары!) меньше, чем у пустынных популяций широко распространенных видов. Это значит, что специализированный вид приобрел способность поддерживать нормальную жизнедеятельность при весьма существенном обезвоживании организма (тканевое приспособление). Естественно, что это создало предпосылки для более активного образа жизни (это подтверждается прямыми наблюдениями) и соответственного увеличения размеров сердца.

Подводя итог этому разделу, мы можем утверждать, что поистине громадное количество фактов свидетельствует о разных путях приспособления видов и внутривидовых групп. Видообразование связано с тканевыми перестройками. Прямых наблюдений, подтверждающих эту точку зрения, еще немного, так как сравнительная биохимия лишь в редких случаях «спускается» до видового и тем более внутривидового уровня. Однако имеющиеся прямые подтверждения развиваемой нами системы взглядов, несмотря на их относительную малочисленность, в высшей степени показательны.

Ряд согласованных наблюдений показывает, что у специализированных горных видов, в отличие от горных поселений широко распространенных видов, подъем в горы не связан с увеличением кислородной емкости крови [Барбашова, Гинецинский, 1942; Цалкин, 1945 и др.]. У горных видов верблюдовых (лама вигонь) подъем даже на очень большую высоту (до 5000 м) не связан с повышением кислородной емкости крови. Для этих видов харак-

терно левое расположение кривой диссоциации кислорода — кровь насыщается кислородом при относительно низком его напряжении [Hall et al., 1936]. Эти выводы согласуются с данными Н. Ц. Калабухова [1954] по грызунам. Он пишет: «...у сусликов, издавна обитающих в высокогорных районах Кавказа, приспособление к понижению атмосферного давления происходит иным путем, а не простым увеличением кислородной емкости крови, как у горных лесных мышей».

Естественно (мы это подчеркивали неоднократно), что явления, которые отчетливо бросаются в глаза при сравнении разных видов, могут быть обнаружены и при сравнении резко дифференцированных внутривидовых форм. Хорошей моделью при изучении этого вопроса являются домашние животные. Ю. О. Раушенбах [1958, 1959, 1966 и др.], длительное время изучавший на обширном материале процесс приспособления равнинных форм к обитанию в горах, приходит к выводу, что у «аборигенных овец и лошадей горных популяций структура реакции резко отличается от структуры реакции, характерной как для предгорной, так и для равнинной популяции. У горных животных при подъеме на большие высоты адаптация к понижению содержания кислорода во вдыхаемом воздухе осуществляется в основном не за счет регуляции механизмов, а за счет регуляции самого метаболизма. В гипоксических условиях у них снижается кислородный запас тканей» [Раушенбах, 1966]. Автор подчеркивает, что у специализированных горных пород «имеет место выраженная тканевая адаптация». Исследования Ю. О. Раушенбаха ясно показывают, что в процессе совершенствования специализации животных морфофизиологические адаптации замещаются тканевыми.

У специализированных видов не обнаруживаются и некоторые другие специфические функциональные сдвиги в ответ на изменения условий среды иного типа. В качестве примера можно привести зебу (Bos indicus). При резком повышении температуры среды температура тела зебу не только повышается значительно медленнее, чем у крупного рогатого скота вида B. taurus, но при этом у него не наблюдается и резкого увеличения дыхательных движений.

К этим наблюдениям тесно примыкают данные, показывающие, что рабочая гипертрофия сердца выражена тем резче, чем менее экономно работает организм животного, чем менее он приспособлен к работе [Beickert, 1954]. Применяя терминологию Бейкерта, результаты наших исследований можно трактовать так: организм специализированных видов более приспособлен к работе (терморегуляция и т. п. явления — это физиологическая работа), чем организм специализированных внутривидовых форм, и соответственно с этим увеличение размеров органов и другие морфо-функциональные приспособления у них выражены в меньшей степени.

О том, что приспособленность к работе специализированных видов выражается в их тканевых особенностях, свидетельствуют

и наблюдения Берталанфи и некоторых других авторов [Krebs, 1950; Bertalanffy, Estwick, 1953]. Еще более знаменательны данные [Bertalanffy, Pirozynski, 1953], которые показывают, что изменения уровня основного обмена, имеющие место при изменении размеров тела животного, не влекут за собой изменение тканевого дыхания. Авторы приходят к важному выводу, что в пределах вида падение основного обмена с повышением веса определяется не внутриклеточными факторами, а зависит от регулирующего влияния организма как целого; у разных видов различия в основном обмене связаны с различиями в интенсивности тканевого дыхания. К принципиально сходным выводам пришли В. Я. Александров [1952] и Б. П. Ушаков [1955]: ткани термофильных видов обладают повышенной термостабильностью белков, термостабильность тканей разных подвидов одного вида (из климатически резко отличных районов) остается практически неизменной. На основании громадной серии сравнительных цитофизиологических исследований Б. П. Ушаков приходит к выводу, что у видов имеет место адаптивное изменение белковой структуры различных тканей (клеточное приспособление), в то время как приспособление различных форм вида «к новым микроклиматическим условиям достигается не ценой обязательного изменения всех клеток организма, но более «дешевым» для организма способом, с сохранением относительного постоянства физиологических свойств ряда тканей».

В последнее время теоретическая интерпретация полученных Б. П. Ушаковым данных подвергалась всестороннему анализу со стороны В. Я. Александрова [1965]. Он показал, что наблюдаемые отличия в термостабильности белков разных видов в большинстве случаев не имеют самостоятельного приспособительного значения, а сигнализируют о различиях в конформационной лабильности их белковых молекул. Тем самым подчеркивается глубокий характер межвидовых отличий. В. Я. Александров [1965] пишет: «Нормальное соотношение между гибкостью и упругостью макромолекул может быть нарушено не только изменением температурных условий жизни, но и сдвигами других факторов среды. Для приспособления к измененному гидростатическому давлению или к новому составу среды (соленость, pH и т. д.) могут оказаться недостаточными надмолекулярные гомеостатические механизмы. Тогда возникает необходимость в изменении прочности макромолекул белка в ту или иную сторону за счет перестройки их первичной структуры. Учитывая большую универсальность нагрева как фактора, рвущего молекулярные связи, можно ожидать, что подобное изменение отразится на устойчивости макромолекул не только к фактору среды, его спровоцировавшему, но и на устойчивости их к тепловой денатурации. Таким образом, согласно предложенной гипотезе, в процессе возникновения нового вида, приспособленного к иным температурным условиям существования за счет наследственно обусловленных изменений в пер-

вичной структуре белков, происходит восстановление нарушенного соответствия между гибкостью и жесткостью макромолекул. Это изменение может быть диагносцировано по изменению устойчивости белков к тепловой денатурации».

Совокупность всех приведенных фактов показывает, что между видами (в том числе и филогенетически наиболее близкими) и любыми внутривидовыми формами обнаруживаются принципиальные различия. Отсюда следует, что и процесс видообразования должен качественно отличаться от процесса внутривидовой дифференциации. Этот процесс рисуется нам в следующем виде.

При переходе животных в новую среду обитания, требующую интенсификации определенной функции, происходит акклиматизация животных. В основе акклиматизационного процесса лежат специфические реакции животных данного вида на изменение условий среды. Параллельно этому происходит естественный отбор особей с более совершенной морфофизиологической реакцией и популяция приобретает наследственно закрепленные морфофизиологические особенности. Однако это не самый совершенный путь освоения новой среды, требующий интенсификации обмена веществ организма; он энергетически невыгоден, так как увеличение размеров органа или интенсификация его функции требует повышенных трат энергии для поддержания его собственной жизнедеятельности, не говоря уже о возможном нарушении координаций функций между отдельными системами органов. Поэтому результат естественного отбора определяется конкретными механизмами приспособительных реакций животных. Происходит отбор особей, способных поддерживать энергетический баланс без резко выраженных морфофункциональных приспособлений. Этот процесс, видимо, облегчается тем, что морфофункциональные изменения органа нередко сопровождаются и изменениями биохимическими (увеличение размеров сердца, например, всегда сопровождается повышением содержания миоглобина в сердечной мышце). В результате происходит замещение морфофункциональных приспособлений тканевыми, что неизбежно сопровождается изменением химизма внутренней среды организма. Последнее, как известно, является одной из основных причин нескрещиваемости различных видов (тканевая несовместимость). Поэтому высокоспециализированные группы популяций определенного вида становятся в репродуктивном отношении изолированными — возникает новый вид.

Экспериментальное воспроизведение этого процесса по ряду причин представляет значительные трудности (попытки в этом направлении делаются в нашей лаборатории), но сопоставление приведенных выше фактов, а также фактов, приведенных нами в большом количестве ранее [Шварц, 1959], заставляет думать, что тканевые приспособления играют весьма важную роль во многих случаях видообразования.

Таким образом, мы приходим к выводу, что микроэволюцион-

ный процесс начинается с экологически необратимых преобразований популяций и заканчивается их репродуктивной изоляцией (генетическая изоляция).

В основу развиваемой здесь точки зрения на процесс видообразования положена энергетическая оценка становления адаптаций. Важно поэтому попытаться установить, какую роль в поддержании численности вида играет экономизация обмена веществ. Действительно ли даже незначительное снижение потребности в энергии повышает шансы вида и слагающих его популяций в жизненной борьбе или же повышенные траты энергии легко могут быть компенсированы? От решения этой, экологической в современном понимании этого термина, задачи зависит в конечном итоге правильный подход к проблеме видообразования. Эволюционный подход к решению экологических проблем не позволяет более ограничиваться констатацией определенного типа приспособлений, а требует его оценки с энергетической точки зрения. Энергетический подход к экологическим исследованиям только в самое последнее время стал внедряться в практику экологических работ в связи с разработкой общей проблемы энергетики экологических систем. Не меньшее значение имеет исследование энергетики популяций при проведении работ в области эволюционной экологии. Ведущая проблема может быть в данном случае сформулирована так: какова степень напряженности энергетического баланса в природе (у разных видов, в разных условиях среды), каково селекционное преимущество незначительного снижения обмена при сохранении оптимального уровня активности животного и при каких условиях менее экономные морфофункциональные приспособления в процессе отбора замещаются энергетически более выгодными — тканевыми.

Полевые наблюдения создают представление, что в обычных условиях животные достаточно обеспечиваются необходимыми для поддержания энергетического обмена источниками питания и поэтому незначительная экономия энергии не может иметь существенного значения. Специальные исследования свидетельствуют, однако, что это впечатление ошибочно. Об этом прежде всего свидетельствуют исследования, показывающие, что при снижении общих запасов корма неизбежно происходит их диссипация, энергия, затрачиваемая на поиски и добывание корма, превосходит потенциальную энергию пищи, и животные гибнут от голода при казалось бы явном избытке кормов.

Исследований подобного типа еще не очень много, но они заставляют по-новому подойти к оценке взаимоотношений животного со средой и делают очевидным, что экономия энергии, кажущаяся ничтожной, может иметь решающее значение в процессе утверждения вида в новой среде обитания. В этом отношении еще большее значение имеют некоторые работы общего характера. Одна из наиболее ярких — старое исследование Н. И. Калабухова [1951], касающееся экологии и распространения лесной и желто-

горлой мышей. Наиболее общий вывод из этой работы сводится к тому, что граница распространения желтогорлой мыши определяется границей распространения деревьев с крупными семенами (дуб, лещина и т. п.). Крупные размеры желтогорлой мыши, естественно, требуют больше корма, и если корм диссипирован (мелкие семена), то мыши просто не хватит суток для того, чтобы покрыть энергию, затраченную в процессе жизнедеятельности. Нетрудно представить себе, какое значение приобретает в этих условиях экономизация типа обмена веществ. Здесь особенно важно подчеркнуть, что соотношение энергетических потребностей животного и энергетических затрат на добывание корма определяет такую важнейшую особенность вида, как границы его распространения. Нетрудно видеть, что эта закономерность имеет едва ли не всеобщий характер и определяет в ряде случаев и пути макроэволюционных преобразований. Достаточно вспомнить, что все насекомоядные позвоночные маленькие. Нет крупных насекомоядных птиц, насекомоядные млекопитающие — самые мелкие представители класса. Насекомые — рассеянный вид корма, его добывание сопряжено с повышенными тратами энергии, с большой затратой времени. Вот почему большими насекомоядные виды быть не могут. Исключения из этой закономерности только подтверждают это правило. Относительно крупные насекомоядные животные или питаются колониальными насекомыми (муравьеды, трубкозуб, осоед и т. п.), или отличаются по сравнению с родственными формами явно пониженным уровнем обмена (из нашей фауны, например, еж).

Об исключительно важном значении снижения энергетических затрат в процессе приспособления животных к специфическим условиям среды свидетельствуют и наблюдения более общего характера. На Крайнем Севере (короткий период размножения) исключительное значение приобретает высокая плодовитость. Поэтому понятно, что у северных популяций многих широко распространенных видов плодовитость исключительно высока. Так, например, у водяной полевки, полевки Миддендорфа, красной и узкочерепной полевок среднее число эмбрионов на самку превышает 9 [Шварц, 1959, 1963]. Это примерно в полтора раза выше средней плодовитости тех же видов в умеренной климатической зоне. Однако у типичных арктических видов плодовитость не столь высока: у норвежского лемминга — менее 7 [Frank, 1962], сибирского — менее 8 [Дубровский, 1940; Цецевинский, 1940; Дунаева, 1948; Копеин, 1958, и др.], копытного — менее 7 [Дунаева, 1948].

Парадоксальный факт явного снижения средней плодовитости у типичных арктических грызунов, естественно, объясняется с позиций развиваемой нами гипотезы. Высокая плодовитость повышает потребность в энергии, делает энергетический баланс более напряженным. Виду оказывается выгодным пожертвовать числом рождающегося молодняка, но снизить напряженность энергетического баланса и повысить выживаемость. Именно по этому пути

и идут наиболее полно приспособленные к северным условиям животные. Стремление к снижению энергетических затрат определяет пути приспособления к условиям целых физико-географических регионов, что достаточно красноречиво свидетельствует о совершенно исключительном значении энергетической оценки адаптаций. Эта оценка (ее производит естественный отбор) определяет в конечном итоге и пути эволюционных преобразований животных, процесс видообразования в первую очередь.

Об этом же по существу свидетельствует и правило Бергмана. Несмотря на то, что это знаменитое правило имеет немало исключений (на то оно и правило!) и что общая его трактовка подверглась известной трансформации [Терентьев, 1946], количество фактов, которые его подтверждают, остается поистине громадным: при продвижении на север животные самых различных групп становятся крупнее. Это правило поистине всеобщее. Отсюда следует, что даже ничтожная экономия энергии имеет настолько большое селективное значение, что определяет характер географической изменчивости большинства гомойотермных животных.

Следует указать, что имеются и прямые наблюдения, показывающие, что распространенное представление о незначительной напряженности энергетического баланса животных в природе ошибочно. Многими авторами установлено, что при положительном энергетическом балансе животные быстро накапливают энергетические резервы. В рамках настоящего параграфа особенно важно, что при содержании животных всего лишь сутки в условиях оптимального режима кормления и терморегуляции у них резко увеличивается содержание гликогена в печени, до уровня, который в естественных условиях наблюдается лишь в исключительно редких случаях.

Существуют и более точные методы, позволяющие показать, что баланс энергии у животных в природе почти всегда напряжен. Эти методы основаны на различной способности самцов и самок к накоплению гликогена, что отражается на весе их печени. Специальные исследования, поставленные в нашей лаборатории, показали, что у самок всех позвоночных в период размножения относительный вес печени значительно больше, чем у самцов и неразмножавшихся самок [Шварц, 1960б, 1961в; Пястолова и др. 1966]. Это объясняется тем, что в период размножения самки создают в печени запас гликогена даже при отрицательном энергетическом балансе и в ущерб собственному организму. Только в оптимальных условиях существования (что подтвердили опыты Н. А. Овчинниковой) относительный вес печени самок и самцов одинаков. Однако в природе это наблюдается крайне редко. Тем самым доказывается, что в природе крайне редко складываются ситуации, когда энергия не имеет большого значения.

Способность животных поддерживать нормальную жизнедеятельность с меньшими затратами энергии может оказаться решающим фактором в борьбе за существование. Это является важным

свидетельством в пользу развиваемых нами взглядов на процесс видообразования, так как тканевые адаптации с энергетической точки зрения выгоднее морфофункциональных.

Другим важным подкреплением нашей гипотезы является анализ процесса породообразования домашних животных. Как известно, все породы домашних животных, происходящие от общего предка, неограниченно плодовиты при скрещивании между собой или с предковым видом. Обычная точка зрения сводится к тому, что человек не создал ни одного нового вида животных только потому, что для этого еще не хватило времени. Эта точка зрения не выдерживает критики. Известно, что скорость эволюционных преобразований зависит от давления отбора и изоляции, не говоря уже о других факторах. Сила искусственного отбора совершенно несоизмерима с давлением естественного, а изоляция исходных стад производителей несравненно больше, чем в обычных природных условиях. Это утверждение, возможно, потребовало бы специального обоснования, если бы сами результаты искусственного отбора не подтверждали его безусловной правильности. Нетрудно видеть, что за ничтожный промежуток времени (в геологическом масштабе времени существование даже древнейших пород домашних животных исчезающе мало) человеком созданы внутривидовые формы, морфологические различия между которыми превосходят различия между любыми подвидами из всего животного царства, в том числе и наиболее резко дифференцированными. Мы не затрагиваем здесь интереснейшего вопроса о принципиальных отличиях пород от подвидов диких животных, но сам факт громадной морфологической дифференциации домашних животных настолько очевиден, что не требует ни доказательства, ни иллюстрации примерами. Спрашивается, почему морфологическая дифференциация домашних животных не сопровождается возникновением наследственной несовместимости? С развиваемых нами теоретических позиций этот важный вопрос получает естественное объяснение.

Человек интересовался повышением продуктивности животных независимо от того, в какой конкретной форме эта продуктивность выражалась. Для анализа удобнее воспользоваться простейшим видом продуктивности — работоспособностью. Отбирая лошадей, отличающихся высокой скоростью бега, человек интересовался лишь результатами отбора и безразлично относился к тому, за счет каких механизмов эта скорость достигается. Так как простейший физиологический путь повышения двигательной активности животных — морфофункциональные изменения, то естественно, что животные, дающие наиболее высокие результаты, были животными с наиболее выраженными и совершенными морфофункциональными особенностями. То, что высокая эффективность достигается отнюдь не наиболее выгодными для организма путями, человека не интересовало, да и исследование этих путей стало возможным лишь в новейшее время. Поэтому отбор шел по линии морфофункциональных приспособлений.

Можно возразить, что человек уже относительно давно стал интересоваться оплатой корма, которая фиксирует не только продуктивность животных, но и те пути, которыми эта продуктивность достигается. Энергетическая цена приспособлений должна, таким образом, учитываться хотя бы в скрытом виде. Однако селекционера по вполне понятным причинам интересует оплата корма наиболее продуктивных животных, а так как такими животными являются индивиды с выраженными морфофункциональными особенностями, то фактически искусственный отбор и в настоящее время игнорирует физиологические механизмы, определяющие продуктивность животных, и опирается лишь на конечные результаты. С другой стороны, домашние животные по сравнению с их дикими предками уже в самом начале доместикации были лучше обеспечены кормами (возможные отдельные, даже часто наблюдавшиеся отклонения от этого правила не меняют общей картины). Поэтому не исключено, что энергетическая сторона приспособлений в эволюции домашних животных играла значительно меньшую роль, чем у их диких предков. В результате искусственный отбор и не привел к возникновению форм специфических на тканевом уровне, несмотря на то, что степень морфофизиологических различий между многими породами одного вида явно родового ранга. Примеры, подтверждающие это положение, вероятно, излишни, так как они слишком хорошо известны.

Нам кажется, что высказанные соображения снимают серьезные трудности, возникающие при сравнительном анализе эволюции домашних и диких животных. Как известно, эти трудности привели крупнейших исследователей к весьма пессимистическому выводу о том, что эволюция и доместикация — это разные процессы [Klatt, 1948; Remane, 1948; Herre, 1959].

Здесь полезно сделать отступление от нашей темы и коснуться проблем, связанных с биологическими основами дальнейшего прогресса селекции животных. Сделать это тем более необходимо, так как эволюционное учение развивалось в значительной мере на основе обобщения опыта сельскохозяйственной практики, но селекционная работа еще недостаточно использует достижения эволюционной теории. Весь накопленный современной экологией материал показывает, что специализированные виды обладают качественно более высокой приспособленностью к определенным условиям поддержания энергетического баланса, чем наиболее приспособленные внутривидовые формы. Видообразование в громадном большинстве случаев оказывается наиболее эффективным путем адаптации. Однако любое повышение продуктивности домашних животных означает изменение условий поддержания энергетического баланса, независимо от того, заключается ли повышение продуктивности в повышении молочной или мясной продукции или в повышении выносливости к суровому климату или тяжелой работе. Отсюда следует, что возможность выведения новых видов домашних животных (не одомашнивание новых видов,

а создание специализированного домашнего вида с заданными видовыми свойствами) означала бы принципиальный прогресс животноводства, значение которого в настоящее время трудно предвидеть, но переоценить невозможно. Исходя из развиваемой нами гипотезы, формирование новых видов должно основываться на новом типе селекции — селекции, в которой результаты повышения продуктивности сопоставляются с механизмами, их определяющими. Конкретно это значит, что отбору подлежат не наиболее продуктивные животные, а те, повышение продуктивности которых не сопровождается существенными морфофункциональными сдвигами. Выдвигаемый нами новый принцип отбора настолько прост, а его результаты могут быть настолько значительными, что нам представляется целесообразным рекомендовать его в практику. Естественно, что конкретные критерии отбора в каждом отдельном случае будут различными, но обсуждение этого вопроса увело бы нас слишком далеко от нашей темы.

Здесь нам важно подчеркнуть, что многовековая практика животноводства ясно показывает, что даже очень резкая морфологическая дифференциация различных внутривидовых групп не ведет к видообразованию, если отбор работает на чисто функциональной основе, без учета энергетической стоимости морфофункциональных приспособлений животных. Учесть энергетическую стоимость приспособлений возможно только на экологической основе и экологическими методами исследования. Поэтому особо важно установить, при каких конкретных условиях смена физиологически простого, но энергетически невыгодного морфофункционального пути приспособления тканевым становится неизбежной, при каких условиях процесс видообразования — неизбежный путь совершенствования приспособления животных к конкретным условиям среды. Нам кажется, что решение этой задачи входит в число основных проблем эволюционной экологии ближайшего будущего.

Процесс видообразования не является обязательным процессом, он имеет место лишь при вполне определенных условиях. Об этом свидетельствует длительный период существования большого числа видов, измеряемый миллионами, иногда десятками и даже сотнями миллионов лет. Более того, даже многие подвиды нередко существуют длительное время морфологически неизменными. Симпсон [Simpson, 1963], например, приводит обоснованные данные, показывающие, что некоторые подвиды существуют по крайней мере в течение сотен тысяч лет. Становится очевидным, что видообразование вызывается определенным сочетанием внешних факторов. Не случайно, конечно, наиболее молодые из ныне существующих видов млекопитающих — это тундровые и таежные виды, виды, приспособленные к самым геологически молодым ландшафтным зонам. Возник новый физико-географический регион. Его освоение потребовало возникновения нового типа адаптаций. В результате — буквально массовое возникновение новых видов и даже родов животных, не говоря уже о специализирован-

ных внутривидовых формах [Reinig, 1937; Janossy, 1961; Rensch, 1961; Заблоцкий, Флеров, 1963, и др.]. Остается в силе поставленный нами в начале этой главы вопрос: при каких условиях процесс видообразования становится неизбежным?

Первый, вероятно относительно более редкий, случай, когда тканевый тип приспособлений — единственно возможный тип. Фигурально выражаясь, это тот случай, когда обойтись полумерами совершенно невозможно. Хорошим примером является крабоядная лягушка: приспособление земноводного к существованию в воде высокой солености возможно только на тканевом уровне. Вряд ли можно сомневаться в том, что способность северных и горных видов амфибий к быстрому развитию при низкой температуре также не ограничивается одними морфофизиологическими приспособлениями, так как проявляется уже на первых стадиях дробления яйца. Как указывалось, наиболее вероятный механизм приспособления северных лягушек — изменение реактивности тканей на гормональные воздействия. Поэтому мы имеем право утверждать, что северные популяции лягушек пошли по видовому пути развития, несмотря на то, что некоторые исследователи не удостаиваются относить их даже к подвидовому рангу. Когда речь идет о разных видах, то подобных примеров можно привести ровно столько, сколько видов исследовано на тканевом уровне. Об этом ясно свидетельствуют работы Б. П. Ушакова [1955] по термостабильности белков, сравнительные исследования по химии энзимов, подвижности тканевых белков, сравнительной иммунологии [Zontendyk, 1929; Boyden, Noble, 1933; Талиев 1935; Аврех, Калабухов, 1937; Stallcup, 1954; Leone, Wiens, 1956, и др.].

Тканевые различия между видами могут иметь как самый общий характер (например, лабильность белков), так и специальный явно связанный со специфическими условиями существования вида (например, повышенная стойкость тканей к дегидратации у пустынных видов).

Нам нет нужды описывать конкретные результаты указанных исследований, так как все они ясно показывают: нет буквально ни одного вида (по крайней мере среди высших позвоночных), морфофизиологические особенности которого не распространялись бы и на тканевый уровень. Все формы, удовлетворяющие тем требованиям, которые предъявляются современной систематикой к видам (важнейшее из них — репродуктивная изоляция), специфичны уже на тканевом уровне. В этом отношении между видом и резко выраженным подвидом различие принципиальное. Это приводит нас к убеждению, что процесс видообразования нельзя рассматривать в качестве простого накопления тех особенностей, которыми характеризуются подвиды: в процессе видообразования неизбежно происходит изменение в направлении самой изменчивости, связанное с изменением типа приспособления к окружающим условиям существования.

Чрезвычайно важно подчеркнуть, что начало процесса видообразования происходит в недрах старого вида в процессе формирования подвида, отличающегося от остальных форм вида тканевыми особенностями. Никаких различий в механизме формообразования здесь нет: вид — это подвид, существенно отличающийся на тканевом уровне; мера существенности — тканевая несовместимость. Отбор с одинаковой легкостью работает на всех уровнях организации живого, в том числе и на молекулярном. Об этом свидетельствует, например, молекулярная мимикрия гельминтов [Damian, 1964]. Поэтому в тех условиях, когда процесс преобразования популяций на тканевом уровне оказывается наиболее эффективным приспособлением, отбор работает в направлении видообразования, но сам механизм процесса остается неизменным.

Остается только неясным, какие условия позволяют животным сделать первый шаг к освоению принципиально новой среды, требующей принципиально нового типа адаптаций. Мы полагаем, что одним из важнейших условий является хорошо известное явление, называемое преадаптацией. Далее мы будем иметь возможность подробнее остановиться на анализе интересного понятия. Здесь же отметим лишь те его аспекты, которые имеют особое значение для решения проблемы видообразования. Это понятие уже довольно давно вошло в научную литературу, но оно еще до сих пор вызывает внутренний протест у ряда исследователей. Возникло неверное представление о преадаптации как о заранее подготовляемом приспособлении на будущее. Естественно, что в таком понимании понятие преадаптации звучит явно телеологически. Однако для такого понимания нет ровно никаких оснований. Вряд ли нужно доказывать, что вид не может предвидеть пути своего будущего развития и не может к нему подготовиться. Тем не менее преадаптации широко распространены в природе и, как нам кажется, являются одним из наиболее важных экологических механизмов эволюционного процесса. К сожалению, понятие преадаптации использовалось преимущественно для объяснения некоторых поворотных этапов филогенеза животных явно макроэволюционного порядка (выход позвоночных на сушу, возникновение паразитизма и т. п.; из новейшей литературы см. особенно [Kosswig, 1962]). Значительно реже понятие преадаптации привлекается для объяснения видовых приспособлений животных. Однако попытки в этом направлении весьма интересны и безусловно прогрессивны. Очень интересные примеры приведены, в частности, Дуайтом [Dwight, 1963]. Он показывает, что условия существования в высокой Антарктике столь специфичны, что заселение ее пингвинами (в качестве примера приводится императорский пингвин) до того, как они приобрели свои поистине уникальные особенности, теоретически немыслимо. Автор законно полагает, что эти особенности первоначально возникли у пингвинов, обитающих в более мягких, но все же суровых климатических условиях. Это открыло им путь в Антарктиду. Этот же подход, по мнению Дуайта, применим и

при анализе некоторых частных приспособлений. Тюлень Уэдделя (Leptonychotes weddeli), обитающий под ледяными полями, не имеющими естественных отдушин, прогрызает путь к воздуху резко удлиненными резцами. Однако резцы уже должны быть удлиненными, прежде чем тюлень мог проникнуть на Крайний Юг. Оказалось, что резцы, позволяющие прогрызать отдушины, есть и у тюленей, обитающих в районах, где имеются отдушины естественные.

Понятие преадаптации следует понимать более широко, чем это принято в настоящее время. Тогда окажется, что и распространены они значительно чаще, чем это кажется, и могут объяснить многое.

Сопоставляя морфофизиологические особенности большого числа видов утиных из лесостепи и Заполярья, мы обнаружили очень резко выраженную закономерность: у всех речных уток сердце на севере значительно больше, чем на юге. Нырковые утки из разных географических районов по этому важнейшему признаку фактически не отличаются. Объяснение этому, казалось бы парадоксальному, факту легко дать, основываясь на понятии преадаптации. Нырковые утки в любой географической среде ведут образ жизни, требующий интенсификации деятельности сердечно-сосудистой системы. Поэтому в южных и средних широтах нырковые утки всегда обладают бо́льшим сердцем, чем речные. Пребывание на севере также требует увеличения сердца. У речных уток оно действительно увеличивается, у нырковых нет, так как размеры их сердца оказались преадаптированными к суровым климатическим условиям. Подобный подход к анализу материала показывает, что явление преадаптации широко распространено. Необходимо поэтому дать ему ясную экологическую интерпретацию. Определенный тип адаптации возникает в условиях, когда он содействует процветанию вида. когда он полезен, но не необходим. Совершенствование этой адаптации позволяет виду проникнуть в среду, в которой она — необходимое условие существования.

Для пояснения нашей точки зрения воспользуемся примером. В северной тундре могут существовать лишь виды, обладающие комплексом специфических приспособлений: экономизация обмена веществ, повышенная способность создания в организме резервов питательных веществ, относительная автономизация ритмики жизнедеятельности (как сезонной, так и суточной) от колебаний внешних условий и т. п. В северной тундре эти приспособления являются необходимыми условиями существования вида. Прежде чем проникнуть в северную тундру, вид уже должен был обладать минимумом подобных приспособительных особенностей, которые возникли в южной тундре. Здесь они не необходимы (в фауне южной тундры немалое число видов ими не обладает), однако в высшей степени полезны.

Поэтому в южной тундре отбор будет работать в направлении, способствующем проникновению животных в северные районы.

Анализ этого сложного явления представляет большой интерес для познания механизмов эволюционного процесса. В одной и той же среде пути приспособления разных видов различны. Понять эти различия — значит понять конкретный ход эволюционного процесса. Одна из важнейших задач эволюционной экологии — научиться различать необходимые и полезные приспособления животных в разных условиях среды.

Под защитой преадаптации происходит накопление тканевых приспособлений, которые в конечном итоге заменяют менее совершенные морфофункциональные. Мы уделили особое внимание роли тканевых приспособлений в процессе видообразования, так как их возникновение, с одной стороны,— наиболее всеобщее различие между видами, а с другой — потому, что тканевые отличия — это наиболее общие причины различной реакции животных на изменение среды. Однако к тому же результату приводят и нетканевые приспособления, если они ведут к принципиальному изменению нормы реакции вида на изменение условий существования. Специфическая реакция на внешние условия не только делает преобразования популяции необратимыми (критерий подвида), но и обеспечивает специфику их будущего развития. Видообразование — есть реализация этой возможности. Отсюда следует, что исследование специфической реакции разных популяций вида на изменение внешней среды открывает путь к экспериментальному исследованию процесса видообразования. Пользуясь этим критерием, мы получаем возможность изучить те условия, которые ведут к видообразованию до того, как оно фактически осуществилось. Наиболее простой путь решения этой задачи — изучение географической изменчивости близких форм.

Если особенности подвида идут в направлении, характерном для данного вида, есть основания считать, что мы имеем дело с проявлением типичной внутривидовой изменчивости. Наоборот, во всех тех случаях, когда особенности данного подвида нарушают обычные для вида закономерности географической изменчивости, есть основания полагать, что развитие его пошло по пути преобразования некоторых биологических свойств вида. Если, например, в пределах вида северные разновидности крупнее южных, то подвид, представляющий собой исключение из этого правила, должен рассматриваться как зачаток нового типа взаимосвязи со средой, который может послужить основой для возникновения нового вида. То же самое можно сказать и в отношении таких признаков, как окраска, пропорции тела и т. д.

Для большинства видов млекопитающих и птиц, например, характерно увеличение размеров с юга на север. Однако у трехпалого дятла некоторые северные формы мельче южных. Наиболее крупный подвид белой куропатки (Lagopus lagopus major) распространен на юге, в лесостепной зоне. Наиболее крупный подвид белки — телеутка (Sciurus vulgaris exalbidus) заселяет южные лесостепные боры. Наиболее мелкий заяц-беляк (Lepus timidus gidhiganus)

обитает в наиболее суровых климатических условиях — в Восточной Сибири, Якутии.

У близких, но уже консолидированных как виды форм различия в закономерностях географической изменчивости проявляются очень резко, чем подчеркивается различие их реакций на изменение условий существования. Приведем два примера: один — из класса млекопитающих, другой — из класса рептилий.

Лесные мыши Apodemus sylvaticus и A. flavicollis — несомненно два очень близких вида. Отдельные популяции A. flavicollis настолько близки к A. sylvaticus, что без помощи анализа географизической изменчивости сравниваемых форм трудно установить их видовую самостоятельность. Такой анализ, предпринятый А. И. Аргиропуло [1946], показал, например, что Apodemus из Армении — это A. flavicollis, в то время как на основании изолированного изучения только одной этой популяции обосновать подобный вывод было невозможно. А. И. Аргиропуло отметил, что сравниваемые виды резко отличаются по характеру изменчивости: географическая изменчивость A. flavicollis выражена более отчетливо, чем у A. sylvaticus. К тому же, как недавно напомнил Хёрре [Herre, 1964], различная изменчивость этих видов приводит к тому, что в разных частях ареала их сравнительная диагностика основывается на различных признаках (A. flavicollis по окраске неотличима от лесной мыши, но по длине хвоста — это «superflavicollis»).

Два близких вида ящериц — Lacerta agilis и L. viridis на востоке представлены подвидами L. a. exigura и L. v. striata, настолько сходными между собой, что их видовая самостоятельность казалась более чем сомнительной [Cyren, 1924]. Однако географическая изменчивость их резко различна. В результате на западной границе ареала L. agilis и L. viridis выступают как два резко ограниченных вида. Различие в географической изменчивости может привести к тому, что подвиды одного вида могут отличаться между собой сильнее, чем два разных вида. Херре указывает, что различия между Triturus cristatus cristatus и T. c. dobrogocus значительно больше, чем между T. c. carnifex и T. marmoratus. Эти наблюдения приводят автора к очень важному выводу о необходимости учитывать характер изменчивости при диагностике видов. В последнее время описано много случаев различной географической изменчивости близких видов (см. например, [Müller, 1956]). Это освобождает нас от необходимости приводить аналогичные примеры.

Наконец, различная морфологическая реакция разных подвидов на изменения условий существования может быть доказана экспериментально. При разведении Microtus gregalis major в неволе в течение ряда поколений их окраска остается практически неизменной; окраска же M. g. gregalis изменяется, и притом таким образом, что отличия между подвидами становятся еще более резкими. Определение окраски животных проводилось при помощи колориметрирования, установлена статистическая достоверность наблюдающихся изменений [Шварц и др., 1960].

Нарушение типичных для вида закономерностей географической изменчивости может, по нашему мнению, рассматриваться как показатель возникновения принципиально новых взаимосвязей популяций данного вида со средой.

Развиваемая нами точка зрения может встретить естественное возражение. Мы знаем, насколько разнообразны отличия между видами. Можно ли все это разнообразие свести к тканевым различиям? Это возражение требует внимательного анализа.

Мы рассматриваем процесс видообразования как процесс наиболее совершенного приспособления к специфическим условиям среды, как процесс экологический. Для такой постановки вопроса имеются достаточно веские основания, так как процесс эволюции — это процесс адаптивной радиации Жизни, сопровождающийся морфофизиологическим прогрессом. Не случайно с каждой последующей геологической эпохой палеонтолог сталкивается со все более совершенными (с морфофизиологической точки зрения) организмами, со все более насыщенными биоценозами, с прогрессирующей экспансией Жизни по территории и акватории нашей планеты [1]. Это самое общее и неоспоримое доказательство приспособительного характера эволюции. Конкретные доказательства этого положения в буквальном смысле слова неисчерпаемы. Любой вид животных характеризуется биологически, в широком понимании этого слова, отличается своим отношением к среде обитания, своим положением в биоценозе. Нет ни одного вида, который можно было бы рассматривать как исключение из этого правила. Это не правило, а закон.

Видообразованию предшествует длительный период развития популяций (или группы популяций) в своеобразных условиях среды. Это положение следует не только из теоретических соображений, его подкрепляет весь арсенал фактов современной внутривидовой систематики; наиболее резко дифференцированные подвиды — это формы, специфически приспособленные к своеобразным условиям среды. Когда приспособления подобных популяций достигают высокой степени совершенства, они с неизбежностью закона затрагивают и тканевый уровень организации животных. Это вытекает из того, что независимо от конкретной формы приспособления зарождающегося вида преимущество получают особи, поддерживающие свое существование при относительно более экономном обмене веществ. В любых условиях среды животные вынуждены балансировать приток и расход энергии. Поэтому независимо от конкретных приспособительных особенностей рассматриваемых популяций приспособление за счет более экономных биохимических, тканевых (а не морфофункциональных) адаптаций прогрессивно, и чем выше уровень приспособленности популяции, тем большую роль они играют в их жизни.

---

[1] Об этом свидетельствуют не только общие наблюдения, но и строгие расчеты (см., например, [Cole, 1966]).

Мы придаем особое значение тканевым различиям между видами не потому, что они во всех случаях являются важнейшим проявлением этих отличий, а потому, что они всеобщи: в отличие от любых внутривидовых форм виды (в том числе и наиболее близкие) специфичны и на тканевом уровне, так как рано или поздно новый, возникающий вид столкнется с необходимостью экономить энергетические затраты, что с неизбежностью закона приведет к возникновению тканевых адаптаций. Этому замечанию мы придаем особое значение, так как оно помогает избежать недоразумений при оценке развиваемой нами гипотезы.

Изменение особенностей животных на биохимическом уровне вызывает тканевую несовместимость. Приведенные в первой части главы данные делают это утверждение достаточно обоснованным. Однако совершенно естественно, что тканевая несовместимость, возникающая не как специальная защита от межвидовой гибридизации, а как результат приспособительной эволюции популяций, может выражаться в разной степени и форме. Она может проявляться в полной репродуктивной изоляции, но может также проявляться и в понижении жизнеспособности гибридов или гибридных популяций (интегрирование генофонда на новой основе становится невозможным). На генетическом, цитологическом, биохимическом (протеиновом) уровнях это резко различные явления. Вот поэтому на основе гибридизационных экспериментов и «протеиновой таксономии» разграничить резко выраженные подвиды от видов невозможно. На экологическом и эволюционном уровнях это явления одного порядка, так как они обеспечивают самостоятельность близких форм, свидетельствующую о их видовой самостоятельности. Поэтому критерий вида может быть найден только на широкой биологической основе.

Полная репродуктивная изоляция — вторичное явление, вызванное совместным обитанием близких видов (уже видов!). Вид — элементарная система. Интеграция видового генофонда такова, что его «обогащение» за счет генетического материала другого вида ведет к снижению жизнеспособности гибридов или к снижению жизнеспособности и приспособляемости гибридных популяций. Именно это и дает нам право утверждать, что различие между видом и любой внутривидовой формой принципиальное. Можно, конечно, подобрать примеры, вызывающие сомнения в принципиальных различиях между видом и подвидом (существуют формы, таксономический ранг которых определить трудно; отсюда термины: «полувид», «почти вид» и т. д.). Однако это относится к любым биологическим явлениям, они всегда связаны промежуточными случаями. Более того, приходится удивляться, как мало в природе «полувидов» и «почти видов». В любой хорошо изученной группе их количество никогда не достигает и 1%. К тому же преобладающее число сомнительных видов сомнительны только потому, что мало изучены. Отсюда следует, что подвиды и виды — это объективно четко разграниченные природные явления:

виды — самостоятельные единицы эволюционного процесса, подвиды — формы проявления видов. Существование небольшого числа «полувидов» столь же мало компрометирует это утверждение, как наличие интерсексов компрометирует утверждение о наличии у животных только двух полов.

Теоретически мыслимо, что причины возникновения замкнутой системы интеграции генотипов (вида) столь многообразны, что сама попытка найти в них нечто общее заранее обречена на неудачу. Наши исследования показывают, что это не так. Они приводят к выводу о том, что, когда генетические различия между близкими формами определяют различный уровень метаболических процессов клеток и тканей при равной степени энергетических затрат организма в целом, это приводит к их генетической изоляции, вид распадается на два дочерних. Этот процесс сопровождается изменением взаимоотношений животных с внешней средой со всеми вытекающими отсюда последствиями (хиатус, своеобразие географической изменчивости, возникновение полной репродуктивной изоляции и т. п.). Трудно сказать, почему именно та стадия дифференциации популяции, которая распространяется и на тканевый уровень, приводит к изоляции. Можно допустить в порядке рабочей гипотезы, что изменение «биохимии» клеток распространяется и на половые клетки, что ведет к нарушениям баланса между ядром и цитоплазмой зиготы, что является главной причиной нарушений развития гибридов, а начальные стадии этого процесса хотя и не ведут к репродуктивной изоляции, но снижают жизнеспособность и приспособляемость гибридных популяций. Эти интереснейшие вопросы достойны пристального внимания генетиков. Феноменология же процесса нам кажется ясной. Когда прогрессирующее приспособление дифференцированной популяции приводит к изменению энергетики организма — это влечет за собой возникновение нового вида. Внешнее проявление этого процесса — резкое снижение роли морфофункциональных адаптаций в поддержании энергетического баланса организма.

Тканевая специфичность легко обнаруживается современными методами исследования, на которых основана «протеиновая таксономия». Однако с помощью этих методов отграничить виды от внутривидовых форм невозможно, так как «замещение» энергетически невыгодных морфофункциональных приспособлений тканевыми осуществляется на основе преобразования разных биохимических функций. Естественно, что сопряженные изменения иммунологических, электрофоретических, хроматографических и т. п. показателей выражены в разной степени и в разной форме. Таким образом, первая часть этой главы, трактующая вопросы, весьма далекие от экологии (она может быть воспринята как инородное включение в этой книге), приобретает силу важного доказательства экологической сущности процесса видообразования.

Накопление нового материала и анализ новых литературных данных лишь убедили нас в том, что «виды не потому виды,

что они не скрещиваются, а они потому не скрещиваются, что они виды» [Шварц, 1959]. Эта в литературном отношении весьма несовершенная фраза хорошо выражает нашу точку зрения [1]. В процессе внутривидовой дифференциации отдельные популяции приобретают такие особенности, которые как побочный эффект ведут к репродуктивной изоляции. Мы привели большое количество доказательств в пользу этого положения. Здесь нам кажется важным привести еще одно, имеющее очень общий характер. Если бы основой процесса видообразования являлось бы возникновение репродуктивных барьеров, то естественно, что между видами разных организмов степень генетической изоляции была бы примерно равной, так как виды возникали бы после их изоляции. В действительности же это далеко не так. Среди млекопитающих видовые гибриды — относительная редкость, среди рыб — обычное явление. Приведенный выше обзор данных по гибридизации избавляет нас от необходимости приводить дальнейшие примеры. Напомним лишь, что между видами растений генетическая изоляция выражена значительно слабее, чем у животных. С развиваемых позиций эти различия хорошо понятны. У высших животных в силу особенностей их физиологии (строгое постоянство внутренней среды организма) тканевая несовместимость проявляется более резко, чем у рыб, а тем более у растений. Поэтому изменения биохимических особенностей организма, которые у млекопитающих приводят к генетической изоляции, у рыб репродуктивных барьеров не создают. Поэтому если к видам рыб и млекопитающих подходить с одинаковыми морфофизиологическими критериями, то репродуктивная изоляция видов у млекопитающих должна быть неизмеримо большей, чем у рыб. Именно это и имеет место. Развиваемые здесь взгляды находят подтверждение в самых общих различиях между классами. Этот вопрос специально анализируется в отдельной статье [Шварц и др., 1966].

На основании изложенного мы приходим к следующей схеме процесса видообразования:

Развитие популяции
в своеобразной среде
Возникновение необратимых
морфофизиологических особенностей, изменяющих отношение популяции к среде
Прогрессирующее приспособление. Развитие
тканевых адаптаций
Репродуктивная изоляция на основе тканевой несовместимости
Видообразование

---

[1] Почти одновременно с нами к сходному выводу пришел Бодри. Он указывает, что репродуктивная изоляция — второстепенный атрибут вида [Beaudry, 1960].

Глава II

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Первый шаг эволюционного процесса — возникновение внутри вида биологически специфичных популяций, особенности которых наследственно закреплены. Отсюда следует, что любая эволюционная теория должна основываться на современных представлениях о законах генетического преобразования популяций. Это делает необходимым предпослать анализу экологических механизмов эволюционного процесса краткий очерк основных выводов популяционной генетики.

Сущность популяционной генетики сводится к изучению законов динамики генетических вариаций (генов и генотипов) в природных и экспериментальных популяциях животных, растений и микроорганизмов. С общебиологической точки зрения эта задача не менее важна, чем центральная проблема общей генетики — изучение структуры наследственных единиц (генов) и механизмов их действия. Для того чтобы понять все возрастающую роль этой молодой науки в развитии эволюционного учения, необходимо обратиться к истории.

Рождение современной генетики, связанное с вторичным открытием законов Менделя, отнюдь не было встречено дарвинистами с восторгом. Это понятно. Ведь суть дарвинистской теории заключается в творческой роли естественного отбора. Между тем генетики утверждали, что единственная известная форма наследственной изменчивости — это мутации. Но возникновение мутаций в отборе не нуждается. Они появляются спонтанно, в готовом виде, и, как думали ранние генетики, особенности мутаций выражены достаточно резко. Максимум, что может сделать отбор,— это отсечь явно неблагоприятные мутации. Роль сита — не очень-то почетная роль для ведущего механизма эволюционного процесса. Этим и определялась реакция дарвинистов. Они не почувствовали в генетике могучего союзника и отрицали роль мутаций как источника изменчивости живых организмов, на основе чего естественный отбор создал все многообразие живых организмов. Распространению этой точки зрения способствовало и то немаловажное обстоятельство, что почти все известные в то время мутации оказались вредными, а в теоретических работах генетиков того периода проявились механистические тенденции. С другой стороны, дарвинисты еще не понимали, что закон расщепления, независимого распределения признаков и относительного постоянства единиц наследственности (генов) снимает ряд трудностей теории Дарвина.

Само собой понятно, что в трудах разных ученых тенденция противопоставления дарвинизма и менделизма проявлялась в разной степени и в разных формах, но в целом почти 30-летний период начала XX в. можно рассматривать как период самостоятельного развития эволюционного учения и генетики. Решающий шаг к взаимному обогащению этих ведущих разделов естествознания сделал в 1926 г. С. С. Четвериков в статье «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики». В нашу задачу не входит анализ этой замечательной статьи, положившей начало новому направлению и в генетике, и в эволюционном учении. Отметим лишь главное. С. С. Четвериков раскрыл роль дискретных естественных единиц в изменчивости популяции и показал, что на основе мутаций в природных популяциях животных накапливается огромный потенциал изменчивости — «скрытая изменчивость». Этот наследственный потенциал, механизм формирования которого вполне соответствует законам генетики, и есть тот материал, на основе которого работает естественный отбор. Основной вывод С. С. Четверикова получил подтверждение и развитие в трудах плеяды замечательных генетиков, среди которых видное место занимают русские исследователи (Н. П. Дубинин, Н. В. Тимофеев-Ресовский и др.). История науки еще сделает предметом специального анализа этот интереснейший период в развитии биологии. За каких-нибудь десяток лет генетика, рассматривающаяся до работ С. С. Четверикова неясным спутником дарвинизма, стала его основой, а эволюционные работы, не учитывающие достижения генетики, вдруг стали простым анахронизмом. Стало ясным, что именно мутации и есть тот материал, на котором основывается эволюция, а следовательно, все закономерности, касающиеся цитологических основ наследственности и фенотипического проявления мутаций, имеют прямое отношение к дарвинизму, к теории естественного отбора. Симптоматично само название одной из важнейших работ этого периода: «Генетическая теория естественного отбора» [Fisher, 1930]. Возникла новая система идей, суть которой сводится к следующему, источник изменчивости — мутации генов и их рекомбинации. Особо подчеркивается исключительная роль рекомбинаций. Если наследственность животного определяется 1000 генами, каждый из которых может проявляться в 10 аллелях, то это значит, что на основе рекомбинаций может возникнуть 10^{1000} генотипов. Это число превышает число электронов в видимой части Вселенной.

Что же определяет распространение в популяции отдельных генов, что определяет их сочетание в определенные генотипы, наилучшим образом приспособленные к условиям внешней среды? Какую роль в этом процессе играет мутирование? Ответить на эти вопросы методами классической генетики оказалось невозможным. Возникло новое направление генетики — популяционная генетика.

Популяция с точки зрения генетика — элементарная совокупность особей вида, в пределах которой реализуется свободное скре-

щивание, осуществляется свободный обмен генами. Это определяет генетическое своеобразие популяции, ее отличия от других популяций вида. Однако генетическое единство популяции всегда сочетается с ее генетическим разнообразием[1]. Даже родные братья и сестры генетически не идентичны. Это особенно ярко было показано на плодовитых животных, например амфибиях. Потомство от одной пары животных представляет собой популяцию в миниатюре, генетическая разнородность которой остается значительной. Отсюда следует, что любое скрещивание приводит к возникновению новых генетических вариантов.

Это положение существенно отличается от представления генетиков начала века. Не крупные, бросающиеся в глаза наследственные изменения (макромутации — коротконогость овец, резкие отличия в окраске птиц или млекопитающих, изменение структуры волоса или пера и т. д.) определяют различия между особями популяции. Макромутации, как правило, вредны и в природных популяциях проявляются относительно редко. Генетическая индивидуальность животных детерминируется мелкими, нейтральными мутациями, ничтожными изменениями наследственного аппарата клетки, определяющими такие ничтожные особенности животных, как чуть-чуть более светлую или темную окраску, чуть-чуть большие или меньшие размеры тела, ничтожные различия в уровне метаболизма и т. п. Изучая внешние проявления подобных малых мутаций, генетики пришли к выводам, имеющим первостепенное значение для познания механизмов эволюционного процесса. Оказалось, что громадное большинство признаков, которыми отличаются животные в пределах популяции, определяется не одним, а комплексом генов (полигенная детерминированность признаков) и еще большим числом генов-модификаторов. Это страхует организм от случайного вредного изменения генотипа. Если данная особенность организма определяется молекулярной структурой одного из тысяч локусов хромосом, то изменение этого локуса (в результате мутаций или рекомбинаций при скрещивании) неизбежно вызовет заметное изменение морфофизиологических особенностей животного. Если же признак определяется структурой многих локусов, тем более расположенных в разных хромосомах, то возможности случайного нарушения нормального развития сводятся к минимуму. Поэтому понятно, что наиболее важные признаки организма (в особенности его физиологические особенности) застрахованы указанным путем особенно надежно[2]. Свойства части (гена) определяются свойством целого (генома, а весьма вероятно — и половой клетки в целом). Появляются данные,

---

[1] Экспериментально доказано, что даже высокое давление отбора не приводит к генетической однородности популяций. Генетическое разнообразие в модельной популяции дрозофилы сохранилось и после 70 поколений, подвергавшихся отбору [Stebbins, 1965].

[2] С особой убедительностью это было показано в посмертной книге И. И. Шмальгаузена [1964].

показывающие, что дополнительная наследственная информация может кодироваться на более высоком (по сравнению с триплетами ДНК) структурном уровне [Sand, 1965]. Таким путем современная генетика преодолевает известный механицизм ранних представителей. Эти открытия имеют важные следствия в популяционной генетике. Так как малые мутации в большинстве случаев не оказывают видимого влияния на жизнеспособность животного, то это создает условия для их накопления в общем генофонде популяции. В популяции возникает громадный резерв генетических потенций.

Другое, не менее существенное открытие популяционной генетики заключается в повышенной жизнеспособности гетерозигот. Сочетание в едином генотипе разных аллельных генов (разных генетических потенций, унаследованных от отца и матери) повышает жизнеспособность организма. Поэтому даже в том случае, если мутация оказывается вредной, она не исчезает из популяции, так как повышенная гибель гомозигот уравновешивается снижением смертности гетерозигот. Это приводит к тому, что, например, в популяциях человека сохраняются гены, вызывающие в гомозиготном состоянии тяжелые заболевания (в целом их присутствие в популяции оказывается полезным). Естественно, что и это имеет следствием непрерывное обогащение генофонда популяции. Ценность индивида определяется вкладом в популяцию [Stebbins, 1965].

Специальный аспект этой проблемы, представляющий для экологии особый интерес, отмечается в исследованиях Левонтина [Lewontin, 1955] с чистыми и смешанными культурами дрозофилы. Оказалось, что жизнеспособность отдельных генотипов зависит от генетической структуры популяции в целом и не может быть определена на основе изучения жизнеспособности чистых культур отдельных генотипов. В этом отношении исключительный интерес представляют исследования по генетике мимикрии. Изучение различных видов бабочек показало, что подражательная окраска обычно детерминирована одним доминантным геном, но совершенство мимикрии зависит от генома в целом [Sheppard, 1965]. Изучая полиморфный вид Papilio dardanus, Форд [Ford, 1963] установил, что в результате мутаций возникает лишь приблизительное сходство подражателя с моделью, а его совершенствование — это результат преобразования генотипа. Если основной ген ввести в генотип другой расы, то совершенство мимикрии снижается. Снижается и степень доминирования основного гена. Это свидетельствует о том, что и сама доминантность вырабатывалась отбором путем преобразования генотипа разных внутривидовых форм (автор полагает, что это связано с действием супергенов).

Третий вывод рассматриваемого направления популяционной генетики имеет, пожалуй, для развития эволюционного учения еще большее значение. Коль скоро важнейшие биологические особенности организма определяются не единичными генами, а их комплексами и поскольку вредные (в том числе и летальные)

мутации могут оказаться полезными в гетерозиготном состоянии, то из этого следует, что ценность любой мутации определяется не ее индивидуальными свойствами, а свойствами генотипа в целом. Но так как скрещивание приводит к постоянному перемешиванию генов и постоянному изменению генотипов, то в конечном итоге ценность отдельных мутаций определяется свойствами общего генофонда популяции в целом. Весьма существенно, что уже довольно давно были получены прямые экспериментальные доказательства, что гетерозиготы обладают совершенными гомеостатическими реакциями, повышающими приспособленность животных к изменению условий среды [Dobzhansky, Levine, 1955].

Этот вывод имеет исключительное значение. Он показывает, что **популяция — единая целостная система:** изменение отдельных генотипов влияет на общий генофонд популяции, но и изменение генофонда изменяет роль отдельных генотипов и даже отдельных генов в развитии системы. Отсюда единственно возможное заключение: **элементарной единицей эволюционного процесса являются не отдельные особи, а популяции.** Это положение стало основой современного эволюционного учения, его справедливость ежегодно подтверждается новыми экспериментальными исследованиями.

С другой стороны, сказанное ранее показывает, почему, несмотря на то что единичные наследственные изменения (мутации) по своей природе дискретны, изменчивость организмов имеет непрерывный характер. Эта непрерывность есть следствие совокупного действия множества генов и их модификаторов.

Распространение генетических представлений с уровня индивидов на уровень популяционный заставило биологов больше внимания уделить стохастическим процессам и с исторической неизбежностью вызвало появление цикла работ, который может быть назван математической теорией преобразования популяций [Fisher, 1930; Haldane, 1954, 1957; Wright, 1948, 1955]. Эта теория впервые использовала математическое моделирование как средство анализа эволюционных процессов и выявила наиболее общие закономерности, определяющие относительную роль давления отбора, размеров популяции, степени изоляции, типа динамики численности в изменении генетической структуры популяции. Сущность математического направления в популяционной генетике удачно сформулирована Райтом. Он указывает, что математическая теория связывает в единую систему генетику особей и генетику популяций; она основана на моделировании структуры популяций, которая подвергается корректировке на основе сопоставления моделей с полевыми наблюдениями. Важнейшим итогом этого направления работ явилось предсказание явления так называемого дрейфа генов (genetic drift), анализ которого привел к учению о генетико-автоматических процессах [1]. Исследованию степени соответствия

[1] Основы этого учения были по существу заложены С. С. Четвериковым в его представлениях о роли «волн жизни» в микроэволюционном процессе.

математических моделей явлениям, протекающим в природе, был посвящен ряд специальных работ [Wright, 1955; Dobzhansky, 1954, 1955, 1958; Lerner, 1965; Falconer, 1965] и симпозиумов в Италии (1953 г.), США (1960 г.) и в других странах. Тем не менее, как мы попытаемся показать в последующих главах, разрыв между моделью и реальностью все еще продолжает оставаться значительным, что породило некоторые ошибочные представления, имеющие большое значение для развития эволюционной теории.

Необходимость приблизить математическое моделирование эволюционных преобразований к реальной природной обстановке ощущалась уже давно. Это удачно сформулировал Вильямсон [Williamson, 1957], указавший, что математическая теория внутривидовых отношений исходит из упрощенных представлений об однородности особей одного вида и об однородности и замкнутости среды их обитания. Шеппард [Sheppard, 1965] как о чем-то хорошо известном пишет, что современные исследования показали, что отбор работает с большей эффективностью, чем это следует из математического моделирования.

С другой стороны, известные японские генетики Кимура и Ота свою программную статью [Kimura, Ohta, 1974] предваряют утверждением, что эволюция на молекулярном (генном) уровне в значительно большей степени определяется мутационным давлением и случайным дрейфом генов, чем это представляется ортодоксам современного неодарвинизма. В доказательство они ссылаются на работы, показывающие, что скорость эволюции, выраженная числом аминокислотных замещений в различных протеинах, практически тождественна в разных филогенетических линиях и сохраняется постоянной до тех пор, пока сохраняется неизменной функция белка или не изменится его третичная структура.

В более ранней работе Кимура показал, что число аминокислотных различий между α- и β-гемоглобином человека примерно равно числу различий между α-цепью карпа и β-гемоглобином человека [цит. по Kimura, Ohta, 1974]. Это значит, что мутации генных локусов, кодирующих α- и β-цепь, происходили с одинаковой скоростью в двух эволюционных линиях, разошедшихся около 500 млн. лет тому назад. Авторы полагают, что эти и многие аналогичные им данные свидетельствуют о постоянстве процесса молекулярной эволюции.

Примерное постоянство скорости эволюционных преобразований других белков (цитохром С, альбумин фибринопептиды и др.) было продемонстрировано различными авторами. Есть и данные, противоречащие этому утверждению (см., например, [Langley, Fitch, 1973]), однако если сравнение проведено за достаточно длительный период времени, то тезис о постоянстве эволюции белковых молекул кажется в настоящее время хорошо обоснованным. Объяснить это постоянство с позиций неодарвинизма Кимура и Ота [Kimura, Ohta, 1974] считают практически невозможным.

Метод исследования эволюции, основанный на изучении фенотипов, кажется им ограниченным.

Исследования, проведенные в рассматриваемом направлении, показали, что функционально менее важные молекулы или части молекул изменяются в процессе филогенеза быстрее, чем функционально существенные. Так, и в α- и в β-цепи гемоглобина изменение поверхности частей молекулы происходит в 10 раз быстрее, чем в молекулярной структуре гена. Связанные с геном гистидины оказались абсолютно неизменными в течение всей эволюции позвоночных (около 500 млн. лет). Кимура и Ота полагают, что скорость эволюционных субституций в молекулах, изменение которых легко может быть «принято» организмом, близка к скорости спонтанного мутирования, так как изменения молекул легко могут вписаться в популяции, подчиняясь закономерностям дрейфа генов (в противном случае, согласно авторам, пришлось бы предполагать действие интенсивного положительного отбора мутаций, не имеющего видимого биологического значения).

Мутантные субституции, в меньшей степени нарушающие структуру и функции молекулы (консервативные субституции), встречаются чаще. Это соответствует представлению Фича [Fitch W. M., 1972] о «сопутствующе изменяющихся кодонах» (concomitantly variable codons) — коварионах (covarious). Только 10% кодонов в цитохроме С могут принять мутацию в любой момент эволюции. Фич установил, что в α-гемоглобине около 35% коварионов, а в фибринопептиде А — 100%. Из его исследований следует, что если число аминокислотных субституций вычислять на основе коварионов, то скорость эволюции цитохрома С, α-гемоглобина и фибринопептида А оказывается одинаковой.

Дупликация генов считается обязательным условием возникновения гена, обладающего новыми функциями. Наличие генов в двух копиях создает предпосылки для накопления мутаций в одной из них. Это особенно ясно было показано Оно [1973].

Кимура и Ота утверждают, что элиминация явно вредных мутаций и случайное закрепление нейтральных или почти нейтральных мутаций происходят в процессе эволюции значительно чаще, чем это представляется неодарвинистам. Это утверждение авторы рассматривают как развитие своих более ранних представлений о важной роли случайных мутаций в молекулярной эволюции: давление мутаций ведет к эволюционным изменениям, как только преодолевается барьер отрицательного отбора.

Рассмотренное направление популяционной генетики исследует законы формирования генофонда популяции. Другое направление изучает генетическое преобразование популяции при изменении условий внешней среды (изменении направления отбора). В соответствии с изменением направления отбора происходит изменение частоты встречаемости разных генотипов и изменение средней нормы изменчивости популяции в целом. Этот процесс может быть легче всего понят на конкретном примере. Стрептоми-

цин в концентрации 25 мг/кг останавливает рост кишечной бактерии Escherichia coli. Однако если несколько миллионов бактерий выращивать на питательной среде, содержащей стрептомицин, то наблюдатель вскоре обнаружит, что через несколько поколений рост E. coli возобновляется и не прекращается даже при высоких концентрациях антибиотика. Специальный анализ показал, что среди миллионов бактерий (напомним, что популяции бактерий, подобно популяциям любых других существ, генетически разнородны) оказались и такие, которые обладают наследственной стойкостью к стрептомицину. Естественно, что они не были уничтожены и дали новые поколения, не восприимчивые к стрептомицину.

Точно таким же путем в условиях эксперимента были созданы ядостойкие популяции различных насекомых. Они возникают и в природе при бездумном использовании стандартных ядохимикатов. В районах, регулярно обрабатываемых ДДТ, устойчивость некоторых насекомых к яду за 10 лет увеличилась в 100 раз. Резко возросла и устойчивость к ДДТ лягушек [Ferguson, 1963]. Важно отметить, что устойчивость насекомых к ДДТ определяется генами, расположенными во многих хромосомах [Crow, 1960].

Экспериментальные исследования этого направления к настоящему времени насчитываются многими сотнями (общее число работ по популяционной генетике уже давно перевалило за 2000). Их главный итог сводится к нескольким положениям, столь твердо доказанным, что они заслуживали бы возведения в ранг законов популяционной биологии.

1. Чем больше генетическая разнородность популяции и чем больше ее генофонд, тем выше ее жизнеспособность, тем выше ее экологическая способность, тем быстрее и полнее она преобразуется под влиянием измененной среды и соответственного изменения направления отбора. Экспериментально показано, что отбор в течение 15 поколений изменяет устойчивость некоторых экспериментальных популяций Drosophila melanagaster к ДДТ в 600 раз [Benett, 1960].

2. Доказано, что в отдельных случаях преобразование популяции вызывается изменением частоты распространения моногенно детермированных признаков[1]. В других, значительно более частых

---

[1] Блестящий пример изменения генетической структуры популяции подобного типа — возникновение так называемого индустриального меланизма Biston betularia [Kettlewell, 1956] в Англии. Еще в начале XIX в. светлая форма этой бабочки (сс), окраска которой гармонировала с цветом светлых лишайников на коре берез, была широко распространена. Однако по мере того, как под влиянием промышленных дымов кора берез стала темнеть, преимущество стал получать темный мутант carbonaria (СС). В настоящее время сс стали редкостью. Было установлено, что светлая форма действительно чаще поедается птицами, чем покровительственно окрашенные СС и сС.

В отдельных (вероятно, редких) случаях моногенно детерминированными оказываются и биохимические признаки. Это было показано, в част-

случаях изменение отбора ведет к изменению сочетания производителей, к изменению селекционной ценности различного сочетания совокупно действующих генов. Таким путем на основе исходного генофонда возникают новые генотипы, отсутствующие в исходных популяциях.

3. Отбор в течение многих поколений (громадное большинство природных популяций существует сотни и тысячи лет) создал наилучшим образом сбалансированные генотипы и наилучшим образом сбалансированный популяционный генофонд. В этой сбалансированной системе жизнеспособность отдельных генотипов определяется комплексом других. Это значит, что даже если ни темп мутирования, ни его характер не изменяются (зависимость характера мутирования от свойств генотипов — один из сложнейших и еще не решенных вопросов популяционной генетики[1]), то и в этом случае в измененной в результате отбора популяции новые мутации будут иметь уже новое значение, так как они служат основанием для формирования новых генотипов. Это обеспечивает принципиальную безграничность эволюционного прогресса.

Мы видим, что выводы популяционной генетики не противоречат гениальным принципам классического дарвинизма. Наоборот, они наполняют конкретным содержанием расплывчатое понятие Дарвина «неопределенная изменчивость» и позволяют вскрыть конкретные механизмы начальных стадий эволюционного процесса. Однако популяционная генетика породила и некоторые теоретические трудности. Эти трудности прямо или косвенно оказались связанными с анализом темпов эволюционного процесса.

Математический анализ возможной эффективности индивидуального отбора, проведенный Холденом [Haldane, 1954], привел автора к выводу, что в случае горотелической эволюции субституция одного аллеля требует около 300 поколений. Холден полагает, что его вывод соответствует имеющимся данным, характеризующим «средний» темп эволюционного процесса. В это же время принципиально сходные выводы были сделаны на основании экспериментального изучения изменений полигенно детерминированных признаков у дрозофилы [Buzzati-Traverso, 1955]. Было показано, что под влиянием отбора в модельных популяциях такие признаки, как размеры тела или длина крыла, изменяются со скоростью 0,00024% за поколение. Это примерно соответствует максимальной скорости филогенетических преобразований, установленных палеонтологами (индекс высоты черепа в эволюции человека). Автор делает далеко идущий вывод о том, что известные генетические процессы (воспроизводимые экспериментально)

ности, при анализе межлинейных различий мышей по биосинтезу различных кортикостероидов [Badr, Spickett, 1965].

[1] В опытах С. М. Гершензона [1965] с наездником Marmoniella vitripennis были получены данные, показывающие, что у самцов, происходящих от скрещивания двух линий разного географического происхождения, частота возникновения доминантных мутаций повышена.

адекватны механизмам филогенетических преобразований, которые фиксирует палеонтолог. Несмотря на то что в этой главе мы стремимся свести к минимуму элемент дискуссии, нельзя не отметить, что оба автора, выражающие точку зрения большой группы исследователей, рассматривают эволюцию как процесс горотелический. Между тем нет ровно никаких оснований считать доказанным, что скорость эволюционных преобразований стабильна. Однако даже если рассматривать процесс эволюции как горотелический, то и при этом ряд фактов заставляет признать наличие еще каких-то механизмов преобразования популяций, сводимых к понятию «естественный отбор» лишь при самой широкой его трактовке. Ограничимся немногими примерами, так как специальный анализ этого вопроса заслуживает особого рассмотрения.

Завезенный в Америку воробей за 100 лет изменился в такой степени, что по всем таксономическим правилам его следовало бы возвести в ранг резко выраженного подвида. Учитывая различия в условиях существования воробья на новой и старой родине, подобная скорость формообразования явно не укладывается в рамки теории.

О большой скорости эволюционных преобразований свидетельствуют и другие факторы. Озеро Ланао на о-ве Минданао (Филиппины) существует не более 10 000 лет. За это время здесь образовалось не менее 18 видов и 4 родов рыб [Myers, 1960]. Видообразование среди рыб в некоторых озерах Северной Америки происходило столь же быстро [Hubbs, Raney, 1946; Miller, 1961]. В озере Набугато (Уганда) не менее 5 видов рыб (Cichlidae) сформировались за 4000 лет. Домовая мышь, завезенная на Фарерские острова около 300 лет тому назад, изменилась настолько, что некоторые авторы считают ее новым видом [Мауг, 1963]. Весьма вероятно, что подобные явления отнюдь не уникальны, мы просто не научились их наблюдать. Слишком мало внимания уделяется исследованиям морфофизиологических особенностей акклиматизированных форм [Шварц, 1963; Шапошников, 1958], а цитогенетические исследования в широком географическом плане еще до сих пор остаются редкими. Возможно поэтому целый ряд микроэволюционных явлений, протекающих перед нашими глазами, остается незамеченным. Об этом свидетельствуют наблюдения, показавшие, что с 1940 по 1957 г. генетическая структура (частота встречаемости различных хромосомных перестроек) Drosophila pseudoobscura существенно изменялась на громадной территории юго-востока США [Dobzhansky, 1958]. Противоположный пример может быть заимствован из хорошо изученной палеонтологической истории лошадей. У ископаемых предков нашей лошади в связи с приспособлением к питанию жесткой пищей происходило неуклонное увеличение диаметра коренных зубов. Но происходило оно со средней скоростью 0,2 мм за миллион лет. При этом диапазон изменчивости в пределах отдельных популяций достигает 3 мм! Сопоставление этих примеров показывает, что должны быть, помимо

давления естественного отбора, еще какие-то факторы, определяющие скорость эволюционных преобразований популяций. Гипотезы, рассматривающие эти факторы, уже более 20 лет тому назад оформились в теорию генетико-автоматических процессов. Ее развитие связано с именами С. С. Четверикова, С. Райта, Н. П. Дубинина, Э. Майра и некоторых других генетиков и зоологов.

Сущность представлений о генетико-автоматических процессах может быть сведена к следующему. Если какой-то изолированный участок пространства (остров для наземных животных, озеро для рыб и т. п.) заселяется представителями определенного вида, то поселенцы не являются полноценными представителями исходной популяции. Генофонд новой популяции не только обеднен, но и специфичен, так как определяется генотипом особей-основателей. Поскольку заселение новых территорий или акваторий происходит случайно, то и генетическая структура новой популяции в значительной степени обязана случайности. Само собой понятно, что и на новой родине популяция будет подвергаться силам отбора, но так как отбор всегда работает на основе наличного генофонда, то и на результат отбора исходный состав новой популяции не может не повлиять, тем более что приток новых особей извне прекращен (изоляция!). Быстро возникает новая популяция, изменяющаяся в своеобразном направлении. Так, например, на архипелаге островов возникает группа близких форм (подвидов, видов), обособление и морфологическая дифференциация которых происходит значительно быстрее, чем на сплошном участке ареала. Особенности этих форм трудно объяснить только действием естественного отбора, но они могут быть объяснены теорией генетико-автоматических процессов.

Легко понять, что вполне аналогичный принцип действует не только в пространстве, но и во времени. После резкого спада численности вида, вызванного неспецифическим фактором среды (наводнения, бури, весенние снегопады и т. п.), популяция восстанавливается за счет немногих оставшихся в живых особей. Их генофонд по понятным причинам не совпадает с исходным генофондом популяции, поэтому при восстановлении численности срабатывает тот же самый механизм случайного основателя, что и при пространственной изоляции. Не вдаваясь в детали, полезно указать, что согласно большинству теоретических представлений эволюционные преобразования популяций происходят особенно быстро в тех случаях, когда вид представлен относительно изолированными популяциями средних размеров.

В новейшее время связь между динамикой численности и изменением генетического состава популяции экспериментально изучена Кребсом с сотрудниками [Krebs et al., 1973; Krebs, Myers, 1974; Myers, Krebs, 1974]. Заслуживают внимания не только результаты экспериментов, но и логика исследований. Отмечено, что 3—4-летний цикл численности наблюдается у ряда видов грызунов Северной Америки и Европы (отсутствует в тропиках и в

южном полушарии). Авторы обращают внимание, что весенний крах популяции сильнее выражен у самцов, чем у самок, и что после «завершения цикла» судьбу популяции трудно предсказать. Новые подходы к изучению динамики численности грызунов Кребс датирует 1950 годом, выходом в свет первых работ Христиана (Christian), объяснявших крах популяции стресс-реакцией при высокой численности. Однако исследования Читти [Chitti, 1960] показали, что ожидаемый эффект высокой численности наблюдается не у животных, развивающихся при повышенной плотности, а у их потомков. Читти предположил, что в условиях напряженных контактов между отдельными особями способность к размножению сохраняют генетически своеобразные животные. Это утверждение явилось исходным в работах группы Кребса, которые изучили изменения в поведении животных (в частности, их агрессивности) на разных фазах цикла численности. На Microtus pennsylvanicus и M. ochrogaster (изучено 1140 самцов каждого вида) было показано, что самцы в период пика численности отличаются повышенной агрессивностью. Для того чтобы установить, связано ли изменение в поведении животных с изменением генетического состава популяции, были изучены электрофореграммы крови. Вероятные отличия в аминокислотном составе белков плазмы авторы рассматривают в качестве «случайных маркеров, благодаря которым мы можем наблюдать генетические изменения в популяции» [Myers, Krebs, 1974]. Авторы работали с двумя протеиновыми системами, трансферрином (Tf-белок, транспортирующий железо) и лейцин-аминопептидазой (LAP). Оба белка представлены в популяциях грызунов в двух вариантах. Было показано, что изменение численности действительно сопровождается изменением в частоте сравниваемых генов. Особо резкие изменения наблюдались в фазе падения численности. Направление изменений в независимых циклах совпадало. Tf^C/Tf^C выживают в большем числе во время нарастания численности, Tf^C/Tf^E — в период пика, Tf^E/Tf^E — в период падения. Отмечены различия между резидентами и мигрантами. В период нарастания численности выживаемость высокая, селекционные преимущества имеют быстро размножающиеся генотипы[1]. Оставалось, однако, не ясно, является ли изменение генетического состава популяции следствием или причиной изменений численности (как полагал Читти). Авторы ставили эксперименты в вольерах. Было установлено, что в этих условиях плотность в 20 раз превышает плотность свободных популяций, но сильно повреждённая растительность полностью восстанавливается весной. Становится очевидным, полагают авторы, что стресс, связанный с повышением плотности, не может сам по себе вызвать крах популяции. Затем авторы в течение двух лет изы-

[1] Явная логическая ошибка. Наоборот, в период, когда селекционные преимущества «специальных» генотипов не сказываются, в большом числе размножаются генотипы, отличающиеся скоростью размножения.

мали часть популяции и сравнивали резидентов с мигрантами. Среди мигрантов преобладали молодые самки. Таким образом репродуктивный потенциал колонистов существенно повышен. При этом генотип самок-вселенцев резко отличался от генотипа резидентов. Следовательно, генофонд популяции при высокой и низкой численности различен. Авторы полагают, что в популяции существуют два «типа» генотипов — способных быстро размножаться и способных жить при высокой численности. Причину падения численности популяции следует искать в ее генетической структуре.

Проявление генетико-автоматических процессов в пространстве получило известность как принцип Майра, во времени — как принцип Райта. В ряде работ они достаточно четко формулируют теоретическое кредо «синтетической теории эволюции».

Райт [Wright, 1948, 1955, 1959] подчеркивает, что эволюция определяется действием ряда факторов: мутаций, отбора, случайных факторов. Наиболее эффективным «механизмом эволюции» Райт считает подразделение видовой популяции на частично изолированные локальные популяции, дифференциация которых происходит под совместным действием случайных процессов (принцип основателя) и индивидуального и межпопуляционного (interdeme selection) отбора. Еще более определенен в своих суждениях Майр [Mayr, 1954]. «Изоляция немногих индивидов («основателей») из изменчивой популяции, расположенной по пути потока генов, медленно протекающего по ареалу любого вида, производит внезапное изменение генетической среды большинства локусов. Это изменение — действительно наиболее сильное генетическое изменение (за исключением полиплоидии и гибридизации), которое может возникнуть в популяции, так как оно может воздействовать на все локусы одновременно. Действительно, оно может принять характер «генетической революции». В дальнейшем эта «генетическая революция», возникающая благодаря изоляции популяции-основателя, может приобрести свойства цепной реакции. Изменение в любом локусе в свою очередь воздействует на селективную ценность во многих других локусах, пока система не достигнет нового состояния равновесия». В одной из своих последних работ Майр [Mayr, 1965] находит возможным утверждать, что под влиянием отбора генотипы почти автоматически преобразуются гармоническим образом.

Таким образом, генетики, а следом за ними и многие зоологи и ботаники пришли к выводу, что эволюционный процесс определяется естественным отбором, изоляцией и динамикой численности (волны жизни). Разные авторы придают этим факторам эволюционного процесса различные значения, но в целом эта концепция признается большинством биологов. Как уже указывалось, наиболее крупные эволюционисты отлично понимают, что в своем современном виде теория эволюции еще далека от абсолютного совершенства. Но ведь это можно сказать про любую естественно-

научную теорию. И, подобно любой теории, она должна развиваться. Каковы же пути развития теории эволюции органического мира? Здесь мы покидаем твердую почву уже давно завоеванных наукой фактов и становимся на неизмеримо более зыбкий грунт гипотез.

Несомненно, что в ближайшем будущем значение популяционно-генетических исследований не только не уменьшится, но и значительно возрастет. Об этом свидетельствуют работы последних лет, вскрывшие ряд принципиально новых закономерностей. Так, за последний 10-летний период было показано, что уровень интеграции генотипа в процессе эволюции возрастает, что обогащение популяционного генофонда сопровождается увеличением резерва генетических потенций отдельных индивидов и соответственно с этим роль изоляции зависит от того, из каких популяций происходят животные-основатели [1], что при скрещивании двух популяций, спустя несколько десятков поколений, возникает новая популяция, новая полигенная система, лучше приспособленная к условиям внешней среды. Трудно переоценить значение подобных исследований для совершенствования теории эволюции. Но нам кажется, что любая степень их развития не решит поставленной задачи во всей ее неимоверной сложности. На чем основывается это ответственное утверждение?

Несомненно, первый шаг эволюционного процесса заключается в преобразовании популяций. В этом направлении популяционная генетика сделала исключительно много: основные пути процесса вскрыты и могут быть воспроизведены в эксперименте. Однако эволюция не исчерпывается ее первым шагом. Объяснить эволюцию — это значит вскрыть механизмы видообразования с той степенью детальности, которая позволила бы управлять ими.

---

[1] Как мы попытаемся показать в дальнейшем, это положение имеет исключительное значение для понимания экологических механизмов эволюционного процесса. Важно поэтому подчеркнуть, что оно основано на строгих экспериментальных фактах [Carson, 1961]. Популяции Drosophila robusta из центра ареала вида, отличающиеся высокой степенью генетической разнородности, характеризуются большой генетической емкостью (storage capacity) отдельных кариотипов. Это доказывается тем, что модельные популяции, возникающие от одной пары мух-основателей, не отличались от популяций, основателями которых было большее число индивидов. С другой стороны, было показано, что обогащение генофонда подобных популяций путем скрещивания их с мухами из периферийных популяций не вызывает обычного эффекта повышения жизнеспособности популяции. Это свидетельствует, по мнению автора, о ее генетической насыщенности. Дело генетиков — проанализировать механизмы этих интереснейших явлений. Здесь же важно отметить, что они хорошо согласуются со многими наблюдениями экологов, которые имеют в рамках нашей темы исключительное значение.

Глава III

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ФЕНОТИПА

Основанное на огромном экспериментальном материале и современных теоретических представлениях убеждение в ненаследуемости благоприобретенных признаков явилось объективной и субъективной причиной резкого снижения интереса к исследованию непосредственных реакций организмов на изменения условий их существования и развития. Между тем характер фенотипических реализаций наследственной программы играет решающую роль в эволюционном процессе. Важно поэтому разобраться в том, каков диапазон фенотипической изменчивости в разных группах организмов. Здесь в дальнейшем под фенотипическими изменениями мы понимаем любые морфофизиологические изменения животных, не связанные с изменениями их наследственности.

Убеждение в том, что фенотипическая изменчивость прямого отношения к эволюционному процессу не имеет, приводит к тому, что даже в серьезных современных монографиях ограничиваются хорошо известными примерами, указывающими на связь фенооблика животных и растений с условиями их развития. Вот уже почти сто лет из учебника в учебник, из сводки в сводку кочуют одни и те же примеры, изменение формы листа стрелолиста при росте в воде и под водой, увеличение массы мышц в процессе тренировки и т. п. Важно поэтому показать, что, во-первых, и указанные простейшие примеры различной фенотипической реализации одной и той же генетической программы в действительности отнюдь не простые биологические явления и, во-вторых, они затрагивают лишь одну из многих сторон проблемы, оставляя в тени не менее важные и интересные закономерности.

Простейшая фенотипическая реакция организма: в ответ на повышение физических нагрузок масса мышц возрастает. Но механизм этой реакции весьма сложен. Ограничимся кратким описанием эндокринных механизмов ее реализации.

В ответ на изменение условий среды, требующих интенсификации двигательной активности животного, увеличивается продукция анаболических стероидных гормонов, производных тестостерона, андростерон-диола и 19-нортестостерона. Биологические свойства анаболических гормонов хорошо известны, но механизм их действия изучен хуже. Показано, однако, что они воздействуют на белковый обмен, задерживают азот в клетках, стимулируют синтез белка. Синтез и накопление белка в скелетных мышцах,

миокарде, почках, печени, нервных клетках увеличиваются. Под влиянием анаболитов изменяется и минеральный обмен организма: в клетках задерживается калий, фосфор и сера в необходимых для синтеза белка соотношениях. Как следствие всех этих процессов происходит значительный рост мышечной массы [Семенов, Шаев, 1975]. Таким образом, фиксируемая простейшая фенотипическая реакция имеет в своей основе изменение активности внутриклеточных ферментных систем, принимающих непосредственное участие в синтезе белка. Биологическая целесообразность комплекса указанных реакций подчеркивается и тем обстоятельством, что анаболические гормоны способны компенсировать метаболические изменения, вызываемые стрессом. В естественной среде обитания ситуации, требующие повышенной двигательной активности, как правило, вызывают состояние психического напряжения и усиленную секрецию гормонов. Однако, с другой стороны, усиленная секреция анаболических гормонов вызывает множество сопутствующих изменений физиологии организма, многие из которых могут привести к нежелательным (возможно, патологическим) последствиям (нарушение генеративного цикла[1], нарушение нормальной функции печени и почек и т. п.).

Становится очевидным, что даже простейшие фенотипические реакции в действительности определяются сложнейшими физиологическими механизмами, совершенство которых проверено отбором в процессе эволюции любого вида.

Раньше (буквально лет 10 назад) дело казалось относительно простым: если популяции отличались «стабильными» признаками — их особенности считались наследственными, в противном случае — ненаследственными, фенотипическими. Сейчас положение существенно изменилось. Было показано, что даже такие «стабильные» признаки, как краниологические особенности млекопитающих, в определенных условиях подвержены сильнейшей фенотипической изменчивости [Dehnel, 1949], а изменения пропорций тела и черепа животных (один из излюбленных признаков таксономистов) могут быть вызваны не менее просто, чем изменения веса резервного жира (пример крайне лабильного показателя). Изменение скорости роста вызывает изменения конституции животных, которые по своим масштабам не уступают различиям между многими подвидами.

Работы школы Денеля указывают на возможность очень существенных межпопуляционных отличий, основанных на фенотипических механизмах. Об этом свидетельствуют и другие исследования, в том числе довольно старые. Так, Клятт [Klatt, 1926, цит. по Hesse-Doflein, 1943] еще в 20-х годах указывал, что кормление тритонов мясом моллюсков приводит к ускорению их роста,

---

[1] Экологически аналогичное явление: потеря репродуктивной функции у крыс, адаптированных к низкому барометрическому давлению.

которое связано с гиперфункцией гипофиза. При этом меняется и форма тела: голова укорачивается, нижняя челюсть удлиняется. Работа Клятта находит себе подтверждение в последующих исследованиях [Mihail, Asandei, 1961], показавших, что кормление мясом моллюсков активизирует гипофиз и ведет к увеличению нарастания веса головастиков на 60%. Можно полагать, что и «эффект Денеля» имеет в своей основе эндокринологический механизм. С исследованиями Денеля перекликаются выводы некоторых проведенных на амфибиях экспериментов, которые указывают на сезонную изменчивость особенностей скелета [Cohen, 1962]. У беспозвоночных животных условия среды могут явиться непосредственной причиной кардинальных изменений в морфологии и физиологии. Г. Х. Шапошников [1965, 1966] показал, что при воспитании тлей Dysophis anterisci на разных кормовых растениях можно получить формы, приближающиеся к различным видам. Более того, автор утверждает, что возникшие таким путем формы теряют способность к скрещиванию, но оказываются плодовитыми при скрещивании с другими видами. Возможно, что на конечные выводы автора в какой-то мере повлияла недостаточная разработанность систематики тлей, но его исследования свидетельствуют очень ярко о громадном влиянии внешних условий на морфофизиологические особенности насекомых.

Во многих случаях внешняя среда действует как переключатель, определяющий ход развития по одному из нескольких возможных альтернативных путей. Изменение концентрации солей в среде вызывает глубокую перестройку внутриклеточной организации у Naegleria gruberi (Bistadiidae). Эти простейшие, развиваясь на сухом субстрате в присутствии бактерий, имеют амебоидную форму; развиваясь в воде, они образуют жгутики, а вся клетка удлиняется и приобретает структуру, характерную для жгутиковых [Willmer, 1956]. У пресноводной улитки Theodoxus fluviatilis встречаются три резко различных типа окраски. Оказалось [Neumann, 1959], что простое изменение внешних условий (температуры, pH и содержания солей в воде) вызывает проявление окраски того или иного типа. У парамеций незначительное изменение окружающих условий приводит к проявлению различных антигенов [Beale, 1954].

Анализируя значение подобных наблюдений, Уоддингтон [1964] пишет: «...незначительное изменение окружающих условий приводит к появлению тех или иных наследственных потенций особи. Однако у Theodoxus fluviatilis эти потенции не абсолютно исключают одна другую и могут выявляться одновременно, так что пятнистая и поперечная модели накладываются друг на друга. Кроме того, фенотипические признаки в данном случае гораздо сложнее, чем антигены Paramecium. В образовании пятнистой или поперечной окраски участвует очень большое число взаимодействующих клеточных процессов, что неизбежно связано с деятельностью многих генов. Поэтому те факторы (будь то генетические

факторы или факторы внешней среды), которые приводят к образованию той или иной окраски, по-видимому, действуют как переключатели, направляющие развитие в сторону образования одной из двух альтернативных систем, каждая из которых значительно более сложна, чем система образования одного антигена у Paramecium. Быть может, наиболее близким примером служит переключение между жгутиковой и амебоидной формами у Naegleria».

Сходные, но, пожалуй, еще более интересные наблюдения были сделаны на бабочках рода Papilio (см. обзор [Sheppard, 1959]). У P. machaon было обнаружено, что при окукливании гусениц на листьях куколки приобретают зеленую окраску, при окукливании на коре — коричневую. Сходное происходит и у P. polyxenea. Анализ этих наблюдений показал, что зеленые и коричневые куколки отличаются не только окраской, но и скоростью развития: большинство коричневых куколок перезимовывает, зеленые дают бабочек осенью. В данном случае мы сталкиваемся с очень интересной формой полиморфизма, который основан не на существовании в популяции двух резко различных генотипов, а на разном проявлении одного генотипа. Этот тип полиморфизма может быть назван фенотипическим полиморфизмом (environmental polymorphism [Sheppard, 1959]). Биологическое значение фенотипического полиморфизма понятно: зимовка куколок на листьях практически невозможна, и поэтому криптические (под цвет листа) куколки должны закончить превращение как можно раньше. Эти наблюдения очень ясно показывают, что простейшее изменение внешних условий (цвет субстрата) может привести к кардинальным изменениям физиологических особенностей животных (скорость развития). Характер влияния среды на организм определяется, естественно, не только природой действующего фактора, но и генетической спецификой организма (утверждение о том, что наследуются не признаки, а норма реакции, воспринимается сейчас как аксиома). Значит, одно и то же наследственное изменение вызывает различное фенотипическое действие в зависимости от того, в какой среде развивается животное. Особенно резко это проявляется в тех случаях, когда на первый план выступает так называемый вторичный эффект действия генов, суть которого заключается в том, что относительно второстепенные генетические различия влекут за собой многообразные и резко выраженные морфофизиологические следствия, которые не имеют собственной генетической основы. В качестве примера можно привести мутацию frizzled у кур. Непосредственное проявление этой мутации — скручивание перьев, вторичный эффект (связанный с нарушением нормального поддержания теплового баланса) — интенсификация метаболизма, гипертрофия желудочков аорты, увеличение общего объема крови, учащение сердцебиения, увеличение размеров кишечника, надпочечников и щитовидной железы [Landauer, 1946].

Особенности frizzled нельзя назвать фенотипическими, так как они связаны с определенной мутацией, но их трудно назвать и генетическими особенностями, так как в разной среде эффект мутации приводит к резко различным морфологическим последствиям. Вновь открытые проявления закономерностей морфофизиологических корреляций ставят перед зоологами новый круг вопросов, объединяемых общей задачей: не ограничиваться описанием отличий между сравниваемыми формами, а выяснять их приспособительную и генетическую природу. Вряд ли нужно доказывать, что решение этой задачи позволило бы мобилизовать накопленный за многие десятилетия материал, характеризующий морфологическую специфику близких форм различного таксономического ранга для решения современных проблем эволюционного учения.

Сопоставление приведенных здесь данных показывает, во-первых, что прямое влияние среды может вызвать у популяций изменения таксономического масштаба; во-вторых, межпопуляционные отличия очень редко (вероятно, никогда) не определяются или фенотипическими, или генетическими механизмами, они определяются и различиями в генетическом составе популяций, и различиями в условиях среды. Отсюда следует, что только комплексные, эколого-генетические исследования могут содействовать принципиальному прогрессу теории микроэволюции. При этом нельзя забывать, что возможны и крайние сложные случаи, анализ которых приводит к заключению о необходимости учитывать наиболее сложные механизмы эпигенетики при рассмотрении, казалось бы, очень простых природных ситуаций. С какими трудностями можно при этом столкнуться, хорошо показывает интереснейшее исследование Бернетта [Barnett, 1956], которое заслуживает того, чтобы его рассмотреть более детально.

На мясных складах мыши образуют стойкие популяции при температуре —10°. За счет физической терморегуляции мыши к столь низкой температуре приспособиться не могут (мелкие размеры тела!), и пути их адаптаций к условиям жизни в холодильниках остаются невыясненными. В опытах автора лабораторные мыши воспитывались при температуре —3° в течение многих поколений. Было установлено, что в полном согласии с теорией незначительное улучшение теплоизоляционных свойств покровов не могло быть причиной их быстрой приспособляемости. Этот вывод был блестяще подтвержден и тем, что способность адаптироваться к холоду была констатирована и у мутантов, лишенных волосяного покрова. Калориметрические расчеты показали, что подопытные животные приобрели способность лучше использовать питательные вещества. Это нашло себе косвенное подтверждение в том, что лактирующие самки подопытных мышей на каждые 10 г молодняка потребляли меньше корма, чем в контроле. При разведении на холоде генетически разнородной популяции лабораторных мышей этот результат можно было бы приписать

отбору холодостойких генотипов (смертность молодняка первых двух поколений колебалась от 40 до 80%, затем она снижалась до 10% в 12-м поколении). Однако совершенно такой же результат был получен автором при работе с инбредированной линией мышей: их холодостойкость увеличилась, смертность молодняка уже в 7—10-м поколениях снизилась до 5—10%, вес тела увеличился, увеличилось содержание жира в организме. Автор считает аксиомой, что отбор в сильно инбредированной линии бессилен, и объясняет полученные результаты физиологическими особенностями матерей, приспособившихся к низким температурам (это подтвердили опыты с подменой пометов). В целом автор считает результаты опытов загадочными. В другом исследовании того же автора [Barnett, Coleman, 1960] показано, что условия среды определяют и результаты внутривидовой гибридизации: было установлено, что при скрещивании двух инбредных линий мышей гетерозис проявляется значительно сильнее, если до скрещивания животные содержались при низкой температуре.

По-видимому, Бернетт прав, результаты его опытов в самом деле загадочны, так как трудно объясняются ортодоксальными генетическими представлениями. Для их объяснения нужно, вероятно, прибегнуть к анализу данных, характеризующих феномен специфических ингибиторов [Lenick, 1963], который объясняет влияние физиологических особенностей матери, приобретенных в процессе развития в своеобразной среде, на морфофизиологические особенности потомства. Необходимо, видимо, также вспомнить и о недавно обнаруженном явлении «необычной наследственности» [Tamsitt, 1961; Dawson, 1965; Falconer, 1965], показывающем, что в определенных условиях в потомстве доминируют признаки матери (так называемый материнский эффект). Дело генетиков — разобраться в тех выводах, которые следуют из работ, подобных исследованию Бернетта. Экологу же крайне важно учитывать, что один и тот же внешний эффект может быть вызван различными генетическими механизмами, в том числе и очень сложными, комплексными. Это свидетельствует о том, что межпопуляционные различия не только безгранично разнообразны, но и основаны на практически безгранично разнообразных механизмах. Даже незначительное преобразование популяции — сложнейшее биологическое явление. Представление о том, что в одних случаях оно основано на генетико-автоматических механизмах, в других — на действии индивидуального естественного отбора, в третьих — на действии отбора группового, в четвертых — на фенотипических механизмах, в пятых — на ассимиляции приобретенных признаков (принцип Уоддингтона) и т. п., не выдерживает критики. Логично полагать, что в каждом акте преобразования популяции участвуют различные механизмы в разном сочетании. Их совместное действие и приводит к тому эффекту, который мы непосредственно фиксируем,— к преобразованию популяции.

Поэтому представляется важным детально проанализировать механизмы, приводящие к изменению в процессе онтогенеза признаков, которые до последнего времени считались наиболее стабильными, не изменяющимися при изменении условий среды.

Многие наиболее существенные особенности таксонов разных рангов (от подвидов до семейств и отрядов) определяются закономерностями роста животных, определяющими формирование их важнейших особенностей. Наиболее ярким проявлением этих закономерностей является аллометрический рост, определяющий морфологические различия между животными разных размеров. Проблеме аллометрического роста посвящены сотни работ. Однако исследования описательного направления резко преобладают над экспериментальными. Это объясняет парадоксальную по существу ситуацию: несмотря на громадный накопленный в литературе эмпирический материал, ни в одной из работ (в том числе и теоретических обобщениях) нет даже попытки объяснить те физиологические и морфогенетические механизмы, которые определяют аллометрический эффект и формируют фенотип животного. С другой стороны, изучение аллометрического роста уже со времен Т. Хаксли быстро оформилось в самостоятельное направление. Это несомненно способствовало углубленному изучению проблемы, но вместе с тем привело к известной ее изоляции, к определенному отрыву от других направлений, изучающих рост с других (отнюдь не альтернативных) теоретических и экспериментальных позиций.

Интересуясь экологической детерминированностью явлений морфогенеза, в нашей лаборатории около 20 лет тому назад были поставлены исследования по изучению общих закономерностей роста позвоночных животных. Исследования развивались в следующих направлениях: экспериментальное изучение явлений аллометрии (основные работы проведены В. Г. Ищенко); изучение взаимосвязи морфогенеза животных со скоростью их роста; изучение биологических особенностей сезонных генераций животных, характеризующихся разной скоростью роста (основные работы проведены нами, А. В. Покровским, В. Г. Оленевым); экспериментальное изучение скорости роста и развития личинок земноводных (основные исследования О. А. Пястоловой). Результаты работ в указанном направлении нашли отражение в многочисленных публикациях, здесь же мы даем их синтез.

Основные выводы работ по экспериментальному изучению аллометрии могут быть проиллюстрированы исследованием, проведенным при сопоставлении двух подвидов узкочерепной полевки [Ищенко, 1966]. Для сравнения был использован материал из вивария нашей лаборатории, так как различия, проявляющиеся между подвидами в равных условиях, с большим основанием можно рассматривать как наследственные, а не модификационные. Просмотрено было 144 черепа M. gregalis gregalis, 228 черепов M. g. major и 68 черепов их гибридов (F_1). Кроме того, автор

воспользовался промерами 587 черепов M. g. major от животных, добытых К. И. Копеиным на п-ове Ямал в 1956—1957 гг.

Сравнение роста отдельных частей черепа (длины зубного ряда, скуловой ширины, ширины межглазничного промежутка, высоты черепа) по отношению к кондилобазальной длине черепа, а также относительного роста размеров черепа и длины тела показало, что изучаемые подвиды в условиях вивария характеризуются специфическими аллометрическими зависимостями (см. табл. 7). Это еще раз подтверждает, что морфологические разли-

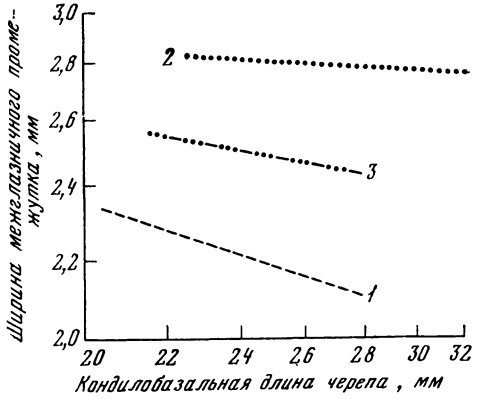


Рис. 3. Изменение ширины межглазничного промежутка (в мм) относительно размеров черепа у Microtus gregalis gregalis (*1*), M. g. major (*2*) и их гибридов (*3*)

чия между данными подвидами наследственны, а не обусловлены действием внешних факторов. Гибриды этих подвидов по абсолютным значениям признаков занимают промежуточное положение [Шварц и др., 1960]. Однако, как видно из табл. 7, это промежуточное положение достигается различными путями. Для величины межглазничного промежутка свойственно промежуточное значение a и b, следовательно, данный признак, как, впрочем, и все наследуемые промежуточно в F_1, является полигенным, а полигенность, как известно,— один из надежных способов защиты нормального формообразования [Шмальгаузен, 1964].

В основном M. g. gregalis и M. g. major характеризуются близкими значениями a, но различными значениями параметра b. Это наблюдается при сравнении относительного роста кондилобазальной длины черепа, высоты и скуловой ширины его, т. е. тех частей, для которых характерна обычная аллометрия (положительная или отрицательная). Однако что касается ширины межглазничного промежутка, то изучение его роста показало, что у M. g. major величина этой части при изменении размеров черепа почти не меняется (a=—0,041), а у M. g. gregalis для этого признака характерна энантиометрия (a=—0,319), т. е. с увеличением размеров черепа величина межглазничного промежутка убывает (рис. 3). В абсолютном выражении межглазничный промежуток у M. g. major значительно шире, чем у M. g. gregalis.

Возникает вопрос: каким образом при дифференцировке вида Microtus gregalis и при образовании M. g. major изменилась аллометрическая зависимость — понадобилось ли при этом дополнительное мутирование, изменившее скорость роста, или для отбора было достаточно вариантов, имеющихся в популяции M. g. gregalis? Анализ нашего материала показал, что особи M. g. gregalis, обладающие наибольшим значением межглазничного промежутка для данного подвида (2,5—2,6 мм) и составляющие в лабораторной популяции 10,5%, характеризуются почти тем же аллометрическим показателем межглазничного промежутка, что и M. g. major (a — 0,080). Из этого можно предположить, что в процессе выделения подвида M. g. major для «слома» аллометрической зависимости достаточно было имеющегося в пределах M. g. gregalis многообразия, тем более что по этому признаку между данными подвидами хиатуса нет.

Но главное внимание мы считаем необходимым обратить на следующее. Если бы при расселении M. g. gregalis на север отбор шел только в направлении увеличения размеров тела и черепа, без изменения аллометрической зависимости между межглазничным промежутком и кондилобазальной длиной черепа, то в силу обратной корреляции между этими признаками у M. g. gregalis абсолютное значение межглазничного промежутка у M. g. major оказалось бы настолько мало, что его явно не хватило бы для нормального функционирования черепа. Экстраполируя аллометрическое уравнение, мы получили, что при простом увеличении черепа M. g. gregalis у крупных особей M. g. major ширина межглазничного промежутка должна бы составлять 1,8 мм и менее, т. е. череп был бы весьма подвержен механическим повреждениям. Следовательно, отбор по одному признаку (размеры черепа) невозможен и мог идти лишь в направлении одновременного изменения ряда признаков, в том числе и величины межглазничного промежутка, причем основным матералом для него, на наш взгляд, является внутрипопуляционная изменчивость M. g. gregalis.

Интересно, что в дикой популяции M. g. major обнаруживается значительная индивидуальная изменчивость ширины межглазничного промежутка (от 2,4 до 3,4 мм, особи со значением межглазничного промежутка более 3 мм составляют 21,6% ямальской популяции). Сравнивая аллометрические зависимости животных, добытых осенью 1956 г. и ранней весной 1957 г., мы получили различные аллометрические зависимости для этого признака. Для животных, добытых осенью 1956 г., зависимость между шириной межглазничного промежутка и кондилобазальной длиной черепа выражается уравнением

$$y=11{,}84x^{-0{,}430}\ (n=121),$$

а для животных, добытых весной 1957 г.,— уравнением

$$y=4{,}50x^{-0{,}144}\ (n=124).$$

Таблица 7

Значения параметров аллометрических уравнений для двух подвидов узкочерепной полевки и их гибридов

Признак	M. g. gregalis		M. g. major		M. g. gregalis × × M. g. major, F_1	
	b	a	b	a	b	a
Кондилобазальная длина черепа	3,990	0,394	3,500	0,431	2,500	0,501
Ширина межглазничного промежутка	6,140	−0,319	3,240	−0,041	4,470	−0,178
Скуловая ширина	0,249	1,200	0,244	1,216	0,167	1,320
Длина зубного ряда	1,014	0,522	0,587	0,698	1,053	0,520
Высота черепа	1,980	0,436	1,790	0,476	2,076	0,430

Однако в состав животных, добытых весной, входят особи, родившиеся под снегом, развивающиеся в иных условиях, чем добытые осенью. Это и могло быть причиной изменения аллометрической зависимости. Однако если взять весной только перезимовавших особей (n=32), то эта зависимость будет иметь вид $y=6{,}78x^{-0{,}266}$, т. е. тоже отличный от зависимости, характеризующей животных, добытых осенью. Особи, добытые осенью и перезимовавшие, развивались в равных условиях, и поэтому различия в аллометрических зависимостях в данном случае могут быть объяснены элиминацией животных в течение зимнего периода, сменой генотипического состава популяции. Аналогично можно предположить, что с продвижением на север M. gregalis крупные особи с наибольшим межглазничным промежутком сохранялись, обратные же варианты элиминировались, что в конце концов и привело к изменению аллометрической зависимости.

Если объединить особей M. g. major, добытых в природе в разные годы (а при обработке виварного материала использовались животные, забитые в разное время в течение трех лет), то зависимость между межглазничным промежутком и кондилобазальной длиной черепа выразится уравнением $y=10{,}18x^{-0{,}391}$, т. е. величина a будет сходна с таковой у M. g. gregalis, а параметр b отличен ($P<0{,}001$). Это еще раз подтверждает, что отбор при выделении подвида M. g. major мог идти только в направлении одновременного изменения как размеров, так и пропорций за счет имеющегося в пределах M. g. gregalis многообразия. По-видимому, для форм, характеризующихся наличием «отрицательного роста» каких-либо частей, отбор в направлении изменения только размеров тела невозможен.

Изменение аллометрических зависимостей свидетельствует о далеко зашедшей морфологической дифференциации, приведшей к генетической разнокачественности M. g. gregalis и M. g. major.

Гибридизация этих подвидов также подтверждает генетическую разнокачественность их. Изучение аллометрического роста черепа по отношению к размерам тела показало, что для гибридов характерен иной тип аллометрической зависимости, не промежуточный и не имеющийся у родительских форм (рис. 4): мелкие гибридные особи имеют череп такой же величины, как мелкие M. g. gregalis, а крупные гибриды характеризуются индексом черепа, свойственным крупным M. g. major. Это представляет большой интерес и, по-видимому, связано с изменением скорости роста у гибридных особей. Во всяком случае, генетическая разнокачествен-

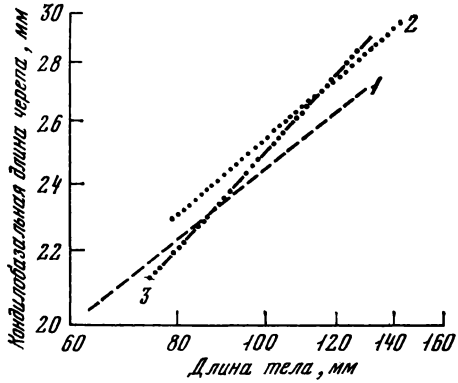


Рис. 4. Рост черепа относительно общих размеров у Microtus gregalis gregalis (*1*), M. g major (*2*) и их гибридов (*3*)

ность родительских форм обусловила то, что при смешении разных генотипов возникли новые, а это нашло фенотипическое отражение в изменении аллометрической зависимости [Ищенко, 1966].

В заключение подчеркнем: можно считать экспериментально доказанным, что фактор b при изменении условий существования животных резко изменяется, а остается в пределах генетической «нормы» даже при резких изменениях жизни животных, но у животных генетически своеобразных изменяется. Экологическая целесообразность этих изменений доказана. Оставалось, однако, не ясным, могут ли быть преодолены законы аллометрии при изменении фундаментальных физиологических особенностей животных. Наблюдения в природе давали основания полагать, что ответ на этот вопрос может быть получен при изучении морфологических особенностей животных, характеризующихся разной скоростью роста [Шварц, 1961б].

Исследования, проведенные на многих видах полевок, показали, что сезонные генерации характеризуются комплексом биологических особенностей. Грызуны, родившиеся весной, быстро растут, достигают половой зрелости в возрасте около месяца (у полевки-экономки и узкочерепной полевки известны случаи полового созревания в возрасте 9—10 дней), приносят несколько пометов молодняка и к осени (в возрасте 5—6 месяцев) вымирают со всеми признаками старости. Этому заключению не противоре-

чат данные, свидетельствующие о том, что в лабораторных условиях виды полевок могут жить до трех лет, сохраняя в состоянии явной старческой дряхлости способность к размножению.

Осенние генерации грызунов после краткого периода ювенильного роста прекращают расти; скорость клеточного деления существенно снижается, у корнезубных полевок прекращается рост коренных зубов; скорость нарастания веса хрусталика глаза (один из наиболее универсальных признаков старения) резко снижается, инволюция тимуса прекращается. Весной грызуны, родившиеся во второй половине лета предшествующего года, в возрасте 9—11 месяцев сохраняют все признаки физиологической юности. Возобновление роста весной совпадает с увеличением веса тимуса и с началом полового созревания. Их дальнейшее развитие практически совпадает с развитием грызунов весенней генерации, которые младше их почти на год.

Эти данные однозначно свидетельствуют о том, что скорость процесса старения млекопитающих не фиксирована наследственностью в жестких пределах и может быть увеличена в 2—3 раза, и, что наиболее важно, не за счет продления заключительных этапов онтогенеза (активная старость), а за счет увеличения продолжительности юности. Общий вывод проведенных исследований в нашей лаборатории обосновывается значительным материалом. Он был получен при изучении многих видов полевок и мышей, в том числе и на представителях субарктической фауны. В последнем случае у полевок фаза «физиологической юности» растягивается почти на целый год [Пястолова, 1971]. Общие выводы этих исследований были подтверждены на американских грызунах и насекомоядных. Ряд физиологических особенностей осенних генераций, естественно, связывается с торможением процессов старения. Среди них по понятным причинам особое значение имеют снижения уровня обмена и замедленный темп клеточного деления. Однако полностью приписать различия между генерациями указанным особенностям рискованно.

В связи с рассматриваемым вопросом особый интерес представляют данные, показывающие, что разные генерации отличаются различной скоростью роста и различными пропорциями тела. С наибольшей полнотой этот вопрос был изучен на узкочерепной полевке [Шварц и др., 1960]. Сравнивались два подвида — M. g. gregalis Pall. и M. g. major Ogn. Было установлено, что наряду с окраской различия в общих размерах тела — одно из основных отличий между сравниваемыми формами. Насколько существенны эти различия, видно из табл. 8, в которой представлены данные, характеризующие максимальные размеры тела и черепа полевок обоих подвидов.

Сложнее устанавливаются различия в пропорциях тела и черепа. Дело в том, что, как показали исследования, проведенные в нашей лаборатории, пропорции тела и черепа грызунов зависят не только от абсолютных размеров животных (аллометрический

Таблица 8

Максимальные размеры тела и черепа (в мм) M. g. gregalis и M. g. major

Подвид		Вес тела	Длина тела	Кондилобазальная длина
M. g. gregalis (Курганская область)		49,7	120,0	27,1
M. g. gregalis	(виварий)	42,5	120,0	26,9
M. g. major	(п-ов Ямал)	67,7	148,0	30,0
M. g. major	(виварий)	86,5	137,0	30,0

рост), но и от условий, в которых проходят их рост и развитие, от скорости их роста.

Так как условия развития и скорость роста животных в разное время года различны, можно было бы ожидать, что пропорции тела животных, добытых в разное время года, будут различными даже и в том случае, когда для сравнения подбираются особи одинаковых размеров.

Таблица 9 показывает, что эти различия проявляются отчетливо при анализе природных популяций. Они настолько значительны, что заставляют сомневаться в реальности различий между подвидами не только в тех случаях, когда сравниваемые формы представлены особями, отличающимися по размерам, но и когда они добыты в разное время года. Из таблицы видно, что в течение года происходит вполне закономерное изменение в пропорциях тела и черепа животных, которое наблюдается во всех размерных и возрастных группах. При этом очень важно отметить, что различия в пропорциях тела и черепа животных одного размера, но добытых в разное время года, могут быть больше, чем у животных разных размеров, но добытых одновременно. Отношение скуловой ширины к кондилобазальной длине черепа с увеличением размеров тела животных закономерно увеличивается. Однако у полевок весом от 10 до 20 г, добытых в июле, относительная скуловая ширина черепа больше, чем у полевок весом 30—40 г, добытых весной.

В табл. 10 приведены сравнительные данные, характеризующие пропорции тела и черепа старых особей двух подвидов полевок. Из них видно, что у M. g. major хвост короче, задняя ступня длиннее, относительная длина лицевой части черепа больше, межглазничный промежуток значительно шире, высота черепа меньше. Большинство этих различий проявляется и при сравнении животных других размеров (табл. 11).

Однако эти различия могут быть выявлены лишь при соблюдении тех условий сравнения, о которых мы говорили выше. Следует поэтому особо подчеркнуть, что если сравнивать животных

Таблица 9

Изменение пропорций тела и черепа M. g. major в зависимости от общих размеров и времени добычи животных

Показатель	Весовая группа, г											
	10—20					20—30					30—40	
	Число обследованных особей											
	3	6	12	27	15	13	35	29	20	22	11	49
	Время добычи											
	15.IV—20.V	1—20.VI	1—15.VII	1—30.VIII	10.IX—15.X	15.IV—20.V	1—20.VI	1—15.VII	1—30.VIII	10.IX—15.X	15.IV—20.V	1—20.VI
Отношение скуловой ширины к кондилобазальной длине черепа	0,474	0,499	0,520	0,497	0,495	0,496	0,498	0,492	0,497	0,503	0,508	0,519
Отношение длины лицевой части черепа к мозговой	1,49	1,61	1,47	1,58	1,53	1,51	1,58	1,44	1,49	1,50	1,15	1,53
Отношение ширины межглазничного промежутка к кондилобазальной длине черепа	0,108	0,112	0,144	0,134	0,133	0,107	0,111	0,135	0,129	0,125	0,104	0,105
Отношение наибольшей высоты черепа к кондилобазальной длине	0,331	0,342	0,411	0,384	0,367	0,336	0,342	0,347	0,372	0,362	0,325	0,335
Отношение кондилобазальной длины к длине тела	0,266	0,242	0,239	0,263	0,271	0,253	0,234	0,215	0,246	0,258	0,236	0,226
Отношение длины хвоста к длине тела	0,222	0,212	0,194	0,241	0,233	0,228	0,215	0,208	0,223	0,223	0,203	0,207
Отношение длины ступни к длине тела	0,178	0,163	0,182	0,191	0,168	0,157	0,157	0,165	0,175	0,182	0,155	0,152

Таблица 9 (окончание)

Показатель	Весовая группа											
	30—40			40—50				50 и выше				
	Число обследованных особей											
	35	17	17	19	17	15	3	2	7	24	5	1
	Время добычи											
	1—15.VII	1—30.VIII	10.IX—15.X	1—20.VI	1—15.VII	1—30.VIII	10.IX—15.X	15.IV—20.VI	1.VI—20.VI	1.VII—15.VII	1.VIII—30.VIII	10.IX—15.X
Отношение скуловой ширины к кондилобазальной длине черепа	0,529	0,528	0,525	0,525	0,527	0,534	0,534	0,526	0,537	0,539	0,534	0,564
Отношение длины лицевой части черепа к мозговой	1,46	1,51	1,54	1,55	1,49	1,55	1,52	1,59	1,52	1,50	1,52	1,54
Отношение ширины межглазничного промежутка к кондилобазальной длине черепа	0,123	0,122	0,107	0,104	0,109	0,105	0,099	0,097	0,098	0,101	0,093	0,098
Отношение наибольшей высоты черепа к кондилобазальной длине	0,365	0,347	0,344	0,335	0,351	0,341	0,329	0,325	0,326	0,333	0,319	0,331
Отношение кондилобазальной длины к длине тела	0,207	0,227	0,233	0,218	0,192	0,224	0,234	0,228	0,213	0,204	0,214	0,231
Отношение длины хвоста к длине тела	0,207	0,251	0,244	0,194	0,209	0,230	0,232	0,224	0,208	0,206	0,234	0,153
Отношение длины ступни к длине тела	0,151	0,152	0,156	0,146	0,138	0,147	0,150	0,152	0,141	0,132	0,136	0,153

Таблица 10

Основные показатели пропорций тела и черепа M. g. gregalis и M. g. major (старшая возрастная группа, вес тела 40–50 г, животные добыты в августе)

Показатель	M. g. major	M. g. gregalis
Отношение скуловой ширины к кондилобазальной длине черепа	0,534	0,498
Отношение лицевой части черепа к мозговой	1,55	1,40
Отношение ширины межглазничного промежутка к кондилобазальной длине черепа	0,105	0,088
Отношение кондилобазальной длины к длине тела	0,224	0,223
Отношение длины хвоста к длине тела	0,230	0,250
Отношение длины ступни к длине тела	0,147	0,142

Примечание. Было исследовано 15 экземпляров M. g. major и 8 — M. g. gregalis.

без учета их размеров и времени добычи, то даже по тем признакам, по которым M. g. major и M. g. gregalis отличаются особенно отчетливо, между ними могут не обнаружиться различия. Это может быть проиллюстрировано следующим примером. Отличия в длине ступни у рассматриваемых подвидов очень велики, но даже при сравнении серии одинаковых по размерам животных между ними не обнаружится различий, если M. g. major будут собраны в июне, а M. g. gregalis — в сентябре. Если M. g. gregalis собраны весной, а M. g. major — осенью, то между ними трудно будет обнаружить отличия и в ширине межглазничного промежутка.

Нам представляется, что приведенные здесь наблюдения дают основания для утверждения, что, несмотря на резкие морфологические различия между двумя подвидами, в определенных условиях развития у каждого из них могут развиваться признаки, идентичные признакам другого подвида. Существо различий между двумя резко дифференцированными формами заключается в закономерностях их морфогенеза.

Наши суждения об особенностях помесных животных по рассматриваемым в этом разделе признакам основываются на обследовании 17 зверьков. Соответствующий материал представлен в табл. 12. Его сопоставление с материалами, характеризующими важнейшие признаки родительских форм, показывает, что по тем признакам, по которым M. g. gregalis и M. g. major отличаются вполне отчетливо, помеси занимают промежуточное положение. Это свидетельствует о генетической (полигенной) закрепленности особенностей морфогенеза животных.

Существенные отличия M. g. gregalis от M. g. major проявляются в размерах. В их основе лежат особенности роста сравнивае-

мых форм. Изучение скорости роста значительного числа животных в условиях вивария показывает, что эти различия между ними статистически реальны и весьма значительны (исследования А. В. Покровского). Из сводной диаграммы (рис. 5) видно, что в равных условиях содержания M. g. major к месячному возрасту обгоняют в весе животных южного подвида в среднем на 6 г, т. е. примерно в 1,5 раза.

Как известно, скорость роста грызунов находится в очень тесной зависимости от времени их рождения. Эта зависимость проявляется и при содержании животных в виварии. Для нас представляют особый интерес те различия, которые проявляются в этом отношении между разными формами. При сопоставлении рис. 6 и 7 видно, что разница в скорости роста между M. g. gregalis и M. g. major осенью (в сентябре) значительно более существенна, чем летом (в июне). Это является следствием различий в сезонной изменчивости скорости роста сравниваемых форм. В июне скорость роста M. g. gregalis значительно выше, чем в сентябре. Различия же июньских и сентябрьских M. g. major не превышают тех различий, которые могут быть обнаружены между двумя наудачу взятыми группами особей одного времени рождения. Это значит, что M. g. major характеризуется не только большей скоростью роста, но и относительно большим его постоянством, относительно меньшей зависимостью от сезонной смены условий среды.

Помеси по скорости роста занимают обычно промежуточное положение между родительскими формами. Ни одна из 21 помес-

Таблица 11

Пропорции тела и черепа M. gregalis сравниваемых подвидов
(младшая возрастная группа, вес тела 10—20 *)

Время добычи	Отношения								
	скуловой ширины к кондилобазальной длине черепа			длины лицевой части черепа к мозговой			ширины межглазничного промежутка к кондилобазальной длине черепа		
	M.g. major		M.g. gregalis (Курганская обл.)	M.g. major		M.g. gregalis (Курганская обл.	M.g. major		M.g. gregalis (Курганская обл.)
	Байдарацкая губа	Обская губа		Байдарацкая губа	Обская губа		Байдарацкая губа	Обская губа	
Июнь — июль	0,509	0,546	0,491	1,54	1,50	1,48	0,128	0,147	0,115
Август	0,497	0,496	0,455	1,58	1,54	1,41	0,134	0,125	0,108
Сентябрь — октябрь	0,495	0,485	0,446	1,53	1,52	1,44	0,133	0,121	0,096

* Для таблицы использованы 65 особей M. g. major с побережья Байдарацкой губы Обской губы (соответственно 7, 10 и 44), 23 особи M. g. gregalis — из Курганской обл.

ной полевки, рост которых в сопоставимых условиях удалось проследить в течение нескольких месяцев, не имела средней скорости роста животных северного подвида, родившихся в одном с ними месяце.

Подводя итог проведенной работе, подчеркнем, что животные, родившиеся в разное время года, характеризуются не только разной конституцией, но и разными закономерностями ее формирования. Рассмотренные материалы служат этому разносторонней аргументацией. Поэтому лишь для иллюстрации выделим из табл. 9 следующие данные. M. g. major, добытые ранней весной в рассмотренных размерных группах, характеризуются следующим отношением длины черепа к длине тела: 0,266; 0,253; 0,236; 0,228. Идеальное подтверждение классического примера: с увеличением размера тела относительные размеры головы снижаются. Но животные самой меньшей группы, добытые в середине лета, характеризуются таким же индексом черепа (0,239), что и самые крупные животные, добытые поздней осенью. Так как использованный пример служит обязательной иллюстрацией аллометрии не только в зоологической, но и в антропологической литературе, мы считаем себя вправе подвести итог в необычной для зоолога форме: изменение условий развития приводит к тому, что младенец приобретает конституцию старика, а старик — младенца. Совокупность приведенных данных дает основания полагать, что этот своеобразный парадокс развития в первую очередь определяется скоростью роста животных. Важность вопроса определила целесообразность постановки специальных исследований.

Отношения											
наибольшей высоты черепа к кондилобазальной длине			кондилобазальной длины черепа к длине тела			длины хвоста к длине тела			длины ступни к длине тела		
M.g. major		M.g. gregalis (Курганская обл.)	M.g.major		M.g. gregalis (Курганская обл.)	M.g. major		M.g. gregalis (Курганская губа)	M.g. major		M.g. gregalis (Курганская обл.)
Байдарацкая губа	Обская губа		Байдарацкая губа	Обская губа		Байдарацкая губа	Обская губа		Байдарацкая губа	Обская губа	
0,377	0,450	0,398	0,241	0,237	0,249	0,203	0,203	0,251	0,172	0,180	0,133
0,384	0,378	0,349	0,263	0,253	0,266	0,241	0,241	0,284	0,192	0,180	0,166
0,367	0,359	0,340	0,271	0,279	0,285	0,233	0,227	0,265	0,191	0,188	0,170

(в июне — июле — 18, в августе — 27, в сентябре — октябре — 15), 61 — с побережья (3, 3 и 17).

Таблица 12

Основные показатели пропорций тела и черепа помесей M. g. major × M. g. gregalis

Показатель	Июнь			Июль		
	Возрастные группы (вес тела в г)					
	10—20	20—30	50 и выше	10—20	30—40	40—50
Отношение скуловой ширины к кондилобазальной длине черепа	0,497	0,471	0,518	0,489	0,480	0,517
Отношение лицевой части черепа к мозговой	1,56	1,48	1,36	1,46	1,43	1,52
Отношение ширины межглазничного промежутка к кондилобазальной длине черепа	0,134	0,110	0,089	0,126	0,094	0,095
Отношение наибольшей высоты черепа к кондилобазальной длине	0,379	0,337	0,327	0,381	0,366	0,330
Отношение кондилобазальной длины черепа к длине тела	0,249	0,243	0,219	0,252	0,216	0,224
Отношение длины хвоста к длине тела	0,224	0,237	0,242	0,211	0,212	0,291
Отношение длины ступни к длине тела	0,184	0,148	0,137	0,182	0,136	0,135

Показатель	Август		Декабрь	
	Возрастные группы (вес тела в г)			
	10—20	40—50	10—20	20—30
Отношение скуловой ширины к кондилобазальной длине черепа	0,422	0,488	0,465	0,514
Отношение лицевой части черепа к мозговой	1,45	1,55	1,47	1,52
Отношение ширины межглазничного промежутка к кондилобазальной длине черепа	0,120	0,093	0,105	0,099
Отношение наибольшей высоты черепа к кондилобазальной длине	0,365	0,318	0,358	0,361
Отношение кондилобазальной длины черепа к длине тела	0,258	0,232	0,279	0,231
Отношение длины хвоста к длине тела	0,254	0,255	0,247	0,271
Отношение длины ступени к длине тела	0,192	0,143	0,200	0,146

Скорость роста органа определяется его собственным возрастом и степенью дифференцировки. С возрастом животных различия в собственном возрасте органов сглаживаются и соотносительная скорость роста частей тела животного изменяется [Шмальгаузен,

1935]. Законно полагать, что все условия, интенсифицирующие рост, будут оказывать на различные органы в соответствии со степенью их дифференцировки различное влияние[1]. Изменение пропорций тела животных становится в связи с этим неизбежным. С другой стороны, это объяснение различий между животными разных генераций находит себе прямую поддержку в некоторых новейших экспериментальных исследованиях [Widdowson, Mc Cance, 1960; Dickerson, Widdowson, 1960], показавших, что осо-

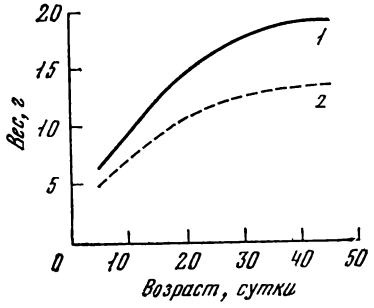


Рис. 5. Скорость роста Microtus gregalis major (*1*) и M. g. gregalis (*2*)

бенности конституции животных находятся в отчетливой связи со скоростью их роста.

К решению поставленной задачи мы подошли двумя путями. Сопоставлялись размеры тела и черепа животных, родившихся и выросших в неволе, т. е. тех, скорость роста которых может быть точно определена. Для сравнения должны были быть использованы животные с совершенно одинаковыми размерами тела, рост которых идет с разной скоростью. Так как период роста грызунов по сравнению с общей продолжительностью их жизни очень велик, то подбор соответствующих групп животных сопряжен с большими трудностями. Эти трудности увеличиваются и в силу того, что быстро растущие животные обычно оказываются и более крупными, а пользоваться для сравнения животными, находящимися еще в периоде юношеского роста, по вполне понятным причинам нельзя. Поэтому даже в условиях большого вивариума подбор массового материала, пригодного для сравнения в интересующем нас плане, затруднен.

В нашей работе использован следующий материал, характеризующий особенности конституции животных в зависимости от скорости их роста: степные пеструшки (Lagurus lagurus) — 275 экз., полевки Миддендорфа (Microtus middendorffi) — 49, северный подвид узкочерепной полевки (M. gregalis major) — 70, южный подвид узкочерепной полевки (M. g. gregalis) — 70, помеси

[1] «Мало дифференцированная, молодая протоплазма богаче нуклеопротеидами и способна к высоким уровням синтеза роста» [Никитин, 1961].

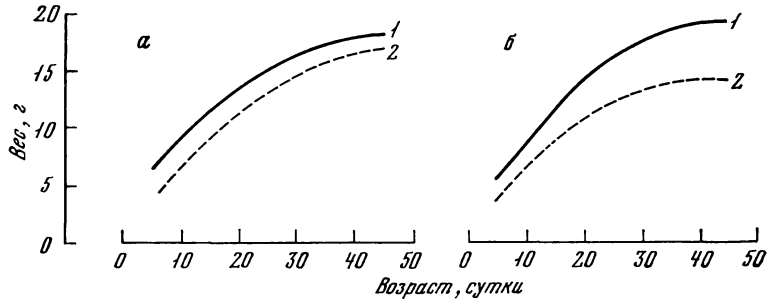


Рис. 6. Скорость роста Microtus gregalis major (*1*) и M. g. gregalis (*2*) июньских (*а*) и сентябрьских (*б*) пометов

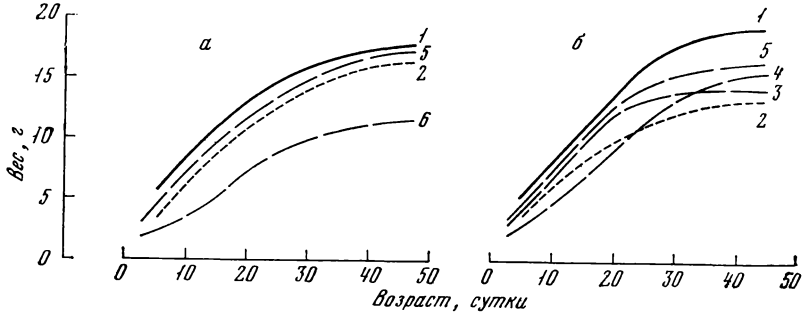


Рис. 7. Скорость роста Microtus gregalis major (*1*), M. g. gregalis (*2*), помесей: ♂ M. g. major ×♀ M. g. gregalis (*3*), ♂ M. g. major ×♀ (♂ M. g. gregalis ×♀ M. g. major) (*4*), ♂ M. g. gregalis ×♀ (♂M. g. gregalis ×♀ M. g. major) (*5*), ♂ (♂ M. g. gregalis ×♀ M. g. major) ×♀ M. g. gregalis (*6*) июньских (*а*) и августовских (*б*) пометов

этих двух подвидов узкочерепной полевки — 95. Использован материал, полученный в виварии нашей лаборатории под руководством А. В. Покровского, советами которого мы пользовались и при анализе данных. Принцип подбора животных для сравнения ясен из приведенного ниже описания отдельных экспериментов. Суждение о достоверности выводов основывалось на биометрической обработке полученных данных.

Другой путь решения задачи заключался в изучении пропорций тела и черепа таких видов животных из природных популяций, сравнительный возраст которых может быть точно определен. В качестве объекта исследования была избрана ондатра.

В табл. 13 представлен материал, характеризующий краниологические особенности двух размерных групп степных пеструшек: крупных (длина тела 92—105 мм) и мелких (длина тела 80—85 мм). Каждая из этих групп в свою очередь подразделена

Таблица 13

Краниологические признаки (в мм) степных пеструшек в зависимости от скорости их роста
(лабораторная колония)

Показатель	Длина тела	Кондило-базальная длина черепа	Скуловая ширина	Ширина межглазничного промежутка	Длина зубного ряда	Длина лицевой части черепа	Высота черепа
Первая размерная группа (длина тела 80–85 мм)							
Группа животных, растущих медленно	84,0±0,523	21,9±0,266	13,9±0,160	2,57±0,049	5,37±0,086	7,98±0,139	7,1±0,105
Группа животных, растущих быстро	82,8±0,688	20,5±0,192	12,5±0,108	2,67±0,037	5,06±0,049	7,15±0,102	7,4±0,219
Достоверность различий между группами	1,4	4,0	4,8	1,9	3,1	4,8	1,1
Отношение индексов животных сравниваемых групп		0,256 / 0,247	0,612 / 0,610	0,117 / 0,130	0,245 / 0,247	0,364 / 0,348	0,322 / 0,360
Вторая размерная группа (длина тела 92–105 мм)							
Группа животных, растущих медленно	95,0±0,617	22,5±0,244	13,7±0,152	2,60±0,052	5,50±0,048	8,20±0,098	7,3±0,071
Группа животных, растущих быстро	96,2±1,17	22,0±0,141	13,4±0,124	2,80±0,046	5,30±0,049	7,83±0,078	7,6±0,066
Достоверность различий между группами	0,91	1,7	1,4	3,1	3,1	3,27	3,1
Отношение индексов животных сравниваемых групп		0,237 / 0,229	0,610 / 0,608	0,115 / 0,127	0,246 / 0,245	0,365 / 0,351	0,324 / 0,345

на медленно и быстро растущих животных. Из таблицы видно, что при совершенно одинаковых размерах тела пропорции тела и черепа медленно и быстро растущих животных оказываются существенно различными.

У медленно растущих животных кондилобазальная длина черепа, скуловая ширина, длина зубного ряда и лицевой части больше, а высота черепа и ширина межглазничного промежутка меньше, чем у растущих быстро. Относительно замедленный рост черепа быстро растущих животных сопровождается и известными изменениями его пропорций. Череп их не только абсолютно, но и относительно более высокий и широкий, с менее развитой лицевой частью.

Попытаемся оценить масштабы различий между животными медленно и быстро растущими. Для этого сопоставим особенности этих двух групп с особенностями животных различных размеров, определяемыми законами аллометрического роста.

В табл. 14 представлены данные, показывающие изменения пропорций тела и черепа пеструшек соответственно изменениям их размеров. По размерам черепа быстро растущие животные первой группы (длина тела 80—85 мм) отличаются от медленно растущих больше, чем «средние» пеструшки с длиной тела 86—90 мм от пеструшек 75—80 мм. Для скуловой ширины и высоты черепа отличия между сравниваемыми группами соответствуют отличиям животных длиной тела 76—80 и 91—95 мм (!). Аналогичная закономерность отчетливо проявляется и при рассмотрении второй размерной группы (длина тела 92—105 мм). Аналогия с тем, что наблюдается в природных популяциях,— полная!

Эти данные показывают, что различия в скорости роста могут полностью замаскировать проявление законов аллометрии. У крупных, но медленно растущих животных индекс черепа может быть больше, чем у более мелких, но быстрее растущих.

Чтобы закончить пример с пеструшками, необходимо затронуть еще один вопрос. Как мы уже указывали, быстро растущие животные оказываются, как правило, и более крупными. Поэтому группа медленно растущих представлена в нашем материале в среднем животными более старшими, чем группа быстро растущих. В связи с этим можно было бы полагать, что отмечаемые нами различия — возрастные. Однако если часть признаков быстрорастущих особей действительно характерна для молодых животных (большая высота черепа и меньшее развитие лицевой части), то другие (меньшая относительная длина черепа) свойственны, наоборот, более старым животным.

То, что отдельные признаки животных рассматриваемых нами групп в известной степени определяются их возрастом, несомненно, но данные свидетельствуют и о самостоятельном влиянии скорости роста. Этот вывод подтверждается следующими наблюдениями. Даже из очень большого материала (в нашем виварии ежегодно проходят через различные эксперименты несколько ты-

Таблица 14

Краниологические особенности (в мм) степных пеструшек в зависимости от размеров тела
(лабораторная колония)

Размерная группа (длина тела, мм)	Длина черепа		Скуловая ширина		Ширина межглазничного промежутка		Длина зубного ряда		Длина лицевой части черепа		Высота черепа	
71–75	19,7±0,213 / 0,268	(21)	12,1±0,128 / 0,614	(21)	2,6±0,059 / 0,132	(21)	4,9±0,047 / 0,249	(21)	6,8±0,111 / 0,345	(21)	7,0±0,066 / 0,355	(21)
76–80	20,7±0,185 / 0,264	(29)	12,6±0,092 / 0,608	(29)	2,6±0,033 / 0,125	(29)	5,0±0,054 / 0,241	(29)	7,4±0,087 / 0,357	(29)	7,1±0,070 / 0,343	(29)
81–85	21,4±0,215 / 0,256	(29)	13,0±0,133 / 0,607	(29)	2,6±0,031 / 0,121	(29)	5,2±0,058 / 0,242	(29)	7,7±0,11 / 0,360	(29)	7,2±0,055 / 0,326	(29)
86–90	21,5–0,134 / 0,243	(43)	13,2±0,110 / 0,613	(41)	2,6±0,026 / 0,120	(43)	5,3±0,039 / 0,246	(43)	7,7±0,071 / 0,357	(43)	7,2±0,55 / 0,335	(41)
96–100	22,2±0,148 / 0,228	(42)	13,5±0,107 / 0,613	(39)	2,7±0,032 / 0,120	(41)	5,4±0,043 / 0,240	(42)	8,0±0,063 / 0,360	(42)	7,4±0,041 / 0,333	(37)
101–105	22,9±0,135 / 0,221	(17)	14,1±0,152 / 0,617	(17)	2,7±0,057 / 0,112	(17)	5,5±0,065 / 0,241	(17)	8,3±0,096 / 0,375	(17)	7,5±0,062 / 0,320	(17)
106–114	24,0±0,290 / 0,221	(9)	14,8±0,183 / 0,617	(9)	2,7±0,048 / 0,112	(9)	5,8±0,090 / 0,241	(9)	9,0±0,097 / 0,375	(9)	7,7±0,108 / 0,320	(8)

Примечание. В числителе — абсолютное значение признака в мм, в знаменателе — индекс; в скобках — число обследованных особей.

сяч особей разных видов грызунов) трудно подобрать группу животных, которая при строго одинаковых размерах тела и одинаковом возрасте обладала бы разной скоростью роста. После тщательного отбора нам удалось подобрать 26 таких особей. В группе с длиной тела 86—95 мм у медленно растущих особей в возрасте 100—123 дней индекс высоты черепа оказался в среднем 0,322±0,003, у быстро растущих — 0,336±0,003 (достоверность различий 3,55). В группе с длиной тела 91—100 мм в возрасте 96—123 дня соответственные величины равны 0,318±0,004 и 0,322±0,003 (достоверность различий 2,86). Эти данные показывают, что даже наиболее выраженный возрастной признак (высота черепа) изменяется в зависимости от скорости роста и независимо от возраста.

О самостоятельном значении скорости роста в формировании пропорций черепа свидетельствуют и данные табл. 13 и 14. Различия между быстро и медленно растущими животными первой размерной группы в индексе высоты черепа (0,322 и 0,360), несмотря на одинаковые размеры и сопоставимый возраст, больше, чем между находящимися еще в периоде юношеского роста juvenis (длина тела 65—70 мм) и самыми крупными и старыми особями с длиной тела, превышающей 100 мм.

Анализ материала привел к заключению, что скорость роста в первый период жизни накладывает неизгладимый отпечаток на конституцию взрослых и старых животных. Изучение этой закономерности могло быть проведено путем изучения частной корреляции между размерами животных в возрасте одного месяца и развитием черепа.

Метод частного коррелирования позволяет устранить влияние какого-либо фактора (переменной) на связь других двух по формуле

$$r_{xyz} = \frac{r_{xy} - r_{xz} r_{yz}}{\sqrt{(1 - r_{xz}^2)(1 - r_{yz}^2)}},$$

где x, y, z — соответственные переменные. Если взять три переменные величины (в нашем случае — скорость роста животного, его размеры и размеры черепа) и определить корреляции между каждой парой переменных, то появляется возможность исключить одну из них (в данном случае — размеры животного, так как их связь с размерами черепа твердо установлена) и тем самым определить корреляцию двух других переменных, которая соответствует совокупности отобранной так, что эта третья переменная оставалась бы константной.

Применив метод частного коррелирования, мы определили связь между скоростью роста в первый период жизни (выраженной в весе тела в возрасте одного месяца) и относительной длиной черепа (индекс черепа). Были получены следующие коэффициенты корреляции [r — коэффициент корреляции, p — уровень

существенности корреляции):

	r	p
Степная пеструшка	−0,97±0,06	0,01
Узкочерепная полевка		
северный подвид	−0,370±0,157	0,05
южный подвид	−0,08 (нет корреляции)	
Полевка Миддендорфа	−0,67±0,09	0,01

Как видно, у трех форм, выращенных в нашем виварии, установлена отчетливая отрицательная корреляция между весом тела в первый месяц жизни (скоростью роста) и размерами черепа. Отсутствие корреляции у южного подвида узкочерепной полевки, вероятно, связано с какими-то нарушениями в развитии, отразившимися и на закономерностях их роста [1].

При наличии большого материала, допускающего разбивку животных на группы, можно анализировать связь скорости роста животных с отдельными признаками путем вычисления соответствующих коэффициентов общей корреляции в пределах отдельных размерных групп.

Так, например, у M. gregalis major коэффициент корреляции между весом тела в первый месяц жизни и длиной лицевой части у животных первой размерной группы (длина тела 80—90 мм) равен — 0,41±0,2 (достоверность 1,84), второй группы (90—100 мм) — 0,65±0,14 (достоверность 4,6) и третьей группы (110—120 мм) — 0,59±0,27 (достоверность 2,2).

Совокупность приведенных данных показывает, что зависимость пропорций тела и черепа животных от скорости роста находит себе экспериментальное подтверждение и проявляется у всех изученных в этом отношении видов.

По понятным причинам изучение интересующей нас закономерности в природных условиях возможно только на видах, методика определения возраста которых хорошо разработана. Поэтому в качестве объекта исследования была выбрана ондатра. Для определения ее возраста мы использовали разработанную в нашей лаборатории В. С. Смирновым [Смирнов, Шварц, 1959] простую и достаточно точную методику.

Осенью 1955 г. в Лебяжьевском ондатровом хозяйстве (Курганская область) была отловлена серия молодых ондатр текущего года рождения, которых разбили на две размерные группы (по техническим причинам в качестве показателя размеров был использован вес тушки без шкурки и кишечника [2]). Внутри отдель-

---

[1] В нашем виварии в годы, когда проводились описанные эксперименты, южные узкочерепные полевки «шли» хуже других форм. Несколько раз наблюдалось прекращение их размножения и повышенная смертность.

[2] Это представляло особые удобства в связи с тем, что в данном случае мы не ограничивались изучением пропорций черепа, а попытались также установить зависимость между скоростью роста животных и весом их внутренних органов.

ных размерных групп животные были разбиты на возрастные группы. Возраст ондатр оценивался по высоте коронки и длине корня зубов (чем ниже коронка и длиннее корень, тем старше животное). Достоверность этой методики была проверена нами ранее на очень большом материале и полная надежность ее была доказана.

Очевидно, что для находящихся в периоде роста животных установление их размеров и возраста создает надежные предпосылки для суждения о скорости их роста: при одинаковых размерах животные старшего возраста растут медленнее, младшего — быстрее.

Анализ данных (табл. 15) показывает, что по двум краниологическим показателям (длина диастемы и скуловая ширина) и по размерам внутренних органов (сердце, печень, почки) быстро растущие животные отчетливо отличаются от медленно растущих. При этом необходимо обратить внимание, что группа растущих медленно представлена в нашем материале несколько более крупными животными, размеры их органов меньше, чем у растущих быстро, что значительно увеличивает надежность выводов.

Таким образом, результаты полевых и лабораторных наблюдений принципиально совпадают: скорость роста определяет морфологические различия между животными одинаковых размеров и сопоставимого возраста. Это совпадение идет, однако, и дальше: особенности животных, характеризующихся определенной скоростью роста, в природе и в эксперименте совпадают. В обоих случаях быстро растущие животные отличаются меньшей скуловой шириной и более короткой лицевой частью черепа.

Заслуживает также внимания полное совпадение результатов наших исследований с полученными позднее экспериментальными данными [Widdowson, Mc Cance, 1960], показавшими, что увеличение скорости роста влечет за собой относительное увеличение размеров сердца.

Приведенные материалы позволяют заключить, что пропорции тела и черепа животных в значительной степени определяются скоростью их роста. Это приводит к совершенно закономерным морфологическим различиям между медленно и быстро растущими животными одинаковых размеров. Скорость роста формирует фенотип животного. Однако на фоне общих закономерностей отчетливо проявляется и специфика отдельных форм. Так, хотя в пределах подвида M. g. major относительная длина черепа и длина лицевой части связаны со скоростью роста отчетливой обратной корреляцией, быстро растущая форма (M. g. major) по этим признакам от медленно растущей формы (M. g. gregalis) не отличается. Это значит, что сравниваемые формы отличаются не только скоростью роста, но и закономерностями, управляющими формированием характерной конституции животных. Наше понимание существа различий между изучаемыми подвидами в данном случае углубляется.

Таблица 15

Зависимость морфологических особенностей ондатр от скорости роста

Группы по скорости роста	Вес тушки, г	Высота коронки, мм	Кондилобазальная длина черепа, мм	Скуловая ширина, мм	Длина диастемы, мм	Вес сердца, г	Вес печени, г	Вес почки, г
				Первая весовая группа				
Быстрорастущие	396±7,24 (6)	9,9±0,490 (6)	–	33,1 (4)	19,1±0,277 (6)	2,86±0,154 (6)	21,5±1,05 (6)	2,48±0,539 (6)
Медленнорастущие	404±4,82 (21)	8,3±0,129 (20)	57,1±0,226 (9)	34,4±0,177 (21)	20,0±0,247 (21)	2,43±0,091 (21)	21,1±1,32 (19)	2,09±0,115 (21)
Очень медленнорастущие	402±5,23 (8)	6,9±0,165 (8)	58,7±0,495 (5)	35,7±0,349 (7)	20,3±0,291 (8)	2,30±0,120 (8)	16,31±1,51 (8)	1,82±0,148 (8)
				Вторая весовая группа				
Быстрорастущие	437±6,3 (7)	9,3±0,270 (7)	–	34,1±0,523 (6)	19,6±0,237 (7)	2,98±0,163 (7)	25,3±1,92 (7)	2,63±0,249 (7)
Медленнорастущие	444±2,98 (21)	8,5±0,112 (21)	58,8±0,426 (9)	35,3±0,171 (19)	20,4±0,406 (21)	2,58±0,100 (19)	21,9±1,01 (21)	2,45±0,228 (21)
Очень медленнорастущие	452±3,17 (8)	7,1±0,354 (8)	58,8±0,556 (5)	35,7±0,226 (7)	20,9±0,268 (8)	2,48±0,189 (8)	17,11±0,90 (8)	2,10±0,125 (8)

Примечание. В скобках — число обследованных особей.

Важным дополнением к проведенной работе явилось исследование Л. Я. Топорковой [1965], изучавшей географическую изменчивость аллометрического роста у двух видов бурых лягушек. Исследованию были подвергнуты семь популяций остромордых лягушек (R. arvalis) и три популяции травяных лягушек (R. temporaria), обитающих на различных широтах. Изучался соотносительный рост головы (L. c.) и тела (L), бедра (F) и голени (T.), ширины (Sp. c. r.) и длины (D. r. o.) рыла, голени и тела, внутреннего пяточного бугра (C. int.) и первого пальца задней ноги (D. p.). Ход становления признаков в процессе роста отражает эмпирические линии регрессии изучаемого признака на длину тела, которая в известной мере соответствует возрасту животных.

При анализе материала по возрастной изменчивости некоторых морфологических признаков Л. Я. Топоркова обратила внимание, что соотносительный рост частей тела в онтогенезе у животных одного вида, но различных географических популяций протекает неодинаково. Во всех изученных популяциях остромордых и травяных лягушек сеголетки имеют относительно крупную голову, но с возрастом отношение L/L. c. изменяется. В течение первого и второго года жизни остромордых лягушек голова в росте отстает от тела, а затем по достижении животными длины тела 25—35 мм темпы роста головы и тела почти выравниваются, их рост близок к изометрическому (a=0,995 и 0,992). Исключение составляет популяция Rana arvalis из тундры, где наблюдается постоянное отставание роста длины головы от длины тела, т. е. отрицательная аллометрия (a=0,86). Отрицательная аллометрия проявляется у травяных лягушек с Полярного Урала (a=0,90) и Среднего Урала (a=0,87), хотя и в разной степени, а в южноуральской популяции темп роста головы взрослых животных несколько опережает рост тела (положительная аллометрия).

Сопоставление темпов аллометрического роста головы относительно размеров головы (индекс L/L. c.) свидетельствует о том, что в некоторых случаях животные с низким темпом роста головы имеют относительные размеры головы более крупные, чем животные с высоким показателем аллометрического роста (табл. 16). Примером служат полярная и среднеуральская популяции остромордых лягушек и среднеуральская и южноуральская популяции травяных лягушек. В этом случае различия пропорций не могут быть объяснены различными размерами тела животных, так как длина тела особей сравниваемых популяций колебалась в одних и тех же пределах. Была изучена зависимость пропорций тела животных от скорости их роста. Наблюдения за скоростью роста остромордых лягушек в первый год их жизни показали, что на Южном Урале животные вырастают с 13 до 24—25 мм. На Полярном Урале окончившие метаморфоз лягушки имеют размеры тела тоже около 13 мм, но они не успевают за первое лето достичь размеров своих южных сородичей. В дальнейшем у остромордых

Таблица 16

Максимальный размер тела (L), индекс (L/L. c.) показатель начальной величины (b) и константа роста (a) различных популяций

Вид	Южный Урал			
	L	L/L. c.	b	a
Rana arvalis	52°50′ с.ш., n=301			
	60,2	3,03–3,32	0,40	0,93
Rana arvalis	52°15′ с.ш., n=76			
	80,4	3,39–3,74	0,29	0,99

Вид	Средний Урал			
	L	L/L. c.	b	a
Rana arvalis	57° с.ш., n=300			
	58,4	2,88–3,20	0,33	0,99
Rana arvalis	56°30′ с.ш., n=100			
	73,3	2,70–3,39	0,69	0,87

Вид	Полярный Урал			
	L	L/L. c.	b	a
Rana terrestris	67° с.ш., n=102			
	55,4	2,80–3,23	0,13	0,86
Rana temporaria	67°5′ с.ш., n=139			
	84,4	2,95–3,35	0,47	0,90

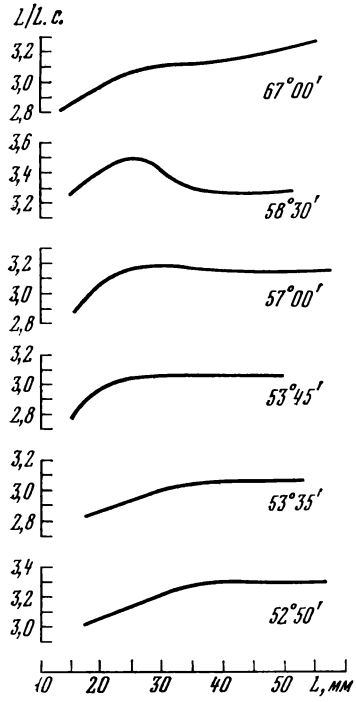
лягушек тундры рост идет, видимо, медленнее. Максимальные их размеры 55,4 мм, а южных— 60,2 мм. Темп роста головы животных северной популяции тоже более низкий, чем южной, но относительные размеры головы у северных лягушек остаются более крупными.

Если сравнивать южноуральскую и среднеуральскую популяции остромордых лягушек, то выявляется другая зависимость. В этих популяциях скорость роста животных существенно не различается. В первое лето жизни в обеих популяциях лягушки вырастают с 13 до 25 мм. Максимальные размеры тоже близки: у южной — 60,2, у северной — 58,4 мм. Но не отличаясь общей скоростью роста, эти популяции отличаются темпами роста головы,

что и обусловливает разные пропорции. Относительная длина головы у животных среднеуральской популяции больше, чем у животных южной популяции, так как у первых выше темп роста головы.

Наши исследования показали, что географически локальные популяции амфибий могут отличаться не только абсолютными значениями признаков (значениями индексов), но и ходом становления этих признаков в процессе роста и развития животных. В некоторых популяциях взрослые животные не отличаются по средним относительным размерам головы, но одинаковые результаты достигнуты здесь разными путями. Например, взрослые остромордые лягушки (L=40—50 мм) из лесной зоны (58°30′ с. ш.) имеют индекс головы 3,22—3,36, а лягушки из степи (52°50′ с. ш.) — 3,20—3,32, т. е. практически относительные размеры головы животных обеих популяций равны. Однако молодые лягушки (L=15—30 мм) этих популяций по индексу головы существенно различаются. В северной популяции самые молодые особи имеют индекс L/L. c., равный 3,34±0,05, а в южной L/L. c.=3,02±0,04. В первый период жизни индекс головы постепенно растет, но статистически достоверная разница между сравниваемыми популяциями остается. Когда лягушки достигают длины 35—40 мм, у особей южной популяции за постепенным увеличением индекса наступает его стабилизация, а у особей северной популяции относительной стабилизации индекса предшествует резкое падение его значения, что приводит к выравниванию индекса головы у животных обеих популяций (рис. 8, 9). В нашем распоряжении имеются и другие примеры, свидетельствующие о географических различиях в ходе относительного роста. Из рис. 9 видно, что в популяции остромордых лягушек с 57° с. ш. длина рыла в росте отстает от ширины и индекс Sp. c. r./D. r. o. непрерывно уменьшается в течение всей жизни животных, в то время как в более южных популяциях (52°50′ и 52°15′ с. ш.) падение данного индекса сменяется его возрастанием, когда длина тела лягушек достигает 40 мм и более, т. е. у взрослых особей ширина рыла увеличивается быстрее, чем длина.

Географическая изменчивость закономерностей аллометрического роста наблюдается и в отношении высоты внутреннего пяточного бугра и первого пальца задней конечности (рис. 10). У животных большинства изученных популяций в первый период их жизни пяточный бугор растет быстрее, чем первый палец, индекс D.p./C. int. падает, но с наступлением половой зрелости лягушек наблюдается обратная картина — темп роста пяточного бугра снижается, т. е. рост его становится отрицательно аллометричным (a=0,867—0,947). В популяциях травяных и остромордых лягушек со Среднего Урала (56°30′—57° с. ш.) проявляется иная закономерность. Здесь у взрослых животных пяточный бугор по отношению к первому пальцу растет с положительной аллометрией (a=1,227—1,135).



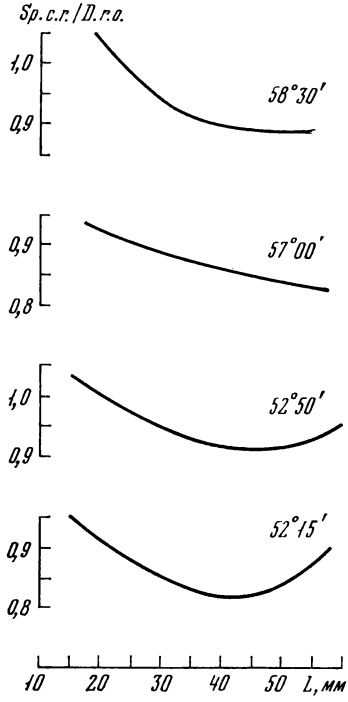


Рис. 8. Возрастные изменения соотношения длины головы (L. c.) и длины тела (L) Rana arvalis уральских популяций

Рис. 9. Возрастные изменения относительной ширины рыла Rana arvalis уральских популяций

Соотносительный рост голени и тела, бедра и голени у неполовозрелых и половозрелых животных существенно различается. Во всех изученных популяциях двух видов рода Rana до половой зрелости голень увеличивается в размерах быстрее, чем тело, а рост бедра отстает от темпов роста голени. С наступлением половой зрелости рост голени замедляется. Линии регрессии на рис. 11 отражают изменение характера относительного роста голени. Как видно из рисунка, во всех популяциях проявляется одна закономерность. Однако и при одинаковом характере аллометрического роста географические различия между популяциями остаются. Они проявляются не только в абсолютных значениях признака, но и в темпах относительного роста. Например, во всех популяциях остромордых лягушек голень по отношению к телу у половозрелых животных растет с отрицательной аллометрией, но степень этой аллометрии (α) в географически локальных популяциях различна:

53°	55°45′	58°30′	67° с. ш.
0,73	0,92	0,81	0,69

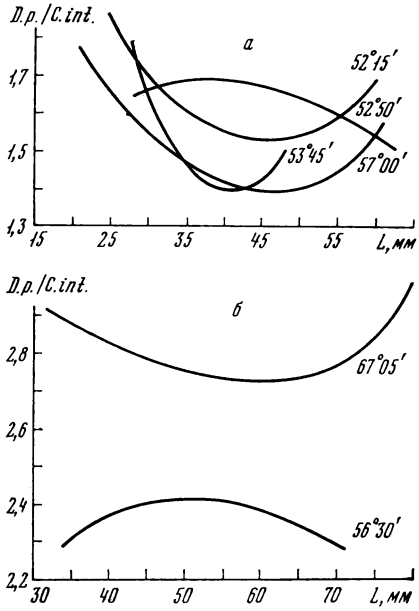


Рис. 10. Возрастные изменения относительной высоты пяточного бугра Rana arvalis (*а*) и R. temporaria (*б*) уральских популяций

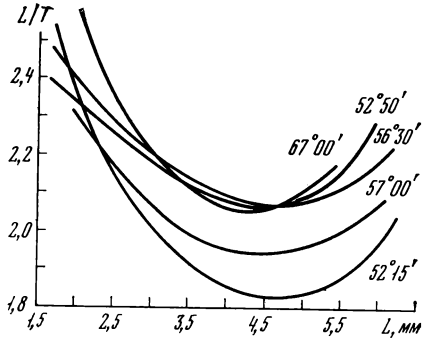


Рис. 11. Возрастные изменения относительной длины голени Rana terrestris уральских популяций

Важный материал к проблеме формирования конституции животного дают эксперименты по изучению роста животных на количественно ограниченной, но качественно полноценной диете. Опыты эти многократно описывались, поэтому мы приведем лишь те данные, которые к проблеме формирования конституции имеют непосредственное отношение. Исследования Уиддоусон [Widdowson, 1970] показали, что поросята, выращенные на подобной диете, с 10-го дня после рождения резко отстают в росте, но характеризуются повышенным уровнем обмена, определяемого не только на 1 кг веса тела, но и на единицу «активного» азота. Автор считает этот результат парадоксальным, но подчеркивает, что сходные данные были получены и другими авторами, работавшими на других объектах. Значение этих данных подчеркивается тем обстоятельством, что, как и следовало ожидать, клеточная пролиферация в исследованных органах в условиях опытов затормаживалась. Это было показано, в частности, в отношении мозга [Dickerson, Widdowson, 1960]. Тем не менее гомогенаты мозга недокормленных животных отличаются повышенным метаболизмом по сравнению с нормальными животными равных размеров [Baish, 1962]. Совершенно аналогичные данные были получены при изучении печени (Widdowson, 1970). Важно, однако, что в печени недокармливаемых животных было констатировано увеличение ДНК и многоядерных клеток при явном снижении темпа клеточного деления [Cravioto, 1970]. Жировая ткань заменяется межклеточным гелем (extracellular gel, изменяются пропорции тела. Бросается в глаза «странно увеличенная голова» (Widdowson, 1970). При прекращении эксперимента отставшие в росте животные быстро восста-

навливали нормальный вес и размеры. Скорость их роста и утилизация корма соответствовали их размерам, а не возрасту.

Четвертое направление исследований, которые, по нашему мнению, могут быть полезными при анализе конкретных механизмов, определяющих становления фенотипа животного, представлено опытами по регуляции скорости роста и развития личинок земноводных экзометаболитами. Серией экспериментов было показано, что так называемая вода скоплений (вода, в которой накапливаются продукты жизнедеятельности — метаболиты развивающихся личинок) оказывает сильнейшее влияние на скорость их роста и развития и разнообразные морфогенетические реакции [Шварц, Пястолова, 1970]. В частности, экзометаболиты стимулируют клеточное деление и приводят к интенсификации обмена веществ. Специальные исследования показали, что в зависимости от условий, в которых проходит развитие, изменяются пропорции тела завершивших метаморфоз сеголеток. Как известно, длина задних конечностей, голени и бедра служит важным таксономическим признаком в группе бурых лягушек. Заслуживает поэтому внимания, что у Rana camerani характер аллометрических зависимостей под влиянием воды скоплений существенно изменяется. Особенно интересно, что при равных размерах тела бедро сеголеток из загущенных «популяций» больше, чем у животных, развивавшихся в нормальных условиях. Их конституция приближается к конституции более крупных (старших) животных. Существенно изменяется и индекс голень/бедро, которому в систематике лягушек придается особое значение.

У Rana macrocnemis равная длина бедра соответствует длине голени 6,5 мм в загущенных популяциях и 8,0 мм — в «нормальных»; у Rana arvalis соответственно 3,6 и 4,0 мм. Это очень существенное различие. Важно отметить, что для анализа использовались животные, повышение уровня обмена которых не сопровождалось увеличением скорости их роста.

Результаты обработки полученных С. Л. Пятых данных на ЭВМ подтвердили, что различия в условиях содержания личинок приводят к существенному изменению пропорций конечностей сеголеток, которые по своему масштабу соизмеримы с отличиями между разными видами лягушек [Шварц, Пятых, in litt.]. Более того, исследования показали, что условия существования личинок амфибий определяют морфофизиологические особенности головного мозга завершающих метаморфоз животных.

Попытаемся подвести предварительные итоги. Эксперименты, проведенные в совершенно различных направлениях и на различных объектах, однозначно свидетельствуют о том, что аллометрический (диспропорциональный) рост, определяющий особенности конституции животных, проявляется в процессе увеличения размеров животных, скорости их роста и уровня обмена веществ. В тех случаях, когда эти факторы вступали в противоречие, доминирующим оказывался уровень обмена (вспомним, что недо-

кормленные поросята, отличающиеся высоким уровнем метаболизма, по пропорциям тела напоминали взрослых и крупных животных). Сопоставление этих данных позволяет сформулировать общую теорию диспропорционального роста, теорию формирования конституции животных.

Как указывалось, исследования роста и развития личинок земноводных привели нас к заключению о решающем значении экзометаболитов в процессе морфогенеза животных [Шварц, Пястолова, 1975]. При этом обнаружилось, что организмы в популяции ведут себя аналогично клеткам в организме. Теоретический анализ показал, что эту аналогию надо поменять местами: клетки в организме ведут себя аналогично организмам в популяции. При более внимательном знакомстве с литературой, которая на первом этапе работы в рассматриваемом направлении казалась вне сферы наших профессиональных интересов, мы обнаружили, что с нашим заключением мы опоздали на 20 лет. В работе 1955 г. Холден [Haldane, 1955] писал, что возникшая в процессе эволюции целостность многоклеточного организма поддерживается гормонами, которые могут рассматриваться «просто» как межклеточный эквивалент феромонов, определяющих поведение многоклеточных организмов. Это был тот, достаточно редкий в науке случай, когда автор искренне обрадовался, обнаружив, что вывод, которому он придает большое значение, оказывается отнюдь не оригинальным. Вывод этот действительно очень ответствен, и, опираясь на столь высокий авторитет, как Холден, чувствуешь себя увереннее при его использовании для анализа экологических явлений.

Следует, однако, отметить, что аналогия между метаболической сигнализацией, феромонами и гормонами отнюдь не полная. Этот вопрос мы уже имели возможность обсуждать в печати [Шварц, 1972]. Поэтому ограничимся лишь краткой формулировкой нашей точки зрения. Гормоны, феромоны — это вещества специального назначения. Наоборот, «метаболическая сигнализация» основана на изменении химизма среды, специфичность которой неизбежна, она определяется специфичностью обмена веществ отдельных организмов, а в пределах организма — специфичностью обмена веществ отдельных клеток и тканей.

Позволим себе распространить выводы экспериментальных исследований, проведенных на популяционном уровне, на уровень организма.

Популяционные опыты, базирующиеся на анализе более 23 000 животных [Шварц, Пястолова, 1975], показали, что в процессе развития популяции дифференциация животных (в самом грубом примере на крупных и мелких) увеличивается (аналогия аллометрическому росту), а в условиях, стимулирующих скорость развития и уровень обмена, эта дифференциация достигает максимального выражения[1].

[1] Для иллюстрации достаточно указать, что в «сверхзагущенных» популяциях в момент, когда первые индивиды заканчивают метаморфоз, «послед-

Мы знаем, что описанные явления имеют в своей основе метаболическую регуляцию роста и развития животных. Перенесем это заключение с популяции на организм[2]. Рост клеток всех органов и тканей регулируется не только прямыми контактами, но и общим химическим (метаболическим) фоном внутренней среды организма. В сложном комплексе взаимодействующих факторов особого внимания заслуживает анализ взаимодействия фенотипических механизмов становления морфофизиологического облика популяции и естественного отбора. Ламаркистские принципы эволюции в настоящее время могут считаться отвергнутыми и не заслуживают рассмотрения. Допустить, что упражнение или неупражнение органа и т. п. преобразования физиологии организма вносят адекватные изменения в систему кодирования наследственной информации, адекватно изменяют молекулярную структуру ДНК гамет, невозможно. По сути дела такое допущение граничит с верой в чудеса, так как покушается на принцип причинности, допускает возможность влияния следствия на причину, возможность повлиять на ход уже свершившихся событий. Однако из этого, на наш взгляд совершенно бесспорного положения, отнюдь не следует, что непосредственное влияние среды на организм в эволюционном процессе никакой роли не играет и должно быть исключено из рассмотрения факторов эволюционного процесса.

Характер реакции организма на среду (норма реакции) — важнейший результат эволюции и вместе с тем важнейший фактор, определяющий ее дальнейший ход. Примеры, которые мы привели, ясно показывают, что среда формирует фенотип организмов, своеобразно реагирующий на изменение условий существования. Это с неизбежностью влечет за собой коренные изменения в характере отбора.

«Отбор идет по фенотипам» — это один из основных постулатов современной теории эволюции. К сожалению, эволюционные следствия из этого безусловно верного положения анализируются почти исключительно в генетическом плане. Если гетерозиготы фенотипически идентичны доминантным гомозиготам (для простоты допустим, что эволюирующий признак детерминирован монофакториально), то из этого следует, что отбор гетерозигот будет способствовать сохранению в популяции рецессивов, накоплению «скрытой изменчивости» со всеми вытекающими отсюда исследо-

---

ние» едва достигают 25-й стадии развития, сохраняя при этом способность к возобновлению роста, как только ингибирующее влияние экзометаболитов будет снято. Этот механизм имеет глубокое адаптивное значение, ибо содействует поддержанию генетической гетерогенности популяции в наиболее неблагоприятных условиях среды.

[2] Это оправдывается не только общими теоретическими соображениями [Haldane 1955; Шварц, 1972], но и прямыми экспериментами. Группой Г. Г. Рунковой была доказана органоспецифичность действия метаболитов [Рункова и др., 1974].

ваниями[1]. Установление этой закономерности [Четвериков, 1926] заложило основы популяционной генетики, явилось крупнейшим событием в истории эволюционного учения. Может быть именно поэтому другая сторона вопроса (как нам представляется — не менее важная) длительное время не привлекала к себе внимания эволюционистов.

Из постулата «отбор идет по фенотипам» следует, что в **равных условиях среды** животные, прошедшие свое развитие в **разных условиях,** подвергаются разным **силам отбора. Когда речь идет о незначительных** фенотипических отличиях, этой закономерностью в эволюционном плане можно было бы пренебречь. Однако, как мы пытались показать в начале этой главы, условия развития вызывают кардинальные изменения в фенотипе животных. Отсюда следует, **что процесс отбора в значительной степени определяется фенотипическими механизмами.**

Итак, в зависимости от условий среды, в том числе и таких, казалось бы «нейтральных», как видовой состав амфибий, населяющих водоем, формируются две группы сеголеток (для простоты анализа рассмотрим лишь крайние варианты). Первая группа прошла медленное развитие на стадии головастика, покидает водоем при крупных размерах тела, характеризуется коротким кишечником, ничтожным окостенением костей, слабым развитием костного мозга. Выход из водоема совпадает с осенними заморозками. Это резко сокращает возможность расселения, сеголетки зимуют вблизи материнского водоема. Вторая группа сеголеток, личиночная стадия развития которых прошла в условиях, стимулирующих быстрое окончание метаморфоза, покидает водоем при малых размерах тела и догоняет животных первой группы уже на суше. Они характеризуются длинным кишечником, значительным окостенением костей, развитым костным мозгом. Нетрудно представить себе, какое влияние окажет изменение среды на животных указанных групп, морфофизиологическое своеобразие которых полностью определяется фенотипическими механизмами.

---

[1] Сейчас известно, что накоплению скрытой изменчивости способствуют также явления сверхдоминирования, повышенная жизнеспособность гетерозигот. Показано также, что если частота определенных генов у самцов и самок различна, то изменение соотношения полов приводит к изменению числа гетерозигот независимо от их жизнеспособности [Robertson, 1965]. Это подчеркивает важность экологически грамотного подхода к анализу генетических преобразований популяций.

Глава IV

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ. ГОМЕОСТАТИЧЕСКОЕ ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

В современной теоретической литературе широко распространено противопоставление понятий микроэволюция и макроэволюция. Под микроэволюцией понимают внутривидовые преобразования, под макроэволюцией — комплекс процессов, ведущих к формированию таксонов высокого ранга. Процесс видообразования связывает микро- и макроэволюцию в единый процесс филогенеза.

Большинство исследователей понимает, что филогенетическое развитие живых организмов в сущности единый процесс развития, проходящий ряд стадий, связанных между собой столь тесно, что об их самостоятельности можно говорить лишь условно. Однако в большинстве случаев утверждения подобного рода остаются общей философской декларацией и не являются частью строгой теории. Наоборот, наиболее последовательные адепты синтетической теории эволюции четко проводят мысль о разных законах, которые управляют внутривидовыми преобразованиями и макроэволюционным развитием животных. Эта книга — не история современной эволюционной мысли, и поэтому нам достаточно привести высказывание одного из наиболее видных представителей неодарвинизма — Добжанского, который утверждает, что в противоположность макроэволюции микроэволюция обратима, предсказуема, повторяема [Dobzhansky, 1954]. Трудно более точно и четко выразить различие между микро- и макроэволюцией в представлении многих современных теоретиков.

Утверждение Добжанского основано преимущественно на фактах, почерпнутых из работ по экспериментальной популяционной генетике. Эти работы показали, что генетическое преобразование популяции может быть предсказано, а возникающие под влиянием направляющего действия отбора изменения обратимы. Лучший пример — возникновение ядостойких «рас» насекомых или микроорганизмов (см. гл. II). Под воздействием яда быстро возникает новая популяция, обладающая новым свойством, которое можно предугадать заранее. В последнее время появились работы, которые показывают, что предсказуемость преобразования популяций может быть распространена на животных любых таксономических групп (опыты в лабораторных и естественных условиях). В этой связи заслуживают особого внимания уже упоминавшиеся нами в главе II исследования Фергусона [Ferguson, 1963].

Эти исследования делают совершенно очевидным, что если известен ведущий фактор отбора (в разобранных примерах — отби-

рающее действие ядов), то характер преобразования популяции может быть предсказан. Изменение характера отбора ведет, как и следовало ожидать, к изменению направления преобразования популяции; свойство, имевшее для процветания популяции ведущее значение (стойкость по отношению к ядам), теряет свое значение и через какое-то число поколений будет утеряно.

Создается впечатление, что афоризм Добжанского — микроэволюция обратима, предсказуема, повторяема — подтверждается экспериментами и наблюдениями. Тем не менее этот афоризм кажется нам ошибочным. Ряд экспериментальных фактов показывает, что генетический механизм приспособления популяции даже к простейшим изменениям внешней среды может быть различным, несмотря на практически полную тождественность его фенотипического проявления. Поэтому предсказуемость и обратимость микроэволюции, даже если под микроэволюцией понимать любое преобразование популяции, вряд ли можно назвать полным. Однако главное заключается в другом.

Афоризм Добжанского основан на представлении о том, что любые генетические преобразования популяции следует рассматривать как проявление микроэволюции. Однако ряд наблюдений, проведенных на представителях различных групп животных, показал, что генетическая структура популяций (генофонд и система его реализации в конкретных геномах) находится в постоянном динамическом равновесии, поддерживаемом экологическими механизмами. Стабильность генетической структуры популяции лишь кажущаяся: генетическое преобразование популяций — это необходимое условие поддержания ее численности в колеблющихся условиях среды.

Динамика качества популяции — столь же характерное ее свойство, как и динамика численности. Далее мы попытаемся обосновать это важное положение конкретными данными. Здесь же отметим, что многочисленные наблюдения разных авторов, проведенные над животными разных групп, показали, что изменение условий среды в разные сезоны года или в разные годы приводит к закономерному сдвигу генетической структуры популяции, средняя норма ее не остается постоянной. Новое изменение условий существования возвращает популяцию к «исходной» норме. Происходит своеобразное колебание качества популяции около некоторой средней многолетней. Это колебание имеет в своей основе колебание генетического состава популяции, соответствующее изменению условий среды: в одних условиях преимущество получают одни генотипы, в других — другие. Колебание генетического состава популяции создает предпосылки для ее процветания в колеблющихся условиях среды: отбор создает оптимальное соотношение генотипов, но не стабилизирует это соотношение, так как в изменяющейся среде эта стабилизация была бы невыгодной. Мы имеем дело с типичной гомеостатической реакцией, которая может быть названа гомеостатическим преобразованием генети-

ческой структуры популяции. Поэтому не всякое преобразование генетической структуры популяции может быть приравнено к микроэволюции.

Генетическое преобразование популяции — один из важнейших механизмов популяционного гомеостаза, поддержания жизнеспособности популяции, ее приспособляемости. Микроэволюция — начальная стадия эволюционного процесса. Различие принципиальное, но до сих пор не было сделано серьезной попытки проанализировать его с широких общебиологических позиций.

Для удобства анализа воспользуемся терминологией внутривидовой систематики, несмотря на то, что как раз в последнее время этот важнейший раздел систематики стал ареной принципиальных споров. Известно, что в разное время разными авторами было предложено множество наименований для внутривидовых форм разных рангов. Проверку временем выдержал лишь один из них — «подвид». Нам нет необходимости вникать в детали многочисленных дискуссий о природе подвида, о соотношении этого понятия с другими внутривидовыми категориями. Подчеркнем лишь важнейшее. Современная систематика развивалась на филогенетической основе, и в работах очень многих систематиков «подвид» звучит как синоним дарвиновской «разновидности». В таком понимании подвиду явно приписывается филогенетическое, эволюционное значение. Недаром преобладающее большинство старых систематиков употребляло выражение «вид с его подвидами». Подвид уже рассматривался не как типичный представитель вида (номенклатурный реликт, нередко встречающийся до сих пор, — «типичный подвид»), а как эволюционное уклонение, еще не достигшее видового уровня. В устах ранних систематиков понятие «подвид» было не только таксономическим, но и эволюционным.

Позднее положение существенно изменилось. Формалистические тенденции во внутривидовой систематике стали проявляться все отчетливее, и в качестве подвидов стали описываться любые пространственно четко локализованные внутривидовые формы, морфологически отличающиеся от других форм вида. Понятие «подвид» стало терять свой эволюционный смысл. Вскоре, однако, стало ясным, что это понятие вообще становится бессмысленным. Ведущую роль в этом интереснейшем процессе развития науки сыграло развитие учения о популяции.

Основной вывод этого учения: любая в репродуктивном отношении изолированная популяция (полная изоляция не обязательна!) морфологически специфична (см. гл. I). Не только виды и подвиды, но и любые природные популяции различны. Установление этих различий — лишь вопрос техники, времени и трудолюбия исследователя[1]. Отсюда следует, что ставшее классическим пред-

[1] Это очень ясно показала превосходная работа Грюнберга [Grünberg, 1961], установившего, что поселения крыс, обитающих на различных складах в пределах большого города, отличаются примерно так же, как популяции

ставление о подвидах как о морфофизиологически специфичных внутривидовых категориях оказывается недостаточным; его нельзя использовать для разграничения понятий «подвид» и «популяция». Подтвердился вывод Г. П. Дементьева [1946], сделанный им еще 20 лет тому назад: «В работах практических систематиков подвидами обычно признаются всякие морфологически отличающиеся и пространственно обособленные популяции. Это положение в сущности мало приемлемо». Тем не менее большинство современных систематиков и теоретиков-эволюционистов не видят связи между развитием учения о популяции, с одной стороны, и кризисом учения о подвиде — с другой.

О кризисе внутривидовой систематики писалось и пишется много. Все большее число исследователей призывает отказаться от применения понятия «подвид», описывать внутривидовую дифференциацию в терминах географической изменчивости [Терентьев, 1957, Bogert a. al., 1953; Wilson, Brown, 1953; Gillham, 1956; Hagmeier, 1958; Pimentel, 1959 и др.]. Такова реакция теоретиков. Это отражается и в практической работе зоологов: четко характеризуемые внутривидовые формы стали описываться как виды. Ограничимся одним примером. Н. В. Ладыгина [1964], установив, что курганчиковая мышь отличается от других подвидов домовой мыши существенными морфологическими и физиологическими особенностями, выражает полную уверенность в видовой самостоятельности этой формы. Оказались забытыми основные принципы систематики (репродуктивная изоляция видов, наличие морфологического хиатуса), автор оказался в плену типологических представлений «старой систематики». Этот пример далеко не единственный. Реальной стала опасность дискредитации политипической концепции вида. При таком подходе к проблемам внутривидовой систематики понятие «подвид» в самом деле становится ненужным.

Последовательное применение формального критерия при выделении и описании подвидов приводит к отрицанию понятия «подвид». Каковы возможные следствия наметившейся тенденции и каково ее значение в рамках интересующей нас проблемы?

Прежде всего необходимо отметить, что в любой группе организмов можно найти массу примеров резкой морфофизиологической дифференциации. Эта дифференциация проявляется в обособлении отдельных внутривидовых форм, степень отличий которых несоизмерима с теми отличиями, которые обычно характеризуют популяции. Не вдаваясь в детали, вспомним хотя бы белку-телеутку, многочисленные подвиды благородного оленя, лесостепной подвид белой куропатки, грауса, уссурийского тигра, гризли и т. п.

Можно ли назвать подобные формы видами? На этот вопрос, по нашему мнению, можно дать только отрицательный ответ. Вы-

«диких» грызунов. Очень существенно, что между поселениями крыс были обнаружены различия в строении зубов и скелета. Подобные различия вполне могли бы характеризовать хорошие подвиды.

деление подобных форм в ранг видов ведет к истинной теоретической катастрофе, так как ведущие критерии вида будут перечеркнуты. Белка-телеутка отличается от всех других форм белок не меньше, чем многие виды грызунов (в том числе и из сем. беличьих). Однако если выделить телеутку в самостоятельный вид, то тем самым будет игнорирован важнейший критерий вида — репродуктивная изоляция. Этот вопрос специально изучался в нашей лаборатории В. Н. Павлининым [1966]. Оказалось, что телеутка неограниченно плодовита при скрещивании с любыми формами Sciurus vulgaris, а характер ее изменчивости таков, что вид S. vulgaris представляет собой единое целое, связанное непрерывным рядом переходных форм. Это же рассуждение справедливо и в отношении других «хороших» подвидов. Значит, возведение четко дифференцированных подвидов в ранг видов приведет к кризису не только понятия «подвид», но и к еще более серьезному кризису понятия «вид», а это с неизбежностью повлечет кризис систематики вообще, а в конечном итоге — хаос в эволюционных представлениях.

Вряд ли целесообразно делать вид, что форм, в которых воплощается наибольшая степень внутривидовой дифференциации, вообще не существует. Ведь анализ путей их становления — один из наиболее верных путей исследования микроэволюционных процессов. Эти формы можно, конечно, называть по-разному, но нет необходимости отказываться от завоевавшего широкое распространение термина «подвид». Мы приходим к выводу, что понятие «подвид» целесообразно сохранить лишь в том случае, если ему будет возвращен его первоначальный, эволюционный, смысл. Таким путем ликвидируется несомненное, хотя не всеми ощущаемое, противоречие между внутривидовой и надвидовой систематикой. В самом деле, систематика, построенная на филогенетической основе, отражает эволюционный процесс, выраженный в системе соподчиненных таксономических единиц. Надвидовые таксоны отражают этапы филогенеза, этапы макроэволюции (насколько точно соответствует данная таксономическая система реальному филогенезу, не имеет принципиального значения; прогресс в этой области знания столь же закономерен, как и в любой другой науке). Логично полагать, что и таксоны подвидовой систематики должны отражать микроэволюционный процесс. С этой точки зрения основной вопрос нашей темы можно сформулировать так: какими свойствами должна обладать популяция, заслуживающая выделения в самостоятельный подвид, или, что то же самое, в чем проявляются начальные стадии микроэволюционного процесса? Обладаем ли мы достаточными возможностями для того, чтобы провести грань между гомеостатическими изменениями генетической структуры популяции и такими ее изменениями, которые знаменуют собой микроэволюционный процесс?

Принципиальный ответ на последний вопрос дан в литературе. Возводить в ранг подвидов целесообразно лишь такие популяции,

которые характеризуются специфической эволюционной тенденцией [Lidicker, 1962]. Мало кто из современных зоологов столь отчетливо выразил это требование современной систематики, полностью совпадающее и с современными требованиями эволюционного учения, но оно сквозит в работах многих современных таксономистов. Нам представляется, что критерий самостоятельности эволюционной тенденции неуязвим, однако его практическое применение сталкивается с большими трудностями. Не случайно многие авторы видят возможность его применения в том, чтобы возводить в ранг подвидов лишь физически изолированные популяции: изоляция гарантирует их самостоятельное развитие! Мы приходим к той же проблеме, на которую наталкивается и популяционная генетика. Изоляция создает наилучшие условия для формо- и видообразования, но в условиях изоляции на небольших участках арены жизни теоретически невозможно ожидать преобразований макроэволюционного масштаба, а морфофизиологический прогресс в условиях изоляции практически исключается. Исследования, проведенные в нашей лаборатории, привели нас к заключению, что критерий самостоятельности эволюционной судьбы (на языке систематики — критерий подвида) может быть найден. Он заключается в необратимости микроэволюционных преобразований.

В противоположность гомеостатическим изменениям генетической структуры популяций микроэволюционный процесс принципиально необратим. Можно ли на основании изучения свойств популяции определить, обратимы ли ее особенности или необратимы? Мы даем на этот вопрос положительный ответ: экологический анализ дает возможность определить, имеем ли мы дело с обратимыми преобразованиями генетической структуры популяции или с микроэволюционным процессом. Исследование этой проблемы — интереснейшая глава современного эволюционного учения, полностью подпадающего под компетенцию эволюционной экологии.

Этот вопрос может быть рассмотрен в двух аспектах: практическом и теоретическом. С чисто практической точки зрения поставленная задача для очень большого числа конкретных случаев может быть решена довольно просто: не могут быть выделены в подвиды формы, отличия которых от других форм вида не выходят за рамки хронографической изменчивости [Шварц, 1963б] [1]. Если различия между сравниваемыми популяциями меньше, чем между животными одной популяции в разные годы, то выделение их

---

[1] Под хронографической изменчивостью мы понимаем обратимое изменение особенностей популяций во времени. Наиболее обычное проявление этой изменчивости — отличия между генерациями животных разного времени рождения [Шварц и др., 1964]. Однако хронографическая изменчивость не сводится к сезонной. Об этом свидетельствуют изменения средней нормы изменчивости популяций в разные годы [Павлинин, 1959; Нумеров, 1964].

в подвиды ничем не оправдано, искусственно. Исследуя динамику основных особенностей популяций, нетрудно установить диапазон гомеостатической изменчивости ее генетической структуры. Особенности форм, укладывающихся в этот диапазон, заведомо не могут быть признаны основанием для выделения их в самостоятельные подвиды. В отношении очень многих подвидов, принимаемых современной систематикой, этот критерий может оказаться решающим уже на современном уровне наших знаний. Для того чтобы убедиться в этом, достаточно просмотреть диагнозы подвидов в любой сводке. В сводке по млекопитающим Северной Америки [Miller, Kellog, 1955] многие виды не заслуживают даже подвидового наименования. В многотомной монографии С. И. Огнева [1928—1950], последние тома которой характеризуются более трезвым подходом к описанию подвидов, почти для каждого вида проводятся мнимые подвиды. Так, например, преобладающее большинство принятых С. И. Огневым подвидов водяной полевки отличается между собой значительно меньше, чем осенние и весенние генерации одной и той же популяции, не говоря уже о более длительных хронографических изменениях. Отсюда следует одна из наиболее важных задач эволюционной экологии: изучение пределов изменчивости популяций в их естественной среде обитания и в условиях эксперимента. Эта задача подразделяется на две: изучение фенотипической изменчивости популяций и изучение гомеостатических изменений их генетической структуры.

Даже очень резкие особенности подвидов принципиально обратимы. Этому вопросу нами было посвящено специальное исследование, результаты которого опубликованы [Шварц, Покровский, 1966]. Итоги этого исследования сводятся к следующему.

Номинальный (Microtus gregalis gregalis) и северный (M. g. major) подвиды узкочерепной полевки обладают резкими отличиями в окраске. Колориметрические исследования показали достоверность этих отличий. Была предпринята попытка добиться сближения окраски этих форм путем отбора в лабораторной популяции северного подвида. Результаты отбора не замедлили сказаться. Колориметрирование 223 шкурок зверьков, принадлежащих к четырем поколениям, показало, что 48 особей (21,5%) вышло за пределы варьирования окраски исходной лабораторной колонии. Интересно распределение колориметрических характеристик отклонившихся особей. За нижние пределы варьирования показателя оттенка исходной популяции M. g. major отклонилось всего 5 экз., в то время как за пределы варьирования исходной популяции M. g. major по белизне в сторону номинального подвида отклонилось 44 экз. Все особи, отклонившиеся за пределы варьирования окраски исходной популяции, неотличимы по этому признаку от типично полукровных, полученных при скрещивании подвидов. Результаты опыта показали, что отбор в течение четырех поколений (менее 4 лет) оказался достаточным, чтобы ликвидировать разрыв между резко выраженными подвидами по одному из наи-

более важных диагностических признаков. Этот признак оказался обратимым.

Представленные материалы не следует трактовать как доказательство возможности превращения одного подвида в другой. Именно на примере узкочерепной полевки нетрудно показать принципиальную необратимость «настоящих» подвидов[1]. Однако результаты описанного эксперимента ясно показывают, что степень морфологических различий не может служить основой для суждения об обратимости или необратимости различий между сравниваемыми формами. Отличия по окраске между M. g. major и M. g. gregalis не могли бы служить основанием для выделения их в подвиды, несмотря на то, что до начала отбора между ними наблюдался хиатус по окраске. Поиски критерия необратимости должны быть направлены по иному пути.

Необратимость видовых преобразований не вызывает сомнений ни у кого. Она основана на наследственной несовместимости, проявляющейся в различной степени понижения жизнеспособности гибридов (вплоть до полной нескрещиваемости). Другими словами, необратимость видовых преобразований основана на их генетической природе. Вместе с тем, как это уже отмечалось нами ранее [Шварц, 1959], необратимость эволюции определяется разной реакцией разных видов на изменение среды и условий существования. Формы одного вида объединяются не только генетически (неограниченная плодовитость любых форм вида), но и общей для вида в целом реакцией на изменение условий среды. Этим подчеркивается не только генетическое, но и экологическое единство вида. Однако так как зарождение нового вида происходит путем преобразований одной (или нескольких) популяций старого, то естественно, что у отдельных внутривидовых форм должны быть обнаружены «видовые» особенности. Это обнаруживается даже в том случае, если исследуется важнейшее проявление видовой самостоятельности — нескрещиваемость. Мы уже имели возможность коснуться этого вопроса [Шварц, 1959] и поэтому ограничимся лишь несколькими примерами.

Гибриды Peromyscus maniculatus areas×P. m. gracilis бесплодны. P. m. areas не скрещивается с некоторыми другими подвидами того же вида при соприкосновении с ними в природе [Li, 1955]. О половой изоляции двух подвидов Peromyscus maniculatus свидетельствуют некоторые экспериментальные данные [Harris van, 1954]. Начальная стадия генетической изоляции между подвидами пеструшки (Lagurus lagurus) зафиксирована комплексными исследованиями [Гладкина и др., 1966]. Самцы второго поколения Peromyscus t. truei×P. t. griseus бесплодны, а самки обладают пониженной плодовитостью [Dice, Liebe, 1937]. Сэмнеру (Sum-

---

[1] Б. С. Виноградов и А. И. Аргиропуло [1941] считали M. g. major и M. g. gregalis самостоятельными видами.

ner, 1915, 1932] не удалось получить потомства от скрещивания P. maniculatus gambelli×P. m. rubidus. Потомство от скрещивания некоторых подвидов домовой мыши обладает высокой энергией роста, что указывает на их жизнеспособность, однако среди новорожденных наблюдается большая смертность — черта, характерная для межвидовых гибридов [Little, 1928]. Есть указания относительно пониженной плодовитости некоторых подвидов голубей [Withman, 1919]. Пониженной жизнеспособностью обладают помеси Thomomys bottae passilis×Th. b. meva [Ingles, Wormand, 1951]. Rana pipiens из северо-восточных штатов Северной Америки и из Восточной Мексики ведут себя как виды [Moor, 1946]. Hyla aurea из различных районов Австралии при скрещивании дают уродливых потомков. Гибриды западных и восточных форм Crinia signifera абсолютно нежизнеспособны [Moor, 1954]. При скрещивании различных популяций некоторых видов амфибий наблюдаются существенные нарушения нормального развития (синдром микро- или макроцефалии, недоразвитая кровеносная система), подробно изученные Руибалом [Ruibal, 1962] в экспериментальных условиях.

Эти примеры, свидетельствующие о наследственной физиологической несовместимости подвидов, не следует смешивать с такими случаями, когда бесплодность различных внутривидовых форм связана с резкими различиями в размерах или скоростью роста эмбрионов. Ограничимся одним примером. В некоторых районах штата Ассам домашние буйволицы кроются дикими быками (домашняя и дикая формы относятся к одному виду Bubalus bubalus). Спаривание не всегда приводит к оплодотворению, а еще чаще самки гибнут из-за крупных размеров плода. Наконец, 75% телят гибнет в первые 8 дней, так как мать не может обеспечить их достаточным количеством молока [Gee, 1953]. Вполне допустимо, что аналогичные явления имеют место и при скрещивании различных подвидов в природе.

Большое биологическое значение затронутого вопроса и слабая его изученность делают полезным приведение нескольких примеров из беспозвоночных. По этому поводу И. А. Рубцов [1948] пишет: «Расы трихограммы, например, не скрещиваются, как у малярийного комара, или дают стерильное потомство, т. е. ведут себя как хорошие линневские виды». Различия копуляционного аппарата у наиболее резко выраженных разновидностей жужелицы Carabus monilis столь велики, что исключают возможность успешной копуляции [Franz, 1929].

Число подобных примеров увеличивается ежегодно. Отсюда следует, что если даже такое видовое свойство, как нескрещиваемость, обнаруживается у подвидов, то есть основания полагать, что у подвидов может быть обнаружено и другое важнейшее видовое свойство — специфическая реакция на условия существования. То, что это действительно так, может быть показано на той же узкочерепной полевке. Северный подвид этого вида отличается

от южного, помимо окраски, рядом очень существенных биологических особенностей: M. g. major характеризуется большими размерами тела и большей скоростью роста, большей плодовитостью, ранним началом размножения (под снегом) и рядом других особенностей [Шварц и др., 1960]. С другой стороны, M. g. major как более крупная и быстро растущая форма более чувствительна к недостатку корма. Ее потребность во влажном корме также выше, чем у M. g. gregalis. Вряд ли нужно доказывать, что это такие особенности, которые определяют своеобразие реакции животных сравниваемых подвидов на изменение условий среды.

Если допустить, что M. g. major попадает в условия среды, характерные для M. g. gregalis, то это не приведет к ее сближению с номинальной формой. Затяжная весна, являющаяся фактором, резко нарушающим нормальный темп воспроизводства популяции M. g. gregalis, не окажет на M. g. major существенного влияния, так как ее размножение успешно проходит под снегом. Даже очень резкое сокращение периода, благоприятного для размножения, не вызовет у последней серьезных последствий, так как плодовитость ее выше. Раннее наступление осенних холодов может привести к гибели M. g. gregalis, на M. g. major оно отразится в несравненно меньшей степени, так как она приобрела способность к интенсивному росту в осеннее время, когда рост молодых M. g. gregalis практически останавливается. Естественно, что в силу всех этих причин в одинаковых условиях существования major и gregalis будут подвергаться совершенно иным силам отбора, их дивергенция в одинаковых условиях может усилиться, а не сгладиться.

Можно бы привести еще несколько аналогичных примеров. Приполярная форма зайца-беляка большую часть года питается древесным кормом. Это отразилось на ее морфологии, в частности на морфологии желудочно-кишечного тракта. Слепой отдел кишечника северных беляков почти в два раза больше, чем у среднеуральских [Шварц и др., 1966]. Специальному физиологическому обследованию приполярные зайцы подвергнуты не были, но вряд ли можно сомневаться в том, что у них имеются и биохимические приспособления к лучшему использованию клетчатки. Естественно, что подобные особенности видоизменяют характер реакции животного на изменение условий среды, делают их, в частности, менее чувствительными к недостатку недревесного корма. Отсюда неминуемое следствие: в одинаковых условиях среды северные и южные формы беляков с неизбежностью закона будут подвергаться разным силам отбора.

Резкие экологические отличия обнаружены у разных форм домовой мыши (см. обзор [Serafinski, 1965]). Даже в одинаковых условиях существования M. musculus domesticus почти не покидает жилья человека, M. m. hortulanus ведет дикий образ жизни и запасает корм, а M. m. musculus запасов не делает, но в благоприятное время года предпочитает открытые биотопы. Нельзя сомневаться в том, что эти формы подвергаются различным силам от-

бора, это гарантирует необратимость их преобразований. Примеры этого рода нет нужды умножать, их легко мог бы привести любой эколог из своей личной практики. Известно немалое число форм, различия между которыми таковы, что даже в том случае, если они подвергались бы одинаковым силам отбора (учитывая как направление отбора, так и его давление), их изменения носили бы разный характер. Хорошим примером в этом отношении может служить узкочерепная полевка, детально изученная нами как в полевых, так и в лабораторных условиях [Шварц, и др., 1960]. У номинального подвида (M. g. gregalis) увеличение размеров тела связано с шириной межглазничного промежутка отчетливой обратной корреляцией. Однако у северного подвида (M. g. major), отличающегося значительно более крупными размерами тела и черепа, этот показатель увеличен. Обратим внимание, что ширина межглазничного промежутка — важнейший диагностический признак не только вида, но и подрода. Северный подвид произошел от южного [Шварц, 1964]. Если в настоящее время вести отбор на уменьшение размеров M. g. major, то будет получена форма, по размерам не отличающаяся от нее, но отличающаяся важнейшим краниологическим признаком. Возврата к предковой форме не произойдет, в процессе преобразования предковой формы возникли необратимые ее изменения. Детальные исследования В. Г. Ищенко [1966], проведенные в нашей лаборатории, помогают понять причины этого явления. Он установил, что сравниваемые подвиды отличаются не только размерами и пропорциями тела и черепа, но и характером аллометрического роста. У южного подвида увеличение размеров черепа сопровождается уменьшением межглазничного промежутка, у северного эта связь практически отсутствует (см. рис. 9). Чем вызвано изменение аллометрического роста в процессе дифференциации сравниваемых форм, понять нетрудно. Если допустить, что при возникновении M. g. major из номинальной формы сохранился бы характерный для нее тип связи между длиной черепа и шириной межглазничного промежутка, то при размерах M. g. major межглазничный промежуток сузился бы настолько, что череп не смог бы нормально функционировать. Произошел отбор особей с менее выраженной отрицательной связью «длина черепа — ширина черепа», в результате чего изменился характер аллометрических зависимостей. При обратном отборе причин для их нового изменения не было бы, возврат к предку стал бы невозможен. В данном случае необратимость возникающих в процессе микроэволюции преобразований имеет в своей основе изменение корреляционных связей в морфогенезе организма.

Очень близкий пример может быть почерпнут из богатейшей литературы по изменчивости Peromyscus. Рост мозгового отдела черепа P. maniculatus gracilis по отношению к лицевому замедляется более значительно, чем у P. m. bairdi [King, Eleftherion, 1960]. Отсюда следует, что отбор на изменение скорости роста или размеров тела у этих форм приводит к различным последствиям.

Приведенные материалы показывают, что нередки случаи необратимых внутривидовых преобразований. По нашему мнению, именно подобные случаи являются проявлением микроэволюционного процесса. Микроэволюционный процесс — это процесс необратимой приспособительной реакции популяции, определяющей специфичность ее эволюционной судьбы. Формы, в которых материализуется микроэволюционный процесс, целесообразно называть подвидами. Причины необратимости микроэволюционных преобразований могут быть различными, но наибольшее значение имеет возникновение таких морфофизиологических различий, которые меняют отношение животных к среде обитания и изменение системы морфологических корреляций.

Нет нужды говорить о том, что далеко не любой подвид реализует специфичность своей эволюционной судьбы и даст новый вид. Наоборот, громадное большинство фактов свидетельствует о том, что лишь очень небольшое число подвидов преобразуется в новые виды. Однако каждый вид в своем развитии проходит стадию подвида.

Таким образом, процесс внутривидовой дифференцировки рисуется нам в следующем виде: ненаправленное гомеостатическое изменение структуры популяции — направленное изменение структуры популяции — необратимое изменение генетической структуры популяции (микроэволюция — подвидообразование) — видообразование.

Детальное обсуждение этого интереснейшего вопроса — о градациях начальных стадий эволюции — увело бы нас далеко от нашей основной темы, в проблемы теоретической систематики, поэтому подчеркнем лишь важнейшее.

Согласованная система фактов показывает, что при всем разнообразии проявлений внутривидовой дифференциации она выражена в двух различных формах: в форме обратимого преобразования генетической структуры и в форме необратимых преобразований, определяющих специфичность эволюционной судьбы внутривидовых форм. Прежде чем перейти к анализу возможных следствий из этого вывода, необходимо сделать несколько частных замечаний.

Мы обращаем главное внимание на внутренние предпосылки необратимости подвидовых преобразований. Несомненно, однако, что в немалом числе случаев необратимость преобразований этого типа определяется не внутренними, а внешними причинами. Об одной из них мы уже упоминали — это изоляция. Но действительно важное эволюционное значение имеет изоляция не на небольших участках (острова и т. п.), а на обширных территориях, изолированных пространственно. Как было показано, необратимость отличий между M. g. major и M. g. gregalis определяется внутренними причинами. Однако если бы и не было этих внутренних механизмов, делающих обратимость особенностей полярного подвида теоретически немыслимой и практически неосуществимой, то

и в этом случае необратимость особенностей этой формы была бы гарантирована ее пространственной изоляцией. Однако до тех пор, пока внешние причины необратимости перестройки генетической структуры популяции не вызвали внутренних (в указанном выше понимании), говорить о микроэволюционном процессе нельзя, так как возможность нельзя приравнять к действительности. Отсюда следует одна из главнейших задач эволюционной экологии — при каких условиях необратимые изменения популяции становятся неизбежными?

Как уже указывалось, необратимость микроэволюционных преобразований имеет в своей основе изменение реакции вида на изменение условий среды. Этот процесс начинается «внутри вида», завершается видообразованием. Поясним это положение, которому мы придали очень важное значение, анализом конкретного примера.

Очень многие виды животных и растений начинают размножаться (или возобновляют рост и развитие) весной, с наступлением тепла. Если вслед за теплом наступает возврат холодов, то неокрепший молодняк животных и тронувшиеся в рост растения гибнут. В ботанической литературе это явление получило название «провокации развития».

В данном случае мы сталкиваемся с ограниченностью филогенетически закрепленной реакции организма на изменение условий среды; в определенных ситуациях она оказывается вредной. Однако до тех пор, пока ошибки, подобные «весенней провокации», существенно не влияют на реализацию биологического потенциала вида, реакция сохраняет свое значение. Изменение условий существования (в том числе и внешне совершенно не связанное с реакцией на изменение условий среды), снижающее воспроизводство вида (например, появление нового врага), неизбежно приводит к совершенствованию (изменению) рассматриваемой реакции. Вид больше не может позволить себе роскошь ставить часть особей под угрозу гибели при возврате холодов, реакция на изменение температуры среды делается более четкой и совершенной. У одних видов развитие наступает лишь тогда, когда сумма положительных температур достигнет определенной величины, у других повышение температуры стимулирует развитие лишь на фоне длинного светового дня (поздняя весна) и т. п. Важно, однако, что в основе совершенствования рассматриваемого типа приспособлений лежит все та же реакция — начало размножения (или развития) стимулируется повышением температуры среды. Как мы увидим дальше, это обстоятельство имеет принципиальное значение: реакция не изменяется, а лишь совершенствуется. Но достижение абсолютного совершенства теоретически невозможно, так как закрепленная филогенезом реакция организма при любых условиях соответствует лишь «средним многолетним», отклонения от которых не только возможны, но и необходимы. Поэтому в каждом конкретном случае развитие отдельных животных находится в

определенном противоречии с закрепленной в процессе филогенеза нормой, которая наилучшим образом соответствует «средним» условиям жизни вида, но никогда не может предвидеть всех возможных отклонений от этой нормы. Это приводит к закреплению в популяциях генетической разнородности.

В философском плане описанную закономерность можно рассматривать как интереснейшее проявление очень важного положения В. И. Ленина о соотношении явления и закона. «Закон берет спокойное — и поэтому закон, всякий закон, узок, неполон, приблизителен. Явление богаче закона» [1]. Филогенез вида определяет закон его развития, но конкретная форма проявления этого закона лишь приблизительно ему соответствует. Ясное понимание противоречивости конкретной реализации филогенетически закрепленной реакции помогает глубже понять конкретные механизмы, управляющие развитием органического мира.

Отправным пунктом наших дальнейших рассуждений удобно принять одно из важнейших положений современной кибернетики. Норберт Винер в своей книге «Я — математик» [1964] пишет: «Таким образом, с точки зрения кибернетики мир представляет собой некий организм, закрепленный не настолько жестко, чтобы незначительное изменение какой-либо его части сразу же лишало его присущих ему особенностей, и не настолько свободный, чтобы всякое событие могло произойти столь же легко и просто, как и любое другое». В живой природе противоречие между реальными условиями развития и «идеальными» («предусмотренными» филогенезом) можно считать нормой, и лишь благодаря «нежесткости» системы «организм — среда» нормальное развитие большого числа особей оказывается возможным.

В нашем примере филогенетически закрепленная реакция целесообразна, но целесообразность эта относительна, ограничена. Размножение целесообразно начинать с установлением тепла (весной), это соответствует биологическим особенностям большинства видов (в умеренных и приполярных климатических зонах), и ограничение целесообразности этой реакции проявляется в двух аспектах. Во-первых, потепление возможно временное, не связанное с окончательной победой весны. Тогда возникает ситуация, уже разобранная нами. Во-вторых, дальнейший ход температурных или иных условий не может точно соответствовать филогенетически обусловленным требованиям вида, развитие никогда не происходит в условиях абсолютного оптимума и благополучно завершается лишь благодаря многочисленным компенсаторным реакциям. Однако во всех подобных ситуациях основа реакции остается целесообразной. Возможны, однако, и другие случаи, когда естественный отбор берет под сомнение биологическое значение самой основы реакции. Разберем один из подобных случаев.

Скорость развития амфибий, как правило, почти не знающее

---

[1] *В. И. Ленин.* Философские тетради. М.: Политиздат, 1973, с. 136—137.

исключений, прямо пропорциональна температуре среды (в пределах нормально встречающихся в ареале вида температур). Это следует из химических основ метаболизма и в большинстве случаев биологически целесообразно, так как при высокой температуре (жаркое лето) водоемы, где лягушки откладывают икру, быстро высыхают и единственный путь спасения — окончание метаморфоза и выход на сушу. Поэтому не удивительно, что в засушливых районах ускорение процесса развития происходит даже сильнее, чем этого требуют химические закономерности, отраженные в известном правиле Аррениуса. Этим подчеркивается, что скорость развития отражает не простые химические закономерности, а закрепленные в процессе филогенеза реакции организма на изменение условий среды[1]. В условиях холодного климата метаморфоз задерживается, амфибии зимуют на стадии личинок, однолетний цикл развития превращается в двухлетний. Так как интенсивность метаболизма холоднокровных животных с понижением температуры среды снижается, то это явление легко объяснимо не только с физико-химической точки зрения, но и соответствует общим биологическим особенностям рассматриваемой группы животных. Иное положение складывается на Крайнем Севере и высоко в горах. В этих районах с исключительно низкими температурами почва и водоемы на длительное время промерзают, что практически исключает возможность зимовки амфибий на стадии личинок (они могут зимовать только в воде). Здесь задержка метаморфоза означает гибель популяции. Действительно, большинство амфибий не идет на север дальше таежной зоны. Лишь некоторые (очень немногие) виды проникают в тундру и образуют здесь стабильные популяции. Оказалось, несмотря на то что их развитие проходит в условиях крайне низких температур, оно завершается в более короткие сроки, чем у их ближайших родственников на юге. Заслуживает внимания, что этот факт был обнаружен почти одновременно на высокогорных видах и у амфибий Крайнего Севера [Шварц, 1959; Топоркова и Шварц, 1960; Топоркова, Зубарева, 1965; Ruibal, 1962; Moor, 1963].

Приобретение северными популяциями амфибий принципиально новых биологических особенностей — это явный филогенетический сдвиг. Как он произошел, вернее, мог произойти? При продвижении амфибий на север филогенетически закрепленная реакция, основанная к тому же на элементарных химических законах, пришла в резкое противоречие с условиями развития. В данном случае реакция отдельных особей и реакция популяции в целом (филогенетическая реакция) оказались противоположно направленными. Продвижение амфибий в тундру или высокогорье стало возможным лишь в результате отбора особей с нечетко выраженной реакцией на снижение температуры среды (с какими

[1] Повышение температуры стимулирует тиреотропную активность гипофиза [Uhlenhuth, 1919; Etkin, 1964].

конкретными физиологическими особенностями животных это оказалось связанным, в данном случае не существенно). Можно полагать, что в отдельные годы с необычайно теплым летом (такие годы не так уж редки даже на Крайнем Севере) особи с нечетко выраженной реакцией могли благополучно закончить метаморфоз, оставить потомство и образовать популяции, характеризующиеся новыми свойствами. Это предположение подтверждается фактами: и в настоящее время многие виды амфибий на северном пределе своего ареала размножаются не каждый год.

Северные (но еще не полярные!) форпосты амфибий, вероятно, существовали довольно долго на пределе доступной для этого класса сферы жизни; но до тех пор, пока характер индивидуальных реакций на изменение температуры среды оставался принципиально неизменным, ни один вид амфибий не мог проникнуть за пределы той области, где даже в благоприятные годы теплый период короче нормального периода метаморфоза. Однако на указанном географическом пределе распространения амфибий постепенно происходили важные преобразования популяций. Отбор работал в пользу особей, быстро завершающих метаморфоз, несмотря на низкую температуру среды. В сложившихся условиях этот признак оказался ведущим, определяющим жизнеспособность отдельных особей, все остальные особенности животных отступали на второй план. Это способствовало накоплению мутаций, ускоряющих развитие и появление особей с инверсионной реакцией, быстро развивающихся при низкой температуре[1]. Подобные особи представляли особую ценность, их появление создало возможность продвижения амфибий в тундру.

Этот пример очень ясно показывает, что в процессе внутривидовой дифференциации отдельные популяции вида приобретают особенности, меняющие отношение животных к среде обитания. Это определяет специфику их эволюционной судьбы и принципиальную необратимость завоеванных преобразований. Ясно также, что процесс формирования и закрепления подобных особенностей популяций неизмеримо более длительный и сложный, чем простое совершенствование уже закрепленных в филогенезе вида признаков и свойств.

Очень важно подчеркнуть, что, открыв путь в новую среду обитания, дифференцированная популяция приобретает комплекс своеобразных особенностей, в результате чего возникает новый вид, резко отличающийся от своих ближайших родственников. Лучший пример и в данном случае представляет нам класс амфибий. В последние годы своеобразной зоологической знаменито-

---

[1] Нас интересует здесь проявление этого процесса, а не его физиологический механизм. При низких температурах ткани амфибий теряют чувствительность к тироксину [Etkin, 1964]. Возможно, у северных популяций лягушек эта реакция выражена менее резко, что и ведет к повышению скорости их развития. Отбор среди северных популяций лягушек должен происходить на цитологическом уровне.

стью сделалась вьетнамская крабоядная лягушка (Rana cancerivora), внешне крайне сходная с весьма обычным видом — лягушкой тигровой (R. tigrina). Амфибии — типично пресноводные животные. Ни один вид амфибий не способен существовать в воде повышенной солености. 1% — вот тот предел солености, который выдерживают даже самые «стойкие» виды (Bufo viridis). Крабоядная же лягушка развивается в морских лиманах, где соленость воды превышает 3%! Экологическое значение этой особенности крабоядной лягушки понятно — она приобрела способность осваивать водоемы, недоступные для других видов, вышла из-под влияния своих ближайших конкурентов, освоила новую сферу жизни, преодолела один из основных экологических барьеров — осмотический. Биохимические особенности крабоядной лягушки оказались связанными с совершенно уникальной для амфибий способностью активно регулировать водно-солевой обмен в тканях и полостных жидкостях. В эволюционном плане этот пример действительно оправдывает ту популярность, которую приобрел этот вид лягушек среди зоологов. Он показывает, что приспособление к своеобразным условиям среды может привести к возникновению у отдельных видов таких свойств, которые ставят их в уникальное положение не только по отношению к филогенетически близким видам, но и по отношению к целому классу. Детальные исследования показали [Gordon et al., 1961], что концентрация солей в плазме крабоядной лягушки достигает уровня, при котором денатурируются некоторые энзимы и падает сродство гемоглобина к кислороду. Высокая стойкость головастиков крабоядной лягушки к воде высокой солености заставляет предполагать у них принципиальные изменения типа обмена азота.

Совершенно очевидно, что начальные стадии процесса, который привел к образованию столь своеобразного вида, прошли еще в недрах предкового («нормального») вида, так как, для того чтобы могли отшлифоваться уникальные особенности R. cancerivora, было неизбежным длительное существование предковой формы в новой среде.

Сопоставляя результаты исследований полярных и морских лягушек, мы приходим к выводу, что в процессе микроэволюции действительно происходят такие изменения животных, которые определяют специфичность их дальнейшей эволюционной судьбы. Само собой понятно, что не во всех случаях описанные явления выражены столь резко, но их существо от этого не изменяется.

В чем же отличие микроэволюционного процесса от гомеостатического преобразования генетической структуры популяции? Из приведенных примеров видно, что механизм преобразования популяций в обоих случаях принципиально одинаков: отбор генетических вариантов, которые в данных конкретных условиях оставляют после себя больше потомков. Однако результат этого процесса различен. В первом случае возникают необратимые явления, во втором — обратимые. Естественно, что необратимые

изменения возникают лишь в том случае, когда они — наиболее верный, неизбежный путь приспособления к своеобразию условий существования. Необратимость внутривидовых преобразований определяется экологическими механизмами — изменением реакции на внешние условия.

Приведенные факты показывают, что в распоряжении современной биологии имеются вполне объективные методы, позволяющие провести грань между приспособительным преобразованием генетической структуры популяции, не изменяющим общее направление ее развития, не определяющим ее эволюционную судьбу, и микроэволюцией. Микроэволюция начинается с возникновения необратимых преобразований популяций, определяющих ход ее дальнейшего развития, но не ведущих к репродуктивной изоляции популяции от других форм вида, к ее генетической изоляции. Естественно, что далеко не во всех случаях грань между гомеостатическим преобразованием генетической структуры популяций и микроэволюционным процессом может быть проведена с достаточной достоверностью. Однако это справедливо по отношению буквально к любым биологическим явлениям и процессам. Никто, например, не сомневается в реальности биоценозов, но конкретные границы между отдельными сообществами далеко не всегда могут быть проведены. Существует обширная литература, посвященная теории границ биоценозов, представленная самыми различными точками зрения (нередко взаимоисключающими), но это ни в малейшей степени не влияет на нашу уверенность в реальности ценозов и в громадном теоретическом значении разработки учения о биоценозе. Более того, это не влияет и на возможность применения практических выводов биоценологии на практике (лесоводство, экология культурных сообществ и т. п.). Точно так же обстоит дело и с понятием «популяция»: то, что популяции существуют,— факт, но определить границы между ними не всегда возможно. Вспомним, наконец, о различных понятиях, касающихся онтогенеза организмов: младенчество, детство, юность, молодость, зрелость, старость... Никто не решится точно определить границы между этими состояниями развивающегося организма, но и никто не решится отрицать их реальность, и никто не сомневается в том, что в непограничных случаях они могут быть выделены практически безошибочно. Закрывать глаза на существование этапов в развитии животных на том основании, что границы между ними не всегда могут быть установлены,— это значило бы исказить реальную картину онтогенеза и закрыть важные пути его исследования. Точно так же можно сказать, что отрицать наличие качественно различных этапов начальных стадий филогенеза на том основании, что границы между ними не всегда могут быть однозначно проведены,— это значит исказить реальное положение вещей в природе и лишить науку важных путей познания филогенеза. Нам кажется, что даже на первых стадиях филогенеза его качественно различные этапы в непограничных

случаях могут быть определены столь же отчетливо, что и этапы онтогенеза. Чисто технические трудности не имеют большого значения.

Проводя грань между гомеостатическим преобразованием популяции и микроэволюцией, следует особо подчеркнуть, что явления популяционного гомеостаза играют в процессе эволюции важнейшую роль. Динамика структуры популяции создает предпосылки для быстрого направленного преобразования популяции при изменении внешних условий, при изменении направления отбора. Чем больше диапазон гомеостатических преобразований популяции, тем выше способность популяции к освоению новой среды и тем больше возможная скорость микроэволюции. Скрытые возможности эволюции популяций реализуются с несравненно большей скоростью, чем это фиксируется на основе анализа географической изменчивости организмов, не сопровождаемого экологическим анализом изменчивости среды обитания. Этого вопроса мы частично коснулись в главе II, здесь же необходимо осветить его более подробно.

Как уже указывалось, о возможной скорости преобразования генетического состава популяции свидетельствуют многие экспериментальные данные. Важно подчеркнуть, что это касается любых признаков и свойств организмов.

Вилксу [Wilkes, 1947] в течение ничтожного срока (4 генерации) удалось создать экспериментальную популяцию Diprion hercyniae, отличающуюся от исходной выборки более низкой предпочитаемой температурой, большей плодовитостью, большим числом самок и большей продолжительностью жизни. В опытах автора фактором отбора служил паразит Dahlbominus fuscipennis. Это показывает, что новый фактор элиминации ведет к комплексному преобразованию генетического состава популяции. Аллен [Allen, 1954] путем отбора за 3 года увеличил скорость размножения модельной популяции Horogenes molestae в 24 раза. Возможность резкого изменения соотношения полов в результате отбора доказана экспериментально на Anoplex carpocasae [Simmonds, 1947]. Оказалось возможным в течение немногих поколений изменить и степень выраженности полового диморфизма ([Korkman, 1957], опыты на лабораторных мышах). В опытах Пайментэла [Pimentel, 1965] мухи за 33 года резко повысили устойчивость по отношению к паразитическим осам (Navonia vitripennis), в результате чего в неизменных условиях среды и при неизменной численности хозяина численность паразита снизилась почти в 2 раза. Тем же автором было показано, что совместное содержание двух конкурирующих видов (Musca domestica и Phaenicia sericota) вызывает такое изменение генетической структуры популяций обоих видов, которое приводит к изменению их относительной численности. Об эффективности отбора на ядостойкость уже говорилось ранее. Эти опыты особенно интересны в том отношении, что ясно свидетельствуют об обратимости приобретенных особенностей. Так, Робертсон [Robertson, 1957] путем воздействия ДДТ

на модельную популяцию Macrocentrus ancylivorus повысил ее стойкость в 12 раз, но при развитии популяций в нормальной среде она через 13 поколений возвратилась в исходное состояние.

Можно ли результаты этих и аналогичных экспериментов распространять на природные популяции? Однозначный ответ на этот вопрос дают наблюдения за акклиматизированными животными.

Акклиматизация — есть процесс формирования новой популяции животных, обладающей рядом общих специфических особенностей; важнейшей движущей силой этого процесса является естественный отбор. Законно полагать, что среди специфических особенностей новой популяции одно из ведущих мест занимают физиологические особенности животных. Их изучение — одна из серьезных задач, стоящих перед исследователями, занимающимися теоретическими основами процесса акклиматизации. Однако в настоящее время о физиологической специфике акклиматизированных животных мы почти не имеем представления, поэтому тезис о формировании в процессе акклиматизации специфических популяций животных вынуждены иллюстрировать изменением их морфологических особенностей, хотя и они изучены, к сожалению, далеко не достаточно.

На территорию СССР были завезены различные подвиды американской норки (Mustela vison). Преобладающее число зверьков относилось к восточноканадской разновидности (M. v. vison). Тщательные исследования В. А. Попова [1949] показали, что за 14 лет, прошедших с момента завоза американских норок в Татарию, в их морфологии (размеры, краниологические особенности) произошли настолько серьезные изменения, что сейчас уже невозможно отнести их ни к одному из известных подвидов.

Енотовидная собака (Nyctereutes procyonoides), завезенная в 1943 г. в Калининскую область, претерпела еще большие изменения: скуловая ширина ее черепа увеличилась, длина тела уменьшилась на 6%, а вес — на 9%, зубной ряд сделался более коротким, мех — гуще. М. Г. Сорокин [1953, 1956] дает следующее объяснение тем изменениям, которые произошли в морфологии енотовидной собаки: менее богатая кормовая база обусловила уменьшение размеров. Она же сделала невозможной спячку, и животное оказалось под непосредственным воздействием относительно суровых зимних условий. Это повлекло за собой изменение мехового покрова. Уменьшение длины зубного ряда может быть естественно объяснено относительно большим количеством животного корма в рационе. Аналогичные данные приводит В. Ф. Морозов [1955]. Подводя итог акклиматизации енотовидной собаки в европейской части СССР, Б. Ф. Церевитинов [1953] подчеркивает также увеличение ее размеров в некоторых местах и развитие более пышного меха.

Серьезные изменения произошли в процессе акклиматизации и в морфологии ондатры. В посвященной этому вопросу статье

Б. Ф. Церевитинов [1951] констатирует, что в соответствии с климатическими условиями различных районов пушно-меховые качества ондатры изменяются. Это дает возможность выделить по крайней мере четыре отчетливо различающиеся формы ондатры: восточносибирскую, западносибирскую, северную и казахстанскую. Б. Ф. Церевитинов исследовал лишь те особенности ондатры, которые представляют наибольший интерес с хозяйственной точки зрения (вес шкурки, ее площадь, густота волосяного покрова, длина и толщина волос, окраска), однако совершенно очевидно, что изменению подвергались и другие признаки.

Большой интерес представляют результаты исследования М. А. Повецкой [1951]. Она показала, что в процессе акклиматизации ценных подвидов белки наблюдаются серьезные изменения в их морфологии, захватывающие и такие признаки, которые служат основанием для выделения отдельных популяций грызунов в самостоятельные подвиды. Так, телеутка (Sciurus vulgaris exalbidus), привезенная в 1940 г. из предалтайских боров в Крымский заповедник, за 9 лет претерпела следующие изменения: вес тушек увеличился в среднем на 23 г, густота меха уменьшилась на 18,5%, высота — на 1,1 мм, а толщина увеличилась на 5,73%; увеличилась крепость волоса, толщина мездры уменьшилась на 12%, окраска меха изменилась.

Аналогичные данные получены М. А. Повецкой и при анализе результатов акклиматизации алтайской белки (S. v. altaicus) в Тебердинском заповеднике: за 10 лет мех ее поредел на 20% (в среднем) и погрубел, длина волоса уменьшилась на 1 мм, мездра сделалась более толстой. Результаты этих наблюдений в последнее время подтверждены Д. Д. Меладзе [1954].

В Англию неоднократно завозилась американская «серая белка» (S. carolinensis). В настоящее время морфологические особенности британской популяции этого вида не укладываются в диагноз ни одного из американских подвидов (ближе всего к S. c. leucotis, но уступает ему по размерам).

Акклиматизация зайца-русака (Lepus europaeus) в Сибири сопровождалась существенными изменениями морфологии его мехового покрова [Герасимова, 1955]. С. У. Строганов и Б. С. Юдин [1956] считают, что через 19 лет после акклиматизации русака из Башкирии в Новосибирской области он настолько изменился, что заслуживает выделения в самостоятельный подвид L. e. orientalis subsp. nov. О морфологических и экологических изменениях у бобров, реакклиматизированных в Печоро-Илычском заповеднике, пишет Ю. П. Язан [1964].

Очень интересные изменения произошли в австралийских популяциях кроликов [Birch, 1965]. На о-ве Тасмания в течение 50 лет выработался клин по окраске: в горах преобладают черные особи, доля которых в популяциях при понижении рельефа закономерно падает [Barber, 1954]. В Австралии аналогичный клин образовался за 40—60 поколений. Морфологические изменения,

происшедшие в австралийских популяциях домовой мыши, изучены плохо, но Берч [Birch, 1965] называет их громадными.

Домашний воробей (Passer domesticus), распространившийся в Северной Америке, претерпел ряд изменений, касающихся длины бедра и плеча. Особенно заметны эти изменения при изучении североамериканских популяций, населяющих местности с суровой зимой.

Североамериканский вид чечевичника (Carpodacus frontalis), переселенный на Гавайские острова, за несколько десятков лет превратился в резко выраженный подвид [цит. по Пузанову, 1954]. К описываемой категории явлений следует отнести и хорошо известные изменения окраски птиц при изменении влажности. В отдельных случаях удается наблюдать, что при содержании птиц в условиях повышенной влажности они изменяются в сторону природных разновидностей из областей с более влажным климатом. Подобные случаи известны, в частности, для дрозда Hydrocichla mustelina и голубя инков Scaradafella inca [Hesse, 1924]. Наибольшие изменения наблюдались у пустынного ткачика Австралии Munia flavaprimma после трехлетнего содержания в Англии: птица приобрела окраску и рисунок, которые характерны для другого ткачика, населяющего прибрежные районы Австралии и описанного в качестве самостоятельного вида.

Все земноводные, населяющие в настоящее время Гавайские острова,— завозные. Сравнение гавайских представителей отдельных видов с исходными формами демонстрирует существенные отличия. Так, гавайские Rana rugosa отличаются от японских большей пятнистостью брюшной поверхности, более сильным развитием плавательных перепонок и менее высоким пяточным бугром [Oliver, Shaw, 1953]. Отличие между этими формами явно подвидового ранга. Акклиматизация рыб, обладающих относительно большей пластичностью, приводит к еще более существенным морфофизиологическим изменениям. Достаточно для иллюстрации привести тщательное исследование В. С. Кирпичникова [1966], показавшего, что за исторически короткий период сазан озера Балхаш приобрел особенности, по масштабу не отличающиеся от особенностей «хороших» подвидов. При гибридизации подвидов их потомки, по-видимому, очень быстро приобретают облик местной, аборигенной разновидности.

Для улучшения местного стада оленей в ареал Cervus elaphus elaphus неоднократно завозились маралы и вапити (C. e. canadensis), однако уже через несколько лет «кровь» привозных оленей перестала сказываться и тип оленя оставался без изменений. Подробный анализ результатов работ, проведенных за последние 70 лет [Beninde, 1940], доказывает это положение. Вполне сходный результат был получен и при акклиматизации на Урале соболей восточных подвидов [Павлинин, 1959].

Несомненно, что многие особенности популяций, возникающие в процессе акклиматизации,— фенотипической природы. Но со-

вокупность приведенных данных ясно показывает, что большую роль в этом процессе играет преобразование генетической структуры популяций. Это свидетельствует о том, что при изменении условий среды происходят явления, которые с полным правом могут быть названы микроэволюционными. Так как среда обитания организмов под воздействием человека изменяется очень быстро, то можно ожидать, что быстрые эволюционные преобразования происходят на наших глазах в очень широком, планетарном, масштабе. Так, использование ядохимикатов для борьбы с вредителями приводит к появлению специализированных форм, а некоторые штаммы бактерий для роста уже сейчас (а что будет дальше?) нуждаются в антибиотиках [Cole, 1966]. Таким образом, вопрос о скорости микроэволюционных преобразований имеет отнюдь не чисто академический интерес.

О возможной скорости преобразования популяций под влиянием естественного отбора свидетельствуют и некоторые прямые наблюдения. Одно из них — возникновение промышленного меланизма (см. гл. II). Пример этот, хотя и пользующийся заслуженной известностью, относительно простой, так как речь идет лишь об изменении частоты распространения в популяции моногенно детерминированного признака. Более интересны данные, показывающие, что даже в течение жизни одного поколения животных может произойти заметное изменение средней нормы изменчивости популяции, в том числе и по признакам, обусловленным полигенно. Таких наблюдений не много, но они есть. Так, Ван Вален [Van Valen, 1965—1966], применив совершенную биометрическую обработку материала, показал, что в определенных условиях в старших возрастных группах мышей ширина зуба (M^1) больше, чем у молодых, несмотря на стабилизацию этого показателя в очень раннем возрасте. Автор убежден, что в обследованных популяциях мышей имеет место дифференцированная смертность разных генотипов, которая приводит к сдвигу средней нормы изменчивости популяции при жизни одного поколения (среднее изменение признака не ниже 0,154 стандартного уклонения, что соответствует интенсивности отбора 0,1—0,3). Сходные исследования в это же время были поставлены в нашей лаборатории. К. И. Копеин [1964] изучил размеры черепа горностаев приполярных районов Урала и Ямала. Оказалось, что, несмотря на то что в течение первых лет жизни череп продолжает расти, средние размеры его у горностаев в возрасте 2+ лет меньше, чем у животных в возрасте 1+, а у последних меньше, чем у сеголеток. Был изучен очень большой материал (более 3000 тушек), достоверность различий равнялась 80%. Причины отбора на уменьшение размеров остаются не установленными. Интересно, что в более южных районах (северная тайга) К. И. Копеину не удалось обнаружить уменьшение размеров черепа горностаев с возрастом, наоборот, череп сеголеток оказался существенно меньшим, чем у старших животных. Это также убеждает нас в том,

что уменьшение длины черепа в Приполярье — результат отбора, а не феномен, связанный с физиологией роста горностая.

К работам этого же направления следует отнести исследования изменчивости ужа Natrix sipedon [Camin, Erlich, 1958]. Авторы изучали змей этого вида на островах озера Эри. Они установили, что в отличие от «материковых» популяций островные характеризуются очень небольшим числом полосатых особей. Особенно интересно, что среди взрослых ужей полосатые животные встречаются редко, реже, чем среди молодых (различие статистически достоверно). Анализ показал, что это может быть понятно только как результат отбора, эффективность которого обнаруживается в течение жизни одного поколения. Было установлено, что вероятность выживания полосатых ужей в 4 раза меньше вероятности выживания ужей, окрашенных однотонно (агенты отбора — птицы). Авторы законно полагают, что если бы не существовала постоянная миграция змей с «материка», то в островных популяциях они бы давно перестали встречаться.

Представленные в этой главе материалы свидетельствуют о том, что гомеостатическое преобразование генетического состава популяций — обычное и очень широко распространенное явление[1]. Оно обеспечивает существование отдельных популяций вида в постоянно меняющихся (колеблющихся) условиях внешней среды. В тех случаях, когда условия среды изменяются направленно, аналогичные изменения происходят в генетической структуре популяций: в течение немногих поколений она приобретает новые свойства, колебание качества популяции происходит уже около другой средней. На первом этапе этого процесса возникшие изменения обратимы, популяция может вернуться к исходной форме изменчивости. Отсюда следует, что кажущаяся стабильность морфофизиологических особенностей различных географических форм вида в большинстве случаев свидетельствует не о постоянстве их особенностей, а об относительном постоянстве условий среды. Для решения ряда принципиальных проблем систематики и зоогеографии это обстоятельство имеет очень важное значение.

Когда направленное изменение генетической структуры популяции зашло далеко и новые свойства популяции изменяют сам характер связи организма со средой (что неизбежно приводит к изменению направления отбора), необратимость внутривидовых преобразований обеспечивается уже не внешними (постоянство среды), а внутренними (качество популяции) механизмами. Эту стадию преобразования популяций с полным правом можно считать микроэволюцией. Таковы внешние проявления микроэволюционного процесса (феноменология). Его основа — изменение нормы реакции вида на изменение внешних условий.

---

[1] Поэтому мы не можем согласиться с Райтом [Wright, 1948], утверждающим, что элементарный эволюционный процесс сводится к изменению частоты генов в популяции.

Глава V

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ РАЗНОРОДНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Когда генетическая разнородность популяции принимает характер выраженного полиморфизма, ее биологическое значение становится очевидным. Оно заключается в большом диапазоне условий, которые популяция в целом может использовать для поддержания оптимальной численности. Приведенные в главах II и IV данные и их обсуждение показывают, что современная экология еще далека от понимания роли полиморфизма в жизни животных. Степень приспособленности разных генотипов к разным условиям среды достигает такой степени специфичности, о которой мы сейчас можем только догадываться. Об этом говорят некоторые экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что не только представители разных фаз, но и разные генотипы занимают различное положение в системе «популяция — среда», так как занимают различные экологические субниши [Lewontin, 1955]. В пользу развиваемых Левонтиным представлений свидетельствуют убедительные косвенные данные. Оказалось, что популяции с выраженным хромосомным полиморфизмом отличаются более широким распространением и большим разнообразием занимаемых биотопов [Cunha, Dobzhansky, 1954; Cunha et al., 1959], а для популяции с обедненным генофондом характерно ограниченное число занимаемых экологических ниш.

По-видимому, полную ясность в этот важнейший вопрос эволюционной теории может внести лишь углубленное экологическое исследование, позволяющее связать особенности отдельных популяций не только с их общими генетическими особенностями, но и степенью генетической разнородности. Пока такие исследования, по существу, отсутствуют, необходимо ограничиться самым общим утверждением: повышение генетической разнородности популяции выгодно, так как способствует более полному использованию ресурсов среды. С другой стороны, обогащение генофонда популяции резко повышает возможности ее приспособительного преобразования как единого целого, резко повышает ее жизнеспособность и по существу является гарантией ее существования в меняющихся условиях среды. Как будет показано ниже, тот же самый механизм, который обеспечивает приспособление популяции к изменениям условий среды ее родины, создает предпосылки к расширению ареала. Отсюда понятно, что в природе должны существовать

разнообразные механизмы поддержания генетической разнородности популяции и непрерывного обогащения ее генофонда.

Общее обогащение генофонда популяции не только повышает приспособительные возможности популяции в целом, но и увеличивает генетическую емкость отдельных особей (гл. II). В этом отношении особый интерес представляют эксперименты Кэрсон [Carson, 1961]. Оказалось, что популяция, происходящая от одной пары Drosophila robusta из центра ее ареала, по степени своей жизнеспособности и способности к дальнейшим приспособительным преобразованиям не отличается от популяций, возникших от большого числа исходных производителей (основателей). Опыты Кэрсон подкупают тщательностью выполнения, но, по существу, они лишь подтверждают многие данные, полученные ранее. Известно, что лабораторные колонии ряда диких видов животных происходят от немногих основателей. В нашей лаборатории основателями крупных колоний полевки Миддендорфа, экономки, пеструшки, узкочерепной полевки были всего несколько пар особей; несколько сот полевок Миддендорфа получены от одной пары.

Популяции многих акклиматизированных видов происходят от ничтожного числа особей-основателей. К. Драчевский [1961] указывает, что в Киргизии от трех пар нутрий за 4 года было получено процветающее стадо в 300 голов. В Англии популяция нутрии возникла за счет отдельных зверьков, сбежавших со звероферм. Вряд ли таких особей могло быть много. Тем не менее за 10 лет нутрия распространилась на территории нескольких графств, а в 1961—1962 гг. было добыто 100 тыс. животных [Norris, 1963]. Три пары лосей, выпущенных на о-ве Ньюфаундленд, дали процветающую популяцию, численностью 30—40 тыс. голов [Pimlott, 1961]. Канадская популяция зайца-русака берет начало от семи самок и двух самцов, вывезенных из Германии в 1912 г. [Dean, De Vos, 1965]. От 14 кабанов, отловленных в 1909 г. в России, возникла популяция кабанов в США. Территория, которую она сейчас занимает, превышает 1000 км^2 [Иванов, 1962]. Подобных примеров известно много. В обобщающей статье А. А. Насимович [1961] пишет: «Многочисленны примеры, когда выпуск небольшого количества животных приводил к быстрому размножению и последующему распространению на огромной территории интродуцированного вида (кролики, ондатра, домовой воробей).

Нами [Шварц и др., 1966] был поставлен специальный эксперимент, цель которого исследовать, как меняется изменчивость популяции при ее формировании на основе немногих случайных основателей. Мы сравнивали изменчивость окраски грызунов из природных популяций и из лабораторных колоний. Окраска определялась колориметрически, что гарантирует объективность ее оценки. Основателями колоний были животные тех же популяций, которые служили нам контролем: полевки Миддендорфа (Microtus middendorffi) — 2 самца и одна самка, экономка (M. oeconomus) — 6 самцов и 4 самки, северная узкочерепная полевка (M. g.

major) — 5 пар, M. g. gregalis — 4 самца и 6 самок. Животные разводились в течение 4—6 поколений. Было установлено, что ни в одном из 4 случаев существенного изменения диапазона и направления варьирования не произошло, принцип основателя не сработал. В свете результатов опытов Кэрсон [Carson, 1961] это не кажется нам удивительным. Мы имели возможность показать, что популяция, возникшая от немногих случайных основателей, полностью сохраняет способность к направленным изменениям под влиянием отбора. Об этом свидетельствует специальный эксперимент [Шварц, Покровский, 1966], результаты которого обсуждаются нами в этой книге.

О генетической емкости отдельных индивидов и, следовательно, о возможной генетической разнородности популяций, возникших от немногих основателей, свидетельствуют также иммунологические исследования трансплантационных антигенов. В нашей лаборатории Л. М. Сюзюмова изучала сроки отторжения трансплантатов кожи в разных группах полевки-экономки. В тех случаях, когда реципиент и донор относятся к разным подвидам (M. oeconomus oeconomus, M. o. chahlovi), сроки отторжения трансплантата варьируют от 6 до 7 дней. При пересадке кожного лоскута в пределах одной семьи (реципиент и донор — потомство одной самки) средний срок жизни трансплантата, естественно, увеличивается (колебания от 6 до 30 дней). Уже эти опыты показывают, что в пределах близкородственных групп животных (одна семья) можно обнаружить антигенные, а следовательно, и генетические различия, соизмеримые с различиями между подвидами. Л. М. Сюзюмова искусственно увеличила генетическую разнородность экспериментальной колонии путем гибридизации изучаемых подвидов. Обогащение генофонда подопытной группы животных привело к тому, что при внутрисемейной трансплантации (от брата к брату) продолжительность жизни пересаженных лоскутов кожи нередко еще более сокращается. Так, в пределах одной из гибридных смесей срок жизни трансплантатов колебался от 6 до 8 дней. В других семьях наблюдалась большая изменчивость в проявлении реакции на трансплантат (срок жизни пересаженного лоскута от 7 до 52 дней). Кажется очевидным, что популяция, возникающая на основе размножения подобных семей, может быть генетически столь же разнородной, что и процветающие природные популяции. В этих условиях принцип основателя может иметь лишь ограниченное значение.

Все эти, а также громадное количество других фактов показывает, что обогащение общего генофонда популяции имеет огромное биологическое значение. Естественно поэтому ожидать специальных механизмов поддержания в популяции генетического разнообразия. Один из таких механизмов — повышенная жизнеспособность гетерозигот.

Этот вопрос подробно разбирается в генетической литературе, и здесь нет нужды его детально анализировать. Важен сам факт:

гетерозиготы в большинстве случаев обладают большей жизнеспособностью, что содействует сохранению в популяции генов, которые в гомозиготном состоянии являются вредными или даже летальными. Конкретные причины повышенной жизнеспособности гетерозигот не могут считаться выясненными. Существуют данные, показывающие, что важна не гетерозиготность сама по себе, а вполне определенное сочетание генов. Об этом свидетельствуют, в частности, эксперименты Уоллеса [Wallace, 1955], показавшего, что среди гетерозигот единой популяции обнаруживаются все степени жизнеспособности вплоть до особей, отличающихся малой жизненностью. С другой стороны, имеются наблюдения, указывающие на специфические частные причины повышенной выживаемости гетерозигот. Лучший пример — распространение среди людей серповидного гемоглобина (Hb^s). Гомозиготы Hb^s, Hb^s, как правило, не доживают до половой зрелости. Тем не менее в ряде местностей Африки частота встречаемости гена Hb^s достигает 20%. Аллисон [Allison, 1956] установил, что это связано с повышенной сопротивляемостью гетерозиготных индивидуумов к малярии. Оказалось далее, что Hb^s встречается и в других частях земного шара, где малярия является существенным фактором смертности. Эти наблюдения приводят к выводу, что отклонения от нормального типа гемоглобина ухудшают условия развития паразита и снижают таким путем общий процент смертности среди местного населения, несмотря на значительную смертность гомозигот Hb^sHb^s. Весьма вероятно, что сходным образом объясняется и распространение в популяциях гетерозигот иных типов. Ясно, однако, что чем выше генетическая разнородность популяции, тем больше возможности для возникновения наиболее благоприятных вариантов. Это оправдывает изыскание механизмов поддержания в популяции высокой генетической изменчивости.

Несомненно, что одним из ведущих механизмов поддержания гетерозиготности популяции и общего обогащения генофонда являются все те же механизмы, которые способствуют перемешиванию популяций и микропопуляций. Примеры этого порядка очень хорошо известны и поэтому мы ограничимся лишь немногими.

У большинства видов млекопитающих хорошо выражена сезонная смена мест обитания. Так, водяная полевка осенью покидает сплавинные острова и частично берега озер и на зиму поселяется на лугах и в стогах сена. У ондатры в период гона наблюдаются массовые перекочевки, оканчивающиеся обычно со спадом воды. Кочевки часто имеют следствием заселение ондатрой новых водоемов и несомненно приводят к постоянному перемешиванию популяций. Многие мелкие виды мышевидных грызунов в степных и лесостепных областях весной и в первую половину лета занимают самые разнообразные биотопы: колки, заросли кустарников, посевы культурных растений, залежи и т. д. С наступлением летней жары большинство из них покидают эти

места обитания и поселяются по берегам водоемов. Это безусловно приводит к скрещиванию особей из различных мест обитания.

В лесостепи Зауралья нами установлено наличие резко выраженных миграций у обыкновенной бурозубки. Летом в условиях засушливого климата землеройки этого вида встречаются только по берегам водоемов. С наступлением осенней погоды связь их с увлажненными местообитаниями делается менее тесной, и они занимают самые разнообразные биотопы в степи и лесостепи. При концентрации их у водоемов следующим летом смешение популяций неизбежно. Лоси оставляют зимой излюбленные летом болота и часто придерживаются ограниченных площадей приречных древостоев. Песец и северный олень осенью покидают летние места обитания в тундре и зимуют в лесотундре или даже в северных частях лесной зоны. Сотрудник нашей лаборатории В. С. Смирнов проводил кольцевание песцов на Ямале. Один из зверей через несколько месяцев был добыт на Аляске. Дзерен зимой появляется в степях Забайкалья и Северной Монголии, а весной возвращается обратно в Южную Монголию. Ежегодные миграции на громадные расстояния совершают котики, моржи, киты, летучие мыши и другие млекопитающие.

Миграции, а тем более миграции на далекие расстояния неизбежно увеличивают вероятность спаривания животных из разных популяций. Как известно, для птиц миграции еще более характерны, чем для млекопитающих. Напомним также, что миграции известны и у рептилий; так, они наблюдались у обыкновенных ужей [Терентьев, Чернов, 1949], узорчатого полоза [Хозацкий, Эглон, 1947], прыткой ящерицы [Щепотьев, 1952].

Говоря о механизме повышения гетерозиготности, необходимо отметить особое значение расселения молодых при переходе их к самостоятельному образу жизни. Это явление хорошо изучено для относительно немногих видов, но, вероятно, имеет широкое распространение.

Н. И. Калабуховым и В. В. Раевским [1935] установлено, что у малого суслика к передвижению более всего склонны молодые животные. В. Н. Павлинин [1948] при помощи кольцевания установил, что молодые кроты имеют тенденцию отходить на большое расстояние от места своего рождения. Из 112 вновь пойманных окольцованных кротов на расстоянии 50—500 м от точки выпуска было добыто: взрослых — 79%, молодых — 58%. На расстоянии свыше 500 м были встречены только молодые особи. Среди пойманных на участке кольцевания кротов взрослых меченых оказалось 71; а молодых только 47%.

А. А. Насимович и соавторы [1948], разбирая вопрос о миграциях норвежского лемминга, пишут: «Особенно в большом числе из поселений эмигрируют молодые и подростки; поэтому летне-осенние миграции леммингов прежде всего являются расселением молодых». О расселении молодых соболей из района материнского гнезда свидетельствуют материалы В. В. Раевского [1947]. У не-

которых млекопитающих половое созревание наступает в строго определенном возрасте и относительно очень поздно (бобр, сурок, обыкновенный хомяк, крот, землеройки). Землеройки, например, живут 13—15 месяцев, а половая зрелость наступает у них только в возрасте 8—10 месяцев. Сравнительно длительный период полового созревания благоприятствует более широкому расселению молодых особей со всеми вытекающими отсюда биологическими последствиями.

Особо следует отметить, что у ряда видов особи разного пола и возраста имеют или разные районы зимовок, или покидают их в разные сроки. У таких видов самки и самцы, составляющие единую популяцию, в какие-то периоды подвергаются воздействию различных внешних условий. У северного оленя старые самцы и яловые самки уходят зимой на юг дальше, чем другие особи. У котика первыми приходят весной к Командорским островам секачи, а через 3—4 недели неполовозрелые самцы, позднее всех прибывают неполовозрелые самки. У кашалотов самки почти не выходят за пределы тропиков и субтропиков, а самцы в теплые месяцы года откочевывают на север до Баренцева моря и берегов Камчатки [Томилин, 1938]. В Таджикистане кабаны зиму и весну проводят в пойменных зарослях. Молодые животные и средневозрастные самцы на лето откочевывают в горы, а матки с поросятами и старые одинцы остаются в пойме. У ряда видов горных баранов самки с молодняком держатся на сравнительно небольших высотах, взрослые же самцы и подросший молодняк обитают в верхних зонах, доходя до высокогорий [Цалкин, 1945].

Аналогичные примеры мог бы привести любой зоолог из своей практики. Из них следует очень важный вывод, что, ведя различный образ жизни, самцы и самки неминуемо подвергаются различным силам отбора. В силу этого их генетический состав не может быть одинаковым, что с неизбежностью ведет к общему увеличению генетической разнородности популяции. С этой точки зрения новое освещение получают и хорошо известные факты резких экологических и морфофизиологических различий между самцами и самками, которые особенно хорошо выражены у рыб.

Известно, что у очень многих видов рыб (лососевые, глубоководные удильщики, некоторые губаны и др.) в популяции наряду с нормальными самцами имеются и карликовые самцы, резко отличающиеся и по морфологии, и по своему образу жизни. Лучший пример — жилые карликовые самцы у проходных видов сиговых. Нормальная воспроизводительная функция карликовых самцов доказана, их численность колеблется в зависимости от условий среды [Европейцева, 1962] и коррелирована с численностью проходных самцов. Средняя относительная численность самцов, видимо, фиксирована генетическими механизмами, так как они составляют довольно значительный процент молоди, выращенной в искусственных условиях (наблюдения на куринском лососе). Естественно, что карликовые самцы и нормальные самки подвер-

жены совершенно разным силам отбора, их генетический состав не может не быть различным. В силу этого присутствие в популяции карликовых самцов поддерживает генетическую разнородность популяции, увеличивает богатство того котла, из которого отбор черпает ресурсы для непрерывного совершенствования живых организмов[1].

Для подвижных животных миграции и перемещения, несомненно, являются одним из основных механизмов поддержания генетической разнородности популяций и тормозом обеднения общего генофонда. Однако известно большое число малоподвижных животных, для которых этот механизм может иметь лишь ограниченное значение. Здесь вступает в силу другой механизм, сущность которого сводится к тому, что пары формируются за счет животных, принадлежащих к разным поколениям. Так как (подробно см. гл. VI) генетическая структура разных поколений различна, то конечный эффект этого механизма должен быть весьма сходным с миграционным механизмом поддержания генетической разнородности.

Как известно, у целого ряда млекопитающих в период гона наблюдаются бои самцов за самку. При этом половозрелые молодые самцы не принимают участия в размножении до тех пор, пока не достигнут полного физиологического расцвета и смогут противостоять самцам зрелого возраста. Несколько примеров поясняют сказанное.

Самки зубра достигают половой зрелости на 3—4-й год жизни, самцы — на 4-й, но вступают в размножение не раньше чем в возрасте 6—7 лет, так как отгоняются более старыми самцами. Самцы и самки оленей созревают примерно в одном возрасте, но самцы принимают участие в размножении много позднее. Сходное наблюдается и у кабанов: самцы и самки созревают примерно одновременно, но молодые самцы допускаются к размножению, только достигнув 6—7 лет. Относительно сибирского горного козла В. И. Цалкин [1950] пишет следующее: «Половозрелости самки достигают в возрасте около полутора лет и в двухлетнем возрасте уже часто имеют молодых. Половозрелость самцов наступает примерно в то же время. Однако непосредственное участие в размножении они начинают принимать лишь значительно позднее, так как отгоняются более крупными и старыми самцами». Вполне аналогичное явление наблюдается и у ластоногих. Самки морского котика размножаются с 3-летнего возраста, в то же время насту-

---

[1] Наличие в популяции карликовых самцов может иметь и иное биологическое значение — экономию кормовых ресурсов популяции. Однако, если этот фактор и имеет значение, роль карликовых самцов в поддержании разнородности популяции остается несомненной. Какой фактор первичен, какой вторичен — не столь уж важно. Могут иметь значение и оба (экономия корма и поддержание генетической разнородности). В таком случае мы сталкиваемся со своеобразной мультифункциональностью экологической особенности вида.

пает и половое созревание самцов. Однако до 7 лет самцы котика в размножение не вступают и занимают отдельные лежбища. Борьба самцов за самку, хотя и в менее выраженной форме, имеет место и у ряда хищных зверей (волк, медведь, тигр), что дает основание полагать, что и у них производителями являются преимущественно самцы, уже достигшие расцвета своих сил.

Все сказанное свидетельствует о том, что у большой группы млекопитающих самцы младшего возраста не принимают участия в размножении, а молодые самки кроются самцами старшего возраста. С другой стороны, многочисленными наблюдениями показано, что старые самцы, сохранившие еще половую потенцию, бывают вынуждены уступить свое место более молодым производителям. Это приводит к тому, что наиболее старые самцы исключаются из размножения, подобно наиболее молодым. В силу большей естественной смертности взрослых самцов по сравнению со взрослыми самками средняя продолжительность их жизни, как правило, меньше, чем у самок.

Сходное явление было недавно описано на тетеревах А. М. Чельцовым-Бебутовым [1965] под названием «возрастного кросса». Автор показал, что сложный характер тетеревиных токов приводит не к беспорядочному спариванию, а «к преимущественным встречам определенных и, что особенно важно, разнородных в физиологическом отношении групп популяции: менее активные, изгнанные с тока самцы имеют больше шансов оплодотворить наиболее активных в половом отношении самок, тогда как менее активные, имеющие меньший порог раздражения самки чаще спариваются с наиболее сильными и активными косачами, остающимися «победителями на току». Сопоставляя «активность» птиц с их возрастом, автор приходит к очень важному заключению, что тока тетеревиных обеспечивают преимущественное спаривание взрослых самок с молодыми самцами, а молодых тетерок — с петухами старших возрастов. А. М. Чельцов-Бебутов полагает, что возрастной кросс имеет в своей основе повышение жизненности потомства, полученного от родителей разного возраста. Это предположение не лишено оснований, так как подтверждается некоторыми наблюдениями над домашними животными [Вахрушев, Волков, 1945; Милованов, 1950; Старков, 1952; Бригес, 1953; Анорова, 1959, 1960, 1964; и др.]. Однако каковы бы ни были первопричины возрастного кросса, его важнейшее генетическое следствие сводится к увеличению генетической разнородности популяций.

Более сложен вопрос о закономерностях, которым подчиняется подбор пар у животных, не обладающих половым диморфизмом и для которых борьба самцов за самку не характерна. Казалось бы, что в этом случае таких закономерностей вообще нет и все дело решает случай. Наши наблюдения над грызунами показали, что это не так. Известно, что самки грызунов созревают несколько раньше самцов. К чему это приводит, покажем на конкретном примере.

В условиях лесостепного Зауралья, где проводились наши исследования, первый помет водяных полевок рождается в начале мая или (в отдельные годы) в конце апреля. Самки этой генерации созревают в первой половине июня. В это время молодые самцы еще не половозрелы, и поэтому молодые самки могут быть покрыты только самцами старшего возраста (перезимовавшими), что и в действительности имеет место, так как в то время, когда молодые самцы еще остаются неполовозрелыми, подавляющее большинство самок оказываются беременными. Так, например, в 1951 г. в Курганской области первый половозрелый самец текущего года рождения был добыт 15 июня. Между тем беременные самки добывались уже в первой декаде июня, а в последних числах мая было добыто несколько молодых самок в состоянии течки. Ко времени созревания молодых самцов часть молодых самок уже выкармливали молодняк. Так, 15 июня была добыта молодая самка, у которой беременность сочеталась с лактацией. Аналогичное явление наблюдалось в Курганской области и в 1950 г. Половозрелые молодые самцы начали попадаться только с 19-го июня, между тем как уже в конце первой декады июня часть молодых самок была беременна вторично (сочетание лактации и беременности). Нет сомнения, что созревшие самцы немедленно вступают в размножение, так как перезимовавших (старых) самцов в это время уже настолько мало, что если бы молодые самцы не выступали уже в роли производителей, это привело бы к массовому прохолостанию самок, чего в действительности не происходит. Однако первое время после созревания молодых самцов самки этой генерации уже беременны. Следовательно, молодые самцы кроют преимущественно перезимовавших самок, которые в это время уже с полным основанием могут быть названы старыми. Водяные полевки второго помета рождаются в июне. Далеко не все особи этой генерации успевают достичь половой зрелости в год рождения, преимущественно самки. Следовательно, и в этом случае молодые самки кроются самцами старшего возраста.

Наблюдения показали, что совершенно такая же картина выявляется и при анализе «состава пар» и у других видов грызунов (полевка-экономка, узкочерепная полевка, красная полевка и др.). Согласно данным А. А. Слудского [1948], основанным на изучении очень большого материала, самцы ондатры в год своего рождения никогда не вызревают, в то время как часть самок приносит помет в возрасте не более 4 месяцев. Естественно, что они могут быть покрыты только более старыми самцами. Наши несравненно более скромные данные подтверждают выводы А. А. Слудского для северной лесостепи Зауралья.

Приведенные примеры показывают, что разная скорость полового созревания приводит к тому, что пары формируются преимущественно за счет животных разного возраста, разных генераций. Следствием этого является непрерывное восстановление генофонда популяции, даже в том случае, если в отдельных генерациях гено-

фонд окажется существенно нарушенным. Кажется в высшей степени показательным, что у всех животных скорость полового созревания самцов и самок различна. Приведенные нами примеры касаются млекопитающих. Разная скорость полового созревания рыб отмечается Г. В. Никольским [1965] как хорошо известный факт. Он приводит и ряд конкретных примеров, ясно показывающих, что формирование пар из животных разных генераций в ряде случаев становится неизбежным. «Так, например, у обыкновенного карася в исключительно благоприятных условиях роста разница во времени созревания самцов и самок сглаживается (в обычных условиях самцы созревают несколько раньше самок), и оба пола созревают в одном возрасте 1+ [Schäperclaus, 1953]. При этом относительная численность самцов уменьшается среди младших возрастных групп, но возрастает среди старших». В этом наблюдении обращает на себя внимание, что условия для формирования одновозрастных пар создаются лишь в наиболее благоприятной среде. Возможно, это правило распространяется и на других животных. Его биологический смысл с развиваемых здесь позиций ясен. Поддержанию генетической разновидности популяций у рыб, безусловно, способствует и разновозрастность полового созревания животных одного поколения.

Вряд ли можно сомневаться в том, что столь широкое распространение такой важной биологической закономерности, как различная скорость созревания полов, случайно. Законно полагать, что в основе этого явления, которое почти столь же всеобще, как сексуализация почти всех живых существ, лежат фундаментальные биологические закономерности. Приведенный анализ фактов делает вероятным, что это фундаментальная биологическая закономерность — механизм формирования пар, исключающий возможность обеднения генофонда популяции животных.

Возможно, что поддержание генетической разнородности в некоторых случаях определяется и этологическими механизмами. В этом вопросе еще очень много неясного, но постепенно накапливаются материалы, показывающие, что выбор брачных партнеров не подчиняется простой случайности. Это распространяется не только на животных, для которых характерны турнирные бои за самку. Избирательное спаривание обнаружено у простейших [Jennings, 1911], насекомых [Tower, 1906; Petit, 1956], амфибий [Sawada, 1963], птиц, [O'Donald, 1959], млекопитающих [Frederickson, Birnbaum, 1956; Mainardi, 1964; Levine, Lasher, 1965; и др.]. Большинство наблюдений свидетельствует о том, что избирательное спаривание осуществляется на основе морфологического сходства. Это проявляется, в частности, и в том, что при возможности выбора пары формируются за счет животных одного, а не разных подвидов [Mainardi et al., 1965]. Однако более детальное исследование того же Майнарди [Mainardi, 1964; Mainardi et al., 1965] показало, что в пределах подвида самки предпочитают спариваться с генетически неродственными самцами. Сделана первая попытка

оценить значение избирательного спаривания для развития популяции с помощью счетных машин. Были получены данные, показывающие, что, если брачные партнеры сходны, фиксируется один из аллелей (обычно доминантный), в противоположном случае устанавливается стабильный полиморфизм [Mainardi et al., 1966]. Не менее интересны наблюдения, показывающие, что сочетание разных генотипов в формирующихся парах у дрозофилы изменяется при изменении внешней среды [Petit, 1956]. Возможно, что расширение исследований в этом направлении позволит выявить новые механизмы поддержания в популяции генетической разнородности. Самцы и самки отличны не только физиологически, но и экологически, различно их отношение к среде, которое особенно отчетливо проявляется в различной смертности. Отметим лишь несколько наиболее интересных наблюдений в этой области. На основании изучения литературного материала по соотношению полов у 54 видов и 12 пород млекопитающих Б. С. Кубанцев [1964] пришел к выводу, что у большинства видов самцов рождается больше, чем самок. Известно, однако, что в большинстве популяций среди взрослых животных соотношение полов близко 1 : 1. Это само по себе свидетельствует о дифференцированной смертности животных разного пола. Повышенная смертность самцов по-разному проявляется в разных условиях среды. На чернохвостом олене (Odicoileus hemionus columbianus) показано, что уже в самом младшем возрасте самцы гибнут значительно чаще самок [Taber, Dasmann, 1954]. Это объясняется их большей активностью, которая, в свою очередь, определяется более высоким уровнем обмена. Поэтому при ухудшении условий соотношение полов резко сдвигается в сторону самок. Неблагоприятное воздействие низкой температуры вызывает повышение смертности половозрелых самцов мышей, но среди молодых различий в выживаемости не наблюдается [Zarron, Denison, 1956]. Относительно более высокая смертность наблюдается также при резком вмешательстве в жизнь популяции, которое происходит, например, при борьбе с вредителями сельского хозяйства. Опыты Н. И. Калабухова [1944] показали, что при химической обработке земель, зараженных обыкновенной полевкой (Microtus arvalis), остающиеся в живых грызуны (30—50%) — в основном самки, большинство из которых беременные и кормящие. Позднее Н. И. Калабухов с сотрудниками [1950] показали, что беременные самки малого суслика (Citellus pygmaeus) неохотно берут отравленную приманку, и смертность их при химической обработке зараженных территорий оказывается неизмеримо меньшей, чем смертность самцов и активного молодняка.

У некоторых видов закономерное превышение смертности самцов над смертностью самок приводит к возникновению определенных механизмов, обеспечивающих численное доминирование самцов при рождении. Это наблюдается, например, у ондатры. Согласно наблюдениям А. К. Околовича и Г. К. Корсакова [1951],

во многих районах соотношение полов при рождении приближается к 60 : 40.

Не следует, однако, думать, что смертность самцов всегда выше, чем смертность самок. Резко повышенная смертность самок наблюдается, например, на зимовках некоторых видов летучих мышей (Pipistrellus subflavus), что приводит к снижению их относительного количества до 20% [Davis, 1959]. Еще более интересно, что самки иногда оказываются более чувствительными к неблагоприятным условиям уже на эмбриональной стадии развития, что, естественно, приводит к численному преобладанию самцов среди молодняка [Zimmermann, 1963, наблюдения на шиншилле].

Изменения условий среды могут, по-видимому, вызывать изменение соотношения полов в популяции не только путем изменения относительной смертности животных разного пола, но и путем изменения соотношения полов при рождении. Влияние среды на соотношение полов может быть как косвенным, так и прямым. Специальный симпозиум, посвященный проблеме «возраст родителей и потомство», показал, что возраст родителей в значительной степени определяет свойства потомства [Cowary, 1954; итоги симпозиума см. также Uda, 1957]. Естественно, что косвенно это влияет и на соотношение полов. Становится ясным, что возрастная структура популяции может оказать влияние на соотношение полов среди молодых животных. Прямое влияние среды на соотношение полов имеет в своей основе разную реакцию половых хромосом на изменение биохимизма организма [Uda, 1957]. В частности, доказано, что pH крови оказывает на соотношение полов настолько сильное влияние, что создает предпосылки для регулирования в потомстве числа самцов путем селекции [Whirter, 1956]. О различной реакции X- и Y-хромосом на внешние воздействия свидетельствуют и известные эксперименты Б. Л. Астаурова [обзор см. Астауров, 1963] по регуляции пола у шелкопряда.

Указанные наблюдения делают понятным влияние на соотношение полов такого фактора внешней среды, как изменение режима питания, которое обнаруживается даже у людей [Uda, 1957], а у домашних животных наблюдалось неоднократно [Милованов, 1950; Лысов, Письменная, 1951; Аверьянов и др., 1952; Лукина, 1953; и др.].

Об исключительно большом значении регуляции определенного соотношения самцов и самок свидетельствует возникновение сложнейших генетических механизмов регуляции полового соотношения, которое наблюдается у некоторых животных. Исследование с ракообразными (Copepoda) показали [Battaglia, 1965], что у Tisbe reticulata снижение гетерогенности популяции неизбежно ведет к снижению относительного числа самок. Экологически это, естественно, объясняется тем, что при высокой плотности вероятность оплодотворения самок велика даже при низкой численности

самцов (T. reticulata — полигамы). При снижении плотности популяции возникает опасность прохолостания части самок, их количество увеличивается. Эксперименты показали, что при близкородственном разведении T. reticulata отбор на увеличение относительного числа самцов оказывается эффективным, увеличить же число самок в этих условиях оказывается невозможным. Батаглиа удалось установить не только экологический, но и генетический смысл этого явления. Оказалось, что у копепод пол определяется полифакторально: самки детерминируются несколькими доминантными генами, самцы — рецессивными. Поэтому число самцов определяется степенью гомозиготности популяции. При снижении численности происходит снижение генетической разнородности популяции, которая сопровождается относительным увеличением численности самцов, что, по изложенным выше причинам, снижает возможность прохолостания самок. Таким образом, у Copepoda выработался четкий генетический механизм, определяющий оптимальное соотношение между плотностью популяции, ее генетической структурой и соотношением полов. Весьма вероятно, что аналогичные механизмы существуют и у других животных, в том числе и у позвоночных. Об этом, в частности, свидетельствует интересная работа Стера [Stehr, 1964], специально изучавшего роль конкретных механизмов определения пола в микроэволюции. К этим исследованиям примыкают наблюдения, показывающие, что для генетически различных лабораторных популяций характерно различное соотношение полов [Levy, 1965].

Естественно, что дифференцированная смертность и различия в соотношении полов при рождении должны иметь следствием и различия в динамике численности животных разного пола, и различия в динамике структуры их генетического состава. Это делают очевидным экспериментальные исследования К. Петрусевича [Petrusewicz, 1958], показавшего, что при равном соотношении полов при рождении и повышенной смертности самцов в лабораторных популяциях мышей скорость изменений численности и амплитуда ее колебаний у самцов оказались выше в 43 случаях из 47.

Различная динамика численности должна иметь следствием различный генетический состав самцов и самок. Отсюда следует, что поддержание оптимального соотношения полов является вместе с тем и важнейшим механизмом поддержания генетической разнородности популяции. Нет достаточных оснований говорить о специальной роли самцов и самок в этом процессе, как это делает В. А. Геодакян [1965], приписывающий самцам ответственность за качество, самкам — за количество потомства, но можно с полным правом утверждать, что самцы и самки — это две не только физиологически, но и генетически различные группы животных. Поэтому можно согласиться с авторами, проводящими аналогию между разными клонами одноклеточных организмов, размножающихся половым путем, и полами высших животных [Kallmus,

Smith, 1960]. Отсюда вытекает необходимость экологического анализа последствий нарушения нормального соотношения полов. Исследование этого вопроса находится еще в самом начале, но уже имеющиеся данные ясно показывают, что экологические механизмы играют ведущую роль в поддержании генетической разнородности популяции. С другой стороны, значение этих механизмов делает понятным ряд общебиологических явлений широчайшего распространения (сексуализация всего живого мира, разная скорость созревания самцов и самок, в том числе и в их крайнем проявлении — карликовость самцов и т. д.).

Эти заключения приводят к выводу и более общего характера, касающегося значения генетической разнородности популяций. Разделение вида на два пола снижает общую производительность популяции, так как сокращает число особей, приносящих потомство. Это делает понятным, почему даже среди высших животных изредка наблюдаются партеногенетические популяции. Наблюдения И. С. Даревского [Даревский, 1964; Darewski, Kulicowa, 1961], подробно изучившего экологию партеногенетических популяций скальных ящериц (Lacerta saxicola), делают это совершенно очевидным.

Однако в целом партеногенез не нашел широкого распространения среди высших форм жизни. Причины этого хорошо известны. Только перекрестное оплодотворение создает предпосылки для формирования многообразных генетических вариантов, на основе которых формируются оптимальные в данных условиях генотипы, и сводит к минимуму возможность рождения нежизнеспособных организмов[1]. Однако этот же процесс вполне мог бы быть обеспечен гермафродитной популяцией, состоящей из особей, не способных к самооплодотворению. При этом сохранились бы все преимущества полового размножения, а потенциальная продуктивность популяции повысилась бы вдвое. Более того, гермафродитизм сни-

---

[1] В настоящее время этот вопрос кажется более сложным, чем в недавнем прошлом. В популяции, размножающейся бесполым путем, две полезные мутации могут закрепиться лишь в том случае, когда одна из них возникает среди потомков ранее мутировавших особей. Среди организмов, размножающихся половым путем, обе мутации могут объединиться в результате рекомбинаций. Математический анализ показал [Crow, Kimura, 1965], что половой процесс выгоден в тех случаях, когда совместное действие мутаций усиливает полезный эффект каждой из них, когда мутирование происходит с высокой скоростью, а размеры популяции велики. С другой стороны, в тех случаях, когда индивидуальное действие мутаций отрицательно, а совместное положительно, рекомбинации могут оказаться вредными. Цитированные авторы сомневаются в безусловной полезности полового процесса и допускают возможность, что диплоидность следует рассматривать как механизм защиты от соматических мутаций. Общий вывод авторов подтверждается математическими расчетами Томлинсона [Tomlinson, 1966], который показал, что, когда малое число особей разбросано по большой территории, партеногенез и гермафродитизм выгодны. Если сомнения Кроу и Кимуры содержат в себе зерно истины, то это лишь с особой силой подчеркивает необходимость попытаться объяснить, в чем причина сексуализации всего живого мира.

мает и ряд трудностей, связанных со встречей брачных партнеров, возникающих в малочисленных популяциях. Тем не менее природа пошла по иному пути — по пути разделения полов. Единственное объяснение этой поистине удивительной расточительности природы заключается в том, что разделение вида на две генетические различные группы (самцы и самки) с неизбежностью ведет к возникновению и физиологических различий[1]. Это в свою очередь с той же неизбежностью ведет к экологическим различиям, являющимся, как мы пытались показать, гарантией поддержания генетической разнородности популяции даже в крайне неблагоприятных условиях среды, сопровождающихся резкими снижениями численности. Отсюда следует, что значение поддержания генетической разнородности популяции настолько велико, что в конечном итоге компенсирует снижение потенциальной производительности популяций вдвое.

Генетическая разнородность популяций — предпосылка их эволюционных преобразований. Однако естественный отбор не может работать в кредит. Это значит, что генетическая разнородность популяций является не только предпосылкой их преобразований, но и повышает жизнестойкость популяции в текущий момент ее истории. Справедливость развиваемой точки зрения подчеркивается явлениями, сопутствующими сексуализации, на которые мы обращали внимание.

Мы приходим к выводу, что первопричиной разделения полов явилась необходимость поддержать всеми доступными способами максимальную разнородность популяции. На этой основе позднее возникли специальные анатомо-физиологические приспособления, завершающие разделение функций между самцами и самками, которое наибольшего развития достигает у млекопитающих. Ведущие механизмы поддержания генетической разнородности популяций — экологические. В преобладающем числе случаев они исключают возможность потери популяцией эволюционной пластичности и обеспечивают возможность быстрых приспособительных изменений генетической структуры популяции при изменении условий среды, изменении направления отбора. Поэтому экологические механизмы поддержания генетической разнородности популяций играют, вероятно, не менее существенную роль в эволюции вида, чем механизмы, обеспечивающие непосредственное преобразование популяций.

---

[1] Весьма показательно, что у высших животных физиологические различия между полами неизмеримо более существенны, чем у низших.

Глава VI

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Главная задача эволюционной экологии заключается в том, чтобы установить, как влияет популяционная структура вида на ход эволюционного процесса. Эта задача может быть сформулирована и иначе, более конкретно: какова взаимосвязь между экологической и генетической структурой популяции, как отражается изменение экологической структуры популяции на ее генетическом составе. В процессе решения этой задачи экологические механизмы микроэволюции могут быть вскрыты с наибольшей полнотой.

РОЛЬ ДИНАМИКИ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ В ПРЕОБРАЗОВАНИИ ЕЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА

Поддержание оптимальной возрастной структуры популяций — один из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды их обитания. Различные стороны этого вопроса в настоящее время интенсивно изучаются, им посвящена огромная литература. Однако изучение возрастной структуры популяций имеет не меньший интерес и для познания механизмов эволюционного процесса. Эта проблема изучена в значительно меньшей степени.

Сезонные изменения морфофизиологических особенностей долгоживущих животных (жизненный цикл которых охватывает по крайней мере несколько лет) хорошо изучены. Изменения теплоизоляционных свойств покровов, уровня энергетического обмена, количества и химического состава запасных питательных веществ и витаминов, потребности в кормах, деятельности важнейших органов эндокринной системы, общих (в том числе и поведенческих) реакций на изменение условий среды — вот далеко не полный перечень тех существенных физиологических сдвигов, которые легко обнаруживаются при сравнении животных на разных стадиях сезонного цикла их жизнедеятельности.

То же самое обнаруживается и при изучении мелких животных с коротким жизненным циклом. Однако в этом случае изменения свидетельствуют не только об изменении физиологических особенностей животных в процессе их развития, но и о морфофизиологической специфике животных разных поколений (генераций). Мелкие грызуны, насекомоядные и некоторые другие, хуже изучен-

ные группы животных, в полном смысле слова — эфемеры. У преобладающего числа видов этих групп перезимовавшие особи весной дают потомство, а к середине лета отмирают. Осенняя популяция состоит уже из других животных, родившихся во второй половине лета (то, что отдельные особи живут дольше основной их массы и доживают до одного года, не меняет общей картины). Осенняя популяция в высшей степени специфична. Животные этой генерации обладают еще более глубоким комплексом морфофизиологических особенностей, чем осенние животные долгоживущих видов. Это и понятно, ибо они с момента рождения развиваются в своеобразных условиях среды и выполняют вполне определенную экологическую функцию: они должны пережить зиму, весной дать потомство и передать эстафету жизни следующим поколениям. Нет возможности даже перечислить все те особенности, которые отличают осенние популяции, например полевок, от весенних. В том, пожалуй, и нет необходимости, так как материалы этого рода широко публикуются. Результаты, полученные по этому вопросу в нашей лаборатории, недавно сведены в коллективной статье [Шварц и др., 1964]. Смена биологически специфичных генераций обеспечивает более полное приспособление популяции в целом к сезонным изменениям условий среды, чем это возможно у видов, обладающих большой продолжительностью жизни. Представленные схемы (рис. 12, 13) показывают, какой сложности достигает смена сезонных генераций у грызунов в различных ландшафтных зонах.

Мы не всегда знаем, какие конкретные причины определяют морфофизиологические особенности конкретных генераций грызунов, но мы точно знаем, что все они могут быть сведены к двум принципиально различным факторам.

1. Морфофизиологическая специфика сезонных генераций — результат прямой реакции организма на изменение условий среды. Частное проявление этой закономерности — влияние физиологического состояния матери на организм потомства (исследования ряда лабораторий, в том числе и нашей, позволяют предположить, что некоторые физиологические особенности осенних генераций могут быть объяснены особенностями их матерей — животных, родившихся ранней весной).

2. Морфофизиологическая специфика сезонных генераций — это результат перестройки генетической структуры популяций, связанной с изменением направления отбора на разных стадиях жизненного цикла вида.

Значение первого фактора не вызывает сомнения. Оно доказывается большой серией экспериментов, показывающих, что изменяя условия существования можно вызвать «имитацию» сезонных изменений морфофизиологических особенностей вида в любое время года. Следует, однако, отметить, что подобные «несвоевременные изменения» обычно бывают все-таки менее резко выражены, чем истинно сезонные.

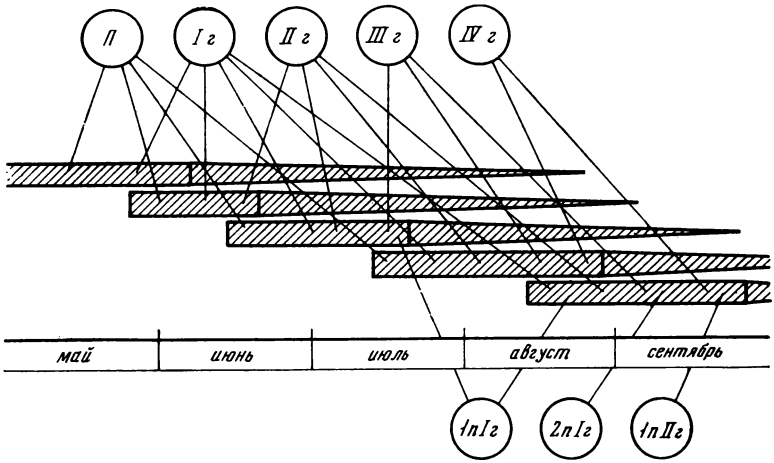


Рис. 12. Схема возрастной структуры популяции полевки-экономки (Microtus oeconomus chachlovi) на Крайнем Севере

П — перезимовавшие особи; *Iг—IVг* — первая — четвертая генерации от перезимовавших; *1пIг—2пIг* — первое и второе поколение особей I генерации; *1пIIг* — первое поколение особей II генерации

Установив большую роль непосредственного влияния условий существования в формировании специфики сезонных генераций, мы не можем считать нашу задачу выполненной, так как нет сомнений в том, что в любых природных ситуациях конкретные особенности животного определяются не только условиями среды, но и особенностями генотипа. То, что особенности сезонных генераций отражают конкретные условия их развития, не исключает возможности параллельной перестройки генетической структуры популяций.

Доказано, что сезонная цикличность жизнедеятельности популяции в целом может сопровождаться изменением ее генетической структуры. Естественно, что наиболее отчетливо эта закономерность могла быть продемонстрирована на полиморфных популяциях. На представителях различных классов животных разными авторами было убедительно показано, что от весны к осени и от осени к весне генетическая структура популяции меняется: особи, лучше переносящие зимовку, преобладают весной, более плодовитые животные — осенью. Естественно, что преобладание в популяции определенных генетических вариантов меняется не только по сезонам, но и по годам («хронографическая изменчивость» — [Шварц, 1963]). С. В. Кириков [1934], кажется, впервые выяснил, что «черный хомяк» (черная фаза хомяка обыкновенного — Cricetus cricetus) распространен преимущественно в горных районах Башкирии и на северном пределе европейской части ареала вида. Автор считает вероятным, что черный хомяк более приспособлен к холодному и сырому климату. Позднее С. М. Гершензон [1945]

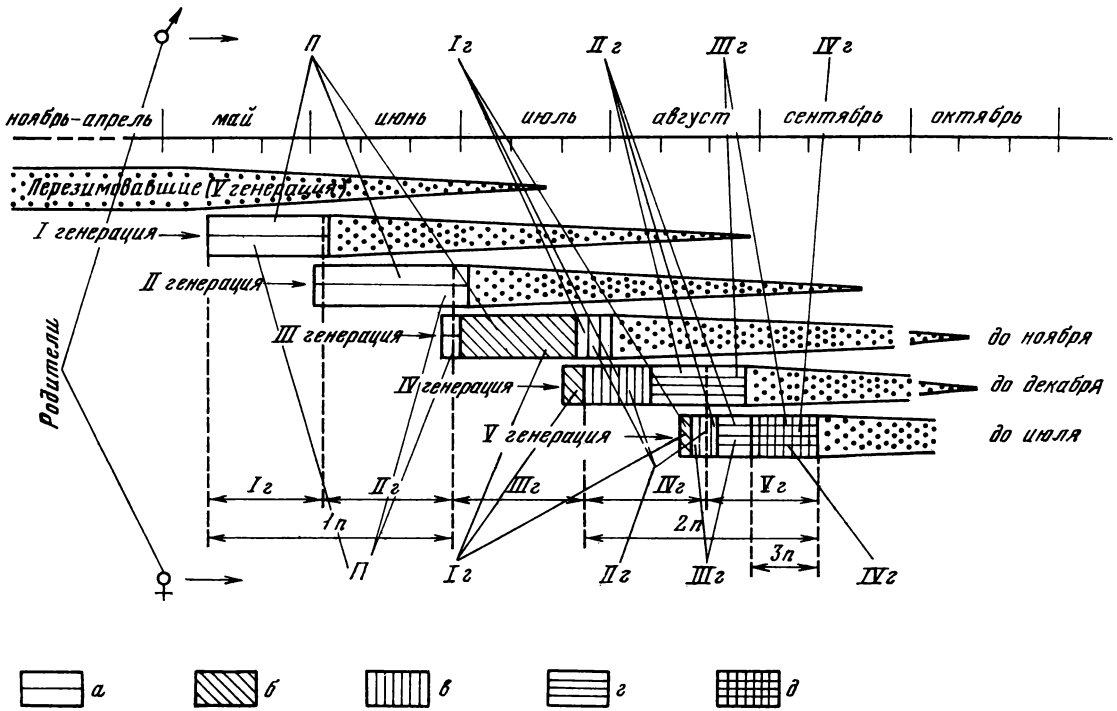


Рис. 13. Схема возрастной структуры и происхождения генераций полевых мышей (Apodemus agrarius)

П — перезимовавшие особи; *Iг—IVг* — первая — четвертая генерации от перезимовавших особей; *1п — 3п*—потомство самок: *а* — перезимовавших, *б* — первой, *в* — второй, *г* — третьей, *д* — четвертой генераций

установил, что меланистические хомяки к осени достигают большей численности, а зимой они гибнут в большом числе. В. Н. Павлинин (устное сообщение) собрал интересный материал о встречаемости различных фаз хомяка по данным заготовок шкурок Сарапульской пушной базой. Проведенный нами анализ этого материала позволяет сделать некоторые интересные выводы. В отдельные годы соотношение черной и пестрой фазы изменяется очень резко. Так, например, в марте 1953 г. в Челябинской области на 253 пестрых хомяка приходилось 74 черных, а в декабре на 77 пестрых — 185 черных. В Башкирии, где вообще преобладают черные хомяки, летом в отдельные годы численность пестрых превышает численность черных, а к осени последние вновь начинают доминировать.

Фактов подобного рода можно было бы привести много, но еще более интересны другие, показывающие, что соотношение фаз меняется не только по сезонам, но и по годам. Осенью 1952 г. на территории Башкирской АССР было добыто 1357 пестрых хомяков и 1724 (56%) черных, а осенью 1951 г., соответственно 7248 и 3640 (34%). Т. В. Дмитриева [1949] показала, что соотношение серых длиннохвостых и желтых короткохвостых домовых мышей изменяется по годам. Она полагает, что серая «фаза» более восприимчива к туляремии и к неблагоприятным климатическим условиям. Согласно нашим наблюдениям, относительная многочисленность маланистов среди водяных крыс в лесостепном Зауралье меняется из года в год. В отдельные годы они составляют большинство в популяции. Почти по всему ареалу оппосума Trichosurus vulpecula встречаются меланисты, но они малочисленны, за исключением тасманийской популяции, в которой черная фаза преобладает. Пирсон [Pearson, 1938] установил, что меланисты лучше переносят холод и повышенную влажность. На моллюсках (Cepaea hortensis, C. nemoralis) показано [Schnetter, 1950; La Motte, 1959], что разные цветовые варианты обладают различной чувствительностью к изменению влажности. Физиологические различия голубых и зеленых гусениц некоторых бабочек определяют их различную чувствительность к ядам [McEwen, Splittstosser, 1964]. Аналогичными причинами объясняется различная смертность черных и полосатых тритонов в разных условиях [Test, 1954].

Среди амфибий диморфным видом можно считать озерную лягушку (R. ridibunda), но проявляется полиморфизм у этого вида только в молодом возрасте. Только что закончившие превращение лягушата четко разделяются на две группы: у одних спинка окрашена однотонно, у других вдоль хребта проходит узкая белая полоска (forma striata). Четкий диморфизм наблюдается и в пределах изолированных популяций на маленьких водоемах, что дает основание полагать, что он свойствен и особям, происходящим от одних родителей. Нами изучены некоторые интерьерные показатели у молодых озерных лягушек из Степного района Актюбин-

ской области. Оказалось, что две «фазы» лягушек заметно отличаются по такому важному признаку, как относительные размеры печени. У одновозрастных лягушат весом 2,2—3,0 г относительный вес печени равен в среднем: у лягушек с полосой — 50,2‰, у лягушек без полосы — 43,0.

Эйзентраут [Eisentraut, 1929] установил, что меланисты Lacerta lilfordi отличаются относительно более длинным кишечником. Автор высказывает предположение, что благодаря этому они обладают большей способностью использовать растительные корма. Естественно, что изменение условий среды вызывает изменение численного соотношения биологически различных фаз. Сезонные изменения генетической структуры популяций отмечались и другими авторами: Н. П. Дубининым и Г. Г. Тиняковым [1947] — на Drosophila funebris, Райтом и Добжанским [Wright, Dobzhansky, 1946] — на D. pseudoobscura, Е. И. Лукиным [1962, 1966] — на пирокорисе, Н. В. Тимофеевым-Ресовским [Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966] — на Adalia bipunctata и др. Подводя теоретический итог исследованиям этого направления, Н. В. Тимофеев-Ресовский [1964] писал: «Необходимой основой любой формы полиморфизма является длительное состояние динамического отборного равновесия между двумя или несколькими генотипами. Такое равновесие в свою очередь всегда основано на разном и конкурирующем давлении отбора трех существующих в популяции мутантных форм одного и того же гена или хромосомы (гетерозигота и две разные гомозиготы); или же конкурентные и разнонаправленные давления отбора двух или нескольких разных генотипов (из общей гетерогенной массы индивидов популяции) в различных (в пространстве или во времени) микроусловиях, наличествующих в пределах территории, занятой популяцией». Таким образом, изучение полиморфизма показало, что изменение условий существования и соответствующее изменение направления отбора приводят к изменению генетического состава популяции. В одни сезоны года преобладают одни генотипы, в другие — другие. Спрашивается, исключительное ли это явление, свойственно ли оно только явно полиморфным популяциям, в которых генетические различия между отдельными особями проявляются особенно резко, или оно свойственно любым популяциям и не обнаруживается лишь потому, что его технически трудно обнаружить?

Таким образом, первая половина нашей задачи заключается в том, чтобы доказать сам факт генетической перестройки популяции как закономерного явления. При этом особое значение имеют теоретические доказательства, так как даже десятки примеров в принципе не исключают возможности того, что наблюдаемое явление — уникальное.

Система наших доказательств сводится к следующему. Изучение полиморфных популяций показало, что сезонные изменения условий существования действительно связаны с изменением направления отбора. Это первая посылка. С другой стороны, дока-

зано, что генетическая разнородность популяции охватывает любые признаки организма, в том числе и такие, как плодовитость, скорость полового созревания, скорость роста, использование различных питательных веществ и т. п., значения которых в разные сезоны года резко различны. Так, например, Е. М. Масленникова и Д. Б. Хромач [1954] указывают, что среди крыс наблюдается сильно выраженная индивидуальная изменчивость потребности в витамине B_2. Нетрудно допустить, что в условиях недостатка пищи, содержащей этот витамин, преимущество получают особи, потребность которых в указанном витамине выражена менее остро. Известны также индивидуальные варианты потребности в витамине Д, их наследственная закрепленность доказана [Harris, 1954]. В популяциях птиц отмечена генетическая изменчивость в отношении способности к использованию тиамина [Howes, Hutt, 1956].

Точными экспериментами доказано, что активность холинэстеразы в сенсорных областях коры у крыс подвержена индивидуальной изменчивости: крысы, обладающие большей активностью фермента, обладают более четкой реакцией на освещенность [Krech et al., 1954]. У различных генетических вариантов домовой мыши реакция молочных желез на эстрон и прогестерон оказалась различной [Mixner, Turner, 1957]; различна и восприимчивость тканей к гормону роста гипофиза [King, 1965]. Более того, даже такие признаки, как выраженность полового диморфизма [Korkman, 1957], скорость полового созревания в конце сезона размножения [Покровский, 1962], предпочитаемость разных кормов, выбор местообитания [Wecker, 1964], осторожность [Crowcroft, 1961], радиорезистентность [Bartlett et al., 1966], интенсивность биосинтеза гормонов [Badr, Spickett, 1965], подвержены индивидуальной изменчивости, детерминированной генетически.

Неоднородность популяции — биологический закон, не знающий исключений. Ему подчиняются любые признаки любых организмов. Поэтому изменение направления отбора неизбежно вызовет изменение генетической структуры популяции и каждая генерация становится специфичной не только физиологически, но и генетически. Изменение возрастной структуры популяции приводит, следовательно, к изменению ее генетической структуры.

Для примера воспользуемся наиболее стабильными признаками — краниологическими, фиксированными наследственностью в относительно узких рамках изменчивости. В последние годы стало ясным, что наиболее точно краниологические особенности животных характеризуют не абсолютные значения отдельных признаков и даже не их пропорции, а характер зависимости между общими размерами черепа и отдельных его частей. Вышла серия работ, демонстрирующая возможность использования аллометрии в таксономических целях [Hückinghaus, 1965; Röhrs, 1961]. Было показано, что аллометрический показатель (a) фиксирован на-

следственностью в значительно более узких рамках изменчивости, чем абсолютные размеры органов или частей тела, и практически не изменяется при изменении условий среды. Фрик [Frick, 1961] разделил колонию белых мышей на 2 группы. Одна из них развивалась в условиях, требующих резкого повышения физической нагрузки, другая служила контролем. Как и следовало ожидать, у подопытных мышей размеры сердца и почек значительно увеличились, но характер изменения размеров органов при изменении размеров тела остался неизменным. Аналогичные результаты были

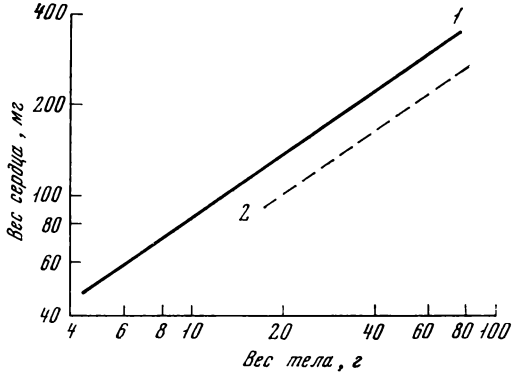


Рис. 14. Аллометрический рост сердца полевок-экономок (Microtus oeconomus oeconomus) популяции оз. Сасыкуль в Северном Казахстане (*1*) и в виварии (*2*)

получены В. Г. Ищенко [1966, 1967] при сравнении размеров сердца полевки-экономки из природных популяций и лабораторной колонии (рис. 14).

В лабораторных условиях размеры органов уменьшаются (результат снижения уровня обмена), но *a* не изменяется. Эти и некоторые другие работы показывают, что характер соотносительного роста, выраженный в *a*, может служить очень хорошим показателем генетических отличий между популяциями и может быть использован при изучении динамики генетической структуры популяций.

Посмотрим, остается ли аллометрический экспонент постоянным в процессе смены сезонных генераций грызунов. Для этого воспользуемся материалами, любезно предоставленными лабораторией В. В. Кучерука (обработка материала В. Г. Ищенко). Предоставленный материал — это великолепная серия черепов, собранная в Волго-Ахтубинской пойме в разные годы и в разное время. Полученные материалы представлены в табл. 17. Они показывают, что в пределах популяции изменчивость *a* значительно превосходит межвидовые различия. Для того чтобы убедиться в этом, достаточно сопоставить данные табл. 17 и 18. Хотя это обстоятельство и не имеет прямого отношения к нашей теме, мы обращаем на него внимание. Еще раз показано, что без учета внутрипопуляционной изменчивости оценить различия между популяциями и даже видами часто бывает невозможно.

Таблица 17

Изменения аллометрического показателя (в мм) в популяции Arvicola terrestris

Признак	Год	Весна	Осень
Длина черепа	1952	0,480±0,008	0,585±0,014
	1953	0,371±0,011	0,460±0,007
	1954	0,508±0,010	0,486±0,016
Длина зубного ряда	1952	0,354±0,012	0,371±0,013
	1953	0,785±0,014	0,684±0,009
	1954	0,629±0,016	0,618±0,025
Ширина межглазничного промежутка	1952	−0,179±0,006	0,115±0,022
	1953	0,013±0,029	−0,475±0,037
	1954	−0,192±0,029	−0,394±0,026
Скуловая ширина	1952	0,760±0,017	0,885±0,012
	1953	0,793±0,018	1,155±0,011
	1954	0,793±0,016	1,050±0,013
Высота мозговой части	1952	0,768±0,019	0,515±0,017
	1953	0,695±0,054	0,640±0,009
	1954	0,568±0,034	0,571±0,011

Таблица 18

Аллометрический показатель межглазничной ширины черепа у различных видов кошек
[по Röhrs, 1959]

Вид	a	b	Число черепов
Felis ocreata	1,052	0,176	14
F. lynx	1,238	0,083	17
Panthera pardus	1,294	0,048	12
P. leo	0,885	0,441	11

Однако в плане нашей темы интереснее другое. Эксперименты показали, что аллометрический экспонент очень строго фиксирован наследственно. Наследственные изменения a (изменения пропорций черепа) возможны только при резком изменении условий существования животных, влияющих на скорость их роста [Шварц, 1961]. Поэтому совершенно очевидно, что если бы наблюдающиеся изменения a определялись преимущественно не наследственными механизмами, то особенно резкие различия всегда обнаруживались бы между весенними и осенними популяциями, так как от весны к осени происходит смена поколений животных, ро-

дившихся и выросших в совершенно разных условиях. От осени к весне подобных изменений не происходит. В это время полевки не размножаются, следовательно, это те же животные, но состав их изменился за счет отмирания определенной группы особей. Поэтому все случаи, когда изменения от осени к весне более значительны, чем от весны к осени, совершенно неоспоримо свидетельствуют о дифференциальной смертности, которая приводит к изменению генетического состава популяции. Приведенные в табл. 17 данные показывают, что изменения этого типа нередко проявляются очень резко.

У нас нет никаких оснований полагать, что рассматриваемый признак, отражающий изменения в соотносительной скорости роста различных частей черепа и черепа в целом, в рассматриваемом положении уникален. Наоборот, можно быть уверенным, что точно такие же данные были бы получены и при анализе других признаков, более существенных с экологической точки зрения. Об этом свидетельствуют многочисленные примеры изменений средней нормы изменчивости популяции по годам, которые не могут быть полностью объяснены непосредственной реакцией животных на конкретные условия среды [Тимофеев-Ресовский, 1940, 1964; Шмальгаузен, 1946; Шварц, 1959].

Таким образом, мы приходим к выводу, что морфофизиологическая специфика возрастных и сезонных генераций определяется не только специфическими условиями их развития, но и преобразованием генетической структуры популяций. Колебания «качества» популяции — столь же характерное ее свойство, как и колебания численности. Явления эти взаимно связаны: изменения численности (в особенности резкие) сопровождаются изменением генетического состава популяции. Это приводит нас к важным теоретическим выводам, составляющим основную часть этой главы.

Изменение возрастной структуры популяции сопровождается изменением ее генетической структуры. Как указывалось, об этом свидетельствуют многочисленные литературные данные и некоторые наши материалы. Это значит, что если по каким-то ни было причинам смертность животных разного возраста будет существенно различной, то это приведет к существенному изменению генетической структуры популяции со всеми вытекающими отсюда последствиями. Назовем этот процесс условно возрастным отбором. Нетрудно представить себе, каков механизм взаимосвязи между возрастной структурой популяции и изменением ее генетического состава. Воспользуемся гипотетическим примером отбора грызунов на «зимостойкость».

В течение зимы происходит сдвиг генетической структуры популяции в сторону «зимостойких» особей. (Какими физиологическими причинами эта «зимостойкость» определяется, для нас в данном случае не важно, но в отдельных случаях об этом можно было бы сказать и кое-что конкретное.) Поэтому в группе «ста-

риков» подобные «зимостойкие» особи будут относительно более многочисленными, чем в группе молодых. Логично полагать, что особенно резко это будет выражено в более суровые зимы, когда преимущество «зимостойких» особей проявится сильнее. В этих условиях индивидуальный отбор будет работать в пользу «зимостойких» особей, но возрастной отбор должен действовать в обратном направлении, так как в суровые зимы отмирание «стариков» выражено особенно резко. Конечный эффект будет зависеть от соотношения сил этих двух форм отбора. Важно, однако, что они могут быть противоположно направленными и что возможны ситуации, когда именно мягкая зима поведет к резкому повышению в популяции животных зимостойкого типа. Это результат не той формы отбора, которой придается наибольшее (если не исключительное) значение, а результат изменения возрастной структуры популяции. Экспериментальное исследование различных сторон этого вопроса, к которому мы только еще приступаем, может представлять большой интерес не только для теории (в частности, для теории микроэволюции), но и для некоторых отраслей практики, о чем будет сказано ниже. Важно подчеркнуть: теоретический анализ приводит нас к выводу, что изменение экологической (в данном случае — возрастной) структуры популяций неразрывно связано с изменением ее генетической структуры со всеми вытекающими отсюда последствиями. Изменение экологической структуры популяций должно, следовательно, рассматриваться в качестве важнейшего фактора микроэволюционного процесса.

Приведенные факты показывают, что сезонное изменение генетической структуры популяции — широко распространенное, если не всеобщее, явление. У многих видов животных оно проявляется в генетическом своеобразии разных генераций. Отсюда следует, что изменение возрастной структуры популяции с неизбежностью приводит к изменению общего генетического состава популяции и более быстрой ее эволюции, чем под влиянием индивидуального естественного отбора. В относительно стабильных условиях изменение генетической структуры популяции, связанное с динамикой ее возрастного состава, имеет характер осцилляций около некоторой многолетней средней (аналогия с колебаниями численности). При изменении условий среды возрастной отбор может явиться фактором быстрых эволюционных преобразований. Изменение климата может, например, привести к выпадению отдельных генераций и соответствующему изменению ее генетической структуры, которая не будет уже восстановлена в последующие годы. Как показали приведенные выше примеры, генетические различия между генерациями могут превосходить средние различия между популяциями, в течение тысяч поколений развивавшихся самостоятельно, но нетрудно себе представить, какое значение может иметь феномен «возрастного отбора» для темпов микроэволюции. Нельзя, однако, забывать, что «возрастной

отбор» работает на фоне индивидуального. Именно последний создает генетические различия между генерациями. То, что индивидуальный отбор при изменении генетической структуры сезонных генераций работает с большей эффективностью, чем при дифференциации популяций, хорошо понятно, так как условия развития, например, летних генераций животных в степи и тундре (берем крайний пример) более сходны, чем условия развития тундровых животных ранней весной и поздним летом. Если для сравнения воспользоваться популяциями из более близких ландшафтных зон, то хорологические и хронологические различия в условиях развития животных выявляются с полной отчетливостью. Возрастной отбор (в указанном выше понимании) создает условия для мобилизации тех изменений, которые возникают в популяциях под воздействием индивидуального отбора. Их совместное действие в конечном итоге определяет темпы преобразования популяций. При длительном (или необратимом) изменении климата это преобразование закрепляется и ведет к эволюционным изменениям. Однако и временное изменение генетической структуры популяции может иметь большое эволюционное значение при изменении пространственной структуры популяции.

Для того чтобы составить представление о том, насколько широко распространено явление возрастного отбора, необходимо учитывать, во-первых, возможный размах «обычной» динамики возрастной структуры популяций и, во-вторых, физиологические отличия между животными разного возраста.

Первый вопрос настолько хорошо изучен, что здесь достаточно привести две таблицы, характеризующие динамику возрастного состава животного, обладающего большой продолжительностью жизни (песец, табл. 19), и животных-эфемеров (полевки, табл. 20). Таблицы эти вряд ли нужно комментировать. Они ясно свидетельствуют о масштабах динамики возрастной структуры популяции. Аналогичные данные получены в настоящее время для многих видов копытных [Скалон, 1960; Pimlott, 1961], ластоногих [Laws, 1956], хищников [Wood, 1959], грызунов [Лаврова, Карасева, 1956; Поляков, 1964], птиц [Pinowski, 1965] и других животных. Исследования в этом направлении развиваются очень энергично, и накопление фактического материала происходит быстро. Важно поэтому обратить внимание, что возрастная структура популяции отдельных видов нередко определяется влиянием хищников [Лаврова, Карасева, 1956; Базиев, 1967; Knight-Johnes, Moyse, 1961 и др.). Отсюда следует, что изменение численности одного вида влияет не только на численность другого, но и на структуру его популяций, а следовательно, и на генетический состав. Если различия в генетической структуре разных возрастных групп существенны, то в ситуациях, описанных выше, они не могут не повлиять на динамику генетической структуры популяции в целом.

Второй вопрос требует экологической оценки тех физиологических различий, которые обнаруживаются при сравнении живот-

Таблица 19

Численность песца к началу промыслового сезона в Ямало-Ненецком национальном округе в разные годы
[по В. С. Смирнову]

Показатель	1955	1956	1957	1958
Общая численность	42 861	35 893	54 895	34 025
Число молодых в данной генерации	31 082	27 409	43 334	6936
Процент молодых	72,5	76,4	79	20,4
Число молодых на пару взрослых	5,28	6,46	7,51	0,51

Показатель	1959	1960	1961	1962 *
Общая численность	26 094	37 480	41 743	19 026
Число молодых в данной генерации	18 961	29 886	28 453	259
Процент молодых	67,4	79,8	68,2	1,4
Число молодых на пару взрослых	5,32	7,88	4,28	0,03

* Данные за 1962 г. определены с невысокой точностью.

Таблица 20

Зависимость возрастной структуры популяций полевок от погодных условий
(южное Зауралье) *

Вид	Количество молодых, % к общему числу добытых		Примечание
	1950	1951	
Водяная полевка	1,2	22	В июне 1950 г. только 13% молодых самок водяных полевок принимало участие в размножении. В 1951 г. в это же время размножалось 57% молодых самок, а 21% принимал участие в размножении дважды
Полевка-экономка	Нет	2,8	
Узкочерепная полевка	12,0	23,0	
Красная полевка	Нет	9,0	

* 1950 г.— весна ранняя, снег полностью сошел в конце апреля, 1951 г.— весна ранняя, снег полностью сошел в начале апреля. Указан процент прибылых особей во второй половине мая.

ных разного возраста. Так как решение этого вопроса создает предпосылки для оценки вероятной распространенности возрастного отбора, остановимся на нем с известной подробностью.

Хорошо известно, что многие факторы внешней среды, существенно не отражающиеся на жизни взрослых животных, ведут к гибели молодняка. Пересыхание водоемов ведет к массовой гибели личинок амфибий, но существенно не отражается на численности взрослых особей, близкой к нормальной. Весенние паводки и осенние ливни особенно губительно отражаются на беспомощном молодняке млекопитающих. Подобные факты хорошо известны и для разных видов описаны с необходимой детализацией. Они показывают, что селективная смертность — явление обычное. Однако различие в смертности молодых и взрослых в интересующем нас здесь эволюционном плане представляет относительно меньший интерес, так как генетическая структура молодняка до перехода к самостоятельному образу жизни должна быть весьма близка к генетической структуре их родителей. Вероятно, большее значение имеет различие в смертности животных разного возраста, но уже перешедших к самостоятельному образу жизни. По этому вопросу данных значительно меньше, но физиологические различия между разновозрастными группами животных столь значительны, что они должны вызывать селективную смертность.

Несмотря на отсутствие существенных возрастных изменений в способности протоплазмы к потреблению кислорода, по крайней мере в тех возрастных пределах, которые нас здесь интересуют, основной обмен в силу уменьшения числа функционирующих клеток и ряда других причин с возрастом падает. В соответствии с этим падает и способность к максимальному потреблению кислорода, что имеет особое значение при повышении физической нагрузки.

Это падение становится заметным уже в относительно молодом возрасте. У человека в 40 лет максимальное потребление кислорода на 20% меньше, чем в 25. В среднем возрасте наблюдаются существенные изменения и ряда других физиологических функций: уменьшается насыщение кислородом артериальной крови, повышается кровяное давление, возрастает содержание молочной кислоты и понижается щелочной резерв крови (это особенно хорошо заметно в условиях повышенной физической нагрузки), падает эластичность кровеносных сосудов, снижается максимальный пульс, падает способность кишечника к всасыванию некоторых элементов, необходимых для нормального функционирования организма. С возрастом падает не только интенсивность метаболизма организма в целом, но и метаболическая активность тканей и клеток. Трудно сказать, с какого возраста (у разных видов, конечно, различного) этот процесс принимает ощутимые размеры. Во всяком случае согласованность данных, полученных различными исследователями при помощи различных методов, показывает, что у крыс, например, к двум годам это падение до-

стигает весьма существенных размеров даже при сравнении их с вполне взрослыми животными в возрасте более года [Weinbach, Garbus, 1956; Barrows et al., 1957].

Особенно важно подчеркнуть, что с возрастом изменяются те физиологические особенности организма, которые определяют его реактивность в ответ на неблагоприятные или просто изменяющиеся условия внешней среды. С возрастом нарушается центральная нервная корреляция и падает скорость нервных импульсов. Происходит функциональное изменение деятельности эндокринной системы, которое отражается в прогрессивном уменьшении размеров клеточных ядер желез внутренней секреции, в падении митотической активности, разрастании соединительной ткани и как следствие этого в падении выделения некоторых гормонов [Symposium Institute of Biology, 1956]. Животные старшего возраста обладают пониженной терморегуляторной способностью и относительно меньшей способностью создавать физиологические резервы. Все это не может не приводить и действительно приводит к существенным различиям у животных различного возраста в реакциях на изменение внешних условий.

Эту закономерность очень удобно проиллюстрировать отношением разновозрастных животных к трем важнейшим факторам внешней среды: температуре, кислородному режиму и питанию.

Рядом исследователей констатировано резкое падение у животных старшего возраста способности приспособления к понижению температуры. Показано [Grad, Kral, 1957], например, что смертность мышей линий C57B в возрасте 16—22 месяцев много выше, чем у 4—9-месячных животных. С возрастом снижается и способность крыс адаптироваться к низким температурам. В опытах авторов 60% «адаптированных» старших крыс погибло в течение недели при температуре, при которой ни одна из «адаптированных» молодых не погибла.

Аналогичные результаты получены при сравнении разновозрастных животных по их реакции на снижение концентрации кислорода в атмосфере. Установлено, например, что морские свинки весом около 300 г значительно устойчивее к недостатку кислорода, чем животные старшего возраста весом около 500 г. Различная чувствительность животных разного возраста к качеству кормов иллюстрируется повышением потребности старших животных к витамину B_1, являющемуся одним из важных катализаторов окислительно-восстановительных систем клеток [обзор данных см. Шварц, 1960].

Имеются данные, позволяющие полагать, что смертность старших возрастных групп превышает смертность молодых животных. Это было, например, в самой общей форме показано на лесной мыши в работе с применением весьма совершенной методики биометрической обработки материала [Hacker, Pearson, 1944]. Некоторыми авторами отмечается дифференцированное истребление хищниками разновозрастных животных [Фолитарек, 1948; Лав-

рова, Карасева, 1956]. Есть основания полагать, что восприимчивость молодых животных к болезням выше, чем у старых [Поляков, Пегельман, 1950]. Это, по-видимому, справедливо и в отношении некоторых гельминтозов. Так, например, в отдельных местностях Западной Европы кокцидиозу подвержены почти исключительно молодые зайцы.

Особый интерес представляют данные, показывающие, что в основе дифференцированной смертности может лежать различное отношение животных разных возрастов к среде обитания.

И. Я. Поляков и С. Г. Пегельман [1950] показали, что при температуре 35°, когда половозрелые общественные полевки гибнут, более молодые животные энергично растут и заметно не теряют жизнеспособности. В соответствии с этим во время обычных в Азербайджане засух происходит интенсивное отмирание старших возрастов и общее «омоложение» популяции.

Однако неблагоприятное сочетание зимних условий животные старших возрастов переносят легче [Поляков, 1956].

Совершенно естественно, что биологические отличия между животными разного возраста с неизбежностью вызывают их различную смертность. К сожалению, данные, которыми располагает экология по этому вопросу, все еще скромны. Если зависимость между возрастной и генетической структурой популяции будет установлена, а причины селективной смертности животных выяснены с необходимой точностью, то тем самым будет создана возможность не только для предвидения генетических последствий определенного сочетания внешних условий, но и для вмешательства в начальные этапы микроэволюционного процесса. Нам представляется, что исследование этих процессов — одна из наиболее актуальных задач эволюционной экологии.

В нашем исследовании, проведенном совместно с В. Г. Ищенко, в качестве объекта была избрана остромордая лягушка (Rana arvalis), в популяциях которой почти по всему ареалу встречаются два генетических варианта — striata и maculata. Striata имеют хорошо заметную дорсальную полосу, maculata этой полосы не имеют, для них характерна пятнистая окраска спины. Исследования проводились на Южном Урале, в Ильменском заповеднике, в течение двух лет, на одном и том же месте, в одно время (начало августа). Обследовалась относительно изолированная популяция лягушек на небольшом болоте, прилегающем к озеру Миассово. Подразделение лягушек на возрастные группы основывалось на анализе кривых распределения длины тела. Этот метод не гарантирует от ошибок, но при работе с массовым материалом дает результаты вполне удовлетворительной точности. Полученные данные представлены в табл. 21. Их анализ приводит к следующим выводам.

В 1966 г. во всех возрастных группах striata составляли немногим менее 50%. Различия в генетическом составе животных разных лет «рождения» недостоверны. Иная ситуация сложилась

Таблица 21

Изменение относительной частоты встречаемости варианта striata (в %) в популяции Rana arvalis по годам
(Ильменский заповедник, Челябинская область)

Возрастная группа	1966 г.	1967 г.
0+ (сеголетки)	39,1±2,43 (402) *	28,6±6,04 (56)
1+	49,2±4,35 (132)	42,6±6,33 (61)
2+	44,1±3,07 (261)	43,3±4,04 (150)
3+	44,4±3,70 (180)	37,1±3,31 (213)
4+	42,1±8,1 (38)	61,1±5,74 (72)
5+	100(1)	64,9±7,84 (37)

* В скобках — число обследованных особей

в 1967 г. В группе сеголеток striata достоверно меньше, чем в старших возрастных группах (критерий статистической достоверности t=2,07). Наоборот, среди лягушек старшего возраста striata резко преобладают. Различие между возрастной группой 3+ и старшими статистически абсолютно достоверно (t=3,05). Уже эти данные представляют интерес. Они еще раз подтверждают положение о том, что генетический состав различных генераций животных одной популяции различен, и это различие существенно. С другой стороны, эти же данные показывают, что генетический состав отдельных генераций не остается постоянным, он изменяется, притом вполне закономерно. На нашем материале это отчетливо проявляется при сравнении лягушек старшего возраста. В 1966 г. среди лягушек в возрасте 3+ striata составляли 44,4%, в 1967 г. в этой генерации (сейчас уже в возрасте 4+) они составляли большинство (t=2,29). В том же направлении изменился и генетический состав генерации предшествующего года (сравниваются четырехлетки в 1966 г. с пятилетними в 1967 г.; t=2,24).

Эти данные показывают, что интенсивность отбора в природных условиях весьма значительна, неизмеримо больше, чем его эффективность, о которой мы судим на основе сдвига средней нормы изменчивости популяции в целом. Причина заключается не только в закономерном изменении направления отбора при изменении условий среды, которое вызывает гомеостатическое колебание генетического состава популяции, но и в разной реакции животных разного возраста на аналогичные изменения условий существования. Представленный материал позволяет утверждать, что относительная смертность striata и maculata в разных возрастных группах различна. В старших возрастных группах maculata характеризуются более высокой смертностью (возможно, что только в тех условиях, которые сложились в годы нашей работы),

поэтому в группе лягушек старше четырех лет значительно преобладает striata.

В настоящее время мы не можем привести полный генетический анализ нашего материала, так как у нас нет данных, характеризующих смертность гетерозигот. Однако для анализа значения динамики возрастной структуры популяции в микроэволюционном процессе мы располагаем достаточной информацией. Воспользуемся в данном случае хорошо известным приемом мысленного эксперимента. Допустим, что в силу каких-то причин младшие возрастные группы лягушек вымерли и популяция начинает восстанавливаться за счет животных возраста 5+. Это значит, что ядро производителей почти на 70% будет состоять из striata, что более чем на 20% превышает среднее (по всем генерациям) количество этой формы в популяции 1966 г. Подобный сдвиг в генетической структуре популяции мог бы произойти под воздействием индивидуального отбора даже высокой интенсивности лишь за много лет. Как будет подробно показано ниже, мы не противопоставляем индивидуальный отбор возрастному. Возрастной отбор (изменение возрастной структуры популяции) мобилизует генетические потенции, создаваемые индивидуальным отбором, и в силу этого многократно увеличивает его эффективность. Можно сказать, что возрастной отбор снимает противоречие между интенсивностью и эффективностью естественного отбора.

Полученные нами данные показывают также, что резкие изменения возрастной структуры полиморфной популяции, подобные тем, которые мы приняли в нашем мысленном эксперименте,— реальность. Достаточно обратить внимание на резкое снижение относительной доли сеголеток в 1967 г. (по сравнению с 1966 г.) и не менее резкое увеличение числа наиболее старых животных. Изменение возрастной структуры популяции может быть вызвано не только различным числом молодых животных, успешно закончивших метаморфоз (в 1967 г. большое число головастиков погибло в результате засухи и сопутствующих явлений), но и изменением условий среды на разных участках территории, занятой популяцией. Наблюдения показали, что лягушки разного возраста населяют разные участки. Поэтому любое локальное изменение условий среды (засуха, ранняя гололедица и т. п.) может вызвать резкое изменение возрастной структуры популяции, не говоря уже о возможной дифференциации смертности, связанной с физиологическими особенностями животных разного возраста. Резкая перестройка генетического состава популяции оказывается при этом неизбежной.

Естественно, что изменение роли различных возрастных групп в поддержании численности популяции определяется не только селективной смертностью, но и изменением характера размножения.

Зависимость интенсивности размножения от различного сочетания внешних условий — одна из наиболее полно разработанных

глав экологии. Поэтому нам нет нужды приводить примеры зависимости изменения структуры популяций животных разных видов от количества рекрутируемого в популяцию молодняка. Однако связь интенсивности размножения с генетической структурой популяции до сих пор не изучена, и это, вероятно, не дает возможности в полной мере оценить значение экологических механизмов начальных стадий дивергенции популяций.

Необходимо иметь в виду, что интенсификация размножения даже с чисто экологической точки зрения (динамика численности) не представляет собой простого увеличения относительного обилия в популяции молодых животных. Эколого-эндокринологические исследования ясно показали, что резкая интенсификация размножения находится в тесной связи с плотностью популяций [Christian, 1961; 1963; Wynne-Edwards, 1962 и др.]. После снижения численности не только увеличивается плодовитость и число самок, участвующих в размножении, но и увеличивается скорость полового созревания молодых животных. Зависимость интенсивности размножения от плотности популяций лучше всего изучена на млекопитающих, но имеются наблюдения, показывающие, что она проявляется у других позвоночных [Fehringer, 1962] и у насекомых [Pajunen, 1966]. Литература по этому вопросу уже сейчас значительна. Накопленные данные ясно показывают, что связанное с изменением плотности изменение интенсивности размножения приводит к резкому изменению возрастной структуры популяций. Очень важно, что конкретное проявление этой закономерности даже у очень близких видов может быть принципиально различным [Lidicker, 1965].

В некоторых случаях изменение возрастного состава размножающихся животных выходит за рамки нормальной экологической характеристики вида. Мы ограничимся лишь одним примером. Как известно, бурозубка в средних и южных широтах обычно в год своего рождения в размножение не вступает. Однако Штейн [Stein, 1961] показал, что число самок, вступающих в размножение в год своего рождения, зависит от плотности популяции. Если в обычные годы размножающиеся сеголетки составляют 1—2%, то после резкого спада их количества это число у малой бурозубки и куторы доходит до 35%! Значение подобных явлений в динамике численности животных оценено уже давно и хорошо понятно, но их значение в динамике качества популяции еще никто оценить не пытался. Между тем ясно, что коль скоро в течение года происходит перестройка генетической структуры популяции, что разные поколения генетически не тождественны, то «незаконное» вступление в размножение молодых землероек не может не вызвать нарушения типичной для вида цикличности генетического состава популяции. Примеры, приведенные ранее, показывают, что и в данном случае мы сталкиваемся с новым и очень интересным разделом эволюционной экологии.

Возрастной отбор не только объясняет возможные причины из-

менения скорости эволюции, но и предпосылки для создания теории управления качественным составом популяций. Все факторы, изменяющие возрастную структуру популяции, автоматически приводят к изменению ее генетической структуры. Если зависимость между экологической и генетической структурой популяции известна, то разработка методов управления генетическими преобразованиями популяций сталкивается лишь с техническими, а не принципиальными трудностями.

Развиваемые нами взгляды на значение экологической структуры популяции в микроэволюционном процессе заставляют с новой точки зрения смотреть и на значение так называемой неизбирательной элиминации.

О ЗНАЧЕНИИ НЕИЗБИРАТЕЛЬНОЙ ЭЛИМИНАЦИИ

Господствующая в настоящее время теория эволюции принимает следующие основные постулаты:

1. Творческую роль играет только индивидуальный естественный отбор внутри популяции.

2. Особо интенсивная элиминация лишь в исключительных случаях может иметь избирательный характер.

3. Чем более активны истребительные факторы среды, тем более общий характер принимает элиминация, теряющая перед лицом стихийных сил природы свой избирательный характер.

4. Мощные факторы среды, ведущие к резкому снижению численности животных, не могут вызвать направленных изменений в структуре популяций; возникающие изменения случайны.

Была сделана попытка на основе математического моделирования определить скорость генетических преобразований популяций. Полученные выводы сводятся к следующему. На начальных стадиях направленных генетических преобразований популяций для достижения видимого эффекта требуются сотни тысяч поколений, затем преобразования идут быстрее, но и в этом случае период заметных сдвигов измеряется тысячами поколений.

Попытаемся проанализировать эти положения с учетом данных о генетической специфике сезонных и возрастных генераций животных. Подчеркнем один из основных постулатов теории генетико-автоматических процессов: неизбирательная элиминация творчески бессильна, она создает лишь случайные изменения генетической структуры популяции со всеми вытекающими отсюда последствиями (глава II). Так ли это? Ведь неизбирательная элиминация всегда происходит в какое-то определенное время года и на фоне определенной возрастной структуры и сезонного изменения генетической структуры, вызываемого избирательным отбором. Если элиминация неизбирательна, то это значит, что представленные в популяции генотипы элиминируются в соответствии с их относительным количеством. Это и создает впечатление, что

никаких направленных изменений неизбирательная элиминация создать не может.

Попытаемся, однако, проанализировать этот вопрос более глубоко. Допустим, что мы имеем дело с диморфной популяцией, представленной генетическими вариантами (фазами) А и В. Фаза А в летнее время интенсивнее размножается, и соответственно от весны к осени происходит относительное увеличение ее численности. Реальность подобного предположения могла бы быть подкреплена большим числом фактов.

Допустим, что весной структура популяции выглядит так: 50А+150В (абсолютное выражение коэффициентов значения не имеет, оно призвано лишь отражать относительное обилие в популяции разных генетических вариантов). За период размножения А увеличилось в 10 раз, В — в 2 раза. Тогда осенью генетическая структура популяции будет иметь вид: 500А+300В.

Посмотрим, к чему приведет неизбирательная элиминация, действующая в разное время года. Допустим, что в результате элиминации численность животных уменьшилась в 50 раз. Так как элиминация неизбирательна, то каждая фаза снижается в численности в равной степени (с учетом статистических погрешностей). Весной — (50А+150В): 50=1А+3В. Вероятность полного исчезновения А больше, чем В, а при повторном элиминировании вымирание гомозиготных А практически неизбежно. Осенью — (500А+ +300В): 50=10А+6В. В этом случае вероятность исчезновения В больше, чем А. Уже эта простейшая модель показывает, что так как неизбирательная элиминация проходит на фоне закономерных сезонных колебаний генетической структуры популяции, то в конечном итоге она направленно изменяет структуру популяции в целом. Естественно, что в природе все происходит значительно сложнее: популяция представлена не двумя генотипами, а множеством, различия в потенциале их воспроизводства, вероятно, менее значительны, при очень низкой численности отдельных вариантов вероятность их гибели уменьшается, но общая закономерность выражается нашей моделью правильно. Она построена на точно доказанных закономерностях. О том, что генетическая структура популяции подвержена сезонной изменчивости, мы уже говорили. О том, что «неизбирательная элиминация» почти всегда имеет характер сезонного бедствия, пожалуй, и говорить не стоит, это слишком хорошо известно. Возврат холодов, заморозки, паводки, ливни, эпизоотии — это все сезонные явления, да притом для разных видов преимущественное значение имеют одни из них, другие — второстепенное. Трудно, пожалуй, назвать хотя бы одну форму неизбирательной элиминации (за исключением землетрясений и вулканических извержений), которая по своей природе не была бы сезонной. Отсюда следует, что, по крайней мере в очень многих случаях, неизбирательная элиминация может оказать на развитие популяции направленное действие.

Сказанное, конечно, не означает ни отрицания, ни умаления

выдающегося значения исследований по популяционной генетике, но в настоящее время они не могут ограничиваться чисто теоретическими или лабораторными. Они должны исходить из реальных представлений по экологии популяций. Попытаемся поэтому приблизить нашу модель к природе.

Допустим, что фаза А отличается от В несколько большей скоростью полового созревания. В соответствии с этим животные этой фазы за нормальный сезон размножения успевают дать 2 помета, животные второй фазы — только один. Плодовитость животных обеих фаз и их смертность в течение летнего периода одинаковы. В таком случае нормальный жизненный цикл популяции будет выглядеть так: весна — 50А+150В (1 : 3); осень — 50А (производители)+150А (первый помет)+150А (второй помет)+150В (производители)+450В (первый помет). Численность А увеличивалась за сезон размножения в 7 раз (с 50 до 350), В — в 4 раза (со 150 до 600). Для того чтобы генетический состав популяции оставался постоянным, необходимо допустить, что в зимнее время имеет место дифференцированная смертность: численность А снижается в 7 раз, численность В — в 4 раза. Осень — 350А+600В (7 : 12), весна — 50А+150В (1 : 3).

Допустим теперь, что ранней осенью имеет место неизбирательная элиминация, численность животных резко снижается и при этом полностью гибнет весь второй помет. Это также вполне реальное допущение: при ранних и сильных заморозках, например, происходит неизбирательная элиминация животных, ведущих самостоятельный образ жизни, но несамостоятельный молодняк гибнет полностью. В этих условиях преимущество генетического варианта А проявиться не может, и динамика генетической структуры популяции резко изменяется: весна — 50А+150В, осень — 50А+150А+150В+450В=200А+600В (напоминаем, что коэффициенты указывают лишь на соотношение разных форм в популяции, а не на их абсолютное количество).

Зимой сокращение численности происходит по обычной схеме: А уменьшается, получаем весенний состав популяции: 30А+150В (1 : 5).

Допустим, что и следующей осенью произойдет элиминация с такими же сопутствующими явлениями. Тогда к концу сезона размножения имеем: 30А+90А+90А+150В+450В=120А+600В. Соответственно следующей весной имеем: 17А+150В. При повторении сходной ситуации в третий раз генетический состав нашей популяции примет вид: 6А+150В. Если теперь ситуация, вызывающая элиминацию, произойдет до начала размножения и снизит общую численность популяции в 10 раз, то по теории вероятности генетический вариант А вообще исчезнет из популяции.

В реальной природной обстановке А не исчезнет, а сохранится в популяции в гетерозиготном состоянии. Наш пример показывает, однако, насколько быстро может произойти направленная генетическая перестройка популяции под влиянием ненаправленного

фактора среды (неизбирательная элиминация). В рамках нашей темы нам особенно важно подчеркнуть, что непосредственной причиной изменения генетической структуры популяции является изменение ее экологической (в нашем примере — возрастной) структуры.

Введем в нашу модель еще одно экологическое уточнение: при снижении плотности популяции плодовитость животных возрастает. Допустим, что ранней весной (до начала размножения) произошла неизбирательная элиминация. Соотношение генетических вариантов не изменилось (50А+150В), но общая численность животных снизилась. В соответствии с действием «факторов, зависящих от плотности» (density dependent factors), плодовитость животных увеличилась, и осенью на каждую пару взрослых приходится не 6, а 12 молодых. Тогда осенняя структура популяции может быть выражена так: 50А+300А+300А+150В+900В= =650А+1050В (13 : 21). И в данном случае изменение генетической структуры популяции было вызвано изменением ее экологической структуры.

Попытаемся еще более приблизить нашу модель к реальной экологической обстановке. Действие «факторов, зависящих от плотности», с особой силой проявляется непосредственно после разрежения популяции. Поэтому в нашем примере резко увеличенным должен быть первый помет. Второй помет будет уже менее многочисленным, так как плотность популяции после пополнения ее сеголетками повышается (не говоря уже о закономерном снижении плодовитости к осени). Поэтому осенняя популяция должна принять вид: 50А+300А (первый помет)+150А (второй помет)+150В+900В (первый помет)=500А+1050В (10 : 21). Структура популяции изменилась еще более существенно.

Рассматриваемый здесь вопрос еще не привлек к себе пристального внимания экологов. Поэтому представляется важным отметить, что в пользу развиваемых нами взглядов свидетельствуют общие теоретические соображения, основанные не только на твердо установленных экологических закономерностях, но и на некоторых (пока еще немногочисленных) прямых наблюдениях, показывающих, что резкое изменение численности сопровождается не случайным, а закономерным изменением генетического состава популяций. В этом отношении особый интерес представляет работа Б. К. Павлова [1965], который по нашему совету изучал динамику полиморфизма белок и сумел установить связь изменений частоты встречаемости отдельных генетических вариантов с их морфофизиологическими особенностями. Белки Восточной Сибири представлены несколькими цветовыми вариациями: краснохвостки, чернохвостки и промежуточная группа — бурохвостки. Каждой популяции свойственно свое отношение цветовых вариаций. В южных горно-таежных лесах с преобладанием кедра сибирского доминируют чернохвостые особи (до 80%), краснохвостки составляют 5—6%, бурохвостки — 10—15%, в северных лист-

венничных лесах соответственно 30—40%, 18—20%, 40—50%. На территории, занимаемой одной популяцией, черные белки заселяют темнохвойные леса, светлые — светлохвойные.

Характерное для каждой популяции соотношение цветовых вариаций не остается постоянным, а изменяется по годам. Общая закономерность такова, что при высокой численности преобладают чернохвостые белки, после депрессии численности увеличивается относительная многочисленность бурохвостых. В определенные годы количество чернохвостых достигает 50% даже в северных «светлых» популяциях.

Особи различных цветовых вариаций отличаются рядом морфофизиологических показателей. Краснохвостки легче переносят недостаток основных кормов, длина кишечника у них больше, чем у чернохвосток и бурохвосток. Вследствие этого они обладают большей способностью использовать грубые растительные корма. В северных популяциях относительный вес печени у краснохвосток больше, чем у чернохвосток. В южных популяциях эти различия недостоверны. Относительный вес надпочечников у бурохвосток значительно ниже, чем у краснохвосток и чернохвосток. При оптимальной плотности краснохвостые и чернохвостые белки по относительному весу надпочечников не отличаются. При резком ухудшении условий существования различные цветовые вариации отличаются по плодовитости, при этом у краснохвосток она выше. Различные цветовые вариации обладают различными биологическими особенностями.

Можно предполагать, что соотношение различных цветовых вариаций находится под контролем естественного отбора. Географическая изменчивость фенотипической структуры популяции может служить некоторым доказательством в пользу этого положения. Для популяций с неустойчивым типом динамики численности свойственна структура с преобладанием бурохвостых и краснохвостых особей. Для популяций с устойчивым типом динамики численности свойственно преобладание чернохвостых особей (количество бурохвостых особей крайне незначительно, краснохвостых почти всегда около 5—6%).

Особый интерес представляют данные Б. К. Павлова, обобщенные им в переданной мне рукописи 1967 г., которые характеризуют генетический состав разных возрастных групп белок. В Тогодинской популяции в 1962 г. в разных возрастных группах относительное обилие цветовых вариантов выражалось следующими цифрами (указан процент белок в следующем порядке: чернохвостые, бурохвостые, краснохвостые).

Сеголетки	85,5±2,9	12,4±2,7	2,2±1,2
1 год	65,8±4,1	27,6±4,5	6,6±2,5
2 года	14,8±9,9	71,4±12,5	14,8±9,9

Эти данные делают очевидным, что если по каким-либо причинам возрастная структура популяции изменится, то это повлечет за со-

бой резкое изменение генетической структуры популяции в целом. Для того чтобы представить себе конкретный ход этих изменений, необходимо знать характер детерминированности рассматриваемых генетических вариантов (в настоящее время не известны, но в их неизбежности трудно сомневаться). Возрастной отбор может привести к быстрой перестройке популяций. Исследования Б. К. Павлова делают это бесспорным.

Весьма существенно, что изменение генетической структуры популяций происходит и под влиянием промысла, причем на животных разного возраста промысел оказывает разное воздействие.

Как указывалось ранее, изменение генетической структуры популяций проявляется в изменении аллометрического экспонен-

Таблица 22

Изменение аллометрического экспонента а в экспериментальных популяциях белок
(по данным Б. К. Павлова) *

Период обследования	Ширина межглазничного промежутка		Длина зубного ряда		Ширина между верхними коренными зубами	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
До промысла	−0,066 ±0,019	+0,265 ±0,0019	−0,022 ±0,017	−0,252 ±0,012	+0,002 ±0,25	−0,386 ±0,06
После промысла	+0,926 ±0,085	−0,175 ±0,021	+0,375 ±0,014	−0,165 ±0,015	+0,531 ±0,09	+0,151 ±0,002

* Все показатели по отношению к кондилобазальной длине черепа.

та — признака, характеризующего генетический состав популяции в целом. Б. К. Павлов провел специальный опыт на экспериментальной площадке, который показал, что за 10 дней промысла генетический состав популяции белок изменился. Аллометрический экспонент основных показателей за этот период изменился очень существенно (табл. 22). На контрольных площадках изменений отмечено не было. Перемещений белок по территории не происходило.

Изменение генетической структуры популяции Б. К. Павлов изучал и на основе использования в качестве генетического маркера наличия межтеменной кости (анализ значения подобных признаков см. [Berry, 1963]). До промысла белки с этим признаком составляли 14,9% в популяции, после промысла — 23,8% (различия статистически достоверны). Особенно резкие изменения произошли в группе молодых белок: до промысла — 3,2%, после промысла — 18,2% (t=6,7). Достоверность этих данных Б. К. Пав-

лов подтверждает не только статистической обработкой материала, но и поголовным отстрелом всех белок на экспериментальной площадке. Анализируя свой материал, он отмечает, что в некоторых случаях избирательное действие промысла совпадает с направлением естественного отбора. Преобразования популяции могут произойти весьма быстро.

Трудно сказать, чем вызвана избирательность промысла. Несомненно, генетические маркеры связаны с какими-то особенностями биологии белок, определяющими их поведение. Изменение аллометрического экспонента наводит на мысль о том, что эти особенности определяются разной активностью животных, так как изменение может быть связанным с изменением скорости роста животных [Шварц, 1961]. Важен, однако, несомненный факт, доказанный работами Б. К. Павлова: динамика численности, определяемая как естественными причинами, так и промыслом, вызывает изменения генетической структуры популяций, которые происходят особенно резко в том случае, когда вступает в силу возрастной отбор (в упомянутом выше понимании).

Важно учитывать, что непропорциональное снижение численности одного из генетических вариантов не только непосредственно изменяет генетическую структуру популяции, но может иметь и далеко идущие последствия.

По этому поводу Б. К. Павлов пишет следующее: «В последнее время [Шварц, 1965] показано, что изменение возрастной структуры ведет к направленному преобразованию генетического состава популяции. В эксперименте удалось обнаружить возрастную избирательность промысла, особенно резко она проявляется среди группы сеголеток. При высокой интенсивности промысла (под промысел попадает 50% популяции) особи с весом сухого хрусталика глаза 25—26 мг (что соответствует рождению в конце марта—начале апреля) остаются в популяции в большем числе. Возрастная избирательность в этом случае вызовет изменение генетической структуры популяции. Эти изменения оказываются еще более существенными в связи с одной особенностью белок этой группы: на следующий год они вступают в размножение ранее, чем белки других возрастов. Среди них количество особей, дающих второй помет, значительно больше, чем в других группах. Некоторые данные позволяют утверждать, что эта особенность связана с наследственными свойствами. Конкретные итоги преобразования популяций будут определяться взаимодействием давления естественного отбора и промысла. Изучение закономерностей преобразования популяции при изменении условий существования и действие промысла открывает пути управления природными популяциями».

Резкие изменения численности автоматически не влекут за собой изменения генетической структуры популяции. Об этом очень ясно свидетельствуют известные наблюдения и опыты Форда [Ford, 1963].

В нашей лаборатории этой же проблеме было посвящено исследование В. Е. Берегового [1966, 1967]. Изучались семь популяций полиморфного вида пенницы обыкновенной (Philenus spumarius L., Homoptera: Cercopidae). Было установлено, что на Урале встречаются одиннадцать типов окраски, известных под следующими названиями: typica, populi, trilineata, flavicollis, gibba, leucocephala, quadrimaculata, albomaculata, leucophtalma, marginella, lateralis. Все изученные популяции различаются по соотношению частот этих типов окраски, причем различия статистически существенны. Имеющийся материал не позволяет установить прямую связь между различиями мест обитания и особенностями состава популяций. Популяции, обитающие в лесу, так же хорошо отличаются друг от друга, как и популяции леса и луга. Однако наблюдается явная зависимость различий между популяциями от степени изоляции и их взаимного расположения. Последнее связано с миграцией особей между соседними популяциями.

Результаты своих исследований В. Е. Береговой [1967] суммирует следующим образом: «Состав четырех популяций был прослежен с 1964 до 1966 г. Анализ полученных данных показал, что степень различия между популяциями не перекрывается различиями любой из этих популяций от года к году. Каждая популяция сохраняет свои характерные особенности состава на протяжении трех лет. Наблюдаемая стабильность межпопуляционных различий особенно подчеркивает установленный факт резких и несовпадающих колебаний численности, затрудняющих нередко сбор материалов в отдельных популяциях. Эти колебания численности не совпадают даже в соседних популяциях на расстоянии 400 м друг от друга.

Весь имеющийся материал свидетельствует в пользу того, что генофонд каждой популяции формируется в сложной зависимости от факторов среды и проявляет стабильность во времени. Характер межпопуляционных различий на нашем материале обнаруживает большое сходство с различиями, часто наблюдающимися между подвидами».

Эти наблюдения показывают, что популяция обладает способностью поддерживать относительное постоянство своего состава, несмотря на очень резкие колебания численности. Изменение генетического состава популяции, связанное с изменением численности, может быть использовано естественным отбором для быстрых преобразований, соответствующих изменениям среды. В других случаях отбор в течение короткого времени исправляет возникшие нарушения. Популяция не находится во власти слепого случая, определяющего ее генетическую специфику. Изменчивость фенотипической структуры популяций позволяет существовать им в резко различающихся условиях среды.

Все случаи «катастрофической», неизбирательной элиминации, за исключением таких редких, как извержение вулкана и т. п., повторяются во времени, поэтому, приходясь на разные сезоны

года, оказывают сбалансированное действие на местные популяции. В этом плане и нельзя ожидать, чтобы оседлые популяции обнаружили изменения, подобные описанным. Они уже претерпели подобные изменения столетия и тысячелетия тому назад. Если же популяция попадает в новые климатические условия или (см. ниже) подвергнется воздействию дополнительных сезонно «ориентированных» и повторяющихся из года в год истребительных мероприятий, тогда мы вправе ожидать подобную картину изменения структуры популяции.

Математическое моделирование анализируемой здесь закономерности может быть еще более уточнено. Так, например, может быть учтено повышение скорости полового созревания животных при снижении плотности популяций, увеличение половой активности самцов, изменение смертности перезимовавших животных (производителей) и т. п. Однако подобные уточнения не входят в нашу задачу. Мы стремились показать, что прогресс популяционной экологии создал предпосылки для математического моделирования микроэволюционных процессов, моделирования, значительно более близкого к реальной природной обстановке, чем то, которое легло в основу учения о генетическом дрейфе, генетико-автоматических процессах. При этом становится ясным, что изменение экологической структуры популяций, независимо от того, какими непосредственными причинами оно вызывается (в том числе и неизбирательной элиминацией), имеет следствием изменение ее генетической структуры. Это дает нам право говорить об экологических закономерностях эволюционного процесса.

Мы затронули лишь частный случай проблемы, отметили значение возрастного состава популяций и неизбирательной элиминации, изменяющей внутрипопуляционную структуру. При этом мы сознательно использовали лишь элементарнейший математический аппарат и не стремились описать выявленные закономерности в обобщенных формулах, хотя сделать это было бы не сложнее, чем создать формулы, отражающие скорость преобразования популяций в зависимости от селекционных преимуществ (selektionswert) отдельных генетических вариантов. Нам важно было показать, что теоретический анализ приводит к выводу о многообразии механизмов направленного преобразования генетической структуры популяций. Индивидуальный отбор, которому до самого последнего времени приписывалась едва ли не монопольная роль в направленном изменении популяций, является лишь одним из таких механизмов.

Теоретический анализ затронутой проблемы должен быть прежде всего использован в качестве программы соответствующих экспериментальных работ (как в лабораторных, так и в полевых условиях), программы, закладывающей основу экспериментальной эволюционной экологии. Результаты этих работ окажут в свою очередь влияние на развитие теоретической экологии. Это сделает современную эволюционную теорию подлинно синтетической.

Теоретическое значение подобных исследований очевидно. Они имеют не меньшее практическое значение. В настоящее время мы не имеем ни малейшей возможности влиять на ход естественного индивидуального отбора в природе. Но «групповым отбором» мы управлять можем. Зная ход сезонной изменчивости генетической структуры популяции, мы можем относительно просто осуществлять направленное изменение генетической структуры популяции, т. е. фактически управлять микроэволюционным процессом. Более того, мы часто делаем это уже сейчас. Истребительные мероприятия обычно принимают форму избирательной элиминации и всегда приурочены к определенному сезону. По ряду причин особенно эффективны весенние истребительные работы, но при этом изменения генетической структуры популяции неизбежны. Можно полагать, что это приводит к численному преобладанию менее плодовитых, но более жизнестойких особей. Следует подумать: выгодно ли это? Открываются перспективы изменения качества природных популяций. Трудно предвидеть, какие это повлечет последствия для практики борьбы с вредителями и использования полезных животных.

Более того, сама форма проведения истребительных мероприятий приводит к нарушению экологической структуры популяций, что неизбежно ведет и к ее генетическим преобразованиям. При борьбе с грызунами нередко используют препараты мышьяка. Оказалось, что мышьяк оказывает на грызунов избирательное действие. Самки и молодые животные гибнут в относительно меньшем числе, чем взрослые самцы [Junkins, 1963]. Нетрудно представить себе, к каким результатам приведет длительное использование мышьяковистых приманок. В этих условиях селекционное преимущество получают генетические варианты, отличающиеся большой скоростью полового созревания, так как преимущественно за их счет произойдет восстановление популяции. Напрашивается вывод, что применение мышьяка для борьбы с грызунами может в течение короткого времени привести к созданию популяции, отличающейся исключительной скоростью воспроизводства стада.

В данном случае истребительные работы приводят к качественному преобразованию популяции в невыгодную для человека сторону. Если же теоретические исследования достаточно развиты, то будут созданы условия для разработки такой системы истребительных мероприятий, которая не только уменьшит численность вредителей, но и снизит потенциал их воспроизводства. Возможно, что изменение качества популяции окажется более эффективным средством снижения численности вида, чем непосредственные истребительные мероприятия.

Естественно, что это в принципе справедливо не только в отношении истребительных работ, но и промысла. Система промысла определяет не только количественный, но и качественный состав популяции. Приведем несколько примеров.

Промысел мелких хищников капканами ведет к нарушению нормального соотношения полов в сторону самок. В отдельных случаях эти нарушения могут быть столь значительны, что возникает угроза массового прохолостания самок. В этих условиях явным селекционным преимуществом должны обладать самцы, отличающиеся ранним половым созреванием, так как при недостатке в популяции самцов участие в размножении молодых производителей должно иметь особое значение. Целеустремленные исследования в этом направлении (сравнение скорости полового созревания самцов опромышляемых и неопромышляемых районов) могли бы иметь, таким образом, большое значение и для теории, и для практики. Капканный промысел всегда избирателен, этим и определяется его действие на качественный состав популяции. Иное значение должен иметь промысел, приближающийся к неизбирательной элиминации. Этому условию в большей степени соответствует, например, ружейный промысел белки. При этом чем интенсивнее ведется промысел, тем больше он соответствует неизбирательной элиминации, так как при промысле малой интенсивности в большем числе будут отстреливаться более активные животные, оставляющие больше следов. Поэтому в интенсивно опромышляемых угодьях отбор должен идти на плодовитость. Создается популяция, отличающаяся повышенной плодовитостью.

Приведенные данные показывают, что анализ явлений, объединяемых понятиями «возрастная структура популяций» и «неизбирательная элиминация», может быть использован для развития общей теории эволюции. Не меньшее значение имеет и изучение пространственной структуры популяций.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ — ФАКТОР МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Пространственная структура популяций как фактор микроэволюционного процесса уже давно привлекала к себе внимание исследователей. Достаточно вспомнить, что одна из глав синтетической теории эволюции особое внимание уделяет проблеме изоляции (в том числе и неполной) структурных подразделений вида.

В последнее время интерес к изучению пространственной структуры популяций в эволюционном плане в значительной степени возрос в связи с теорией Левонтина [Lewontin, 1965] о популяционном отборе, суть которой заключается в следующем. Если по каким-либо причинам популяции или микропопуляции вымирают, их место занимают другие. При этом новый генный комплекс в новой среде не копирует старый, популяция преображается, происходит эволюционный сдвиг.

Исследование этого процесса наталкивается на ряд трудностей не только технических, но и принципиальных. Дело в том, что когда говорят о вымирании популяции, имеют в виду не популя-

цию в строгом смысле слова (экологическое единство, способное самостоятельно регулировать свою численность), а вымирание внутрипопуляционной группы, части единой популяции. Вымирание подобных группировок оказывает на популяцию в целом сложный и противоречивый эффект. Недостаточно строгий подход к понятию «популяция» в данном случае, как и во многих других, может привести к ошибочным представлениям.

Тем не менее исследование явлений, подпадающих под понятие межпопуляционного отбора (interdeme selection), уже в настоящее время содействует лучшему пониманию механизмов эволюционного процесса. В частности, работы этого направления приводят к анализу возможных противоречий между внутрипопуляционным отбором (обычная форма естественного отбора, intrademe selection) и отбором межпопуляционным.

В качестве искусственного примера Левонтин [Lewontin, 1965] указывает на возможность отбора животных, способных к особо эффективному потреблению растительного корма. Подобные животные оставляли бы после себя больше потомства, и вскоре это привело бы к формированию популяции «супер-травоядных» животных. Растительность была бы уничтожена, и популяция вымерла, уступив место другой, использующей наличные запасы корма более экономно.

Свои предположения Левонтин стремится подкрепить и примером из лабораторной и полевой практики [Lewontin, Dunn, 1960; Lewontin, 1962]. В естественных популяциях домовой мыши часто встречается мутация *t*. В результате внутрипопуляционного отбора частота встречаемости гена *t* резко увеличивается. Однако самцы, гомозиготные по *t*, стерильны. В результате производительность популяции падает и она замещается другой. Этот пример Левонтин считает блестящим (excelent) подтверждением своей теории межпопуляционного отбора.

Независимо от Левонтина идея группового отбора нашла выражение в интересной работе А. М. Чельцова-Бебутова [1965], исследовавшего эволюцию тетеревиных токов. Автор считает, что для того чтобы объяснить возникновение брачного ритуала тетерева следует отойти от представлений об индивидуальном отборе и мыслить на уровне группового отбора, на уровне микропопуляций, под которыми он понимает группы птиц, слетающихся на один ток. Усложнение и интенсификация брачного ритуала стимулируют половую активность самок и повышают производительность популяции. «В результате микропопуляции тетеревов с более длительным периодом токования оказывались в более выгодном положении, часть самок могла снести повторные (компенсаторные) кладки, увеличив таким образом общую плодовитость популяции».

Нетрудно заметить, что в разнообразных примерах межпопуляционный отбор выступает как фактор, отсеивающий популяции с неудовлетворительной генетической структурой, а не как творче-

ский фактор. Это не случайность, определяющаяся неудачным подбором примеров, а закономерность. Говорить о межпопуляционном отборе можно лишь условно, так как значение вымирания (полным оно никогда не бывает) локальных «популяций» может быть оценено только на основе исследования процессов, происходящих в популяции в целом, популяции в строгом понимании этого слова. Правильнее говорить не о межпопуляционном отборе, а о роли динамики пространственной структуры популяции в микроэволюции. При этом под пространственной структурой популяции мы понимаем особенности распределения животных по территории, в том числе и возникновение локальных микропопуляций, заселяющих своеобразные по условиям среды биотопы.

Анализ рассматриваемого вопроса должен основываться на двух основных фактах. Первый из них: колебания численности вида захватывают громадные территории. Примеры в данном случае совершенно излишни, так как массовое размножение многих видов, относящихся к различным таксономическим группам, многократно описывалось и всесторонне исследовалось. Пик численности (или депрессия) распространяется нередко не только на целые популяции, но и на группы популяций. Во время вспышки численности происходит заселение территорий, в которых вид или отсутствует, или встречается в обычные годы в незначительном числе. При этом неизбежно происходит перемещение популяции или резкое увеличение той территории, в пределах которой фактически осуществляется панмиксия.

Столь же обширна территория, в пределах которой проявляется депрессия численности вида. Нередко она охватывает целые ландшафтные зоны. Так, падение численности лемминга или песца в отдельные годы наблюдается по всей необъятной территории Полярной Евразии. Во время депрессии численности животные сохраняются лишь в стациях переживания (в понимании Н. П. Наумова [1963]) или на отдельных участках ареала вида, где по каким-либо причинам складываются более благоприятные условия существования. Все сказанное — азбучные истины современной популяционной экологии животных, но эти истины еще не используются в полной мере для анализа экологических механизмов микроэволюционного процесса.

Другая группа фактов, имеющих особое значение для оценки возможной роли межпопуляционного отбора, уже не может быть отнесена к азбуке экологии. Речь идет о процессе, противоположном только что описанному. Если пик численности и резкая ее депрессия охватывают значительные территории, то в обычные («средние») годы колебания численности даже соседних микропопуляций могут быть резко различными. Популяции полевок в лесных колках, кустарниковых зарослях, на залежах, лугах, полях подвергаются различным воздействиям среды даже в том случае, если они расположены в непосредственной близости, в одной и той же географической среде. В силу этого динамика их числен-

ности неизбежно должна быть различной. То, что это действительно так, показывают многочисленные исследования, но особенно ясно — работа Хайна и Томсона [Hayne, Thomson, 1965]. Они в течение 10 лет изучали динамику численности Microtus pennsylvanicus в штатах Мичиган и Висконсин. Наблюдения проводились на 197 стационарных пунктах. Среднее расстояние между пунктами — 10 км. Математическая обработка материала показала, что корреляция между изменениями численности в соседних популяциях или статистически недостоверна, или хотя и реальна, но столь слаба (r=0,28), что не может быть принята во внимание при проведении истребительных работ. Делается обоснованный вывод: в пределах одного района колебания численности вида подчиняются сходным закономерностям, но локальная численность (численность отдельных популяций или микропопуляций) может резко отличаться от средней по району и от численности соседних поселений.

В нашей лаборатории аналогичные исследования были проведены на ондатре В. Ф. Сосиным [1967]. В течение трех лет изучалась динамика численности ондатр на нескольких озерах, расположенных на расстоянии 6—10 км друг от друга в лесостепи Зауралья. Установлено, что колебания численности ондатр, даже на водоемах, сходных по своему характеру, несинхронны. В то время как на одном из них количество животных возросло примерно с 250 до 450, на другом имело место ее падение с 350 до 140 ондатр. На третьем озере численность во все годы наблюдения изменялась в значительно меньших пределах, примерно от 120 до 160 ондатр. Движение численности сопровождалось изменениями возрастной структуры. В поселениях, где количество ондатр по сравнению с предшествующим годом увеличилось, наблюдается рост числа молодых, приходящихся на каждую размножавшуюся самку (с 5,4 до 9,4 на одном озере, с 6 до 20 — на другом). На водоеме же, где численность в разные годы менялась слабо, возрастной состав варьировал в пределах 12—16 сеголеток на одну размножавшуюся самку. Сопоставление числа производителей с интенсивностью размножения и плотностью осенней популяции приводит к выводу о том, что в рассматриваемом случае динамика численности определялась в основном выживаемостью молодняка (миграций в период наблюдений не отмечалось).

Приведенные данные показывают, что поселения ондатр на озерах, расположенных в непосредственной близости, подчиняются различным закономерностям динамики численности и могут рассматриваться как микропопуляции с характерными особенностями движения населения и возрастной структуры.

Мелкие мышевидные грызуны превосходно плавают и могут переплывать даже довольно широкие и быстрые реки. Тем не менее несомненно, что обмен особями между популяциями полевок (за исключением, естественно, видов, ведущих полуводный образ жизни) ограничен и осуществляется, вероятно, далеко не каждый

год. В этом отношении интересен такой пример. Нами была обследована популяция экономок (M. oeconomus) на берегу большого степного озера. На озере много сплавинных островов, которые в летнее время представляют собой защищенные от врагов и богатые кормом места обитания полевок. Острова расположены на расстоянии всего около 100 м от берега, а расстояние между отдельными островами еще меньше. В зимнее время условия существования на островах хуже, чем на «материке», так как почва промерзает. Зимой большинство островных популяций вымирает. Это дает возможность составить представление о степени изоляции полевок, разделенных водной преградой порядка десятков и сотен метров. Оказалось, что, хотя экономка могла бы достичь любого острова за десяток минут, острова заселяются далеко не каждый год. Были поставлены и специальные эксперименты. Маркированные экономки завозились на острова и выпускались. Оказалось, что преобладающее большинство из них остается в местах выпуска и не переплывают с острова на остров или на берег.

Аналогичные по существу наблюдения у В. Ф. Сосина [1967]. Проведенная им маркировка показала, что ондатры не часто переходят с озера на озеро даже в том случае, если расстояние между ними измеряется десятками метров. Много подобных примеров можно было бы привести из литературы. Они показывают, что единая, казалось бы, популяция распадается на группы частично изолированных популяций, обмен генами между которыми в значительной степени ограничен.

Вполне аналогичные данные могут быть приведены и по другим видам. Для иллюстрации воспользуемся данными заготовок ряда видов пушных зверей на Ямале и в прилегающих районах Урала. Из богатого материала, представленного Г. Е. Рахманиным [1959], приведем лишь несколько примеров. В 1954 г. в целом по округу численность ондатры по сравнению с предшествующим годом почти не возросла (164 813 заготовленных шкурок против 155 902), но в Ямальском районе она возросла в 3 раза, в Надымском — более чем вдвое, а в Красноселькупском снизилась. Численность белки в 1956—1957 гг. в Надымском районе снизилась в 1,5 раза, а в Ямальском увеличилась в 20 (!) раз. В эти же годы численность горностая в Красноселькупском районе увеличилась в 2 раза, а в Шурышкарском снизилась втрое. В предшествующие годы происходило обратное: в Шурышкарском районе численность несколько увеличилась, в Красноселькупском снизилась более чем в 4 раза. Столь же несинхронными были колебания численности в разных районах Ямала и других видов.

Несмотря на то что данные заготовок нельзя считать вполне строгим показателем движения численности, они совершенно неоспоримо показывают, что соседние поселения животных нередко характеризуются разными закономерностями динамики численности.

Изменение численности имеет следствием неизбежное изменение генетического состава популяции. Это изменение может быть существенным или ничтожно малым, но оно не может не произойти. Об этом свидетельствуют твердо установленные законы популяционной генетики. Отсюда следует, что конкретный эффект обмена генами между популяциями в значительной степени определяется сравнительным ходом динамики численности животных. О значении этого явления мы будем подробнее говорить ниже.

Другая сторона той же проблемы — вымирание микропопуляций. Интенсивность размножения вида соответствует условиям его существования. Чем выше смертность — тем выше рождаемость. Не случайно интенсивность размножения слонов в тысячи раз слабее, чем интенсивность размножения мышей! Из этой, опять-таки азбучной истины экологии следует, что для того чтобы популяция вымерла, совсем не обязательно катастрофическое сочетание внешних факторов. Если по каким-то причинам смертность начинает превышать рождаемость, то вымирание популяции — это лишь вопрос времени. Когда речь идет о животных-эфемерах — это вопрос очень незначительного промежутка времени. Тем не менее в большинстве подобных случаев вымирания не происходит, так как при резком сокращении численности популяции увеличивается число иммигрантов из соседних популяций. Однако когда популяция замкнута, то легко обнаруживается, что незначительное снижение нормального темпа воспроизводства популяции обрекает ее на гибель. Это было ясно показано на островных популяциях домовой мыши [Lidicker, 1966]. Оказалось, что при совместном обитании с Microtus californicus нормальная беременность мышей нередко нарушается. Это ведет к снижению темпов воспроизводства популяции и ее быстрейшему и полному вымиранию, несмотря на «обычную» смертность и в целом высокую интенсивность размножения.

Так как подобное изменение темпа размножения несомненно встречается в природе весьма часто, то отсюда следует что иммиграция особей из одной популяции в другую — явление неизмеримо более частое, чем это фиксируется прямыми наблюдениями. Однако интенсивность обмена особями подчиняется достаточно строгим закономерностям, о которых мы только в последнее время начинаем получать точную информацию. С другой стороны, все чаще поступают данные, показывающие, что даже соседние популяции — это довольно замкнутые экологические системы. До тех пор, пока популяция полностью сохраняет свою жизнеспособность, она активно ограничивает проникновение особей извне. Известны и конкретные экологические механизмы, препятствующие обмену особями между популяциями и внутрипопуляционными группами животных. Эти механизмы имеют в своей основе сложную внутрипопуляционную систему господства — подчинения. В этой системе «чужак» лишь в редких случаях может войти в группу особей-доминантов и конкурировать с хозяевами в интенсивном размно-

жении. Возможно, что имеют определенное значение и иные механизмы изоляции: своеобразие подбора пар (подробнее см. ниже), нарушение беременности у самок при внезапном появлении чужих самцов [Bronson, Eleftherion, 1963], инбридинг [Scossiroli, 1962], стремление животных избегать не освоенных видом территорий [Haggerty, 1966]. Возможно, что у высших животных играет роль и привязанность к колонии, и привязанность отдельных особей друг к другу ([Penney, 1964], наблюдения на пингвинах). Исследование подобных механизмов генетической изоляции только начинается, однако в их существовании нельзя сомневаться. Трудно подобрать лучший пример, чем исследования польских экологов, изучавших микропопуляции мышей на чердаке и в подвале двухэтажного дома [Adamczyk, Petrusewicz, 1966]. Было установлено, что разный тип динамики численности надежно изолирует эти группы животных, что в конечном итоге приводит к возникновению между ними генетических различий (результаты опытов по трансплантационному иммунитету). Можно было бы привести довольно много аналогичных примеров, указывающих на относительную изоляцию группировок животных. Приток особей из соседних популяций резко увеличивается в периоды локальных депрессий численности. По понятным причинам в этих условиях роль иммигрантов в преобразовании генетической структуры популяции существенно возрастает, так как их относительное обилие в новой, формирующейся популяции резко увеличивается. Более того, оказалось, что смертность иммигрантов обратно пропорциональна численности популяции [Andrzeijewski et al., 1963]. Смешение популяций во время депрессии численности имеет поэтому особенно важное значение. Результаты опытов Петрусевича подтверждаются исследованиями Андерсона [Anderson, 1966], показавшего, что между несколькими соседними поселениями мышей длительное время не происходило обмена генетическим материалом.

Сказанным не исчерпываются те важнейшие экологические закономерности, знание которых необходимо для правильной оценки роли пространственной структуры популяции в микроэволюции. Большая серия работ, на которые мы имели возможность сослаться в главе V, ясно показывает, что перемещение животных разного пола и возраста различно. Новые факты в этом отношении были получены Петрусевичем с сотрудниками [обзор данных см. Petruseewicz, Andrzeijewski, 1962], которые считают даже возможным выделить «мигрантов» и «оседлых» в экологически различные группы особей.

Падение численности животных имеет различные причины, но в относительно очень большом числе случаев при резком снижении численности популяции в первую очередь сокращается число рекрутируемых в популяцию молодых (следствие падения интенсивности размножения при увеличении детской смертности). Это значит, что при замещении одной популяции другой происходит

преимущественное смешение старых особей одной популяции с молодыми пришельцами. Важная задача эволюционной экологии заключается в том, чтобы установить конкретные проявления этой закономерности, но в ее если не всеобщем, то во всяком случае широком распространении вряд ли можно сомневаться.

После этих предварительных замечаний перейдем к анализу роли динамики пространственной структуры популяции в преобразовании ее структуры генетической. Как уже упоминалось, это влияние противоречиво. Логический анализ показывает, что сложность пространственной структуры популяций имеет следствием различный ход динамики численности отдельных микропопуляций, способствует сохранению единства популяции и стабилизации ее генетического состава (при условии постоянства направления и интенсивности естественного отбора). Этот вывод кажется парадоксальным, но он непосредственно вытекает из известных положений (см. гл. II) о связи между динамикой численности и изменением генетического состава популяций. Резкое снижение численности может привести к потере определенного гена в пределах отдельных микропопуляций, но допустить, что в двух соседних популяциях характер обеднения генофонда случайно окажется одинаковым, совершенно невозможно. Поэтому перемешивание микропопуляций и популяций неизбежно приводит к восстановлению исходного генофонда, и под влиянием отбора исходное соотношение разных генетических вариантов будет восстановлено в течение нескольких поколений. Об этом свидетельствуют приведенные нами в главе II экспериментальные данные.

В качестве конкретного примера мы можем воспользоваться уже описанными нами исследованиями динамического полиморфизма остромордой лягушки. В Курганской области в 1966 г. исследовались две микропопуляции. Генетический состав животных младшего возраста в пространственно изолированных популяциях оказался различным: процент striata в одной из них оказался равным 43,9±3,7, в другой — 55,3±3,46. Однако лягушки старшего возраста оказались неразличимыми (процент striata 66,7±7,4 и и 66,0±6,9). Изменение генетического состава отдельных микропопуляций, вызванное неизвестными нам изменениями среды, не привело к их дифференциации, так как в процессе миграции взрослых животных произошла консолидация популяции в строгом смысле этого слова в единое генетическое целое.

Таким образом, сложная пространственная структура популяций не влечет за собой неминуемую генетическую или морфофизиологическую дифференциацию вида.

Очень многие мелкие виды ландшафтных зон образуют бесчисленное число популяций, но это не ведет к интенсивному внутривидовому формообразованию. Еще раз вспомним сибирского лемминга. Его дифференциация выражена столь слабо, что Сидорович [Sidorowicz, 1960] счел возможным объединить всех материковых леммингов Азии в один подвид. Ему возражают

В. Г. Кривошеев и О. Л. Россолимо [1966], но выделяют в Евразии два подвида, из которых один (Lemmus sibiricus chrisogaster) более чем сомнителен.

Область распространения красной полевки (Clethrionomys rutilus) громадна. На северном и южном пределах ареала вид представлен полуизолированными популяциями, приуроченными к островкам леса среди степной или тундровой растительности. Тем не менее, как показали тщательные исследования В. Н. Большакова [1962], заслуживают таксономического закрепления всего лишь 4 подвида, отличающиеся преимущественно по окраске [Большаков, Шварц, 1962]. Этот пример особенно показателен, так как ареал красной полевки охватывает ряд ландшафтных зон — от степи до тундры.

Для многих видов мышевидных грызунов описано множество подвидов, но большинство из них выделяется на основе ничтожных (нередко мнимых) отличий по окраске или пропорциям тела и черепа. Не случайно каждая ревизия внутривидовой систематики мышей или полевок многократно сокращает число подвидов. Между тем подвиды многих крупных млекопитающих — действительно резко дифференцированные формы. Достаточно сравнить структуру вида той же красной полевки со структурой вида большинства копытных [новейший обзор см. Гептнер и др., 1961], чтобы различие в формообразовании крупных и мелких млекопитающих стало очевидным.

Это различие трудно объяснить на основе ставших традиционными представлений синтетической теории эволюции, так как мелкие виды образуют неизмеримо большее число относительно изолированных популяций, чем крупные. Между тем если к внутривидовой таксономии грызунов подойти с тем же масштабом, что и к таксономии копытных, то многие их виды с громадным ареалом (ондатра, полевка-экономка, водяная полевка, красная полевка и мн. др.) должны были бы быть признаны мономорфными, а лось, косуля, благородный олень и другие виды копытных образуют подвиды, вокруг которых все еще не прекращаются споры относительно их возможной видовой самостоятельности.

Отсюда следует, что скорость внутривидовой дифференциации определяется в первую очередь условиями существования, в процессе приспособления к которым и происходит дивергенция разных форм вида. Для мелких млекопитающих, в жизни которых ведущее значение имеет микроклимат, условия существования в лесотундре и лесостепи могут оказаться весьма сходными, для лося же они резко различны. Поэтому подвиды полевок дифференцированы слабее, чем подвиды лося, несмотря на то что генетико-автоматические процессы должны были бы привести к диаметрально противоположным результатам.

При изменении условий существования мелких млекопитающих изменяются и их морфологические особенности, даже в том случае, если сравниваемые популяции расположены в непосред-

ственной близости и изоляция между ними слабая. Хороший пример — так называемая биотопическая изменчивость, суть которой заключается в том, что нередко животные (большинство исследований проводилось на грызунах) из разных биотопов одного географического района отличаются между собой значительнее, чем животные разных подвидов [Поляков и др., 1958, и др.]. Сам факт биотопической изменчивости несомненен, но к ее анализу следует подходить с осторожностью.

В большом числе случаев различия между животными из разных биотопов объясняются фенотипической изменчивостью. Приведенные в главе III материалы показывают, что изменение системы коррелятивных связей в развитии индивидов может привести к изменению под непосредственным влиянием среды даже, казалось бы, наиболее стабильных признаков. В отдельных случаях можно допустить, что биотопическая изменчивость имеет в своей основе отличия в генетической структуре микропопуляций. Эти отличия могут быть результатом преобразования популяций в течение одного поколения, а отнюдь не результатом их самостоятельной эволюции. То, что результаты отбора в одном поколении могут привести к существенным изменениям, доказывается как специальными исследованиями, так и в особенности многочисленными наблюдениями, относящимися к проблеме «сезонного отбора». Таким образом, и «биотопическая изменчивость» не противоречит утверждению об отсутствии неизбежности внутривидовой дифференциации при усложнении пространственной структуры популяций животных.

Сложная топографическая структура популяции лишь в особых случаях приводит к дифференциации популяции и к последующему формообразованию, но нам представляется, что по крайней мере во многих случаях она является мощным фактором эволюции популяции как единого целого. Сложная топографическая структура популяции выступает не только как стабилизирующий и объединяющий, но и как творческий фактор. К этому выводу нас приводит синтез изложенных выше данных по экологии популяций с данными по популяционной генетике.

Один из важнейших выводов популяционной генетики сводится к тому, что большинство межпопуляционных отличий — полигенной природы. При этом один и тот же признак может иметь различную генетическую основу, а совместное действие разных генов оказывает взаимно усиливающий эффект (адаптивное действие генов).

По первому вопросу наиболее важный материал дают уже упоминавшиеся нами исследования по воздействию ядов на насекомых. Показано (сводку данных см. [Crow, 1957; Milani, 1957; Brown, 1958; Benett, 1960, и др.]), что у разных видов насекомых генетические механизмы возникновения ядостойких популяций различны. Более того, в разных лабораториях возникновение ядостойких «рас» имеет различную генетическую основу. У некоторых

линий дрозофилы резистентность оказалась связанной с одним доминантным геном [Ogaki, Tsukamoto, 1957], у других — с адаптивным действием многих генов [Crow, 1957]. Беннет [Benett, 1960] указывает, что во многих случаях эти различия между штаммами дрозофилы определяются различным характером воздействия ДДТ на экспериментальные популяции (аэрозоли, ДДТ на бумаге, воздействие яда, примешанного к пище личинок и т. п.). Однако крайне важно, что и в одинаковых условиях у линий одной лабораторной колонии резистентность к ядам нередко возникает на различной генетической основе.

Эти наблюдения и эксперименты делают очевидным, что и в природных условиях приспособления к одинаковым условиям в пределах разных микропопуляций могут происходить и несомненно происходят на разной генетической основе. Об этом свидетельствуют как прямые наблюдения, на основе которых возникло представление о том, что тождественные фенотипы могут определяться разными генотипами [Espinasse, 1964], так и многие косвенные указания. Особенно интересны экспериментальные работы, проведенные на птицах, показывающие, что строгого соответствия между фенотипической и генотипической близостью животных нет [Hall, 1963]. Этот вывод приобретает особое значение в свете общих закономерностей аддитивного действия генов. Гены аддитивного действия работают как единая система, но каждый из них усиливает выражение определенного признака, и его эффект не зависит от присутствия или отсутствия других генов [Dobzhansky, 1955].

Очень важно, что адаптивный характер генетических различий обнаруживается и по таким биологически существенным признакам, как скорость роста и вес тела [Кирпичников, 1967].

На Всесоюзном совещании по отдаленной гибридизации растений и животных (Москва, 1968 г.) особо отмечалось, что большинство различий между скрещиваемыми формами наследуется аддитивно [Кузьминых, 1968].

Аддитивный эффект генов — это лишь один из частных случаев проявления их совместного действия, но в рассматриваемом здесь плане он представляет особый интерес. Дело не только в том, что на основе описанных экологических механизмов аддитивное действие генов может привести к резкому увеличению темпов эволюционных преобразований. Оно может привести к совпадению направления отбора и изменчивости. Этот вопрос занимает умы исследователей еще со времен Дарвина, но, как нам кажется, не получил еще удовлетворительного решения. Если допустить, что в результате отбора определенного давления в соседних микропопуляциях получат распространение фенотипически сходные, но генетически различные варианты, то при объединении микропопуляций возникают условия для совмещения в едином генотипе генов, обладающих сходным фенотипическим проявлением. Если действие этих генов суммируется, то в результате объединения

микропопуляций в единую популяцию возникнут новые генотипы, обладающие более сильным фенотипическим выражением даже в том случае, если давление отбора снизится или прекратится. Значение подобных явлений трудно переоценить, но в настоящее время развиваемые взгляды могут быть обоснованы преимущественно теоретически. Их конкретизация на основе полевых и лабораторных исследований представляется нам важной задачей эволюционной экологии. Как указывалось, далеко не всегда объединение двух генов сходного фенотипического проявления в едином генотипе приводит к усиливающему эффекту. Вероятно, значительно чаще их совместное действие приводит к появлению новых свойств организмов. В таких случаях смешение микропопуляций приведет к иным, но не менее важным следствиям. Произойдет обогащение общего генофонда популяции, ее возможности более полного и быстрого приспособления к среде увеличиваются.

Этот важный вывод может быть в настоящее время подкреплен экспериментальными данными. Левонтин и Берч [Lewontin, Birch, 1966] изучили процесс преобразования модельных популяций австралийских плодовых мух рода Dacus. Предварительные наблюдения в природе показали [Birch, 1961], что за последнее столетие D. tryoni расширили свой ареал благодаря приспособлению к высоким температурам. Было установлено, что расширению ареала предшествовала гибридизация D. tryoni с очень близким видом («почти видом», near-species) D. neohumoralis (нарушение репродуктивной изоляции произошло в результате обогащения кормовой базы обоих видов новыми видами фруктов). Авторы предположили, что быстрое приспособление D. tryoni к новым условиям существования связано с обогащением генофонда. Эта гипотеза была проверена экспериментально. В течение двух лет чистые культуры D. tryoni и гибриды D. tryoni×D. neohumoralis содержались при температуре 20, 25 и 31,5° С. В течение первого года чистая культура оказалась продуктивнее гибридной, но к концу второго года при температуре 31,5° гибриды оказались более жизнеспособными и продуктивными чем, D. tryoni. Авторы справедливо заключают, что результаты опытов свидетельствуют о том, что внедрение в популяцию генов, которые сами по себе не адаптивны, ведет к быстрой адаптивной эволюции. Это позволяет думать, что временное разъединение популяций (или микропопуляций) вида, во время которого под влиянием экологических механизмов происходит их генетическая дифференциация и их последующее воссоединение, является мощным фактором эволюции.

И это важное положение может быть подтверждено прямыми экспериментами, проведенными в нашей лаборатории группой исследователей. А. В. Покровский длительное время изучал экологические и морфофизиологические особенности двух подвидов узкочерепной полевки и их гибридов. Н. А. Овчинникова проделала аналогичную работу с полевкой-экономкой. Оба вида были детально изучены в природе О. А. Пястоловой, К. И. Копеиным,

В. Н. Бойковым и автором. Результаты этих работ опубликованы в серии статей [Копеин, 1958; Шварц и др., 1960; Овчинникова, 1965; Покровский, 1967]. Были установлены закономерности наследования отдельных признаков и показано, что важнейшие морфологические и экологические особенности форм вида наследственны. В. Г. Ищенко [1967] обработал полученные данные с помощью аллометрического метода и показал, что при скрещивании двух подвидов гибриды нередко обладают новыми признаками, и, что особенно важно, эти «новые признаки» приводят к дифференциации вида.

Одно из наиболее существенных отличий северной формы экономки (M. o. chahlovi) от южной — разный соотносительный рост

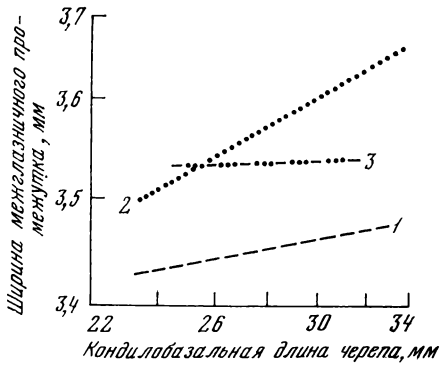


Рис. 15. Относительный рост ширины межглазничного промежутка у южного (Microtus o. eoconomus) (*1*), северного (M. o. chahlovi) (*2*) подвидов полевки-экономки и их гибридов (*3*)

ширины межглазничного промежутка (по отношению к длине черепа). Аллометрический экспонент южного подвида 0,040±0,006, северного 0,118±0,006. Другими словами, у северного подвида при изменении длины черепа межглазничная ширина увеличивается быстрее, чем у южного. У гибридов первого поколения увеличение длины черепа практически не приводит к увеличению его ширины (рис. 15). Еще более интересный материал дает изучение наследования длины черепа. Аллометрический экспонент обоих подвидов одинаков (соответственно 0,461±0,006 и 0,468±0,003), у гибридов — существенно различен (0,405±0,012). Аналогичный результат дали опыты по гибридизации подвидов узкочерепной полевки. Зависимость веса почек от веса тела у северного (M. g. major) и южного (M. g. gregalis) подвидов одинакова (соответственно 0,535 и 0,511). У гибридов аллометрический экспонент 0,779 (!). Длина черепа северного подвида по мере роста животных нарастает быстрее, чем у южного (соответственно 0,431 и 0,394; у гибридов — 0,501). Этот пример особенно интересен. Можно считать доказанным, что северный подвид произошел от южного [Шварц, 1961]. В числе его отличий — своеобразная скорость рос-

та черепа. Однако гибридизация приводит к еще более резкому увеличению скорости его роста.

Принципиально сходные наблюдения были проведены на трясогузке Motacilla flava. Оказалось, что гибридные самцы M. f. flava×M. f. thunbergi отличаются повышенной холодостойкостью [Sammalisto, 1968].

С точки зрения генетики приведенные факты ничем не примечательны, так как известно, что гибриды нередко обладают новыми свойствами по сравнению с исходными формами (см., например, [Дубинин, Глембоцкий, 1967]). Известен и генетический механизм, лежащий в основе этого явления (гетерозиготность по многим генам). Однако в эволюционном плане приведенные примеры заслуживают внимания. Они показывают, что генетические различия между формами одного вида таковы, что при скрещивании возникают генотипы, отличающиеся более сильным выражением отдельных признаков. Еще важнее, что «новые» признаки обнаруживаются и при скрещивании внешне одинаковых форм. И в данном случае генетическая природа явления ясна: фенотипически одинаковые формы могут развиваться на основе разных генотипов. Это показывает, однако, что перемешивание разных популяций может привести к резким морфофизиологическим сдвигам. Само собой понятно, что конечный эволюционный результат этих сдвигов определяется отбором в гибридной популяции на фоне расщепления признаков. Тем не менее вряд ли можно сомневаться в том, что если не во всех, то во многих случаях разъединение и последующее воссоединение популяций являются мощным фактором акцелерации начальных стадий микроэволюции. Для характеристик и тех процессов, с которыми сталкивается зоотехник при скрещивании пород домашних животных, воспользуемся цитатой из книги Н. П. Дубинина и Я. Л. Глембоцкого [1967]: «Так как породы имеют сложное и полигетерозиготное строение генотипа, то при межпородных скрещиваниях возникает очень сложное полигибридное расщепление, причем большинство выщепляющихся генотипов носит более или менее промежуточный характер. На этом явлении строится воспроизводительное скрещивание. Именно этим обосновал профессор П. Иванов [1935] свои работы по выведению новых пород овец и свиней. Он писал: «...чем большим количеством генов обусловливается какой-либо признак, тем более тонким, т. е. менее заметным становится расщепление в F_2 и тем реже появляются вследствие расщепления животные, близкие к исходным формам. Генетик Ланг вычислил, что если, например, какой-либо признак обусловливается действием пяти генов, то на 1024 животных в F_2 придется лишь по одному животному, представляющему расщепление в исходные формы, и 912 животных будут с более или менее промежуточным характером. При расщеплении по 10 парам генов, не имеющих полностью доминантного характера, число различных генотипов будет 59 049, а на 1 043 776 особей будет получено всего две особи, го-

мозиготные по всем 10 парам доминантных или рецессивных генов. Нужно, однако, отметить, что относительно промежуточные по генотипу особи в силу явлений доминирования и взаимодействия генов далеко не всегда будут иметь и промежуточный фенотип. Очень часто при этом могут получаться и фенотипы совершенно новые. В этом одновременно и главная трудность и большие творческие возможности, скрытые в этом методе».

Можно возразить, что в примере, заимствованном мною у Левонтина и Берча [Lewontin, Birch, 1966], гибридизация имела место между «почти-видами», а в наших примерах — между резко

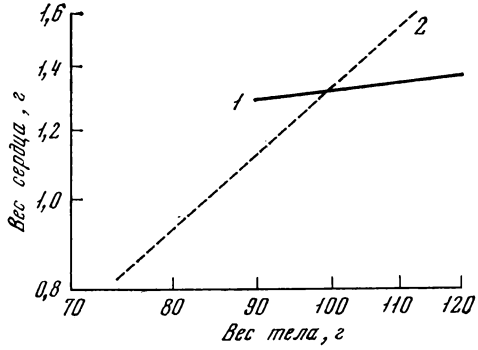


Рис. 16. Относительный рост сердца полярных крачек популяций Северного (*1*) и Южного (*2*) Ямала

выраженными подвидами, прошедшими длительный путь самостоятельного развития. Достаточно ли отличий, которыми характеризуются соседние популяции или микропопуляции? Попытаемся ответить на этот вопрос на основе накопленного в нашей лаборатории материала. И в данном случае воспользуемся показателями аллометрического роста, поскольку они в значительно большей степени характеризуют генетические отличия между популяциями, чем средние величины [Frick, 1961; Ищенко, 1967].

Изучение экономки (см. ранее) и двух видов крачек (рис. 16) показало, что и между соседними популяциями, смешение которых вполне реально, по ряду показателей существуют столь существенные различия, что есть все основания думать, что их гибридизация привела бы к столь же резкому эффекту, что и скрещивание подвидов. Обратим особое внимание на рис. 16. Он показывает, что между популяциями крачек с северного и южного Ямала наблюдаются принципиальные отличия в характере роста важнейшего органа — сердца, которые сигнализируют о различиях во взаимоотношениях этих популяций со средой [Ищенко, Добринский, 1965; Добринский, 1966]. Эти популяции разделены значительным пространством, но изменение условий существования (например, потепление климата) может привести к ослаблению гнездового консерватизма и перемешиванию этих популяций, что привело бы к тем же последствиям, что и гибридизация подвидов.

Мне кажется, что мы имеем основание говорить о недостаточно оцененном факторе эволюции: динамике структуры популяций. Динамика структуры популяций как фактор эволюции весьма сложна. Она слагается по крайней мере из следующих элементов:

а) изменение возрастной структуры популяций приводит к изменению их генетической структуры, которое может быть усилено элиминацией, кажущейся неизбирательной (экологические механизмы преобразования популяций);

б) динамика пространственной структуры популяций приводит к временной изоляции микропопуляций. Период их временной изоляции может оказаться достаточным для возникновения между ними генетических различий. При воссоединении и перемешивании популяций под воздействием естественного отбора возникают новые сбалансированные генетические системы. В определенных условиях это приводит к быстрому прогрессивному развитию популяции, к резкой акцелерации микроэволюции.

В связи с изучением роли пространственной структуры популяций в преобразовании их генетического состава нужно затронуть вопрос о влиянии хищника на эволюцию жертвы. Всесторонний анализ этой обширной проблемы не входит в нашу задачу, тем более что в общем плане она достаточно полно исследована. «Приспособления хищника влекут за собой контрприспособления жертвы» — это положение стало хрестоматийным. Тем не менее хищник может играть в преобразовании популяции жертвы специальную роль, которая, как нам кажется, осталась незамеченной до настоящего времени.

Когда оценивают влияние хищника на численность его жертвы, сопоставляют число уничтожаемых животных с их общим количеством в обследуемом районе. При этом обнаруживается, что, за крайне редкими исключениями, хищник снимает лишь ничтожную часть «урожая» жертвы. Этот вывод особенно хорошо обоснован наблюдениями над хищными птицами. Обобщение многочисленных данных, проведенное недавно В. М. Галушиным [1966], показало, что «величина изъятия» хищными птицами дичи измеряется единицами или даже долями процентов их поголовья. Возможно, что хищники-миофаги поедают относительно большее число грызунов, но хорошо известно, что даже исключительное обилие хищников не может существенно повлиять на изменение численности процветающих популяций мышей или полевок. То же самое можно сказать и в отношении насекомоядных птиц и насекомых.

Иная картина вырисовывается в том случае, когда влияние хищника оценивается исходя не из общей численности жертвы, а из ее численности в охотничьих участках доминирующих видов. Тот же В. М. Галушин [1966] показал, что величина охотничьих участков хищных птиц находится в прямой зависимости от обилия пищи и колеблется в соответствии с этим в 50—100 раз. Это свидетельствует о том, что большого резерва кормов в пределах охотничьих участков нет; хищник резко снижает численность

жертвы на отдельных участках даже в тех случаях, когда на ее общую численность он не оказывает никакого влияния. Подтверждением этого могут служить превосходные по точности наблюдения М. Д. Зверева [1930], который установил, что в пределах своих охотничьих участков пустельга уничтожает полевок практически полностью (результаты опытов с установкой шеста для хищных птиц). В отношении насекомых подобные наблюдения нам не известны, но некоторые косвенные данные делают вероятным, что и насекомоядные птицы (подобно хищным) значительно снижают численность своих жертв в пределах гнездовых участков. Об этом свидетельствует смена охотничьих участков отдельными семьями немедленно после того, как птенцы способны покинуть гнездо. Подобные наблюдения были проведены сотрудниками нашей лаборатории на птицах тундры. Так, например, луговые и краснозобые коньки переводят нелетных еще птенцов на новые участки, где продолжают их выкармливать.

Можно считать установленным, что хищник создает своеобразный вакуум в пределах освоенной его жертвой территории. В процессе заселения подобных участков с резко пониженной численностью наблюдаются закономерности, которые имеют непосредственное отношение к обсуждаемой здесь проблеме. Склонность и способность к миграциям у разных внутрипопуляционных групп различна. Если для примера воспользоваться грызунами, то можно быть уверенным, что заселение освободившихся территорий будет происходить в таком порядке: молодые самцы, молодые самки, возрослые самцы, взрослые самки. Субдоминанты будут оседать в «экологическом вакууме» в большем числе, чем животные, занимающие в популяции доминирующее положение.

Таким образом, в результате деятельности хищников даже в идеальной гомогенной популяции возникают микропопуляции с измененной возрастно-половой структурой. Если принять нашу исходную посылку, согласно которой экологически различные группы животных различны и генетически, то отсюда следует, что к концу сезона размножения подобные микропопуляции будут различаться своей генетической структурой и при их воссоединениях с соседними микропопуляциями будут иметь место все те явления, которые сопутствуют смешению генетически различных групп животных.

Сопоставление выводов популяционной генетики с наблюдениями, характеризующими динамику топографической структуры популяций, приводит к некоторым существенным заключениям, касающимся общих механизмов преобразования популяции.

Один из возможных вариантов: несмотря на различия в конкретных условиях существования в разных биотопах, разные микропопуляции подвергаются сходным силам отбора в соответствии с его генеральным направлением в данной географической среде. Условия, в которых живут тундровые грызуны по берегам рек, по склонам холмов, на равнинной тундре, в зарослях кустар-

ников,— различны, но все они должны обладать приспособлениями к ведущему фактору макросреды — короткому и холодному лету. Это же самое справедливо в отношении любых ландшафтных зон и их хорологических подразделений. Условия существования зеленой жабы в степных водоемах разных типов (хороший пример микропопуляций) различны, но любые популяции этого вида в засушливом климате должны обладать высокой способностью к миграциям, вызываемым частым пересыханием водоемов. Популяции зеленой жабы не могли бы существовать в степи и тем более в полупустыне, если бы они не обладали способностью использовать для размножения временные водоемы. Подобных примеров можно было бы привести очень много.

Различное конкретное проявление динамики численности разных микропопуляций при общем направлении отбора для популяции в целом должны привести к тому, что при восстановлении временно изолированных микропопуляций или популяций вида одного географического района их «достижения» суммируются, усиливаются и делаются достоянием популяции в целом. В других случаях «приобретения» микропопуляции не суммируются, но создают основу для интеграции новых генетических вариантов, более полно приспособленных к условиям географической среды. В этом процессе большую роль может иметь возрастной отбор, закономерности которого мы обсуждали в начале этой главы. Возможность быстрого преобразования генетической структуры популяций под воздействием возрастного отбора усиливает их временную генетическую дивергенцию и именно поэтому поддерживает генетическую структуру популяции в целом, способствует ее быстрому направленному преобразованию, не говоря уже о непрерывном обогащении общего генофонда.

Развиваемые здесь взгляды, как нам кажется, находятся в столь же хорошем соответствии с данными экспериментальной и популяционной генетики, что и основные постулаты синтетической теории эволюции, но в значительно большей мере учитывают достижения современной экологии. Можно поэтому считать важнейшей задачей эволюционной экологии изучение динамики численности и динамики генетической структуры микропопуляций, являющихся частью биологических макросистем более высокого ранга. Общие выводы из развиваемых здесь взглядов существенно отличаются от главных выводов синтетической теории эволюции.

Быстрое эволюционное преобразование популяций (микроэволюция) не требует разделения видовой популяции на частично изолированные популяции средних размеров (один из важнейших постулатов теории Майра — Райта; также см. гл. II). Никакой изоляции микропопуляций, помимо той, которая определяется этологическими механизмами и разной динамикой численности, не требуется. Наоборот, постоянный обмен генами ускоряет процесс эволюционного развития. Биотопическое разнообразие занимаемой популяцией территории ускоряет микроэволюционный про-

цесс, но и оно не является необходимым, так как даже ничтожное изменение условий среды или случайное нарушение структуры популяции в начале сезона размножения животных приведет к изменению типа динамики численности со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Таким образом, снимается ряд трудностей и одно из главных противоречий синтетической теории эволюции, согласно которым наиболее быстро эволюционируют изолированные популяции. Между тем любому беспристрастному исследователю ясно, что магистральный путь эволюции проходит не в условиях изоляции, а на больших участках арены жизни, открытых всем ветрам борьбы за существование. Вся история животного мира ясно показывает, что эволюция — это тот процесс, который привел от амебы к человеку, и что магистральная линия преобразований заключается в приспособлении к макросреде — к жизни на суше, в лесу, степи, на горах. Нам могут возразить, что особо быстрые преобразования видов действительно совершаются на островах. Однако островные формы — это «монстры эволюции». В том-то и дело, что эволюция на больших участках арены жизни происходит не медленнее, чем в условиях островной изоляции, но она не допускает уклонений с магистрального пути и поэтому не дает столь бросающихся в глаза форм, как дронт, дарвиновы вьюрки, моа, галапагосские игуаны и т. п. Необходимо, однако, отметить, что и на островах главным фактором эволюции является естественный отбор, а не генетико-автоматические процессы, основанные на принципе основателя, хотя именно здесь они могут иметь относительно большое значение. Представление о доминирующей роли случайности в эволюции островных форм возникло просто потому, что «монстры эволюции» резче бросаются в глаза. Тщательные исследования, проведенные в новейшее время [Radovanovic, 1959, 1961; Corbet, 1961, 1964; Berry, 1964; Foster, 1964; Eisentraut, 1965; Soule, 1966, и др.], показали, что, как правило, и на островах эволюция подчиняется тем же закономерностям, что и на материках, а общие особенности островных форм объясняются общими особенностями островов, как арены жизни (обедненность биоценозов, малочисленность хищников и т. п.). Обедненность островных биоценозов и как следствие этого ослабление борьбы за существование допускают известные отклонения от магистральной линии эволюции и, увеличивая роль случайных факторов, могут привести к ускорению темпов эволюционных преобразований. При этом не следует забывать, что в иных случаях увеличение темпов эволюции может быть связано как раз с обогащением биоценозов. Простейший случай — введение в биоценоз нового хищника повышает интенсивность естественного отбора со всеми вытекающими отсюда последствиями. Более сложную ситуацию иллюстрируют экспериментальные исследования Пайментэла [Pimentel, 1965], который показал, что совместное обитание двух близких видов не только приводит

к их быстрому эволюционному преобразованию, но и к эволюции кормовых растений.

Высказанные соображения вытекают из теоретического анализа, основанного на сопоставлении данных популяционной генетики с данными популяционной экологии. Эти соображения находят себе фактическую аргументацию в общем ходе эволюционного процесса.

Если бы темпы внутривидового формообразования на сплошном участке ареала вида определялись бы подразделением видовой популяции на частично изолированные локальные популяции, дифференциация которых происходит под совместным влиянием случайных процессов (принцип основателя) и индивидуального и межпопуляционного отбора, как это вытекает из схемы Райта и как на этом единодушно настаивают сторонники синтетической теории эволюции, то в пределах отдельных ландшафтных зон должны были бы наблюдаться существенные различия между разными группами животных. Мелкие виды, для которых река — уже преграда, образуют множество локальных популяций, которых крупные, широко мигрирующие виды почти не образуют. Тем не менее темп эволюционных преобразований крупных форм существенно не отличается от темпа преобразования мелких. Это противоречие со схемой Райта осталось, как нам кажется, незамеченным.

Воспользуемся для анализа зоной тундры. На ее необъятной территории можно насчитать сотни и тысячи локальных популяций леммингов, узкочерепной полевки, полевки Миддендорфа, полевки-экономки, красной полевки, землероек. Несмотря на это, мелкие млекопитающие тундры поразительно однообразны, они почти не образуют групп, которые бы заслуживали выделения в самостоятельные внутривидовые таксоны [Rausch, 1953; Шварц, 1963]. Крупные млекопитающие тундры (северный олень, песец) локальных популяций фактически почти нигде (за исключением островов) не образуют. Этому препятствуют миграции на громадное расстояние. Тем не менее внутривидовая дифференциация этих видов не меньше, чем у арктических полевок. В противоположность полевкам крупные арктические виды образуют несколько четко выраженных подвидов [Друри, 1949; Rausch, 1953; Herre, 1964]. Сказанное не означает, что формообразование у арктических млекопитающих идет медленно. Есть основания утверждать, что оно идет с большой скоростью, но не сопровождается дивергенцией популяций: вид на громадном пространстве развивается как единое целое. В этом отношении особенно показателен пример с леммингами (Lemmus, Dicrostonyx) — это один из самых молодых родов, но степень их морфофизиологического своеобразия исключительна.

Наоборот, виды, которые буквально олицетворяют собой схему Райта, эволюционируют крайне медленно. Лучший пример — уральская пищуха. Н. С. Гашевым в нашей лаборатории обследо-

ваны популяции пищухи (Ochotona hyperborea) из пяти пунктов на Полярном Урале. Расстояние между популяциями от 10 до 60 км. Учитывая горный рельеф района работ, исследованные популяции можно считать развивающимися самостоятельно, хотя незначительный обмен особями между ними должен происходить, так как перемещения пищух на несколько километров (в течение одного сезона) доказаны [Гашев, 1966]. Это типичные небольшие, частично изолированные популяции. Их изучение помогает, следовательно, составить себе представление о том, как работает схема Райта (см. главу III) в природе. Н. С. Гашев изучил 16 морфологических признаков (вес тела, пропорции тела и серию других показателей) этих популяций. Они оказались идентичными (это подтверждено статистической обработкой материала). Мы приводим лишь показатели отдельных популяций по наиболее важным таксономическим признакам. Кондилобазальная длина черепа у сравниваемых популяций была равной: 36,3; 35,4; 35,4; 35,3; 35,3; 35,4 мм; длина зубного ряда: 7,6; 7,3; 7,1; 7,2 мм; скуловая ширина: 19,6; 19,6; 19,5; 19,5; 19,6 мм; длина носовых костей: 11,4; 11,3; 11,4; 11,1; 11,1 и мм; индекс длины черепа (по соотношению к длине тела): 106,9; 106,2; 106,3; 106,4; 106,6‰; индекс длины зубного ряда (по отношению к кондилобазальной длине): 20,7; 20,9; 20,9; 20,3; 20,3%; индекс скуловой ширины: 54,1; 55,3; 55,1; 55,3; 55,3%. По всем без исключения таксономически существенным признакам сравниваемые популяции оказались тождественными (приходится удивляться, что за счет случайностей при сборе материала между популяциями практически не обнаружены даже несущественные различия).

По морфофизиологическим показателям между популяциями также обнаружены лишь ничтожные различия. Это иллюстрируется следующими примерами: индекс сердца: 5,6; 4,1; 4,6; 4,7; 4,5‰; индекс печени: 49,3; 42,1; 48,4; 50,6; 49,1‰; индекс почки: 7,3; 7,5; 6,9; 6,9; 7,2‰; индекс надпочечника: 0,11; 0,17; 0,16; 0,15; 0,16‰; индекс легких: нет данных; 9,1; 9,6; 9,1; 7,7‰.

Развиваясь в условиях изоляции в течение длительного времени, популяции пищухи не подвергались дивергенции, так как развитие их проходит в одинаковых условиях существования.

Другой пример: дифференциация популяции северных экономок (Microtus oeconomus), которые отличаются от южных по относительной длине хвоста, относительной длине задней ступни, индексу кондилобазальной длины черепа, ширине межглазничного промежутка и скуловой ширине. О. А. Пястолова [1967] провела сравнение по этим показателям трех изолированных популяций полевок (Ямал, Полярный Урал, острова в низовьях Оби). Сравнивались животные одинакового возраста и размеров, что значительно повышает достоверность результатов. Получены следующие данные. Длина хвоста в соответствующих популяциях оказалась равной (указаны средние величины): 38,5; 40,0; 38,2 мм; длина ступни: 19,1; 18,5; 19,4 мм; кондилобазальная длина чере-

па: 26,2; 26,4; 26,6 мм; скуловая ширина: 14,2; 14,2; 14,0 мм; ширина межглазничного промежутка: 3,6; 3,5; 3,5 мм. И в данном случае изолированные, но развивающиеся в одинаковых условиях популяции оказались практически тождественными.

В нашей лаборатории В. Н. Большаков изучал популяции прометеевой полевки (Prometheomys schaposhnikovi) на Главном Кавказском хребте (18 особей) и Аджаро-Имеретинском хребте (72 особи). Изоляция этих популяций полная. Исследования показали практически полное сходство животных этих популяций по размерам тела и краниологическим показателям. Длина тела равна соответственно 130,6 и 126,9 мм (сравниваются одновозрастные зверьки), кондилобазальная длина черепа — 30,62 и 30,53 мм, длина зубного ряда — 7,31 и 7,32 мм, скуловая ширина — 17,45 и 17,22 мм, высота мозговой части — 11,9 и 11,33 мм, длина лицевой части — 18,43 и 18,51 мм, межглазничная ширина — 4,02 и 4,29 мм; длина диастемы — 9,03 и 8,99 мм. Очень сходными оказались сравниваемые популяции и по интерьерным признакам. Так как, что и следовало ожидать, различия здесь все же более значительны, мы приводим полученные средние величины со статистической ошибкой. Относительный вес сердца полевок с Главного Кавказского хребта равен 4,5±0,17‰, Аджаро-Имеретинского — 4,1±0,10; печени соответственно — 49,3±1,71 и 50,4±±0,95‰, почек — 5,4±0,18 и 4,5±0,11‰; относительная длина кишечника — 480±11 и 450±6‰; слепого отдела кишечника — 37±1 и 39±0,7‰.

Приводя многочисленные примеры быстрой эволюции на островах, сторонники синтетической теории эволюции нередко забывают указать и на факты совершенно иного рода. Так, тщательные исследования Флеминга [Fleming, 1962] показали, что возраст эндемичных родов Новой Зеландии неогеновый, видов — плейстоценовый. Но ведь новые роды материкового происхождения ничуть не старше (Lemmus, Dicrostonyx, возможно, Rangifer, Ovibos, Alces, Saiga, Passerina, Lagopus, Nyctea и др.).

Уже эти факты ясно показывают, что и на сплошном участке ареала вида нередко складываются условия, способствующие столь же быстрой эволюции, что и на островах, но в противоположность островным формам формы материковые характеризуются биологически существенными адаптивными особенностями, они находятся в основном русле эволюционного процесса. Нетрудно понять и первопричины их быстрой эволюции — это изменение условий среды. Все молодые роды позвоночных — обитатели тундры и тайги, наиболее молодых ландшафтных зон. Новые условия среды вызвали вспышку формо- и видообразования[1]. Невыгодная с точки зрения синтетической теории эволюции структура вида (слабо выраженное дробление вида на локальные популяции) не

[1] И у растений в высоких широтах эволюция протекает с большей скоростью [Васильев, 1965].

снизила темп филогенетических преобразований северных форм. Причину этого мы видим в экологических механизмах эволюционного процесса.

Наконец, можно привести еще одно более общее доказательство в пользу развиваемых здесь взглядов. Если бы наличие локальных, генетически изолированных популяций было бы главной причиной, определяющей темп эволюционных преобразований, то при прочих равных условиях эволюция мелких оседлых форм происходила бы быстрее, чем крупных, способных к далеким миграциям, при которых широкий обмен генами неизбежен.

Темп эволюции лошадей существенно не отличается от темпа эволюции мелких степных грызунов. Быстрая смена видов характерна для эволюции слонов [Zeuner, 1955]. На это недавно обратил внимание Хехт [Hecht, 1965]. Упомянув о том, что, согласно теоретическим расчетам Холдена, для становления нового вида необходима смена не менее 300 000 поколений, Хехт указывает на палеонтологическом материале, что эта цифра завышена почти в 10 раз. Для эволюционного ряда Archidiscodon subplanifrons — A. planifrons — A. meridionalis — Elephas sp. потребовалась смена всего 100 000 поколений. Некоторые виды китов имеют возраст 15—45 тыс. лет [Davies, 1963]. Вспомним, наконец, эволюцию человека: за несколько сот тысячелетий пройден путь от питекантропа до современного человека, возникло по крайней мере несколько эволюционных тупиков родового ранга. Вряд ли наши предки образовывали локальные популяции, а способность их к миграциям кажется сейчас доказанной. Подобные факты, а они отнюдь не единичны, заставляют признать возможность быстрой эволюции на сплошном участке ареала вида. Выдвигаемая нами схема дает им естественное объяснение. Анализ вероятного значения динамики пространственной структуры популяций приводит нас к заключению, что на сплошном участке ареала вида эволюция может происходить с большой скоростью, не сворачивая с магистрального пути, определяемого условиями среды и соответствующим направлением естественного отбора. Главная движущая сила процесса — экологические механизмы преобразования популяций.

Глава VII

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

Естественный отбор — главная движущая сила эволюции. Этот постулат принимается в настоящее время всеми биологами. Даже откровенные ламаркисты и сторонники номогенетических концепций вынуждены признать роль отбора по крайней мере как «корректора» эволюции. Принципиальные споры вокруг теории естественного отбора и сводятся в основном к вопросу о том, является ли отбор творцом или редактором эволюционных преобразований. Споры же о том, сводится ли феномен отбора к дифференцированной смертности или к дифференцированной выживаемости, вряд ли могут быть названы принципиальными, так как очевидно, что преобразование генетического состава популяции возможно лишь в том случае, если одни генотипы оставляют после себя больше потомства, чем другие.

Анализ явлений отбора привел многих исследователей к заключению о целесообразности выделять различные формы отбора. Не вдаваясь в детали этого интересного вопроса, отметим лишь, что в настоящее время описаны следующие формы: дисруптивный [Mather, 1948] или центробежный (Simpson, 1949), направленный или линейный (Mather, 1948; Simpson 1949), стабилизирующий (Шмальгаузен, 1946), канализирующий и нормализирующий [Waddington, 1953], центростремительный [Simpson, 1949] и др. Не трудно заметить, что все выделенные до настоящего времени формы отбора отличаются друг от друга «по результатам», а не по характеру действия. Отбор может привести (в зависимости от условий среды и особенностей конкретных популяций) к расчленению данной формы на мелкие, локально приспособленные группы (дисруптивный отбор), может иметь следствием «охрану нормы» и стабилизацию развития (различные формы стабилизирующего отбора) и т. п. Выделение форм отбора на основе подобного критерия сыграло большую роль в истории эволюционного учения. Вспомним хотя бы об исследованиях Болдуина, Холдэна, Шмальгаузена. Однако в современный период, характеризующийся стремлением не только понять эволюционный процесс, но и управлять им, более важным представляется выделение формы отбора по «механизму действия». Важность подобной постановки вопроса мы стремились подчеркнуть путем анализа изменения генетического состава популяции при изменении ее экологической струк-

туры [Шварц, 1969][1]. В конечном итоге существо новой постановки вопроса сводится к анализу роли экологии популяции как фактора, определяющего характер отбора.

Важнейший вопрос, который, как нам представляется, еще не привлек должного внимания исследователей, и которого мы имели возможность коснуться лишь в самом общем виде [Шварц, 1973], сводится к следующему. Изменение климата или других параметров среды обитания животных изменяет направление, интенсивность и эффективность отбора не только и не столько потому, что новые условия существования изменяют «соотношение сил», составляющих популяцию генотипов, но прежде всего вследствие изменения популяционной структуры.

Проанализируем один пример для того, чтобы разобраться в этом важном вопросе. Тундровые популяции широко распространенных видов полевок обладают многими интересными приспособлениями к жизни на Крайнем Севере. Одно из них — повышенная плодовитость и раннее половое созревание. Это дает возможность в течение короткого полярного лета давать несколько поколений. Перезимовавшие зверьки начинают размножаться в конце мая, в конце июня рождаются животные первой генерации, которые дней через 40 сами приносят помет. Реализуется геометрическая прогрессия размножения, численность животных резко возрастает. Если же начало размножения запаздывает, то даже первая генерация молодых зверьков не сможет пройти стадию полового созревания (осенью половое созревание полевок задерживается), потенциал возобновления популяции резко снизится. Но в любом случае численность грызунов осенью определяется численностью младших генераций (это твердо установленный факт). Такова количественная сторона вопроса, но он имеет и качественный аспект.

Прямые наблюдения показали, что в южной тундре задержка весеннего тепла на 5—6 дней может привести к выпадению одной из генераций грызунов. Посмотрим на это событие с позиций естественного отбора. Конечно, незначительное снижение средней весенней температуры приведет к каким-то изменениям в работе отбора. Преимущество получают особи, обладающие большей способностью «протянуть зиму». Но так как 5—6 дней в масштабе длительности полярной зимы — срок ничтожный, то и изменение интенсивности (и соответственно эффективности) отбора будет ничтожным. Но то же самое событие, как мы говорили, приведет к выпадению целой генерации грызунов. В одном случае уходят

---

[1] В некоторых случаях формы отбора выделяются не только по результатам. Так, Кларк (Clarke, 1972) выделил частотно-зависимый отбор — случаи, когда селективное преимущество генотипа определяется частотой его встречаемости в популяции. Однако подобная форма отбора может иметь разные следствия и поэтому рассмотрение частотно-зависимого отбора в одном ряду с дисруптивным отбором (см., например, [Dobzhansky, 1970]) не способствует уточнению постановки вопроса.

в зиму полевки, которые прошли свое развитие в июле, в другом случае — в августе. Но в Арктике июль и август — это два разных мира. В середине июля стоит теплая (иногда очень теплая, даже жаркая) погода, дожди относительно редки, лучшие условия складываются по берегам водоемов, где влажный сочный корм обеспечивает быстрый рост животных, бичом всего живого становятся комары. К середине августа комары исчезают, но погода резко ухудшается: холодные ливни, иногда снег, нередко ночные заморозки, уровень воды повышается, летние норы заливаются. Становится ясным — ничтожное изменение погоды ранней весной приводит к таким изменениям в структуре популяций животных, которые в конечном итоге имеют следствием кардинальные изменения в условиях существования той группы животных, которая должна дать начало последующим поколениям, поколениям будущего года. В этих условиях отбор должен идти и действительно идет с максимальной эффективностью.

Этот пример иллюстрирует два важнейших положения. Изменение условий среды опосредуется изменениями в структуре популяции. Значение изменений условий среды определяется теми изменениями, которые они вносят в структуру популяции. Нарушения сложившейся структуры популяции не только многократно усиливают действие измененных условий существования, но нередко существенно меняют их направленность. Поэтому нельзя понять, какие изменения в генетической структуре популяции будут вызваны определенными изменениями во внешней среде, если при этом не учитываются преобразования экологической структуры популяции. Естественно, что опосредованное действие среды на организм (через изменение популяционной структуры) дает себя знать не только во времени, но и в пространстве. При продвижении на север лето становится все более коротким. Реализация геометрической прогрессии размножения полевок в течение одного сезона (важнейшее условие поддержания численности этих животных, для которых характерна крайне высокая смертность) становится возможной благодаря резкому повышению скорости полового созревания и плодовитости. Однако рано или поздно (в разных регионах Земли на разных широтах) наступает момент, когда этот тип приспособления «не срабатывает», не обеспечивает возможности реализации геометрической прогрессии размножения в течение репродукционного периода. Область распространения вида оказывается четко отграниченной.

Развиваемая точка зрения позволяет дать однозначный ответ на труднейший вопрос, который до сих пор служит предметом оживленных теоретических дискуссий. Суть вопроса сводится к следующему: условия среды изменяются постоянно, границы распространения отдельных видов и природных комплексов выражены четко. Казалось бы, что по мере удаления от оптимума вид должен становиться все более редким (все меньшее число мест обитания удовлетворяет его требованиям) и, наконец, исче-

зает. Действительность очень редко укладывается в эту схему. Развивая анализируемый нами пример, ограничимся указанием, что на крайнем северном пределе своего распространения полевка-экономка нередко достигает плотности поселения, которая характерна для лесостепных популяций (экологический оптимум вида) в период пика численности. Традиционная точка зрения на природу естественного отбора сталкивается при объяснении подобных случаев с непреодолимыми трудностями.

С продвижением на север зима делается длиннее, лето короче, средняя температура — ниже. Казалось бы, что при повышении экстремальности условий существования все меньшее число особей способно поддержать нормальную жизнедеятельность — вид делается редким и исчезает. Можно, коненчо, допустить, что граница распространения отражает лишь текущий момент эволюции вида и по мере дальнейших приспособительных преобразований его авангардных популяций граница ареала будет **постепенно** продвигаться все дальше и дальше на север. Однако с этой точки зрения трудно объяснить процветание и многочисленность авангардных популяций [1].

С развиваемой точки зрения подобные факты получают естественное объяснение. Популяция как структурное целое превращает количественные изменения условий среды в качественные, постепенные — в прерывистые. На большом участке ареала вида изменения среды обитания не оказывают на динамику популяций существенного влияния, но изменения, выходящие за пределы нормы, имеют следствием резкие изменения экологии вида вплоть до ограничения его распространения.

Воспользуемся анализируемым примером для того, чтобы показать, что «пределы нормы» могут быть с достаточной точностью определены. Этому вопросу мы придаем большое значение. Мы привыкли рассматривать эволюционный процесс как принципиально неограниченный и непредсказуемый. В самом общем плане эта точка зрения оправданна: принципиальных пределов эволюции нет. Но для каждого данного вида в данной среде обитания эволюционные возможности ограничены и их направление предсказуемо.

Исходная предпосылка: процветание популяции полевок становится возможным в случае реализации геометрической прогрессии размножения в течение одного сезона. Продолжительность

---

[1] Если громадное большинство особей вида способно поддерживать нормальную жизнедеятельность при переходе средних суточных температур через 0° в первой декаде июня, трудно сомневаться в том, что немалое их число способно пережить и более длинную зиму и более суровое лето. Это подтверждается характером изменчивости любых признаков и свойств животных. Если в регионе, характеризующемся переходом средних суточных температур через 0° в первой декаде июня вид создает процветающие популяции, то это значит, что запаздывание весеннего тепла на 10—15 дней не влечет за собой катастрофу. В противном случае вымирание вида в первый же год с запоздалой весной было бы неизбежным.

благоприятного для воспроизводства периода строго лимитирована следующими биологическими особенностями полевок: продолжительностью беременности — 20 дней, созреванием молодняка первой генерации — 20 дней[1], их беременностью — 20 дней, созреванием молодняка второй генерации (внуков перезимовавших) — 30 дней (к середине лета скорость созревания снижается), их беременностью — 20 дней, продолжительностью роста и развития полевок третьей генерации (правнуков перезимовавших) в поздне-летний — осенний период — 20 дней (полевки младшего возраста не способны подготовиться к зимовке). Таким образом, для реализации быстрого нарастания численности — необходимого условия процветания полевок в условиях Крайнего Севера — продолжительность благоприятного для размножения периода не может быть меньше 130 дней. Вряд ли нужно специально оговаривать, что реальный темп воспроизводства популяции полевок лишь в редких случаях совпадает с теоретическим. Однако случаи такие наблюдаются, о чем свидетельствуют многолетние наблюдения, характеризующие движение численности полевки-экономки на Ямале. Восстановление максимальной численности после глубокой депрессии за 2 неполных сезона размножения (1965—1967 гг.) возможно лишь при реализации теоретически мыслимого темпа воспроизводства популяции.

Начало размножения полевок (для видов, не размножающихся под снегом) возможно лишь после спада весенних вод (многочисленные наблюдения показали, что молодняк полевок в период бурного таяния снегов полностью погибает). Этот период практически совпадает с переходом среднесуточной температуры через 0°. На Ямале северная граница распространения полевок проходит несколько южнее 68°, где переход весенней температуры через 0° приходится на 1 июня. Это значит, что начало успешного размножения полевок не может начаться раньше 15 мая. Это полностью совпадает с многочисленными наблюдениями [Шварц, 1969; Пястолова, 1973 и др.]. Окончание периода размножения определяется холодными осенними ливнями и ночными заморозками. В этих условиях неокрепший молодняк, кормящие и беременные самки не способны к смене мест обитания, связанной с подготовкой к зиме. И эти фенодаты определяются достаточно точно, когда в первой декаде сентября среднесуточная температура приближается к 0°. Таким образом, общий период размножения полевок на северном пределе их распространения определяется (в оптимальные по условиям погоды годы) в 120 дней (10.V — 10.IX), что практически идеально совпадает с теоретической схемой воспроизводства вида[2]. С другой стороны, в этих пределах ничто прин-

[1] У северных полевок известны и более ранние сроки полового созревания, но вряд ли полевки, оплодотворенные в возрасте 12—15 дней, способны благополучно выкормить потомство.

[2] Заслуживает внимания, что в Американском секторе Субарктики и Арктики, где зима короче, а лето длиннее (переход весенней температуры че-

ципиально не лимитирует возможность приспособления отдельных популяций вида к конкретным условиям существования. В Ямальском секторе Субарктики полевка-экономка, пашенная полевка, красная полевка, водяная полевка [Шварц, 1963], ондатра [Смирнов, Шварц, 1959] заходят за 67°, образуют здесь стабильные и многочисленные поселения, но ни один из этих видов не может использовать благоприятные для расселения экологические желоба для проникновения дальше на север хотя бы на 1°. Граница их распространения может быть проведена четко — даже на крупномасштабной карте она представляет собой линию, а не размытую полосу. Причина этого важнейшего эколого-биогеографического явления, играющего важнейшую роль в эволюции биосферы, заключается в том, что структура популяции действует как фактор, трансформирующий изменение условий существования.

Для того чтобы перейти этот невидимый барьер (120 дней репродуктивного периода), требуется уже иной тип приспособления, знаменующий относительную автономию размножения вида от конкретных условий среды. По этому пути пошли типичные субарктические грызуны — лемминги (Lemmus, Dicrostonyx), северная узкочерепная полевка (Microtus gregalis major) и полевка Миддендорфа (M. middendorffi). При всех различиях в образе жизни и эколого-физиологических особенностях этих видов всех их объединяет одна общая черта — способность размножаться зимой под снегом. Это, естественно, увеличивает период размножения и позволяет перечисленным видам проникать до пределов арктической суши. Новый тип приспособлений открывает дорогу в новую среду обитания. Но этим объясняется и то, что и для них характерна северная граница распространения.

Интересующую нас закономерность мы иллюстрировали анализом крайнего случая, анализом границ распространения вида. Мы стремились показать, что весьма существенные климатические изменения на громадном пространстве «северная тайга — южная тундра» не влекут за собой существенных изменений в образе жизни и численности популяций ряда видов полевок, ничтожные изменения длительности зимы севернее 67° кладут предел их распространению. Однако та же закономерность действует и в процессе приспособления вида к конкретным условиям среды, складывающимся в разных частях освоенного ареала.

Мы уже отмечали, что закономерности, установленные в определенных ситуациях, не могут быть без специального анализа распространены на все мыслимые ситуации, в которых протекает эволюционный процесс. Так, изучение микроэволюции и видообразования на островах (удобная модель эволюции) приводит к ошибочному преувеличению роли генетического дрейфа и сходных яв-

---

рез 0° в районе метеостанции Ном, Коппермайн — 1 мая, Берроу — 15 мая), экологически близкие виды идут несравненно дальше на север и доходят до побережья Ледовитого океана.

лений в процессе преобразования разных форм и видов животных и растений. Это же замечание оказывается, на наш взгляд, справедливым и при изучении эволюции разных групп признаков, точнее — эволюции животных, связанной с преобразованием разных групп признаков. Кажется вполне естественным изучать механизм эволюции на простейших (легче поддающихся изучению) примерах и распространить полученные выводы на эволюцию в целом. Попытаемся показать, что логическая бесспорность такого подхода к проблеме — кажущаяся, а затем рассмотрим сложные случаи.

1. Пример, служащий непременной иллюстрацией неодарвинистских концепций,— распространение темной формы березовой пяденицы в индустриальных районах [Kettlewell, 1957]. При этом упускается из виду, что пример этот иллюстрирует совершенно особый случай: новая форма отличается от старой лишь частотой встречаемости темного мутанта (CC и Cc). Так как темная популяция при изменении условий среды (новое посветление коры берез) быстро вновь становится светлой, это, согласно развиваемым нами представлениям, вообще не заслуживает возведения в ранг даже самой начальной стадии эволюции (эволюционный процесс необратим). Однако эффективность отбора этот пример иллюстрирует с исключительной наглядностью и уже по одному этому заслуживает популярности. Подобные случаи в эволюционном развитии любых форм играют, надо полагать, существенную роль, но не они определяют эволюционный процесс[1]. На основе механизма, который иллюстрирует описанный пример (а подобных можно было бы привести весьма много), трудно представить себе не только возникновение «из амебы — человека», но и из лисицы — песца.

2. Несколько более сложен и биологически более значим процесс, когда в результате отбора происходит существенная перекомбинация генов, в результате которой возникают особи, признаки которых выходят за пределы изменчивости предковой популяции. Генетическая основа этого процесса — полигенная детерминация признака и аддитивное действие генов. Этой, генетической, стороне вопроса мы уделили внимание в главе II, поэтому здесь необходимо остановиться на другой стороне вопроса.

Когда речь идет, например, о постепенном изменении общей окраски при возникновении криптизма, в его самом элементарном проявлении, то уже a priori ясно, что каждый шаг изменения популяции в избранном направлении полезен и поэтому будет отмечен отбором. Если, например, популяция грызуна формируется на темном или светлом грунте (этот пример навеян работой Бенсона,

---

[1] Биологическое значение эволюции, которая сводится к изменению частот встречаемости разных генов в популяции, нельзя, разумеется, и преуменьшить. Реаранжировка популяционного генофонда дает возможность популяции «удержаться» при внезапном изменении среды и создает тем самым предпосылки к более глубоким, уже истинно эволюционным ее преобразованиям.

изучавшего окраску грызунов, обитающих на белых песках и темной лаве [Benson, 1933]), то чуть-чуть более темные животные в первом случае и чуть-чуть более светлые во втором будут поедаться хищниками в чуть-чуть меньшем количестве. В подобной ситуации естественный отбор вполне может справиться с формированием краптически окрашенных животных.

Ситуация в этом случае более серьезная, чем в первом примере, так как связана с возникновением животных, которых, как было сказано, в предковой популяции не было (а черные Biston betularia в небольшом числе присутствуют и в популяциях светлых бабочек). С другой стороны, в данном случае отбор будет благоприятствовать не только определенному сочетанию генов, но и сохранению новых мутаций, усиливающих потемнение (или посветление) окраски. Новая генная аранжировка может вызвать и новое направление стабилизирующего отбора, направленного на стабилизацию эпигенеза новых генетических вариантов, что в принципе может привести к необратимости преобразования популяции. Это, однако, не является обязательным следствием эволюционных преобразований популяций рассматриваемого типа. Специально поставленные нами эксперименты показали, что резкие отличия в окраске двух подвидов узкочерепной полевки, самостоятельно развивавшихся в течение тысяч лет, под влиянием отбора в течение немногих поколений сходят на нет [Шварц, Покровский, 1966].

По аналогичному принципу происходят не только изменения окраски, но и многих биологически крайне существенных признаков, детерминированных полигенно. Они заслуживали бы специального рассмотрения, если бы мы не видели свою главную задачу в анализе более сложных случаев.

3. С более сложными явлениями мы сталкиваемся в тех случаях, когда селективная ценность каждого из микроэтапов развития определенного признака не кажется самоочевидной. Попытаемся с этой точки зрения проанализировать пример, который с полным основанием можно считать классическим.

Правило Аллена гласит: в холодном климате все выступающие части тела (хвост, уши, конечности) гомойотермных животных делаются короче. Примеры, иллюстрирующие это правило, хорошо известны. Начиная с известной книги Гессе [Hesse, 1924] и кончая не менее известной книгой Ренша [Rensch, 1959], не говоря уже о многочисленных статьях и самых последних учебниках по экологии [Kuhnelt, 1970 и др.], примеры, иллюстрирующие правило Аллена, рассматриваются в качестве доказательства реальности дарвиновского отбора как ведущего фактора эволюции. И из учебника в учебник кочуют рисунки песца, лисицы, фенека, которые призваны показать, что гигантские уши фенеков действительно являются мощными органами теплоотдачи, а крохотные, спрятанные в густом мехе уши песца из числа органов отдачи тепла практически исключены. Эти рисунки в самом деле впечатляющи. Но впечатления не могут заменить точных расчетов.

Р. А. Семенов в нашей лаборатории провел изучение морфофизиологических особенностей красно-серой полевки (Clethrionomys rufocanus). Полученные им данные служат превосходной иллюстрацией правила Аллена. Так, для полевок Полярного Урала длина хвоста, ступни и высота уха равны: 31,6±0,50; 18,18±0,08; 15,56± ±0,17 мм; на Среднем Урале соответственно: 33,0±0,42; 18,74± ±0,11; 16,42±0,19. Показатель достоверности различий (t) равен 2,78; 4,11; 3,25 [Семенов, 1975]. Уменьшение длины хвоста полевок с юга на север статистически вполне достоверно. Однако если обратить внимание не только на направление изменений, но и на их масштаб, то можно прийти и к другим заключениям. Для полевок с Полярного Урала характерен по сравнению с северо-уральскими более короткий хвост. Но различия эти измеряются миллиметрами. Могут ли отличия подобного порядка иметь существенное селективное значение? Мы имеем возможность рассчитать, сколько энергии теряет полевка весом около 20 г с длиной хвоста 31,6 мм по сравнению с полевкой с длиной хвоста 33,0 мм. Расчет, проведенный по нашей просьбе С. Н. Постниковым, показал, что если бы полевки с Полярного Урала по длине хвоста не отличались бы от полевок более южных популяций, расход энергии должен был бы увеличиться на 0,1303%. Это исчезающе малая величина. Учитывая кормовой режим красно-серой полевки, можно доказать, что «длиннохвостый» фенотип должен потреблять в сутки примерно на 3 мг травы больше, чем фенотип «короткохвостый». Если вспомнить, что энергетический баланс мелких млекопитающих, помимо чистых «случайностей», «шум» которых затрудняет целенаправленный отбор, определяется многими морфофизиологическими особенностями животных[1], то эффективность отбора должна быть очень низкой. С другой стороны, изменения условий среды (по крайней мере в ненарушенных человеком сообществах) никогда не бывают строго векторизованными (более теплые годы сменяются более холодными даже в периоды вековых потеплений климата). Это, естественно, ведет к снижению эффективного отбора. Это обстоятельство должно быть подчеркнуто особо. Прямые доказательства реальности отбора, основанного на ничтожных морфофизиологических отличиях, сводятся к иллюстрации не отбора в эволюционном понимании этого термина (одни генотипы оставляют после себя больше потомков, чем другие), а дифференцированной смертности. Но и таких примеров ничтожно мало. Не случайно работа Бампуса [Bumpus, 1898] стала классической и к анализу ее результатов зоологи обратились спустя много лет после ее выхода в свет. Работа Бампуса действительно очень интересна: она ясно показывает, что во время катастроф даже очень незначительные отличия между отдельными животными могут стать причиной дифференцированной смертности. Однако работа

---

[1] Этому вопросу мы посвятили специальную монографию [Шварц, 1963].

Бампуса, к сожалению, не дает оснований для суждений об эволюционном следствии наблюдаемого события.

Наконец, нельзя не учитывать, что отбор оценивает фенотип в целом, а не отдельные признаки. Признак «чуть-чуть больше уши» может иметь селективное значение лишь «при прочих равных условиях». Если же животное, которое может быть расценено как плюс-вариант по размерам ушей, окажется минус-вариантом по другим признакам, определяющим эффективность теплоотдачи, то естественно, что отбор сработает в направлении, обратном рассматриваемому. В итоге эффективность отбора на начальной стадии эволюционного формирования признака оказывается исчезающе малой. Необходимо отметить, что это относится не только к таким (в целом второстепенным) признакам, как длина хвоста или уха, но и к таким их особенностям, которые определяли эволюционное развитие доминирующих групп животных (длина коронки коренных зубов копытных, степень окостенения скелета низших Tetrapoda, своеобразие строения кисти роющих животных, морфология клюва дарвиновых вьюрков или гавайских Drepanidae и т. д.). Нельзя сомневаться в том, что гипсодонтные зубы предков современных копытных явились важнейшей предпосылкой их прогрессивной эволюции, предпосылкой завоевания степей и саванн. Однако селективная ценность различий в длине зуба порядка долей миллиметров (реальная изменчивость длины зубов в популяциях копытных) вполне может быть поставлена под сомнение, если не подкреплена строгими исследованиями.

С этими трудностями современная теория эволюции справляется с помощью математической теории естественного отбора [Fisher, 1930; Haldane, 1954, 1957]. Расчеты показали, что даже ничтожная интенсивность отбора в течение миллионов лет может привести к эволюционно существенным следствиям. Опровергнуть это утверждение нельзя, но и доказать его справедливость вполне однозначно весьма трудно. В последнее время появляется все большее число данных, показывающих, что темпы эволюционных преобразований значительно превосходят предусматриваемые теорией. О потенциальной скорости микроэволюции мы имели возможность подробно говорить в главах I, IV. Здесь же отметим, что и преобразования явно макроэволюционного масштаба нередко происходят в ничтожные (в геологическом масштабе времени) сроки.

Подобных примеров можно привести не мало. Они ясно показывают, что реальный ход эволюции не согласуется с представлением о классической форме отбора. Отбор может работать с эволюционно-существенной интенсивностью лишь после того, как селекционируемый признак уже достигнет значительного развития. Бесчисленное число неодарвиновских, антидарвиновских и псевдодарвиновских теорий и гипотез нашли свое место в фолиантах по истории биологии, а теория макромутаций находит себе все новых и новых сторонников. В этом несомненно сказывается из-

вестная неудовлетворенность классической интерпретацией теории отбора. Однако макромутации неизбежно связаны с дезинтеграцией генной аранжировки и уже по одному этому теория макромутаций не может претендовать на серьезное место в современной эволюционной теории. Но само возникновение все новых и новых вариантов макромутационных теорий эволюции симптоматично: оно показывает, что эволюция начальных стадий тех морфофизиологических преобразований, которые в конечном итоге приводят к макроэволюционным сдвигам, не может быть достаточно надежно объяснена с позиций современной теории эволюции.

Наши исследования привели нас к заключению, что решение рассматриваемого вопроса возможно на основе синтеза современных представлений о законах фило- и онтогенеза.

Хорошо известно, что развитие любого организма подчиняется законам корреляции: изменение одного признака автоматически влечет за собой изменение другого. В наше время теории корреляций были всесторонне разработаны И. И. Шмальгаузеном [1946]. Им же была разработана удачная схема классификации корреляций. Это освобождает нас от необходимости входить в обсуждение этой стороны вопроса. Важнее подчеркнуть, что ряд особенностей организма связан с изменением целого комплекса признаков. Наилучше изученный феномен — изменение пропорций тела при изменении размеров тела животных.

Проведенные нами исследования ясно показывают, что отбор на изменение скорости роста ведет к появлению морфологически своеобразных форм, сочетающих, например, мелкие размеры тела с пропорциями крупных животных. Если это своеобразие окажется биологически выгодным, оно будет подхвачено отбором, приобретет самостоятельную селективную ценность. При этом отбор начнется на уровне минимальных отличий: различия в пропорциях тела между крупными и мелкими животными соизмеримы с отличиями между хорошо дифференцированными подвидами. С другой стороны, отбор по ведущим признакам происходит с неизмеримо большей интенсивностью, чем это принимается классической теорией. Рассмотрим этот вопрос на конкретном примере, который анализировался ранее.

Субарктические популяции лягушек отличаются от более южных форм способностью быстро заканчивать метаморфоз при низкой температуре. Проникновение на север оказалось связанным с отбором на скорость метаморфоза при низкой температуре. Но это был не тот отбор, который рассматривается и классическим дарвинизмом, и современной теорией эволюции. Никакие частные приспособления лягушек не могли бы обеспечить возможность существования на Крайнем Севере при средней для вида скорости развития при низкой температуре. В рассматриваемом нами примере проникнуть за пределы бореальной зоны могли лишь те индивиды, которые проходили метаморфоз при 10° в течение семи дней. На основе наших материалов, характеризующих

Таблица 23

Вес и тканевый состав скелета R. arvalis из популяций головастиков оптимальной и повышенной плотности

Условия развития личинок в водной среде	Срок исследования				
	28-я стадия				
	число животных	вес тела, мг *	скелет к весу тела, %	ткань скелета к весу скелета, %	
				костная	хрящевая
Оптимальная плотность (контрольная группа)	11	414,5±14,8	3,3±0,2	1,3±0,3	98,7±0,3
Повышенная плотность (опытная группа)	10	156,3±6,6	3,7±0,3	2,0±0,4	98,0±0,4

Условия развития личинок в водной среде	Срок исследования					
	31-я стадия, 1-й день					
	количество животных	вес тела, мг *	скелет к весу тела, %	ткань скелета к весу скелета, %		
				костная	костно-мозговая	хрящевая
Оптимальная плотность (контрольная группа)	12	328,7±20,5	6,9±0,3	9,6±1,3	9,1±1,5	81,2±1,6
Повышенная плотность (опытная группа)	12	137,5±5,2	6,2±0,3	13,7±1,3	9,7±1,7	76,6±0,8

Условия развития личинок в водной среде	Срок исследования					
	2,5 месяца на суше					
	число животных	вес тела, мг *	скелет к весу тела, %	ткань скелета к весу скелета, %		
				костная *	костно-мозговая *	хрящевая *
Оптимальная плотность (контрольная группа)	10	635,6±47,2	8,4±0,4	23,4±1,4	9,2±0,5	67,4±1,6
Повышенная плотность (опытная группа)	11	308,1±31,9	9,6±0,3	29,5±1,2	17,7±1,5	52,8±1,5

* Показатель достоверности различий (P) равен 0,05.

изменчивость изучаемого признака, мы можем утверждать, что проникновение на север сопровождалось давлением отбора порядка 0,8—0,9 — это в тысячи раз больше, чем предусматривается современной теорией эволюции[1]. Проанализируем одно из следствий быстрого развития амфибий, наблюдаемого при повышенной плотности. В опыт были взяты 2 группы личинок R. arvalis из одной кладки. Животных выращивали в аквариумах, где на одну личинку приходился в контрольной группе 1 л воды, в опытной — 10 личинок на литр. Скелет животного изучали на 28-й стадии развития, в 1-й день выхода на сушу и через 2,5 месяца жизни на суше. Определяли сырой вес скелета и его тканевый состав (соотношение костной, костно-мозговой и хрящевой тканей). Данные эксперимента приведены в табл. 23. В загущенных культурах намечается некоторое увеличение количества костной ткани в составе скелета при выходе на сушу (13,7% веса скелета по сравнению с 9,6% в контроле). Более существенные изменения развиваются уже при наземном существовании животных. Увеличивается относительный вес скелета (9,6 против 8,4% в контроле), значительно повышается относительный вес костной ткани (29,5 и 23,4%) и особенно костного мозга (17,7 и 9,2%), в результате уменьшается доля хряща (67,4 и 52,8%).

Приведенные данные указывают на значительные изменения в минеральном обмене, особенно в обмене кальция и фосфора, играющие главную роль в окостенении скелета позвоночных у животных из популяции повышенной плотности, а это тесно коррелировано с другими морфофизиологическими процессами, в первую очередь с кроветворением.

Общий вывод настоящего раздела работы сводится к следующему: отбор по ведущему признаку доводит развитие сопряженного (коррелированного) признака до уровня, имеющего серьезное селективное значение. Мысль о ведущих и сопряженных признаках не представляет в сущности ничего нового, она лишь приводит в определенную теоретическую систему давно известные факты. Однако странным образом факты эти (а тем более их теоретическое обобщение) почти не привлекались для решения наиболее сложных эволюционных проблем.

---

[1] Здесь нет преувеличения. В большинстве кладок теоретические расчеты строятся исходя из давления отбора порядка 0,001.

Глава VIII

СООТНОШЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНЕЗА

Сомнения в универсальности неодарвинистских представлений имеют в сущности одну общую основу. Трудно предположить, чтобы мутация (событие по своей сути случайное) могла улучшить такой совершенный орган, как мозг или глаз. Это замечание, как правило, оставляется сторонниками господствующей неодарвинистской теории без внимания, или во всяком случае без тщательного анализа. Они ограничиваются общими соображениями, существо которых сводится к тому, что накопление мелких нейтральных или почти нейтральных мутаций создает тот резерв генетической изменчивости, на основе которого отбор имеет возможность строить наиболее совершенные физиологические системы. Это разъяснение остается на уровне общих теоретических рассуждений, а конкретная не только экспериментальная, но и теоретическая (математическое моделирование) работа проводится по проверенной схеме, заключающейся в изучении распространения и закрепления в популяции новых элементарных признаков. Здесь произошло то же самое, что и с изучением относительной роли известных факторов эволюции в генетическом преобразовании популяций. Исследуя механизм преобразования небольших островных популяций в условиях резко ослабленной борьбы за существование и обедненных биоценозов, исследователь приходит к выводу о самостоятельном значении изоляции как факторе эволюции. Этот подход к проблеме, основанный на изучении очень удобного объекта, оказался весьма плодотворным. Но экстраполяция полученных таким путем выводов на магистральный путь эволюции приводит, как мы пытались показать ранее, к ошибочным результатам.

Аналогичный гносеологический казус дает себя знать при изучении разных свойств; например процесса внедрения в популяцию простейших (хотя не всегда элементарных) признаков, вроде черной окраски березовой пяденицы, изменения размеров жаб, изменения рисунка на жевательной поверхности зубов полевок и т. п. Механизм генетического преобразования популяции, который есть все основания считать эволюционным, вскрывается в этих исследованиях с достаточной конкретностью. Выводы распространяются на любые эволюционные преобразования. При этом исследователь не всегда отдает себе ясный отчет в том, что механизм, обеспечивающий изменение средней нормы изменчивости попу-

ляции по окраске или размерам тела, если они связаны с весьма существенными изменениями некоторых физиологических особенностей организма, не может обеспечить (или оказывается недостаточным) целесообразное изменение столь сложных морфологических структур, как мозг или глаз. Необходимость подобной постановки вопроса стала для меня очевидной лишь после многих лет изучения закономерностей онтогенеза. Эти исследования привели меня к убеждению, что изучение законов филогенеза в отрыве от законов онтогенеза невозможно. При этом обнаруживается, что, как это ни парадоксально, законы онтогенеза познаны в меньшей степени, чем законы филогенеза. Это утверждение может показаться грубой ошибкой, в особенности в свете новейших достижений молекулярной биологии, итог которым нередко подводится сакраментальной фразой «код наследственной информации расшифрован». В этом утверждении нет преувеличения. Да, мы знаем как в хромосомной ДНК кодируется особенность жилкования крыла дрозофилы определенной мутации. Но мы не знаем, почему у птицы вообще развиваются крылья, у тюленя — ласты. Наше незнание мы маскируем рассуждениями о плейотропном действии генов и целостности генома. Эти рассуждения безусловно правильны, но они не заменяют знания конкретных законов индивидуального развития. Симпсон [Simpson, 1949] был, кажется, первым, кто осмелился сказать об этом достаточно отчетливо.

Можно полагать, что для решения указанного основного вопроса онтогенеза у нас просто нет еще материала: синтез морфологических и биохимических закономерностей онтогенеза оказался сложнее, чем синтез дарвинизма и генетики. Но уже в настоящее время мы можем попытаться по крайней мере приблизиться к пониманию другого вопроса онтогенеза, который в рамках нашей темы представляет особый интерес.

В главе III мы приводили примеры, указывающие на возможный диапазон фенотипической изменчивости на тождественной генетической основе. Здесь необходимо обратить внимание на способность онтогенеза формировать гармонично развитые организмы и на совершенно различной морфологической основе. В предыдущей главе об этом говорилось в связи с ведущими при отборе и сопряженными признаками. От нашего внимания ускользнул лишь один факт фундаментального значения: онтогенез способен формировать гармонично развитые организмы и в тех случаях, когда ведущий признак выходит за пределы фиксированной эволюцией нормы изменчивости.

Минимальные размеры природных сеголеток остромордой лягушки (Rana arvalis) — 200 мг. В условиях эксперимента удается получить вполне жизнеспособных сеголеток весом 70 мг [Шварц, Пястолова, 1970]. В природных условиях они вряд ли могли бы выжить, так как запас энергии в их организме ничтожен, и, если покидающие водоем сеголетки немедленно по выходе на сушу не будут обеспечены подходящим кормом, они погибают в течение

нескольких часов (в лаборатории их кормили мелкими цикадками). Тем не менее крошечные лягушата — гармонично развитые организмы, способные к дальнейшему развитию. При этом они отнюдь не являются уменьшенной копией нормальных. В соответствии с их размерами изменены не только пропорции тела, но и некоторые физиологические показатели. Наследуются не просто отдельные признаки и не система признаков, наследуется инструкция, как должен быть построен организм и какие изменения должны быть внесены в его «конструкцию» при изменении некоторых основных параметров. Эта мысль в ее самой общей форме не нова. Еще в 1948 г. Уоддингтон [Waddington, 1948] писал, что эпигенетические механизмы приводят к тому, что индивиды, первоначально весьма различные, по мере развития становятся сходными. Эта канализация развития (developmental canalization), по его мнению, лимитирует нормализующий отбор. Из контекста видно, что «эпигенетические механизмы» автор ограничивает периодом становления взрослого организма. Есть, однако, основания распространить этот принцип на весь период жизни животного. Исследования, проведенные нами совместно с О. А. Пястоловой, показали, что нередки случаи, когда фенотипическая однородность маскирует генетическую разнородность.

Ряд наблюдений, например на чайках, показывает, что закономерности онтогенеза (эпигенетического становления, способного к репродукции организма) действует как фактор, формирующий оптимальный фенотип животного. Можно полагать, что сходные закономерности проявляются и на макроэволюционном уровне.

То, что разные виды животных на сходные изменения среды реагируют сходным (нередко до деталей) образом, общеизвестно. Упражнение мышц у всех животных ведет к увеличению их массы, и у всех животных нарастание массы мышц происходит не за счет увеличения числа мышечных волокон, а за счет увеличения их размеров. В данном случае общая для большой группы позвоночных реакция на изменение условий жизни определяется фундаментальными и хорошо изученными физиологическими механизмами. В других случаях аналогичное явление имеет в своей основе общие морфогенетические реакции. Наилучше изучен в этом отношении рост мозга. С увеличением размеров тела относительный вес мозга падает. Этот феномен заслуживает возведения в ранг закона онтогенеза позвоночных. Известно также, что в пределах вида размеры мозга связаны с размерами тела четкой аллометрической зависимостью с показателем $a=0,23$. При сравнении разных видов увеличение размеров тела сопровождается менее резким снижением веса мозга ($a=0,56-0,63$). Эти обобщения, основанные на значительном числе исследований, верно отражают тенденцию в развитии мозга позвоночных, но несомненно подлежат дальнейшему уточнению и конкретизации. Мы уже отмечали их важность для анализа процесса видообразования. Здесь же попытаемся оценить их значение для проблемы макроэволюции.

Таблица 24

Относительный вес мозга (в ‰) субарктических популяций птиц
[по Шварцу и др., 1968]

Вид	Средний вес птиц, г	*n*	Лимиты	Индекс мозга
Anas penelope	755,0	8	4,0–5,7	4,8
A. acuta	836,0	24	–	6,2±0,09
Querquedula crecca	307,0	6	8,8–11,8	9,8
Anser albifrons	1740,0	4	3,3–4,3	3,9
Cygnus cygnus	7155,0	2	2,3–3,8	3,05
Nyroca fuligula	712,0	11	5,7–8,0	6,4
N. marila	1003,0	4	5,2–6,5	5,8
N. ferina	893,7	4	6,2–7,2	6,8
Clangula hyemalis	587,0	12	5,2–7,3	6,0
Mergellus albellus	625,0	2	6,3–7,4	6,85
Mergus merganser	1680	2	4,3–4,9	4,6
M. serrator	1112,0	2	–	6,3
Bucephala clangula	801,5	1	–	6,86
Oedemia nigra	1008,8	17	–	6,0±0,35
O. fusca	1452,0	2	4,17–4,27	4,22
Colymbus arcticus	1910,0	2	3,1–3,7	3,4
Podiceps auritus	393,6	2	5,7–6,3	6,0
Lyrurux tetrix	869,0	1	–	4,3
Tetrastes bonasia	382,0	20	–	5,0±0,17
Tetrao urogallus	2788,0	19	–	2,2±0,07
Lagopus mutus	513,5	9	3,2–5,0	4,2
L. lagopus	636,0	41	–	4,1±0,1
Picoides tridactylus	68,1	1	–	45,0
Numenius phaeopus	355,0	1	–	8,2
Erolia temminckii	24,3	6	15,1–19,7	17,4
Philomachus pugnax	131,9	9	8,7–13,9	11,4
Limosa lapponica	197,4	1	–	10,4
Tringa glareola	59,7	26	–	16,4±0,58
T. nebularia	205,0	1	–	9,3
T. erythropus	114,4	2	12,1–13,6	12,9
Actitis hypoleucos	47,8	2	15,4–19,1	17,2
Xenus cinereus	68,4	7	12,5–18,2	14,7
Capella gallinago	88,3	3	15,3–17,8	16,3
C. stenura	122,2	3	10,36–16,27	13,41
C. media	153,9	10	10,3–14,3	11,6
Pluvialis apricarius	190,0	6	12,0–16,9	12,4
P. dominicus	119,0	2	12,4–17,6	15,0
Phalaropus lobatus	29,2	2	12,8–13,5	13,1
Larus argentatus	826,9	6	5,5–6,9	6,2
L. ridibundus	295,0	1	–	8,8

Таблица 24 (продолжение)

Вид	Средний вес птиц, г	n	Лимиты	Индекс мозга
L. minutus	109,7	1	–	15,3
L. canus	444,7	3	9,28–10,9	10,32
Sterna paradisaea	93,9	39	–	16,8±0,35
S. hirundo	126,0	37	–	13,8±1,52
Stercorarius longicaudus	310,0	1	–	9,8
S. parasiticus	500,00	1	–	6,9
Hypotriorchis subbuteo	220,0	2	14,6–14,7	14,65
Falco peregrinus	700,0	1	–	9,15
Aesalon columbarius	255,9	1	–	12,8
Accipiter gentilis	1095,0	1	–	5,1
Haliaeetus albicilla	3700,0	1	–	4,9
Circus cyaneus	441,0	3	9,65–12,7	11,55
Asio flammeus	385,0	1	–	14,3
Nyctea scandiaca	2036,0	6	–	10,0
Surnia ulula	327,0	2	–	22,8
Pica pica	260,0	10	15,0–27,0	20,1
Corvus corone	525,0	14	16,3–23,2	18,4
Cractes infaustus	93,0	6	31,0–38,0	35,5
Nucifraga caryocatactes	170,5	6	31,7–38,0	34,6
Loxia leucoptera	30,0	1	–	40,0
Acanthis flammea	13,1	14	–	46,5±1,3
Fringilla montifringilla	21,52	6	32,4–38,5	36,6
Pinicola enucleator	49,3	14	23,4–50,5	31,6
Pyrrhula pyrrhula	31,7	2	31,2–34,7	32,9
Plectrophenax nivalis	42,6	23	–	20,7±1,2
Chrysophrys pusilla	14,4	26	–	36,7±0,8
Chionophilos alpestris	40,2	37	–	23,5±0,5
Motacilla alba	22,1	16	–	25,1±1,3
Budytes citreola	20,5	14	21,0–37,7	25,0
B. flavus	18,2	28	–	26,2±0,5
Motacilla cinerea	18,2	2	30,8–35,3	33,0
Anthus cervina	19,7	9	23,7–32,0	27,7
A. pratensis	17,5	3	26,6–39,4	34,3
Acanthopneuste borealis	10,0	10	27,0–43,5	34,8
Acrocephalus schoenobaenus	11,7	4	25,4–38,2	34,4
Phylloscopus trochilis	8,8	2	36,6–49,5	43,0
Turdus pilaris	91,1	7	16,0–23,3	18,8
T. musicus	58,6	2	23,2–24,0	23,6
Oenanthe oenanthe	23,6	2	25,4–41,0	33,2
Tarsiger cyanurus	14,5	1	–	48,3
Cyanosylvia svecica	17,0	5	32,6–41,3	36,1
Riparia riparia	16,08	4	17,2–26,1	23,1
Passer domesticus	32,2	9	25,8–32,2	29,4

Таблица 24 (окончание)

Вид	Средний вес птиц, г		Лимиты	Индекс мозга
Cuculus canorus	119,1	1	–	10,5
Prunella montanella	18,6	4	33,3–39,1	37,2
Penthestes cinctus	12,7	1	–	85,5
Lanius excubitor	66,6	1	–	29,3
Bombycilla garrulus	58,5	1	–	29,2

Рассматриваемый закон онтогенеза приводит к тому, что отбор на увеличение размеров тела неминуемо приводит к снижению относительных размеров мозга. Можно полагать, что в процессе эволюции этот закон обеспечил сильное развитие мозга мелких видов, но ставил в невыгодное положение виды крупные. Из табл. 24 видно, что у мелких видов птиц одной группы индекс мозга значительно крупнее, чем у крупных (чирок-свистунок — 9,8‰, свиязь — 4,9‰ и т. п.), у близких по размеру птиц одной группы индекс мозга поразительно сходен: шилохвость — 6,2‰, морская чернеть — 6,4‰, черный турпан — 6,0‰. Этот и другие примеры, которые легко усматриваются из таблицы, показывают, что очень близкие размеры мозга наблюдаются у видов, не очень сходных по экологии. Это значит, что отношения размеров тела к размерам мозга определяются очень общими причинами, на фоне которых экологические различия между речными и нырковыми утками оказываются несущественными.

Однако при сравнении видов разных семейств картина резко меняется. Индекс мозга трехпалого дятла (45,0‰) больше, чем у многих воробьиных значительно меньших размеров. Обратный пример — ворона. Индекс ее мозга (18,4‰) значительно больше, чем у уток, поганок, тетеревиных примерно равного размера. Но крупный мозг свойствен всем воробьиным. Ворона — самый крупный (из обследованных нами) вид воробьиных, индекс ее мозга меньше, чем у других видов, но значительно больше, чем у птиц сопоставимых размеров из других отрядов. И в пределах семейства врановых связь размеров мозга с размерами сравниваемых видов проявляется отчетливо (хотя полной пропорциональности здесь нет).

Дальнейшие исследования показали, что и среди других птиц отчетливая связь размеров мозга с размерами тела наблюдается лишь в пределах семейства (рис. 17), а в тех случаях, когда сравниваются очень близкие виды по рассматриваемому показателю, трудно усмотреть различия между видами и популяциями одного вида, как это ясно показывает диаграмма, построенная по материалам Л. Н. Добринского (рис. 18).

Вполне аналогичные зависимости были обнаружены нами и при изучении размеров мозга млекопитающих. Так как большой

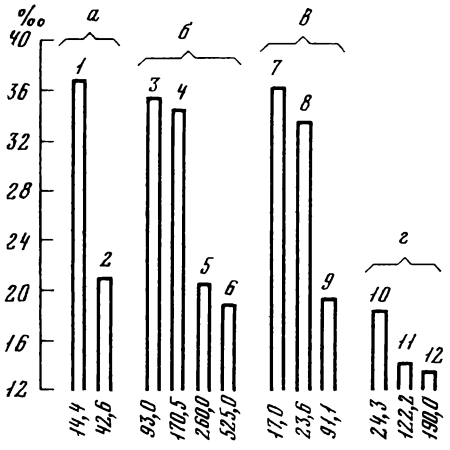
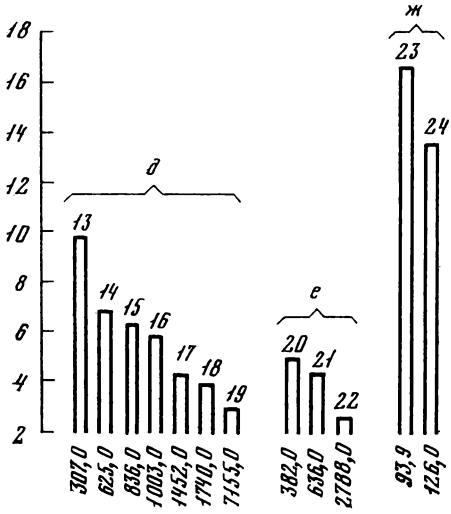


Рис. 17. Относительный вес головного мозга птиц (в ‰)

а — сем. Emberizidae: *1* — Emberiza pusilla, *2* — Plectrophenax nivalis; *б* — сем. Corvidae: *3* — Perisoreus infaustus, *4* — Nucifraga caryocatactes, *5* — Pica pica, *6* — Corvus cornix; *в* — сем. Turdidae: *7* — Cyanosylvia svecica, *8* — Oenanthe oenanthe, *9* — Turdus pilaris; *г* — сем. Charadriidae: *10* — Calidris temminckii, *11* — Callinago stenura, *12* — Pluvialis apricarius; *д* — сем. Anatidae: *13* — Anas crecca, *14* — Mergellus albellus, *15* — Anas acuta, *16* — Aythya marila, *17* — Melanitta fusca, *18* — Anser albifrons, *19* — Cygnus cygnus; *е* — сем. Tetraonidae: *20*—Tetrastes bonasia, *21*—Lagopus lagopus, *22* — Tetrao urogallus; *ж* — сем. Laridae: *23* — Sterna paradisaea, *24* — S. hirundo



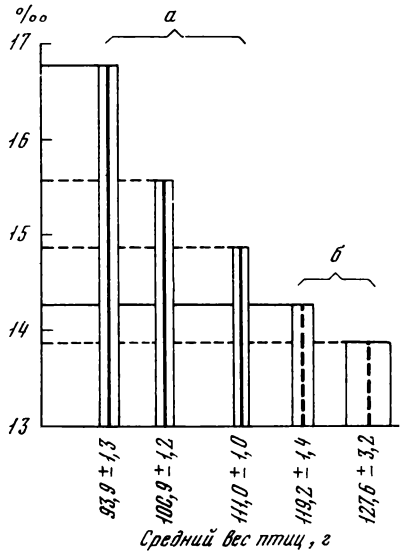


Рис. 18. Относительный вес головного мозга (в ‰) полярных (*а*) и речных (*б*) крачек разных популяций

материал по этому вопросу был собран и опубликован М. Ф. Никитенко [1969], я ограничиваюсь лишь несколькими примерами из практики нашей лаборатории.

В семействе беличьих средние значения индекса мозга равны: байбак — 7,25‰, большой суслик — 10,4, малый суслик — 44,5; в семействе куньих: светлый хорь — 12,9, горностай — 29,8, ласка — 45,4; в семействе землеройковых: обыкновенная кутора — 20,9, бурозубка — 34,1. Подобные примеры можно было бы умножать. Они ясно показывают, что в пределах одной таксономической группы мелкие виды отличаются относительно более крупным

мозгом. При сравнении видов в рамках отряда эта зависимость нарушается: ласка много крупнее землеройки, но ее мозг не только абсолютно, но и относительно крупнее.

Сходные закономерности были обнаружены нами ранее, при обследовании животных по другим системам органов [Шварц, 1960]. Так как конкретный материал был неоднократно опубликован (сводку данных см. [Шварц и др., 1968]), то здесь мы ограничимся лишь общим теоретическим заключением, которое было сделано нами на основании изучения размеров органов (сердце, печень, поджелудочная железа, почки, кишечник) многих видов из всех классов наземных позвоночных. Из анализа нашего материала хорошо видно, что размеры изученных показателей определяются не абсолютными размерами животных, а их положением по размерам в данной систематической группе. Это утверждение не трудно обосновать большим количеством примеров. Укажем на совершенно исключительно высокие показатели мышовки, или мыши-малютки, и на интерьерную характеристику некоторых птиц. Кулик-воробей значительно крупнее пеночек, но индекс сердца у него значительно больше. Эта же закономерность проявляется при сравнении мелких Fringillidae с Sylviidae. Мышовки имеют значительно больший индекс почек, чем землеройки, несмотря на то что уровень обмена у последних более высокий. Индекс почек степной пищухи значительно превосходит соответствующий показатель у более мелких мышевидных грызунов и в этом случае размеры органа отражают не абсолютные размеры животного, а его относительные размеры в данной систематической группе (пищуха — самый мелкий представитель группы Lagomorpha). Совершенно очевидно, что исключительно высокие показатели ласки связаны с ее не абсолютными, а относительными размерами (самый мелкий представитель своей группы).

Связь интерьерных показателей не с абсолютными, а с относительными размерами животных указывает на весьма интересную биологическую закономерность. Можно заключить, что для каждой естественной таксономической группы характерен определенный комплекс физиологических признаков, на фоне которого и происходит приспособление отдельных форм к конкретным условиям их существования. При этом «фоновые» физиологические особенности отдельных групп отвечают основным биологическим особенностям (в том числе и средним размерам, и средней активности). Нельзя отрицать, что такие общие особенности отдельных групп существуют, несмотря на хорошо известную экологическую дифференцировку их представителей. Чайки объединяют более крупных и менее активных птиц, чем, например, кулики; семейство ястребиных — более крупных и менее активных птиц, чем семейство соколиных. Эти общие биологические (в широком смысле слова) особенности отдельных групп определяют общие их физиологические и биохимические особенности, которые создают возможность для приспособления отдельных видов к различным ус-

ловиям существования путем изменения относительно второстепенных их морфофизиологических особенностей, происходящих на фоне основных физиолого-биохимических особенностей группы. Поэтому правило рядов может проявляться только в пределах одной систематической группы. Если бы оно проявлялось даже в пределах отряда, то привело бы к совершенно немыслимым явлениям или к значительному сужению возможности его биологической дифференцировки. Если бы, например, размеры сердца в пределах отряда хищных определялись едиными закономерностями (как на этом вольно или невольно настаивают авторы, считающие возможным распространять правило рядов на большие систематические группы) от белого медведя до ласки, то или у медведей индекс сердца должен был бы быть менее 1‰, или у ласки более 100‰; нет необходимости доказывать, что и тот и другой случай одинаково невозможен. Это рассуждение применимо к любому отряду позвоночных.

Заключение, к которому мы пришли более 15 лет тому назад, было использовано для обоснования объективной реальности таксонов надвидового ранга [Шварц, 1959]. Дальнейший анализ показал, что развитие представлений о реальности надвидовых таксономических категорий приводит к известному пересмотру господствующих взглядов и на природу макроэволюционных таксонов.

Морфогенетические следствия изменений общих размеров тела оказываются не просто аналогичными, а тождественными, независимо от того, имеем ли мы дело с формами одного вида или с разными видами[1]. Особенно показателен пример с крачками. В отношении размеров мозга обыкновенная крачка — это очень крупная полярная крачка. Рассмотрим вероятные причины подобного «единства» двух видов.

Размеры мозга с размерами тела тесно коррелируют. В популяции существует определяемая генетическими различиями и различиями в образе жизни изменчивость по размерам тела. Если бы изменчивость определялась только генетически, то можно было бы предположить, что в генетической программе особей определенных размеров заложена и инструкция, предусматривающая строго определенные размеры мозга. Несомненно, что в той или иной степени это предположение справедливо. Но в любой популяции изменчивость по размерам тела в громадной степени определяется условиями, в которых развиваются отдельные животные. Инструкция, следовательно, должна определять соотношение скоростей роста разных систем органов. Хорошо известные правила аллометрического роста можно рассматривать как отражение этой инструкции. Важно, однако, подчеркнуть два обстоятельства:

---

[1] Естественно, что это справедливо лишь в отношении вполне определенной группы признаков, развитие которых в пределах семейства (в других случаях — рода или отряда) подчиняется единым качественным и количественным закономерностям.

1) в отношении важнейших конституционных параметров (в том, что размеры мозга из них важнейший — трудно сомневаться) не удается обнаружить ни малейшего указания на то, что «генетически крупные» и «фенотипически крупные» животные отличаются друг от друга. Это положение, по-видимому, справедливо для всех высших позвоночных (у рыб наблюдаются иные закономерности). Генетические факторы, ускоряющие рост или увеличивающие размеры тела животных, приводят к тому же общему морфогенетическому эффекту, что и факторы внешней среды, определяющие фенотип животного. Еще раз необходимо вспомнить Уоддингтона [Waddington, 1948]: канализация развития лимитирует нормализующий отбор.

Характерные для вида правила соотносительного роста сохраняют свое значение и в том случае, когда размеры животных (или другой «ведущий» признак) вследствие экспериментально измененных условий явно выходят за видовые рамки. В качестве иллюстрации этого важного положения мы воспользуемся не размерами тела, а другим важнейшим ведущим признаком — продолжительностью жизни. В этом отношении хороший материал дает работа Н. А. Овчинниковой [1966], выполненная под нашим руководством. Известно, что в природе мелкие виды полевок (как правило, почти не знающие исключений), не доживают до 15—20 месяцев. Однако в условиях лаборатории полевок удается продержать до трех лет. При этом обнаруживаются интереснейшие закономерности, которые были изучены Н. А. Овчинниковой на полевке-экономке.

Кроме обычного разделения на возрастные группы (табл. 25), животные старше года (возрастная группа veteres) были разбиты на мелкие группы (табл. 26). Оказалось, что наряду с уменьшением длины тела у полевок старших групп абсолютная длина хвоста продолжает увеличиваться. Соответственно резко возрастает относительная длина хвоста. До такого возраста даже в виварии доживает незначительное число особей, поэтому сбор материала представлял известную трудность. Однако реальность наблюдаемых изменений подтверждается результатами повторных измерений нескольких особей в разные периоды их жизни. Так, самец № 127 (рождения 10 августа 1961 г.) имел 4 мая 1963 г. в возрасте 1 года 9 месяцев длину тела 138, длину хвоста 69 мм; а 19 января 1964 г. в возрасте 2 года 6 месяцев соответственно 110 и 79 мм. Таким образом, относительная длина хвоста увеличилась с 50 до 71,8%. Самка № 2 16 августа 1960 г. в возрасте приблизительно 6 месяцев имела длину тела 129, длину хвоста 48 мм; 23 августа того же года соответственно 133 и 48 мм; а 24 октября 1961 г.— 121 и 65 мм. Относительная длина хвоста возросла с 36,1 до 53,7%. Следовательно, длина тела у полевок растет лишь до определенного возраста, после чего начинается ее уменьшение, вместе с тем рост хвоста продолжается до предельного в наших наблюдениях.

Таблица 25

Изменение морфологических признаков Microtus oeconomus с возрастом

Возраст, месяцы	Самцы					Самки				
	n	длина тела, мм (L)	длина хвоста, мм (C)	длина ступни, мм (pl)	C/L, %	n	длина тела, мм (L)	длина хвоста, мм (C)	длина ступни, мм (pl)	C/L, %
1	–	–	–	–	–	12	89,9±1,34	35,9±0,83	18,7±0,83	40,0±1,16
	–					–				
2	13	–	–	–	–	–	100,0±1,36	41,0±0,61	19,6±0,18	41,0±0,78
	–					13				
3	12	107,6±1,76	43,5±1,06	20,6±0,18	39,9±1,35	19	99,8±1,47	38,5±1,00	18,5±0,24	38,6±0,69
						–				
4	10	107,5±1,36	44,3±1,09	19,6±0,28	41,2±0,98	–	–	–	–	–
	–	118,3±1,43	52,9±1,41	20,8±0,29	44,1±0,97	–	–	–	–	–
12–18	–	–	–	–	–	5	122,0±3,78	60,0±0,70	19,8±0,16	48,7±1,86
	–	–	–	–	–	–				–
12–30	13	132,2±2,1	65,8±1,2	20,1±0,30	49,7±1,16	–	–	–	–	–
	–					–	–	–	–	–

Таблица 26

Изменение морфологических признаков у старых самцов Microtus oeconomus chahlovi

Возраст, месяцы	*n*	Длина тела, мм (L)	Длина хвоста, мм (C)	Длина ступни, мм (pl)	C/L, %
12–14	8	133,0±3,15	65,7±1,90	20,2±0,49	48,5±1,41
15–19	6	131,8±2,60	66,5±2,21	20,0±0,31	50,5±1,90
30	2	115,0±5,00	72,5±6,50	20,0±0,00	63,4±8,40

Удлинение продолжительности жизни привело к формированию совершенно необычного фенотипа полевок, длина хвоста которых значительно превышает 50% от длины тела, в отдельных случаях приближаясь к длине хвоста мышей. Этот пример хорош в том отношении, что он ясно показывает, насколько серьезны морфологические отличия, которые могут иметь следствием изменение одного из «ведущих» признаков. Но он ничего не говорит о том, каковы истинные масштабы «фенотипической мимикрии» существенных генетических различий.

Из этих наблюдений напрашивается естественный вывод. Если в силу каких-то причин один из ведущих признаков (размеры тела, скорость роста, продолжительность периода роста и т. д.) существенно изменится, то это повлечет за собой не случайные, а вполне закономерные изменения конституции животного.

Из всего изложенного логично следует: 1) что в онтогенезе уже в результате развития при разных условиях возникают глубокие изменения конституции, выходящие за рамки видовой нормы; 2) что в результате корреляций при изменении процессов развития возникают изменения конституции, открывающие принципиально новые пути прогрессивного развития и, следовательно, освоения новой среды обитания. С другой стороны, единство закономерностей онтогенетического развития в пределах определенных систематических группировок делает перспективным использование их для теоретического анализа макроэволюционного процесса.

Глава IX

МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

В последние десятилетия резко увеличилось число исследований микроэволюционного процесса: зоологи и ботаники использовали открывшуюся возможность для изучения эволюции экспериментальным путем. По понятным причинам изучение процессов макроэволюции экспериментальными средствами ограничено. Это привело к определенному разрыву в степени изученности и более того в направлении изучения элементарных эволюционных актов (внутривидовое формообразование) и путей становления надвидовых таксонов. Микро- и макроэволюция стали рассматриваться как два различных процесса.

Вместе с тем все большее число исследователей склоняются к убеждению, что ни одна теория микроэволюции не может быть признана удовлетворительной, если она не дает разумной интерпретации соотношения макро- и микроэволюционных процессов. Противоположная точка зрения с логической неизбежностью ведет к почти мистическому противопоставлению видообразования и эволюции.

В конкретной форме вопрос звучит так: при каких условиях происходит «зарождение» новых родов, какими свойствами должен обладать вид, чтобы стать потенциальным родоначальником? Как и во многих других случаях, ответ может быть чисто формальным: род — это группа видов, объединяемых наибольшим взаимным сходством. При такой постановке вопроса род рассматривается в качестве чисто условного, искусственного объединения. Многие авторы, стоящие в целом на позиции филогенетической систематики, придерживаются подобной точки зрения [Huxley, 1940; Mayr et al., 1953; Simpson, 1961 и др.]. Тем не менее она нам представляется ошибочной, так как закрывает путь к решению центрального вопроса эволюционного учения — о соотношении макро- и микроэволюции.

Мы исходим из следующих соображений. Вид — объективная реальность. Об этом свидетельствуют поистине бесчисленное количество фактов и многие глубокие теоретические исследования. Мы ограничимся одним замечанием. Если бы окружающий нас

живой мир не состоял бы из видов, ограничивающих половое размножение относительно узким кругом гармонически развитых живых систем, эволюция остановилась бы, вероятно, на уровне бактерий, так как всеобщая панмиксия, основанная на случайных встречах особей, привела бы к массовому вымиранию случайно совместившихся несовместимых генотипов. Поэтому сомневаться в объективной реальности видов — это значит сомневаться в объективной реальности эволюции.

Любой вид организма своеобразен не только на генетическом и морфофизиологическом уровне, но и на уровне экологическом. Он характеризуется определенным типом связи с внешней средой, определенным комплексом биохимических, морфофизиологических и экологических особенностей, позволяющих ему осваивать определенную среду обитания, в пределах которой он способен поддерживать свою численность неограниченно длительное время, несмотря на неизбежные периодические и непериодические колебания условий существования. Пределы возможного существования вида могут быть очень широкими или очень узкими. В соответствии с этим различны и эволюционные потенции разных видов.

В тех случаях, когда новый вид может дать начало новому типу адаптивной радиации, мы имеем право говорить о зарождении нового рода. Этот процесс относительно легко зафиксировать post factum. При ближайшем рассмотрении большинство современных родов материализуют определенный тип адаптивной радиации, но обнаружить его in statu nascendi можно, по-видимому, лишь с помощью новых методов исследования, которые позволили бы с единой меркой подойти к анализу не только межвидовых, но также внутривидовых и межродовых взаимоотношений. К числу этих методов прежде всего относятся методы изучения биохимической специфики организмов.

Хорошим показателем биохимических различий между сравниваемыми формами является подвижность белковых фракций разных тканей в электрическом поле (электрофорез). В этом направлении накоплен значительный материал, характеризующий различные группы животных. К сожалению, ни одна из групп животных не изучена с исчерпывающей полнотой, а единый метод сравнения полученных данных разработан не был.

Чтобы подойти к решению затронутого вопроса, мы избрали один из наиболее «компактных» родов полевок — Clethrionomys. Для сравнения были изучены электрофоретические особенности белков плазмы крови представителей близкого (Alticola) и не очень близкого (Microtus) родов. Различия между сравниваемыми формами выражаются «суммарным показателем электрофоретической дистанции», который был разработан В. С. Смирновым (подробное описание этого показателя приведено в работе ученика В. С. Смирнова М. В. Михалева [1970]).

Различия между изученными видами по суммарному показателю следующие:

Clethrionomys glareolus – C. rutilus	16	M. juldaschi – M. carruthersi	6
Cl. glareolus — Cl. frater	18	M. g. gregalis – M. g. major	8
Cl. glareolus – Cl. rufocanus	24	Cl. glareolus – A. strelzovi	22
Cl. rutilus – Cl. frater	25	Cl. frater – A. argentatus	23
Cl. rutilus – Cl. rufocanus	27	Cl. glareolus – A. argentatus	26
Cl. frater – Cl. rufocanus	28	A. argentatus — M. oeconomus	28
Microtus oeconomus – M. arvalis	21	A. argentatus – M. arvalis	42
M. oeconomus — M. gregalis	32	A. argentatus – M. gregalis	39
Alticola strelzovi – A. argentatus	22	Cl. glareolus – M. gregalis	42

Не трудно увидеть, что линия Clethrionomys glareolus — Cl. frater — Cl. rutilus — Cl. rufocanus, построенная на основе электрофоретических данных, удовлетворительно соответствует филогенетическим представлениям, основанным на классических морфологических данных. Но из этого же перечня хорошо видно, что при сравнении видов разных родов это соответствие резко нарушается.

Сравним показатель сходства четырех видов полевок по отношению к другому виду своего рода и виду, несомненно относящемуся к другому роду:

Cl. frater – Cl. rufocanus	28	Cl. frater – A. strelzovi	22
Cl. frater – A. argentatus	22	M. o. oeconomus – M. gregalis	32
Cl. frater – Cl. rufocanus	28	M. o. oeconomus – A. argentatus	28

При таком методе сравнения биохимические показатели не соответствуют ни степени морфологических различий между сравниваемыми видами, ни представлению о «биохимических часах». «Биохимические часы» работают с недостаточной точностью. Об этом свидетельствуют исследования, проведенные на хорошо изученных в рассматриваемом отношении группах, в частности на приматах [Goodman et al., 1971; Uzzell, Pillbeam, 1971 и др.]. Это говорит о том, что и биохимическая эволюция, в том числе и изменения «нейтральных» участков биологически активных макромолекул, не идет с постоянной скоростью[1]. Однако грубых ошибок «биологические часы» все же не делают, так как различия в скорости морфологической эволюции[2] в разных группах по понятным причинам неизмеримо больше, чем различия в скорости эволюции биохимической (в указанном понимании).

Это заставляет нас с особым вниманием отнестись к фактам, свидетельствующим о том, что основанное на «биохимических ча-

[1] Возможные причины этого явления обсуждались ранее [Шварц, 1973].

[2] Выражение чисто условное. Нет, конечно, ни морфологической, ни биохимической и т. п. эволюции, а есть эволюция организмов. Говоря о «морфологической эволюции», имеют в виду морфологические изменения, которые происходят в процессе эволюции определенной группы.

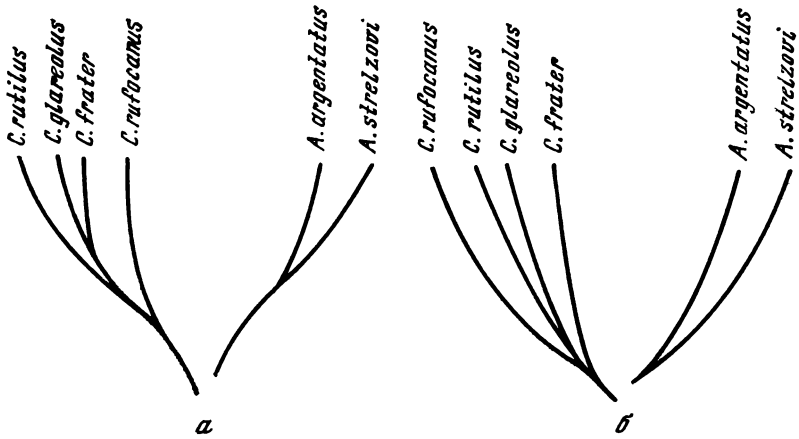


Рис. 19. Схема возможных филогенетических взаимоотношений в пределах рода Clethrionomys, основанная на морфологических (*а*) и биохимических (*б*) данных

сах» время обособления нескольких видов рода и время обособления близких родов практически совпадают. Даже если ориентироваться на порядок различий (на большее биологические часы, видимо, претендовать не могут), то и в этом случае мы не имеем права просто отмахнуться от данных, подобных представленным.

Очевидно, что при грубом измерении продолжительность самостоятельного развития видов одного рода и двух близких родов может совпасть лишь в том случае, если немедленно (в геологическом масштабе времени) после обособления двух родов (двух филогенетических линий) в каждом из них (или в одном из них) начинается энергичный процесс видообразования. Это предположение хорошо соответствует тем общим теоретическим предпосылкам, о которых говорилось выше. Как указывалось, большинство родов может быть четко охарактеризовано экологически. Можно предположить, что завоевание принципиально новой экологической ниши приводит к всплеску адаптивной радиации. Это заставляет нас считать, что микроэволюция может быть адекватно отражена не в виде филогенетического дерева, а в виде филогенетического куста. Период адаптивной дивергенции вида с новыми родовыми свойствами должен быть неизмеримо малым по сравнению с периодом самостоятельного существования и эволюции вида в пределах рода; период интенсивного видообразования в пределах нового рода неизмеримо меньше времени существования видов данного рода[1]. При этом допущении противоречия между данны-

[1] Эта мысль была впервые сформулирована Дарвином, считавшим, что периоды видообразования «вероятно, были очень коротки по сравнению с периодами, в течение которых виды сохраняли одну и ту же форму» [*Дарвин Ч.* Соч., т. 3, 1939, с. 647]. Дарвиновская идея о неравномерности

ми протеиновой таксономии и классическими морфологическими представлениями становятся несущественными. Для иллюстрации приводим схему вероятных филогенетических отношений в пределах рода Clethrionomys (рис. 19).

Интересные уточнения этих выводов дает анализ иммунологических различий между разными видами и группами полевок, которые были изучены в нашей лаборатории Л. М. Сюзюмовой [1973] и ее учеником В. В. Жуковым [1973]. Иммунологические различия между изученными видами, выраженные широко используемым показателем иммунологической дистанции (Immunologica distances [Mainardi, 1963]), сводятся к следующему:

Microtus o.oeconomus – M. o. chahlovi	2,4	M. gregalis – Cl. frater	21,0
M. o. oeconomus – M. arvalis	3,8	M. gregalis – Ondatra zibethica	22,7
M. arvalis – M. gregalis	7,6	M. gregalis – Arvicola terrestris	28,5
M. oeconomus – M. gregalis	9,8	M. arvalis – A. terrestris	23,5
M. arvalis – Cl. frater	14,0	M. oeconomus – A. terrestris	15,9
M. oeconomus – Cl. frater	14,1	O. zibethica – A. terrestris	17,6

Как и следовало ожидать, иммунологический метод дает хороший результат лишь при сравнении близких форм. Родство видов, относящихся к филогенетически далеким родам, иммунологическими методами не может быть установлено. Представленные данные интересны в том отношении, что они ясно показывают, что период самостоятельной эволюции отдельных видов в пределах рода по крайней мере соизмерим с периодом дивергенции не очень близких родов. Обратим внимание, что иммунологическая дистанция между Microtus gregalis — M. oeconomus соизмерима с дистанцией M. oeconomus — Cl. frater. Из представленных данных может быть извлечено значительно больше информации. Нам же кажется важным подчеркнуть, что и иммунологические исследования свидетельствуют о том, что внутриродовая дивергенция происходила уже в первый период обособления рода — возникновения вида, который обладал признаками потенциального родоначальника. Однако в громадном роде Microtus, взаимоотношения между видами оказываются более сложными, чем внутри маленького рода Clethrionomys. «Кущение» филогенетического пути в пределах рода Microtus происходило, видимо, неоднократно: если возраст первого «кущения», отражающего внутриродовую радиацию, соизмерим с возрастом рода, то возраст последнего (из констатируемых нами) «кущения» соизмерим с возрастом внутривидовых таксонов. При всей условности иммунологических показателей нельзя не обратить внимания на то, что различия в иммунологической

темпов эволюционных преобразований отдельных групп была поддержана и развита Т. Гексли, который ввел понятие «персистирование» — длительное (даже в геологическом масштабе времени) сохранение типичных признаков таксонов разных рангов.

дистанции между двумя подвидами M. oeconomus, с одной стороны, и M. oeconomus — M. arvalis, с другой, меньше, чем между M. oeconomus — M. arvalis и M. oeconomus — M. gregalis[1].

Сопоставив данные, полученные разными методами, с различных сторон характеризующие «молекулярную эволюцию» полевок, мы получили схему развития рода. В процессе эволюции предковой группы один из видов приобрел особенности, позволяющие ему эффективно использовать новые условия жизни, освоить новую среду обитания. Это приводит к быстрой (в эволюционном масштабе времени) адаптивной радиации, энергичному видообразованию, связанному с приспособлением разных форм к разным условиям существования в пределах родовой нормы изменчивости. Отражение этого процесса дает себя знать в любой таксономической системе.

Род «серые полевки» (Microtus) населяет все ландшафтные зоны нашей планеты. Тем не менее роду может быть дана достаточно четкая экологическая характеристика. Это мелкие, способные к подземному образу жизни полевки, обладающие комплексом морфофизиологических приспособлений, обеспечивающих использование в качестве основного источника жизни корма низкой калорийности; с развитой химической терморегуляцией, допускающей приспособления в широком диапазоне температур, обладающие совершенной системой регуляции интенсивности размножения, позволяющей быстро восстанавливать численность после ее депрессии. Морфофизиологическая характеристика рода не включает в себя признаки, которые можно было бы оценить как приспособления к конкретной среде обитания.

Эта экологическая характеристика полевок рода Microtus распространяется на любых ее представителей. Естественно, однако, что в зависимости от приспособления к той или иной ландшафтной зоне эта характеристика делается более конкретной, отражающей пути адаптивной радиации рода. Эта радиация оказывается столь широкой, что 45—50 видов (разные авторы включают в систему рода разное число видов) объединяются в 9—10 четко характеризуемых подродов.

Представленные выше материалы дают основание полагать, что адаптивная радиация в пределах нового рода, отраженная в системе подродов, происходила практически немедленно вслед за

---

[1] После того как настоящая работа была полностью подготовлена к печати, автор имел возможность ознакомиться с интересным исследованием Вильсона, Максона и Сарига [Wilson et al., 1974]. Их работа заслуживала бы в рамках настоящей работы специального обсуждения. Здесь мы ограничимся одним замечанием. Используя весьма совершенную методику, авторы подтвердили, что иммунологическая дистанция «работает» в качестве «биохимических часов». Из большого числа данных приведем лишь один пример: иммунологическая дистанция между вапити и европейским благородным оленем оказалась вдвое большей, чем между бизоном и крупным рогатым скотом. И в данном случае «возраст» внутриродовой и внутривидовой радиации оказался соизмеримым.

возникновением вида — родоначальника. Большинство подродов экологически характеризуются еще более четко, чем род в целом, и включают в себя небольшое число видов. Исключение представляет подрод Microtus, и виды именно этого подрода воплощают признаки рода в наиболее полной степени. Биохимические исследования и, что особенно важно, исследования на уровне генома свидетельствуют о том, что дифференциация видов этого подрода произошла относительно недавно. В нашей схеме — это второй этап «кущения» филогенетического пути (рис. 20). Несмотря на то что виды этого рода «новые», у них отсутствуют выраженные признаки специализации, они могут быть названы «примитивными», поскольку признаки рода, оформившегося еще в плиоцене, не нарушаются «прогрессивной» специализацией.

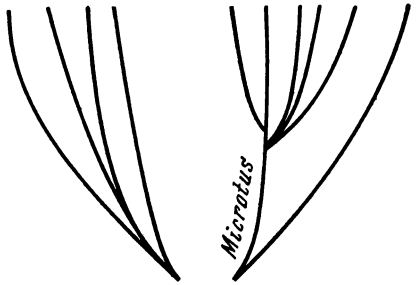


Рис. 20. Дифференциация подрода Microtus

Для дальнейшего анализа затронутого вопроса большой интерес представляют результаты исследования филогенетически «параллельной» группы — мышей. Монографическое исследование эволюционных тенденций в семействе Muridae [Misonne, 1969] приводит автора к выводу о существовании двух направлений эволюционного процесса. Процветающие группы (Rattus, Praomys, Mus и др.) отличаются от предковых форм незначительными морфологическими особенностями. Rattus rattus отличается от примитивных Muridae лишь морфологическими деталями. Виды и группы, для которых биологический прогресс менее характерен, которые населяют менее благоприятные биотопы (Hapalomys, Thamnomys venustus и др.) и занимают окраины ареала рода, характеризуются морфологической специализацией, резкими отличиями от архаических форм. Автор (совершенно, на наш взгляд, справедливо) считает, что эти данные противоречат широко распространенным взглядам, энергично развиваемым Майром [Мауг, 1963], согласно которым «новые эволюционные возможности» возникают в процессе видообразования в условиях изоляции. Автор полагает, что последовательное развитие этой точки зрения неминуемо должно привести к заключению, что большинство эволюционных изменений достигается на «боковых путях», благодаря развитию изолятов в маргинальных биотопах. Автор цитирует Бриггса [Briggs, 1966], который писал: «...Так как основные зоогеографические особенности свидетельствуют о том, что доминирующие, прогрессивные виды происходят в некоторых благоприятных центрах, и поскольку мы также знаем, что бурное видообразование происходит по периферии от этих

центров, мы должны признать существование двух типов эволюционных изменений: один, имеющий филогенетическое будущее, другой — бесперспективный».

Весьма сходные мысли были высказаны и мною примерно в это же время: «Совершенно очевидно, что крупные филогенетические преобразования происходят в процессе приспособления животных к своеобразным условиям среды. Возникновение амфибий связано с приспособлением к жизни на суше, возникновение рептилий знаменует собой окончательный переход к сухопутному образу жизни, возникновение отдельных групп копытных определилось их приспособлением к существованию на открытых пространствах и т. п. Почти невозможно себе представить, что подобного типа приспособления возникли в условиях изоляции на небольших участках пространства. Наоборот, поистине необозримое число фактов свидетельствует о том, что существенные эволюционные сдвиги, которые в своей совокупности привели к формированию современного нам органического мира, произошли в процессе освоения крупных участков арены жизни и в процессе освоения животными новых экологических ниш. Однако стимулы к этому процессу возникают лишь в сложных, богатых видами, сообществах. Только в этих условиях обостренная конкуренция вынуждает животных занять наиболее выгодную позицию в экологической системе. Не случайно громадное множество факторов показывает, что при столкновении материковых и островных форм победителями неизменно оказываются первые — они прошли неизмеримо более суровую школу жизни! Не случайно также, что громадное большинство островных форм отличается явно незначительными биологическими признаками. Это скорее монстры эволюции, чем продукты ее генеральных направлений. Буквально все исключения из этого правила легко объясняются специфичностью действия отбора, а не «автоматическими процессами» [Шварц, 1966]. Длинная цитата из собственной работы отнюдь не определяется стремлением уточнить «приоритет идей».

Представление о двух эволюционных путях, которые условно можно назвать «перспективным» и «локальным», в конечном итоге восходит к учению А. Н. Северцова об идиоадаптациях и ароморфозах и неоднократно использовалось при анализе конкретных филогенезов [например, Tate, 1936]. Важно другое. Эволюция — это процесс, который в конечном итоге привел к развитию из амебы человека. Естественно, что путем специализированной адаптации к локальным условиям существования этот процесс идти не мог. Однако эффективность действия тех закономерностей, которые управляют эволюционным преобразованием отдельных популяций и видов, легче всего проанализировать на примере «уклоняющихся форм», развивающихся в специфических условиях среды (маргинальные биотопы, островные формы и т. п.). В научно-популярной литературе, а также в учебниках важно не только проанализировать, но и продемонстрировать действие эволюцион-

ных закономерностей. Это наиболее удобно сделать на примере уклоняющихся форм. Но относительная роль разных факторов эволюции (естественный отбор, генетико-автоматические процессы, изоляция) в филогенезе эволюционно прогрессивных и специализированных видов существенно различна. Поэтому некритическое распространение тех выводов, которые были сделаны на основе анализа, например, островных форм, на магистральный эволюционный процесс может привести к принципиальным ошибкам. В условиях полной или относительной изоляции своеобразно протекают не только микроэволюционные, но и макроэволюционные процессы.

Наилучший пример в этом отношении — ихтиофауна озера Ланао на о-ве Минданао (Филиппины). Озеро вулканического происхождения. Его возраст определен с редкой точностью — около 10 000 лет. Предковый вид, давший начало всем населяющим озеро Cyprinidae, Barbus binotatus. Его потомки — 18 эндемичных видов и 4 эндемичных рода [Myers, 1960]. Заслуживает особого внимания потому, что по некоторым морфологическим особенностям (строение нижней челюсти) представители родов Mandibularca и Spratellicypris выходят за рамки всего громадного семейства карповых. Автор называет подобные случаи «запредельной специализацией» и отмечает, что она характерна и для эндемичных форм других озер (лишенная чешуи карповая Sabwa из одного из озер Бирмы, многие Cichlidae из Ньяса и Танганьики, бычки Байкала и др.). Своеобразные двувершинные зубы Perissodus или листовидные зубы Plecodus (Танганьика) выходят за пределы модификаций зубной системы не только семейства цихлид и отряда окунеобразных, но и всего класса костистых рыб.

Рыбы Ланао представляют особый интерес, так как точно известен их эволюционный возраст. Но то же по существу явление «запредельной специализации» демонстрируют хорошо известные дарвиновы вьюрки Галапагосских островов или гавайские Drepanididae, а также эндемичные подсемейства семейства Muridae Австралии или Новой Гвинеи [Simpson, 1961]. Австралийские Pseudomyinae дают несколько эндемичных родов, «имитирующих» адаптивные типы мышей и крыс (Pseudomys), полевок (Mastacomys), тушканчиков (Notomys), белок (Mesembriomys), кроликов (Conilurus), а род Leporillus (крупные, колониальные, строящие гигантские гнезда) не имеет экологических аналогов в отряде грызунов. Заслуживает внимания, что молодые Conilurus penicillatus рождаются более зрелыми, чем у других Muridae [Walker, 1968].

Сходный процесс адаптивной радиации наблюдается в подсемействе Hydromyinae (9 из 11 родов эндемики Новой Гвинеи). Единственный вид рода Crossomys приспособлен к водному образу жизни: мех обладает водоотталкивающими свойствами, задние конечности напоминают лапы ондатры, хвост — как у куторы. Морфологические приспособления к жизни в воде характерны и для

Hydromys, питающихся рыбой, ракообразными, моллюсками. Neohydromys имеет морфологический хабитус небольшой мыши, обитающей в горных дождевых лесах Новой Гвинеи. Baiyankamys по внешнему облику напоминает небольшую водяную крысу, отличается не только от всех Hydromyinae, но и от всех Muridae своеобразием зубной системы: в верхней челюсти — 2 моляра, в нижней — 3. Еще более своеобразна Mayermys: она отличается от всех млекопитающих наличием и в верхней и нижней челюсти по одному моляру.

Между результатами биохимического изучения филогенетических взаимоотношений близких форм и анализом морфологических особенностей «уклоняющихся» видов и групп существует глубокая внутренняя связь. Возникновение нового таксона в условиях жесткой конкуренции (в нашем примере — рода) возможно лишь на основе освоения предковым видом обширной экологической ниши, допускающей широкую адаптивную радиацию. Эволюционное значение этого процесса даже более существенно, чем выражено в этом утверждении. В действительности вид не «осваивает» новую экологическую нишу, а создает ее. Пока не возникли полевки морфофизиологического типа Microtus[1] необозримые пространства лугово-степных ассоциаций были лишены доминирующего консумента. Экологическая ниша мелкого гомотермного травоядного консумента, характеризующегося способностью потреблять до 10—15% доступного корма, ассимилировать до 80% потребленной энергии, из которых для поддержания нормальной жизнедеятельности используется свыше 95, а лишь 2—5% — для создания собственной биомассы[2], до возникновения серых полевок не существовала. Ее создали полевки рода Microtus.

Естественно, это потребовало комплексного преобразования всех систем органов ароморфного характера, на основе чего оказалась возможной широкая адаптивная радиация. Именно в этот момент был сделан решающий шаг истинного и биологического и морфофизиологического прогресса группы. Ее отдельные представители, осваивая разнообразные места обитания («маргинальные биотопы»), приобрели своеобразные морфологические особенности, отличающие их от «родового типа» и воспринимаемые систематиком-практиком как «прогрессивные». «Примитивными» же кажутся виды, характеризующиеся высокой экологической валентностью. Истинный эволюционный прогресс заключается в создании новой экологической ниши, создающей предпосылки широкой адаптивной радиации. В этом отношении выводы биохимических и морфобиологических исследований полностью совпадают.

Остается, однако, в тени весьма важный вопрос, который, насколько нам известно, до сих пор не привлекал специального

---

[1] Слово «тип» употребляется здесь, конечно, не в таксономическом смысле.
[2] Копытные используют до 60% доступного корма, но ассимилируют менее 10% потребленной энергии.

внимания ни систематиков, ни эволюционистов: почему в условиях изоляции или явно ослабленной борьбы за существование в неразвитых или обедненных биогеоценозах возникновение новых (для данной группы) адаптивных типов, которые нередко заслуживают наименования своеобразных жизненных форм, возможно в относительно узких таксономических рамках? В пределах рода возникают виды, аналогичные адаптивным типам семейства, а в пределах семейства или подсемейства морфологическая дифференциация соответствует рангу отряда или даже класса (вспомним о зубной системе Mayermys — представителе одного из подсемейств полевок). Внешним выражением этих процессов является «запредельная специализация».

Сопоставление приведенных данных позволяет нам попытаться ответить на этот вопрос. Нам представляется, что феномен «запредельной эволюции» отражает различные пути филогенетических преобразований организмов: магистральный (перспективный) и локальный. Ход наших рассуждений может быть пояснен следующим примером.

Чтобы из группы полевок мог выделиться создатель экологической ниши ондатры, необходима комплексная перестройка морфофизиологических особенностей исходной наземной формы. В условиях зрелых, хорошо сбалансированных биоценозов «праондатра» не могла создать свою экологическую нишу только за счет приспособлений, позволяющих ей быстро плавать и обогащать рацион водной растительностью. Потребовались изменения содержания в крови гемоглобина и миоглобина в мышцах, весьма совершенные преобразования физиологии кровообращения, обеспечивающие возможность длительного пребывания под водой, серьезные изменения в механизме кормодобывания (изоляции резцов от ротовой полости), не говоря уже об изменениях в строении мехового покрова, хвоста и конечностей, являющихся прямым приспособлением к полуводному образу жизни.

«Ондатра» — это хорошо интегрированный адаптивный комплекс. Его создание — процесс не только сложный, но и длительный, так как каждый новый ген, определяющий развитие нового признака (точнее, каждая новая система генетической детерминации новых морфофизиологических особенностей животного), должен пройти апробацию не только по фенотипу, но и на геномном уровне. В противном случае приспособление к своеобразным условиям среды будет сопровождаться падением морфофизиологического совершенства организма или во всяком случае не будет сопровождаться его повышением. Интереснейшие исследования Коссвига [Kosswig, 1974] показали, что селекционная ценность гена определяется не только значением детерминируемого фенотипа, но и способностью «вписаться» в генотип. Коссвиг делает антидарвиновские выводы, полагая, что отбор идет не по фенотипам, а лишь по генотипам. Ошибочность подобной точки зрения очевидна. Если ген не «впишется» в генотип, то это снизит жизнеспо-

собность организма, и «отбор по фенотипам» отсечет неудачный генотип.

Однако чем острее борьба за существование, тем строже наказывает отбор малейшие снижения общей жизнеспособности. В обедненных островных и аналогичных системах узкая специализация (тем более весьма совершенная) обеспечивает возможность существования и процветания вида. Подобная специализация возможна на общей морфофизиологической основе, характеризующей узкую таксономическую группу. Виды, характеризующиеся этими особенностями, в рамках этой группы, естественно, рассматриваются как прогрессивные. При сравнении же с аналогичными адаптивными типами, эволюция которых имела следствием возникновение новых таксонов более высокого ранга, они должны рассматриваться как примитивные. Выражение «виды, имитирующие адаптивные типы других групп» оказывается не слишком вольным. Это действительно «имитация» на иной общей базе [1].

Справедливость подобной точки зрения подтверждается характером распространения «примитивных» и «прогрессивных» видов отдельных групп. «Примитивная» Rattus rattus оказалась способной распространяться по всему миру, приспособиться к любым условиям существования, внедриться в биотопы самых различных типов. Виды и роды, резко отличающиеся от своих архаичных предков, давших начало новому типу адаптивной радиации, не способны выйти за пределы узкой области своего распространения и при столкновении с «примитивными» формами неизбежно оказываются побежденными. Это значит, что для того чтобы дать начало новому типу адаптивной радиации, виду недостаточно, приспособившись к новым (для данной группы) условиям среды, создать новую экологическую нишу. Специализация должна быть основана на морфофизиологических особенностях, обеспечивающих возможность приспособления к изменению условий среды в широких пределах. Эта закономерность отражает два типа эволюционных преобразований (ведущий и специальный) и проявляется в резкой асимметрии таксонов. Потентные виды обеспечивают вспышку адаптивной радиации и дают начало новому роду, объединяющему множество видов; виды узкой специализации

---

[1] То, что конкретные морфологические изменения сходного масштаба могут сопутствовать совершенно различным эволюционным сдвигам, доказывается не только приведенными выше примерами (число которых можно было бы резко умножить), но и возникновением морфологических изменений «макроэволюционного масштаба» на внутривидовом уровне. Среди африканских представителей рода Mus (секция Minutoides) различают «примитивные» и «прогрессивные» виды. Как правило, «прогрессивные» формы характеризуются крупным M^1 и слабым развитием M^3. Однако разные популяции одного вида нередко отличаются именно по этим признакам. Известны случаи, когда и в пределах одной популяции встречались зверьки с «прогрессивной» и «примитивной» зубной системой. Сходные явления наблюдались также у видов родов Mastomys, Hylomyscus, Praomys [Misonne, 1969].

приобретают морфологические отличия родового или более высокого ранга и дают начало монотипическим таксонам.

Основная стратегия эволюционного процесса — специализация, основанная на ароморфных преобразованиях. До последнего времени эволюция рассматривалась как процесс преобразования населяющих Землю организмов. Пристальное внимание к проблемам глобальной экологии заставляет нас подойти к теоретическому анализу общих проблем эволюции с иной точки зрения. Имеется достаточно оснований рассматривать эволюцию как процесс прогрессивной экспансии жизни на нашей планете, совершающийся на основе создания в ходе филогенеза отдельных групп новых экологических ниш. Таким путем в круговорот биосферы вовлекаются все новые и новые потенциальные среды жизни, повышается продуктивность и стабильность отдельных биогеоценозов и биогеоценотического покрова Земли в целом и создаются предпосылки создания все новых экологических ниш. Это гарантирует бесконечность эволюции в пространстве и во времени. Но первооснова этого глобального по своей сути процесса заключается в ароморфной специализации отдельных видов и групп животных. Истоки этого процесса отчетливо просматриваются уже на внутривидовом уровне. Связь микро- и макроэволюционного процесса делается, таким образом, очевидной.

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов И. Я., Малышев П. П., Будагов С. М. О соотношении полов у каракульских ягнят при разных условиях развития их родителей.— Каракулеводство и звероводство, 1952, № 1.

Аврех В. В., Калабухов Н. И. Кровное родство горных и равнинных форм лесной мыши (Apodemus sylvaticus) и других близких видов мышей.— Зоол. журн., 1937, т. 16, № 1.

Александров В. Я. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования.— Докл. АН СССР, 1952, т. 88, № 1.

Александров В. Я. О биологическом смысле соответствия уровня теплоустойчивости белков температурным условиям существования вида.— Усп. соврем. биол., 1965, т. 60, вып. 1(4).

Анорова Н. С. Возраст родителей и развитие потомства у птиц.— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1959, вып. 2.

Анорова Н. С. Влияние возраста птиц на формирование яйца.— Там же, 1960, вып. 3.

Анорова Н. С. Возраст и плодовитость птиц.— В кн.: Проблемы орнитологии Львов: Львовский ун-т, 1964.

Антонов А. С. Экспериментальное обоснование некоторых концепций геносистематики: Автореф. докт. дис. М.: МГУ, 1973.

Аргиропуло А. И. К вопросу об индивидуальной и географической изменчивости у некоторых видов рода Apodemus.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1946, т. 8.

Астауров Б. Л. Проблема регуляции пола.— В кн.: Наука и человечество. М.: Знание, 1963.

Бажанов В. С. К систематике двух видов сусликов из Казахской ССР.— Вестн. Каз. фил. АН СССР, 1945, № 5/8.

Базиев Ж. Х. Современное распространение и численность каспийского улара в Закавказье.— Зоол. журн., 1967, т. 46, № 5.

Барбашова З. И., Гинецинский А. Г. Особенности приспособления к высоте у гиссарских овец.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1942, № 5.

Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1951, т. 6, № 5.

Белозерский А. Н. Видовая специфичность нуклеиновых кислот.— В кн.: Эволюционная биохимия: Междунар. биохим. конгр. Симпоз. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1961.

Береговой В. Е. Изменчивость природных популяций пенницы обыкновенной (Philoenus spumarius L., Cercopidae. Homoptera).— Генетика, 1966, № 11.

Береговой В. Е. Проблема вида и популяции полиморфных видов.— Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 1.

Береговой В. Е. Изменчивость популяций пенницы обыкновенной.— В кн.: Материалы Отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии позвоночных животных за 1966 год. Свердловск: Ин-т экол. раст. и жив. УФАН СССР, 1967.

Бирлов Р. И. О процессе приспособления к высокогорным условиям двух видов землероев.— Там же.

Благовещенский А. В. Биохимические факторы естественного отбора у растений.— Журн. общ. биол., 1945, т. 6, № 4.
Бобринский Н. А. Основные сведения по систематике.— В кн.: Определитель млекопитающих СССР. М.: Сов. наука, 1944.
Большаков В. Н. Закономерности индивидуальной и географической изменчивости полевок рода Clethrionomys: Автореф. канд. дис. Свердловск, 1962.
Большаков В. Н., Рассолимо О. Л., Покровский А. В. Систематический статус памиро-алайских горных полевок группы Microtus juldaschi (Mammalia, Cricetidae).— Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 7.
Большаков В. Н., Шварц С. С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода Clethrionomys) — Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1962, вып. 29.
Бригес О. И. Влияние возраста производителей и маток на племенные и смушковые качества их потомства.— Каракулеводство и звероводство, 1953, № 1.
Васильев В. Н. О продолжительности существования вида.— В кн.: Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965, т. 1.
Вахрушев И. И., Волков М. Г. Охотничьи лайки. М.: Заготиздат, 1945.
Верблович П. А., Верблович В. П. Использование кислорода в организме млекопитающих при участии гемоглобина и других хромопротеидов.— В кн.: Первый Международный териологический конгресс. М.: Наука, 1974.
Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И. Определитель грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1941.
Воронцов Н. Н. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1958, т. 63, № 2.
Воронцов Н. Н. Виды хомяков Палеарктики (Cricetinae. Rodentia) in statu nascendi.— Докл. АН СССР, 1960, т. 132, № 6.
Воронцов Н. Н. Эволюция низших хомякообразных: Автореф. докт. дис. М., 1967.
Воронцов Н. Н., Раджабли С. И., Ляпунова К. Л. Кариологическая дифференциация аллопатрических форм хомяков надвида Phodopus sungarus и гетероморфизм половых хромосом у самок.— Докл. АН СССР, 1967, т. 172, № 1/3.
Галушин В. М. Состав и динамика населения хищных птиц европейского центра СССР: Автореф. канд. дис. М., 1966.
Гашев Н. С. О развитии тимуса северной пищухи уральской популяции.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966.
Гашев Н. С. О напряженности энергетического баланса уральской популяции северной пищухи.— Там же.
Геодакян В. А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации.— Пробл. передачи информ., 1965, т. 1, № 1.
Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1961.
Герасимова М. А. Товарные свойства шкурок зайца-русака, акклиматизированного в Сибири.— Тр. ВНИИО, 1955, № 15.
Гершензон С. М. Распространение черных хомяков в УССР.— Докл. АН СССР, 1945а, т. 17, № 8.
Гершензон С. М. Сезонные изменения частоты встречаемости черных хомяков.— Докл. АН СССР, 1945б, т. 18, № 9.
Гершензон С. М. Исследование мутабильности у наездника Mormontella vitripennis Wek.— Генетика, 1965, № 2.
Гилева Э. А., Покровский А. В. Особенности кариотипов и хромосомный полиморфизм у памиро-алайских горных полевок группы Microtus juldaschi (Mammalia, Cricetidae).— Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 8.
Гладкина Т. С., Мейер М. Н., Мокеева Т. М. Особенности размножения и развития трех подвидов степной пеструшки (Lagurus lagurus) и их гибри-

дизация.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966.
Голдовский А. М. О некоторых закономерностях эволюционного процесса.— Усп. соврем. биол., 1957, т. 43, № 2.
Горер П. Некоторые новые данные по иммунологии опухолей.— В кн.: Успехи в изучении рака. М.: ИЛ, 1968, т. 4.
Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. II. Птицы.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 56.
Даревский И. С. Естественный партеногенез у позвоночных животных.— Природа, 1964, № 7.
Даревский И. С. Скальные ящерицы Кавказа: Автореф. докт. дис. Л., 1967.
Дементьев Г. П. К вопросу о помесях пластинчатоклювых птиц в естественных условиях.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1939, т. 48, № 1.
Дементьев Г. П. Концепция целостности организма и некоторые задачи систематики.— Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 6.
Денисов В. П. Отношения малого и крапчатого сусликов на стыке их ареалов.— Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 7.
Дмитриева Т. В. Изменение окраски домовых мышей как возможный критерий прогноза их численности.— Тр. Воронеж. ун-та, 1949, т. 18.
Добринский Л. Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири: Автореф. канд. дис. Свердловск, 1962.
Добринский Л. Н. Географическая изменчивость двух близких видов крачек.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция.— Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966.
Драчевский К. Реконструкция промысловой фауны Киргизии.— Охота и охотн. хоз-во, 1961, № 3.
Друри И. В. Дикий северный олень Советской Арктики и Субарктики.— Тр. Аркт. ин-та, 1940, т. 200.
Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967.
Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Климат и распространение инверсий по ареалу вида (Drosophila funebris F.).— Докл. АН СССР, 1947, т. 56, № 9.
Дубровский А. Н. Пушные звери Ямальского национального округа.— Тр. Н.-и. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, 1940, № 13.
Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок полуострова Ямал.— Тр. Ин-та географии АН СССР, 1948, т. 41.
Дыбан А. П., Удалова Л. Д. Особенности морфологии X-хромосом и третьей пары аутосом у разных линий крыс (Rattus norvegicus).— Генетика, 1967, № 2.
Европейцева Н. В. Развитие, относительная численность и вопрос о значении карликовых самцов у экологически различных представителей рода.— В кн.: Вопросы экологии. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1962, т. 5.
Жуков В. В. Изучение антигенных свойств эритроцитов у двух подвидов полевки-экономки.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51.
Жуков В. В. Иммунологические взаимоотношения некоторых форм полевок рода Microtus.— В кн.: Материалы Отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии позвоночных животных за 1966 год. Свердловск: Ин-т экол. раст. и жив. УФАН СССР, 1967.
Жуков В. В. Иммунологические взаимоотношения некоторых форм в подсемействе Microtinae.— Тр. Ин-та экол. раст. и жив., 1973, вып. 86.
Заблоцкий М. А., Флеров К. К. Прошлое бизонов.— Природа, 1963, № 7.
Завадский К. М. Учение о виде. Л.: Наука, 1961.
Зверев М. Д. Опыт изучения биологии сибирских хищных птиц.— В кн.: Материалы по орнитологии сибирского края. Новосибирск, 1930.
Зотиков Е. А. О специфичности гуморальных факторов трансплантационного иммунитета.— Бюл. эксперим. биол. и мед., 1958, № 11.
Зотиков Е. А. Изосерология гомотрансплантации. М.: Медицина, 1969.
Иванов М. Ф. Собрание сочинений. М.: Сельхозгиз, 1939. Т. 2.

Иванов П. Уральские кабаны в США.— Охота и охотн. хоз-во, 1962, № 12.
Ищенко В. Г. Опыт использования аллометрических уравнений для изучения морфологической дифференциации.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51.
Ищенко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки.— Тр. МОИП. Отд-ние биол., 1967, т. 25.
Ищенко В. Г., Добринский Л. Н. Относительный рост органов двух видов крачек.— В кн.: Новости орнитологии. Алма-Ата, 1965.
Калабухов Н. И. Биологические основы мероприятий по борьбе с мышевидными грызунами в энзоотических местах туляремии.— Зоол. журн., 1944, т. 23, вып. 6.
Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа адаптации.— Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 6.
Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М.: Сов. наука, 1951.
Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности географических «форм существования вида» и близких видов животных.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1954, т. 9, № 1.
Калабухов Н. И., Калиман П. А., Михеева Е. С. и др. Изучение поедаемости малым сусликом разных приманок с разными ядами и эффективность применения этого способа борьбы с сусликами. Ростов н/Д, 1950.
Калабухов Н. И., Раевский В. В. Изучение передвижений сусликов (Citellus pygmaeus Pall.) в степных районах Северного Кавказа методом кольцевания.— Вопросы экол. и биоценол, 1935, № 2.
Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968.
Кириков С. В. К распространению черного хомяка.— Зоол. журн., 1934, т. 13, вып. 2.
Кирпичников В. С. Эффективность массового и индивидуального отбора в рыбоводстве.— Генетика, 1966, № 4.
Кирпичников В. С. Цели и методы селекции карпа.— Изв. Всесоюз. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1966, № 62.
Кирпичников В. С. Гибридизация европейского карпа с амурским сазаном и селекция видов: Докт. дис. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1967.
Копеин К. И. Материалы к экологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки на Ямале.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол. Урал. отд-ние, 1958, № 1.
Копеин К. И. Опыт изучения естественного отбора в природных условиях.— В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости наземных животных и микроэволюция: Тез. докл. Свердловск, 1964.
Кривошеев В. Г., Россолимо О. Л. Внутривидовая изменчивость и систематика сибирского лемминга (Lemmus sibiricus Kerr.) Палеарктики.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1966, т. 71, вып. 1.
Кубанцев Б. С. Условия существования и пол у млекопитающих.— Учен. зап. Волгоград. пед. ин-та, 1964, № 16.
Кузьмин З. Е. Всесоюзное совещание по отдаленной гибридизации растений и животных, 27 февраля — 2 марта 1968 г. Москва — Сельхоз. биол., 1968, т. 3, вып. 4.
Лаврова М. Я., Карасева Е. В. Деятельность хищных птиц и население обыкновенной полевки на сельскохозяйственных угодьях юга Московской области.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., т. 61(3).
Ладыгина Н. В. К сравнительной характеристике курганчиковой и домовой мышей.— В кн.: Вопросы генетики и зоологии. Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1964.
Ле-Луарн Х. Экология горных мелких млекопитающих в верхних Альпах.— В кн.: Первый Международный териологический конгресс. М.: Наука, 1974.
Ливчак Г. Б. Материалы к эколого-физиологической характеристике млекопитающих Заполярья.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1960, вып. 14.
Ливчак Г. Б. Зависимость между интенсивностью тканевого дыхания и массой органов грызунов.— Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 3.

Лопашев Г. В., Строева О. Г. Развитие иммунологических реакций и проблема несовместимости тканей при пересадках.— Усп. соврем. биол., 1950, т. 30, вып. 2.
Лопырин А. И., Логинова Н. В., Карпов П. Л. Влияние измененных условий эмбриогенеза на рост и развитие ягнят.— Сов. зоотехника, 1951, № 11.
Лукин Е. И. Внутривидовые экологические изменения организмов.— В кн.: Вопросы экологии: Материалы четвертой конф. Киев, 1962, т. 4.
Лукин Е. И. Некоторые данные и соображения о внутривидовой дифференциации животных.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966.
Лукина А. О. О соотношении полов у сельскохозяйственных животных в свете теории жизненности.— Журн. общ. биол., 1953, т. 14, № 6.
Лысов А. М., Письменная Р. Г. Из опыта разведения серых каракульских овец, выращенных в различных условиях.— Каракулеводство и звероводство, 1951, № 4.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
Масленникова Е. М., Хромач Д. Б. О различной потребности животных в витамине B_2: Тез. докл. науч. сессии Ин-та питания. М.: Медгиз, 1954.
Меерсон Ф. З. Общий механизм адаптации и профилактики. М.: Медицина, 1973.
Меладзе Д. Д. К вопросу акклиматизации алтайской белки (Sciurus vulgaris altaicus) в Грузинской ССР: Тез. докл. Третьей экол. конф. Киев, 1954, ч. III.
Менард Г. А. Пантовое хозяйство. М.; Л.: Госторгиз, 1930.
Меррил И. П. [*Merril I. P.*] Антигены и антитела в трансплантационном иммунитете. Биол. проблемы трансплантации. М.: Медицина, 1964.
Милованов В. К. Повышение жизненности приплода сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозгиз, 1950.
Миролюбов И. И. Гибридизация пятнистого оленя с изюбром.— Каракулев. и зверов., 1949, № 2.
Михалев М. В. Различия в подвижности белковых фракций у близких форм грызунов.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, № 51.
Михалев М. В. Анализ таксономических взаимоотношений в группе Microtinae на основе электрофоретических исследований: Автореф. канд. дис. Свердловск, 1970.
Морозов В. Ф. Изменчивость мехового покрова уссурийского енота, акклиматизированного в Калининской области.— Тр. ВНИИО, 1955, № 15.
Насимович А. А. Некоторые общие вопросы и итоги акклиматизации наземных животных.— Зоол. журн., 1961, т. 60, вып. 7.
Насимович А. А., Новиков Г. А., Семенов-Тянь-Шанский И. В. Норвежский лемминг.— Фауна и экология грызунов, 1948, вып. 3.
Наумов Н. П. Экология животных. М.: Сов. наука, 1963.
Никитенко М. Ф. Эволюция и мозг. Минск: Наука и техника, 1969.
Никитин В. Н. Периодическое калорийно-недостаточное питание и процессы онтогенеза.— Журн. общ. биол., 1961, т. 22, вып. 2.
Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 1965.
Нумеров К. Д. Об изменениях окраски соболей Енисейской Сибири по годам.— Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 4.
Овчинникова Н. А. Биологические особенности северного и номинального подвидов полевки-экономки и их помесей.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966.
Овчинникова Н. А. Сравнительное изучение закаспийской и обыкновенной полевок в лабораторных условиях.— В кн.: Материалы Отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1968, вып. 2.
Околович А. К., Корсаков Г. К. Ондатра. М.: Заготиздат, 1951.
Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973.

Павлинин В. Н. Материалы по кольцеванию крота на Урале.— Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 6.

Павлинин В. Н. Характеристика волосяного покрова тобольских соболей в связи с оценкой результатов выпусков восточных соболей в Свердловской области.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1959, вып. 18.

Павлинин В. Н. Экспериментальное изучение генетики подвидов белки обыкновенной.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, № 51.

Павлов Б. К. Изменчивость фенотипической популяции белок Восточной Сибири.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1965, т. 70, № 3.

Панов Е. Н. Межвидовая гибридизация и судьба гибридных популяций (на примере двух видов сорокопутов-жуланов: Lanius collurio L., L. phoenicuroides Schalow).— Журн. общ. биол., 1972, т. 33, вып. 4.

Повецкая М. А. Изменение товарных качеств шкурок белок, акклиматизированных в новых районах.— В кн.: Вопросы товароведения пушно-мехового сырья. М., 1951, (Тр. ВНИИО).

Погосянц Е. Е., Пригожина Е. Л., Еголина Н. А. Перевиваемая асцитная опухоль яичника крысы (штамм ОЯ).— Вопр. онкологии, 1962, т. 8, № 11.

Покровский А. В. Индивидуальная изменчивость скорости полового созревания самок степной пеструшки (Lagurus lagurus).— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1962, вып. 29.

Покровский А. В. Скорость роста молодняка полевок в зависимости от времени рождения.— Тр. МОИП. Отд-ние биол., Урал. отд-ние, 1967, т. 25.

Покровский А. В. Плодовитость памирской и арчевой полевок и их помесей в лабораторных условиях.— В кн.: Материалы Отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии животных Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1969, вып. 3.

Покровский А. В. Размножение и гибридизация полевки Миддендорфа и северосибирской полевки.— Там же, 1971, вып. 4.

Покровский А. В., Гилева Э. А., Ищенко В. Г., Михалев М. В. Экспериментальное исследование памирской и арчевой полевок и их гибридов.— Тр. Ин-та экологии раст. и животных УНЦ АН СССР, 1973, вып. 86.

Покровский А. В., Кривошеев В. Г., Гилева Э. А. Экспериментальное изучение экологии и степени репродуктивной изоляции двух близких форм северных полевок (Microtus middendorfi Poljakov, 1881, M. hyperboreus Vinogr., 1933).— Экология, 1970, № 1.

Поляков И. Я. О природе изменчивости популяций грызунов при изменении их численности.— Журн. общ. биол., 1956, т. 17, вып. 1.

Поляков И. Я. Прогноз распространения вредителей сельскохозяйственных культур. Л.: Колос, 1964.

Поляков И. Я. Формирование вредной фауны. Изменчивость вредных видов.— Зоол. журн., 1967, т. 64, вып. 1.

Поляков И. Я., Кубанцев Б. С., Мейер М. Н., Схолль Е. Д. Некоторые черты морфологической и экологической изменчивости малого суслика в различных районах ареала.— В кн.: Биологические основы борьбы с грызунами. М.: Мин-во сел. хоз-ва СССР, 1958.

Поляков И. Я., Пегельман С. Г. Некоторые возрастные особенности требований общественной полевки (Microtus socialis) к температурным условиям.— Журн. общ. биол., 1950, т. 11, вып. 6.

Попов В. А. Материалы по экологии норки (Mustela vison) и результаты акклиматизации ее в Татарской АССР.— Тр. Казан. фил. АН СССР, 1949, № 2.

Пузанов И. И. Сальтомутации и метаморфозы.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1954, т. 9, № 4.

Пузанов И. И. Книга по общим вопросам таксономии. Рец. на кн.: Завадский К. М. Учение о виде.— Вестн. ЛГУ, 1963, т. 3, вып. 1.

Пястолова О. А. Биологические особенности субарктических популяций полевки-экономки.— В кн.: Материалы Отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии позвоночных животных за 1966 год. Свердловск: Ин-т экол. раст. и жив. УФАН, 1967.

Пястолова О. А. Полевка Миддендорфа.— Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1971, вып. 80.
Пястолова О. А. Сравнительная экология субарктических полевок.— В кн.: Первый Международный териологический конгресс. М.: Наука, 1974.
Пястолова О. А., Добринский Л. Н., Овчинникова Н. А. К вопросу о специфике накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами животных в природных популяциях и в условиях эксперимента.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51.
Раевский В. В. Жизнь кондо-сосвинского соболя. М., 1947.
Раушенбах Ю. О. О физиологической природе устойчивости животных к гипоксическим условиям высокогорья.— В кн.: Опыт изучения регуляции физиологических функций. Л.: Изд-во АН СССР, 1958.
Раушенбах Ю. О. О разных типах адаптаций к гипоксическим условиям высокогорья у разных по экогенезу животных.— В кн.: Тез. докл. Всесоюз. совещ. по физиологии и биохимии домашних животных. М.: Изд-во АН СССР, 1959.
Раушенбах Ю. О. Генетико-физиологические исследования устойчивости животных к экстремальным факторам среды: Автореф. докт. дис. Новосибирск, 1966.
Рахманин Г. Е. Пушной промысел Ямало-Ненецкого национального округа и мероприятия по его рационализации.— Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, т. 1, вып. 1.
Рубцов И. А. Биологические методы борьбы с вредными насекомыми. М.: Сельхозгиз, 1948.
Рункова Г. Г., Степанова З. Л., Ковальчук Л. А. Органоспецифичность в действии метаболитов личинок земноводных на их эндогенный метаболизм в условиях повышенной плотности популяции. Роль белка в регулирующем влиянии метаболитов.— Докл. АН СССР, 1974, т. 217, № 3.
Семенов В. А., Шаев А. И. Осторожно: анаболики.— Химия и жизнь, 1975, № 5.
Семенов Р. А. Красно-серая полевка на Полярном Урале: Автореф. канд. дис. Свердловск, 1975.
Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. М.: ИЛ, 1948.
Скалон Н. Н. Распространение и образ жизни диких копытных в бассейне Олекмы.— В кн.: Биологический сборник Восточно-Сибирского отделения Географического общества СССР и Противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1960.
Слудский А. А. Ондатра. Алма-Ата, 1948.
Смирнов В. С., Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1959, вып. 18.
Соколовская Н. И. Преципитиновая реакция в гибридизации. Исследования преципитиновой реакции у некоторых пластинчатоклювых (Lamellirostris).— Изв. АН СССР. Отд-ние мат. и естеств. наук, 1936, № 2/3.
Сорокин М. Г. Акклиматизация енотовидной собаки в Калининской области.— Природа, 1953, № 6.
Сорокин М. Г. Биологические и морфологические изменения енотовидной собаки, акклиматизированной в Калининской области.— Учен. зап. Калининского гос. пед. ин-та, 1956, № 20.
Сосин В. Ф. О динамике численности ондатры изолированных поселений в пределах одного района.— В кн.: Материалы Отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии позвоночных животных за 1966 год. Свердловск: Ин-т экол. раст. и жив. УФАН СССР, 1967.
Старков И. Д. Биология и разведение соболей и куниц. М., 1947.
Старков И. Д. Влияние возраста и многоплодия соболей на плодовитость их потомства.— Журн. общ. биол., 1952, т. 12, вып. 6.
Стекленев Е. П. О гибридизации благородного оленя (Cervus elaphus L.) с европейской ланью (Dama dama L.) и северным оленем (Rangifer tarandus L.).— Науч. тр. Укр. НИИ животноводства степных р-нов «Аскания-Нова», 1969, вып. 14, ч. 2.

Стекленев Е. П. Сравнительная характеристика спермиев представителей семейства оленьих (Cervidae) в связи с их гибридизацией.— Цитология и генетика, 1972, № 1, 2.
Строганов С. У., Юдин Б. С. К систематике некоторых видов грызунов Западной Сибири.— Тр. Томского ун-та, 1956, № 142.
Сухомлинов Б. Ф., Кушнирук В. А., Чугунов М. Д. Электрофорезный анализ гемоглобина разных видов птиц.— Докл. АН СССР, 1966, № 12.
Сюзюмова Л. М. О применении метода гомотрансплантации кожи и реакции гемоагглютинации для определения внутривидовой дифференциации у млекопитающих.— Тр. МОИП. Отд-ние биол. Урал. отд-ние 1967, т. 25.
Сюзюмова Л. М. Видовая специфичность в проявлении антигенных свойств тканей при реакции на гетеротрансплантат.— Тр. Ин-та экол. раст. и животных УФАН СССР, 1969, вып. 68.
Сюзюмова Л. М. Внутривидовые особенности реакции тканевой несовместимости у полевок.— В кн.: Экспериментальные исследования проблемы вида: Тр. Ин-та экол. раст. и животных. Свердловск, 1973, вып. 86.
Талиев Д. Н. К познанию реакции гемоагглютинации у рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1935. (Тр. Байк. лимнолог. ст. Т. 6).
Терентьев П. В. Опыт применения математической статистики к зоогеографии.— Вестн. ЛГУ, 1946, № 2.
Терентьев П. В. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости.— Вестн. ЛГУ, 1957, № 221.
Терентьев П. В., Чернов С. А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Сов. наука, 1949.
Тимофеев-Ресовский Н. В. О полиморфизме.— В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Тез. докл. Свердловск, 1964.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М. Об адаптационном полиморфизме в популяциях Adalia bipunctata.— В кн.: Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1966, № 16.
Томилин А. Г. К биологии китообразных.— Природа, 1938, № 7/8.
Топоркова Л. Я., Зубарева Э. Л. Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 38.
Топоркова Л. Я., Шварц С. С. Земноводные за Полярным кругом.— Природа, 1960, № 10.
Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964.
Ушаков Б. П. Теплоустойчивость соматической мускулатуры земноводных в связи с условиями существования вида.— Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 3.
Ушаков Б. П. Изменение теплоустойчивости клетки в онтогенезе и проблема консервативности клеток высших хладнокровных животных.— В кн.: Проблема цитоэкологии животных. Л.: Изд-во АН СССР, 1963.
Федоров В. Д. Биохимическая эволюция с позиций микробиолога.— Тр. МОИП. Отд-ние биол., 1966, № 24.
Флоркэн М. Биохимическая эволюция. М.: ИЛ, 1947.
Фолитарек С. С. Хищные птицы как фактор естественного отбора в природных популяциях мелких грызунов.— Журн. общ. биол., 1948, т. 8, вып. 1.
Хозацкий Л. И., Эглон Я. М. Об одном из путей захоронения и фоссализации остатков позвоночных.— Природа, 1947, № 1.
Цалкин В. И. О вертикальном распространении диких баранов.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1945, т. 50, № 1/3.
Цалкин В. И. Сибирский горный козел. М.: МОИП, 1950.
Церевитинов Б. Ф. Изменчивость меха ондатры в связи с ее акклиматизацией в СССР.— В кн.: Вопросы товароведения пушно-мехового сырья. М.: Заготиздат, 1951.
Церевитинов Б. Ф. Изменчивость мехового покрова уссурийского енота при акклиматизации.— В кн.: Сборник научных работ Моск. ин-та нар. хоз-ва. М., 1953, № 3.
Цецевинский Л. М. Материалы по экологии песца Северного Ямала.— Зоол. журн., 1940, т. 19, № 1.

Чельцов-Бебутов А. М. Биологическое значение тетеревиных токов в свете теории полового отбора.— Орнитология, 1965, вып. 7.
Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Журн. эксперим. биол., 1926, т. 2, вып. 1.
Чилингарян А. А., Павлов Е. Ф. Количественные изменения содержания ДНК в ядрах эритроцитов у межвидовых гибридов птиц и растений.— Докл. АН АрмССР, 1961, т. 32, № 1.
Шапошников Г. Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea).— Энтомол. обозр., 1965, т. 44, № 1.
Шапошников Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида.— Энтомол. обозр., 1966, т. 45, № 1.
Шапошников Л. В. Акклиматизация и формообразование у млекопитающих.— Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 9.
Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных.— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 3.
Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1959, № 11.
Шварц С. С. Роль желез внутренней секреции в приспособлении млекопитающих к сезонной смене условий существования.— Тр. МОИП. Отд-ние биол., Урал. отд-ние, 1960а, № 2.
Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1960б, вып. 21.
Шварц С. С. О путях приспособления наземных позвоночных к условиям Субарктики.— Проблемы Севера, 1961а, № 4.
Шварц С. С. Изучение корреляции морфологических особенностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами систематики.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1961б, вып. 29.
Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения: Тез. докл. на 1-м Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: Изд-во МГУ, 1961в.
Шварц С. С. Эколого-географические основы процесса акклиматизации.— В кн.: Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963а.
Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения.— Зоол. журн., 1963б, т. 12, вып. 3.
Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1963в, вып. 33.
Шварц С. С. Экспериментальные методы исследования в теоретической систематике.— В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тез. докл. Свердловск, 1964.
Шварц С. С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции (теоретический анализ проблемы).— Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 10.
Шварц С. С. Популяционная генетика, экология и эволюционное учение.— Природа, 1966, № 7.
Шварц С. С. Микроэволюция и внутривидовая систематика.— В кн.: Совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л.: Наука, 1967а.
Шварц С. С. Популяционная структура вида.— Зоол. журн., 1967б, т. 64, вып. 10.
Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Тр. Ин-та экол. раст. и животных, 1969, вып. 65.
Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1972, № 6.
Шварц С. С. Проблемы вида и новые методы систематики.— Тр. Ин-та экологии раст. и животных, 1973, вып. 86.
Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных

путях приспособления животных к изменению среды обитания.— Зоол. журн., 1964, т. 13, № 4.
Шварц С. С., Добринская Л. А., Добринский Л. Н. О принципиальных различиях в характере эволюционных преобразований у рыб и высших позвоночных животных.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966.
Шварц С. С., Ищенко В. Г., Добринская Л. А. Скорость роста и размеры мозга рыб (к проблеме «Вид и внутривидовые категории в разных классах позвоночных»).— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 6.
Шварц С. С., Копеин К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей Microtus gregalis gregalis Pall., M. g. major и их помесей.— Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 6.
Шварц С. С., Покровский А. В. Опыт сближения специфической подвидовой окраски двух резко дифференцированных подвидов путем отбора в лабораторных популяциях.— Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 1.
Шварц С. С., Покровский А. В., Овчинникова Н. А. Экспериментальное исследование принципа основателя.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51.
Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. 2. Разнообразие действия.— Экология, 1970, № 2.
Шварц С. С., Пястолова О. А. Влияние экзаметаболитов на рост и развитие пресноводных организмов: Тез. докл. Междунар. симпоз. «Взаимодействие между водой и живым веществом». Одесса, 1975.
Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов. Свердловск, 1968.
Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследований роста. Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935.
Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.: Изд-во АН СССР, 1946.
Шмальгаузен И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1961, т. 66, вып. 2.
Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Изд-во АН СССР, 1964.
Щепотьев Н. В. К вопросу о хозяйственном значении прыткой ящерицы (Lacerta agilis L.) в полезащитных лесных полосах.— Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 4.
Язан Ю. П. О некоторых морфологических и экологических сдвигах у бобров в связи с их реакклиматизацией в Печоро-Илычском заповеднике.— Тр. Печоро-Илычского заповед., 1964, вып. 11.

Adamczyk K., Petrusewicz K. Dynamics, diversity and intrapopulation differentiation of a free-living population of house mouse.— Ekol. pol., 1966, v. 14, N 36.
Allen H. W. Propagation of Horogenes molestae an asiatic parasite of the oriental fruit moth, on the potato tuberform.— J. Econ. Entomol., 1954, v. 47.
Allison A. C. Aspects in polymorphism in man.— Cold Spring Harbor. Symp. Quant. Biol., 1956, v. 20.
Amadon D. The species then and now.— Auk, 1950, v. 67, N 4.
Anderson P. K. The role of breeding structure in evolutionary processes of Mus musculus populations.— In: Mutat. Populat. Prague: Czechosl. Acad. Sci., 1966.
Andrzeijewski R., Petrusewicz K., Walkowa W. Absorption of newcomers by a population of white mice.— Ekol. pol., 1963, v. A 11, N 7.
Assaf S. A., Growes D. G. Structural and catalytic properties of lobster muscle glycogen phosphorylase.— J. Biol. Chem., 1969, N 224.
Badr F. M., Spickett S. G. Genetic variation in the biosynthesis of corticosteroides in Mus musculus.— Nature, 1965, v. 205, N 4976.
Baldwin J., Hachachka P. W. Functional significance of isoenzymes in thermal acclimation: acetylcholienesterase from trout brain.— Biochem. J., 1970, N 116.

Bamann E., Gebler H., Schub E., Forster H. Die stereochimische Specifität der Esterase der Leber, der Lunge und der Niere-ein biologisches Merkmal zur Klärung entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhänge.— Naturwissenschaften, 1962, Bd. 49, N 12.
Barber H. N. Genetic polymorphism in the rabbit in Tasmania.— Nature, 1954, v. 173, N 1227.
Barnett S. A. Mice at —3° C.— New Sci., 1956, v. 27, N 461.
Barnett S. A., Coleman E. M. Heterosis in F_1 mice in a cold environment.— Genet. Res., 1960, v. 1, N 1.
Barrows C. H., Geinst M. J., Shock N. W., Chow N. E. Age differences in cellular metabolism of various tissues of rats.— Federat. Proc., 1957, v. 16, N 1.
Bartlett A. C., Bell A. E., Anderson V. L. Changes in quantitative traits of Tribolium under irradiation and selection.— Genetics, 1966, v. 54, N 2.
Battaglia B. Advances and problems of ecological genetics in marine animals.— In: Genet. Today, 1965, v. 2.
Beale G. H. The genetics of Paramecium auralia.— Cambridge Univ. Press, 1954.
Beaudry R. The species conceps: its evolution and present status.— Rev. Canad. Biol., 1960, v. 19, N 3.
Beckman L., Conterio F., Mainardi D. Studio electroforetico sulle proteine del Siero di ibridi di uccelli.— Atti Assoc. genet. ital., 1963, v. 8, N 137.
Behrisch H. W. Molecular mechanisms of adaptation to low temperature in marine poikiloterms. Some regulatory properties of dehydrogenases from two arctic species.— Mar. Biol., 1972, v. 13, N 4.
Beickert A. Zur Entstehung und Bewertung der Arbeitshypertrophie des Herzens, der Nebenniere und Hypophise (Tierexperimentelle Unterschungen).— Arch. Kreislaufforsch., 1954, Bd. 21, N 1—4.
Benett I. A composition of selective methods and test of the preadaptation hypothesis.— Heredity, 1960, v. 15, N 1.
Beninde J. Die Fremdblutkreuzung (sog. Blutauffrischung) beim deutschen Rotwild.— Z. Jagdk., Sonderheft, 1940, 3.
Benson S. B. Consealing coloration among some desert rodents of the Southwestern United States.— Univ. Cal. Publ. Zool., 1933, v. 10, N 1.
Berlioz J. La hibridation entre les Torguilidos Rewista.— Soc. Colomb. scient. natur., 1929, v. 18, N 102.
Berlioz J. Three new cases of presumed natural hybrids among Trochilidae.— Ibis, 1937, v. 14, N 1.
Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild populations of Mus musculus. Genet. Res., 1963, v. 4, N 3.
Berry R. J. The evolution of an island population of the house mouse.— Evolution, 1964, v. 18, N 3.
Bertalanffy L. A., Estwick R. Tissue respiration of musculature in relation to body size.— Amer. J. Physiol., 1953, v. 173, N 1.
Bertalanffy L., Pirozynski W. J. Tissue respiration, growth and basal metabolism.— Biol. Bull., 1953, v. 105, N 2.
Bertini F., Rathe G. Electrophoretic analysis of the hemoglobin of various species of anurans.— Copeia, 1962, N 1.
Billingham R. E., Brent L., Medawar P. B. The antigenic stimuls in transplantation immunity.— Nature, 1956, v. 178, N 514.
Billingham R. E., Hodge B. A., Silvers W. K. An estimate of the number of histocompatibility loci in the rat.— Proc. Nat. Sci., 1962, v. 48, N 138.
Billingham R. E., Silvers W. K. Syrian hamsters and transplantation immunity.— Plast Reconstr. Surg., 1964, v. 34, N 4.
Birch L. C. Natural selection between two species of tephritid fruitfly of the genus Dacus.— Ecolution, 1961, v. 15, N 3.
Birch L. C. Evolutionary opportunity for insects and mammals in Australia. The genetics of colonising species. New York; London: Acad. Press, 1965.
Blair A. P. Variation, isolating mechanisms and hybridisation in certain toads.— Genetics, 1941, v. 26, N 4.
Blair W. F. Call difference as an isolation mechanism in Florida species of hylid frogs.— Quart. J. Florida Acad. Sci., 1958, v. 21, N 1.

Bock N. I. The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organisation.— Syst. Zool., 1965, v. 14, N 4.
Bogert C. M., Blair W. F., Dunn E. R., Hall C. L., Hubbs C. L., Mayr E., Simpson G. G. Criteria for vertebrate subspecies, species and genera.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1943, v. 44, N 2.
Boyden A. A., Noble G. K. The relationships of some common Amphibia as determined by serological study.— Amer. Mus. Natur. Hist., 1933, N 606.
Briggs J. C. Zoogeography and evolution.— Evolution, 1966, v. 20, N 2.
Britten R. J., Davidson E. H. Gene regulation for higher cells: A theory.— Science, 1969, N 165.
Britten R. J., Davidson E. H. Repetitive and non-repetitive DNA sequences and a speculation on the origin of evolutionary novelty.— Quart. Rev. Biol., 1971, v. 46, N 2.
Bronson F. H., Eleftherion B. E. Influence of strange males on implantation in the deermouse.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1963, v. 3, N 5.
Brown A. W. Insecticide resistance in arthropods.— World Health Organ., Bull., Geneva, 1958.
Brown W. L., Jr., Wilson E. O. Character displacement.— Syst. Zool., 1956, v. 5, N 2.
Bumpus H. C. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow, etc.— In: Biol. Lectures Mar. Biol., Lab. Woods Hole Lect., 1898, vol. 11.
Buzzati-Traverso A. A. Evolutionary changes in components of fitness and other polygenic traits in Drosophila melanogaster populations.— Heredity, 1955, v. 9.
Camin J. H., Erlich P. R. Natural selection in water snakes (Natrix sipedon L.) on islands in lake Erie.— Evolution, 1958, v. 12, N 4.
Carson H. L. Relative fitness of genetically open and closed experimental populations of Drosophila robusta.— Genetics, 1961, v. 46.
Cei J. M., Erspamer V. Biochemical taxonomy of South American amphibians by means of skin amines and polypeptides.— Copeia, 1966, N 1.
Chitti D. Population processes in the vole and their relevance to general theory.— Canad. J. Zool., 1960, v. 38, N 1.
Chrystian J. J. The adrenal-pituitary system and population cycles in mammals.— J. Mammal., 1950, v. 31, N 3.
Christian J. J. Phenomena associated with population density.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1961, v. 47, N 4.
Christian J. J. The pathology of overpopulation.— Milit. Med., 1963, v. 128.
Clarke B. Density-dependent selection.— Amer. Natur., 1972, v. 106, N 947.
Cohen R. La variacion estacional escueletica coma caracter diferencial morfofisiologico en Leptodactylus.— Rev. Soc. argent. biol., 1962, v. 38, N 7/8.
Cohen C., De Palma R. G., Colberg I. E. The relationship between blood groups and histocompatibility in the rabbit.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1964, v. 120, N 1.
Cole L. C. Man's ecosystem.— Bioscience, 1966, v. 16, N 4.
Cooper I. S. Notes on fertilisation, the incubation period and hybridisation in Lacerta.— J. Herpet., 1965, v. 3, N 9.
Corbet G. B. Origin of the British insular races of small mammals and of the Lusitanian fauna.— Nature, 1961, v. 191, N 4793.
Corbet G. B. Regional variation in the bank vole Clethrionomys glareolus in the British Isles.— Proc. Zool. Soc. London, 1964, v. 143, N 2.
Cory B. L., Manion J. J. Ecology and hybridisation in the genus Bufo in the Michigan — Indian Region.— Evolution, 1955, v. 9, N 1.
Cowary E. V. Summary and general conclusions. Parental age and character of the offspring.— Ann. Acad. Sci. USA, 1954, v. 57, N 4.
Cowey C. B. Comparative studies on the activity of D-glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase for cold- and warm-blooded animals with reference to temperature.— Comp. and Biochem. Physiol., 1967, v. 23.
Crenschaw J. N. Serum protein variation in an interspecies hybrid swarm of turtles of the genus Pseudemys.— Evolution, 1965, v. 19, N 1.

Crow I. F. Genetics of insect resistance to chemicals.— Amer. Rev. Entomol., 1957, v. 2.
Crow I. F. Genetics of insecticide resistance: general consideration.— Misc. Publ. Entomol. Soc. Amer., 1960, v. 2, N 1.
Crow I. F., Kimura M. Evolution in sexual and asexual populations.— Amer. Natur., 1965, v. 99, N 909.
Crowcroft P. Variability in the behaviour of wild house mice (Mus musculus L.) towards live traps.— Proc. Zool. Soc. London, 1961, v. 137, N 4.
Cunha A. B., Dobzhansky Th. A further study of chromosomal polymorphism in its relation to the environment.— Evolution, 1954, v. 8, N 1.
Cunha A. B., Dobzhansky Th., Pavlovsky O., Spassky B. Genetics of natural populations. III.— Evolution, 1959, v. 13, N 2.
Cyren O. Klimat und Eidechsenverbreitung.— Göteborgs Vet., Vitt., Samh. Hand., 1924, Bd. 27, H. 5.
Damian R. T. Molecular mimicry: antigen, sharing by parasite and host and its consequences.— Amer. Natur., 1964, N 98.
Darewski I. S., Kulicowa V. N. Naturalische Parthenogenese in der polymorphen Gruppe der Kaukasischen Felseidechse (Lacerta saxicola Eversmann).— Zool. Jahrb. Abt. Syst., 1961, Bd. 89.
Davies L. L. The antitropical factor in cetacean speciation.— Evolution, 1963, v. 17, N 1.
Dawis W. H. Disproportionate sex ratios in hibernating bats.— J. Mammal., 1959, v. 40, N 1.
Dawson W. D. Fertility and size inheritance in a Peromyscus species cross.— Evolution, 1965, v. 19, N 1.
Dean P. B., Vos A. de. The spread and present status of the European hare Lepus europaeus hybridus (Desmarest) in North America.— Canad. Field-Natur., 1965, v. 79, N 1.
Dehnel A. Studies on the genus Sorex.— Annal. Univ. M. Corie-Sklod., Sec. C, 1949, v. 4.
Dessauer H. C., Fox W., Pough F. H. Starch-gel electrophoresis of transferrins, esterases and other plasma proteins of hybrids between two subspecies of whiptail lizard (genus Cnemidophorus).— Copeia, 1962, N 4.
Dice L. R., Liebe M. Partial infertility between two members of the Peromyscus truei group of mice.— Contribs Lab. Vert., Gen., Michigan, 1937, v. 5, N 1/4.
Dickerson J. W., Widdowson E. M. Some effects of accelerating growth.— Sceletal development.— Proc. Roy. Soc., ser. B, 1960, v. 152, N 947.
Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. New York, 1941.
Dobzhansky Th. Evolution as a creative process.— In: Caryologia v. Suppl., 1954.
Dobzhansky Th. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics.— Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 1955, v. 20.
Dobzhansky Th. Genetics of natural populations, XXVII.— Evolution, 1958, v. 12, N 2.
Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1970.
Dobzhansky Th., Levine H. Genetics of natural populations. XXIV.— Genetics, 1955, v. 40.
Dwight D. Comparative anatomy and the evolution of vertebrates.— In: Genetics. Paleontology. Evolution. Athen; New York, 1963.
Eck S. Ein Würger-Bastard im Elbtal bei Pirna.— Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden, 1973, H. 32.
Efremov G., Braend M. Haemoglobins, transferrins and albumins of sheep and goats, Blood group of animals.— Proc. 9th European Animal Blood Group Conference. Prague, 1965.
Eichwald E. I., Weissman I. L. Weak histocompatibility locy.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1966, v. 129, N 1.
Eisentraut M. Die Variation der balearischen Inseleidechse Lacerta lilfordi Günthr.— S. B. Ges. Naturforsch. Fr., 1929, N 1/3.
Eisentraut M. Rasenbidung bei Säugetieren und Vögeln auf der Insel Fernando Po.— Zool. Anz., 1965, Bd. 174, N 1.

Espinasse P. Genetical semantics and evolutionary theory.— Form. Strat. Sci., 1964.
Etkin W. Metamorphosis. Physiology of the amphibia. New York; London: Acad. Press, 1964.
Evans I. V., Harris H., Warren F. L. Haemoglobin and potassium blood types in some non-Britich breeds of sheep and certain rare British breeds.— Nature, 1958, N 182.
Falconer D. S. Maternal effects and selection response.— In: Genet. Today, v. 3, 1965.
Fehringer O. Rangordung bei Vögeln.— Naturwiss. Rndsch., 1962, Bd. 15, N 1.
Ferguson D. E. In less than 20 years Mississipi delta wildlife developing resistance to pesticides.— Agr. Chem., 1963, v. 18, N 9.
Fisher R. A. The genetic theory of natural selection. Oxford, 1930.
Fitch W. M. In: Haematologie und Bluttransfusion / Ed. H. Martin, München: I. Lehmanns Verl., 1972.
Fitzgerald P. Cytological identification of sex in somatic cells of the rat (Rattus norvegicus).— Exp. Cell Res., 1961, v. 25, N 191.
Fleming C. A. History of the New Zealand land bird fauna.— Notornis, 1962, v. 9.
Florkin M. Aspects moleculaires de l'adaptation et de la phylogenie. Paris: Masson, Cie, 1966.
Fouguette M. J. Isolation mechanisms in three sympatric tree frogs in the canal Zone.— Evolution, 1960, v. 14, N 4.
Ford E. B. Early stages in allopatric speciation.— In: Genetics, Paleontology and evolution. Atheneum, 1963.
Foster S. B. Evolution of mammals on islands.— Nature, 1964, v. 202, N 4929.
Fox W., Dessauer H. C., Maumus L. I. Electrophoretic studies of blood proteins of two species of toads and their natural hybrid.— Comp. Bioch. and Physiol., 1961, v. 3, N 1.
Frank F. Zur Biologie des Berglemmings, Lemmus lemmus L.— Z. Morphol. und Oecol. Tiere, 1962, Bd. 51, N 1.
Franz H. Morphologische und physiologische Studien an Carabus L. und den nächtsvervandten Gattungen.— Z. wiss. Zool., 1929, Bd. 135.
Frederickson, Birnbaum. Competitive fighting between mice with different hereditary backgrounds.— Biol. Abstr., 1956, v. 30.
Frick H. Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren als Beitrag zur Neuen Systematic.— Saugetierenkunde, 1961, Bd. 26, N 3.
Friedman E. A., Retan W., Marshall D. C., Henry L., Merrill J. D. Accelerated skin graft rejection in humans preimmunized with homologous peripheral leukocytes.— J. Clin. Invest., 1961, v. 40, N 12.
Gee E. P. Wild buffaloes and tame.— Bombay Natur. Hist. Soc., 1953, v. 51.
Geone Ch. A. Taxonomic biochemistry and serology. N. Y.: Ronald Press Co., 1964.
Gillham N. W. Further thoughts on subspecies and trinomials.— Syst. Zool., 1956, v. 5.
Gipson Ph. S., Sealander J. A., Dunn J. E. The taxonomic status of wild Canis in Arkansas.— Syst. Zool., 1974, v. 23, N 1.
Goodman M. The role of immunochemical differences in the philetic development of human behaviour.— Hum. Biol., 1961, v. 33, N 2.
Goodman M., Poulik E. Serum transferrins in the genus Macaca: species distribution of nineteen phenotypes.— Nature, 1961, v. 191.
Goodman M., Barnabas J. Molecular evolution in the descent of man.— Nature, 1971, v. 233.
Gordon H., Gordon M. Maintenance of polymorphism by potentially injureous genes in eight natural populations of the platyfish, Xiphophorus maculatus.— Genetics, 1957, v. 55, N 1.
Gordon M. S., Schmidt-Nielsen K., Kelly H. M. Osmotic regulation in the Crab-eating frog (Rana cancrivora).— J. Exp. Biol., 1961, v. 38, N 3.
Gotronei G., Perri T. I trapanti studiati in rapporto con la ibridazioni interspecifiche.— Boll. zool., 1946, t. 12.

Grad B., Kral V. A. Response of young and old mice to cold.— Federat. Proc., 1957, v. 16, N 1.
Gray J. G., Monaco A. P., Wood M. L., Russel P. S. Studies on heterologus antilimphocyte serum in mice.— J. Immunol., 1966, v. 96, N 2.
Gray P. Mammalian Hybrids. London, 1954.
Gray P. Bird Hybrids. London, 1958.
Grosset E., Zontendyk A. Immunological studies in reptiles and their relation to aspects of immunity in higher animals.— Publ. S. Afr. Inst., 1929, v. 4.
Grünberg H. Evidence for genetic drift in Indian rats (Rattus rattus L.).— Evolution, 1961, v. 15, N 2.
Gysels H., Rabaev M. Taxonomic relationships of Alca torda, Fratercula arctica and Uria aalge as revealed by biochemical methods.— Ibis, 1964, v. 106, N 4.
Habel K., Hornibrook I. W., Greeg N. C. Cytotoxic effect of antisera against human epithlial cella growth in tissue culture.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1957, v. 69, N 1.
Hacker H. P., Pearson H. S. The growth, survival, wandering and variation of the long-tailed mouse, Apodemus sylvaticus.— Biometrica, 1944, v. 33.
Hagendorf F. Rot-Damwildkreuzung.— Wien. allg. Forst-Jagdz., 1926, N 44.
Haggerty J. Erase scent trails-eliminate rats.— Pest Control., 1966, v. 34, N 8.
Hagmeier E. M. Inapplicability of the subspecies concept to N. American marten.— Syst. Zool., 1958, v. 7.
Haldane J. B. S. The measurement of natural selection.— In: Proc. 9th Intern. Congr. Genetics, 1954.
Haldane J. B. S. Animal communication and the origin of human language.— Sci. Progr., London, 1955, v. 43.
Haldane J. B. S. Cost of natural selection.— J. Genet., 1957, v. 55.
Halkka O., Skaren U. Evolution chromosomique chez genre Sorex: nouvelle information.— Experientia, 1964, v. 20, N 6.
Hall R. E. Interpadation versus hybridisation in ground squirrels of the western United States.— Amer. Midl. Natur., 1943, v. 29.
Hall F. G., Dill D. B., Barnon E. S. Physiology of high altitudes.— J. Cell Comp. Physiol., 1936, v. 8.
Hall B. P. The fracolins, a study in speciation.— Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Zool., 1963, v. 10, N 2.
Hamerton J. L. Problems in mammalian cytotaxonomy.— Proc. Zool. Soc. London, 1958, v. 169, N 112.
Harris H. Biochemical individuality in man.— Biol. and Hum. Affairs, 1954, v. 19, N 2.
Harris M. The role of humoral antagonism in heteroplastic transplantation in mammals.— J. Exp. Zool., 1943, v. 93.
Harris M. P. Abnormal migration and hybridization of Larus argentatus and L. fuscus after interspecies fostering experiments.— Ibis, 1970, v. 112, N 4.
Harris T. van. Experimental evidence of reproductive isolation between two subspecies of Peromyscus maniculatus.— Contribs Lab. Vert. Biol. Univ. Mich., 1954, N 70.
Harrison J., Harrison P. A hybrid Purple × Grey Heron on the Camarque.— Bull. Brit. Ornithol. Club, 1968, v. 88, N 1.
Harrison J., Harrison P. The evolutionary position of the snow geese as suggested by certain goose hybrids and variants.— Bull. Brit. Ornithol. Club, 1969, v. 89, N 2.
Hatfield D. M. A natural history study of Microtus californicus.— J. Mammal., 1935, v. 16, N 4.
Hayne D. W., Thomson D. Q. Methods for estimating microtine abundance.— In: Trans. 30th N. Amer. Wild. Nat. Res. Conf. Washington. D. C., 1965.
Hecht M. K. The role of natural selection and evolutionary rates in the origin of higher levels of organisation.— Syst. Zool., 1965, v. 14, N 4.
Hemmer H. Die Bastardierung von Kreuzkröte (Bufo calmata) und Bechsel kröte (Bufo viridis).— Salamandra, 1973, 9, N 3/4.
Hemmer H., Kadel K. Beobachtungen zum Aktivitätsrythmus von Kreuzkröten

(Bufo calmata), Wechselkröten (Bufo viridis) und deren Bastaden.— Salamandra, 1971, Bd. 7, N 3/4.
Herre W. Domestication und Stammesgeschichte.— Ev., Organism, 1959, Bd. 2.
Herre W. Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren.— Zool. Anz., 1964, Bd. 172, N 6.
Herter K. Ein Igelbastard (E. roumanicus × europaeus).— S. B. Ges. Naturforsch. Fr. Berlin, 1935, N 1/3.
Hesse R. Tiergeographie auf öklogischer Grunalage. Jena, 1924.
Hesse-Doflein H. Tierbau und Tierleben. Jena, 1943, Bd. 2.
Hildemann W. H. Immunogenetic studies of Poikilothermic animals.— Amer. Natur., 1962, v. 46, N 889.
Hochachka P. W. LDH isozymes in temperature adaptation of goldfish.— Arch. Biochem. and Biophys., 1965, N 111.
Hochachka P. W. Organisation of metabolism during temperature compensation.— In: Molecular Mechanisms of Temperature Adaptation / Ed. C. L. Prosser. Washington, D. C.: American ass. Advancement of Sci., 1967.
Hochachka P. W., Hayes F. R. The effect of temperature acclimation on pathways of metabolism in the front.— Canad. J. Zool., 1962, v. 40.
Hochachka P. W., Lewis I. K. Interacting effects of Ph and temperature on the K_m values for fish tissue lactate — dehydrogenases.— Comp. Physiol. and Biochem., 1971, v. 39.
Hochachka P. W., Somero G. N. The adaptation of enzymes to temperature.— Comp. Biochem. and Physiol., 1968, v. 27.
Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical Adaptation to the Environment. Fish. Physiology. New York: Acad. Press, 1971, v. 6.
Howes C. E., Hutt F. B. Genetic variation efficiency of thiamine utilization by the domestic fowl.— Poult. Sci., 1956, v. 36, N 6.
Hubbs C. L., Raney E. C. Endemic fish fauna of the lake Waleamaw, North Carolina.— Publ. Mos. Zool. Univ. Mich., 1946, v. 65.
Hückinghaus F. Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der Rodentia.— Z. Saugetierk., 1961, Bd. 26, N 3, p. 142—146.
Hückinghaus F. Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der Nagetiere.— Z. wiss. Zool., 1965, Bd. 171, N 1/2.
Hungerfold D. A., Nowell P. C. Sex chromosome polymorphism and normal kariotyp of three strains of laboratory rat.— J. Morphol., 1963, v. 13, N 2.
Ingles L. C., Wormand J. B. The contiguity of the ranges of two subspecies of pocket gophers.— Evolution, 1951, v. 6, N 2.
Ingram V. M. The evolution of a protein.— Federat. Proc., 1962, v. 21, N 6.
Janossy D. Die Entwicklung der Kleinsaugerfauna Europas in Pleistozän (Insectora, Rodentia, Lagomorpha).— Z. Säugetierk., 1961, Bd. 26, N 1.
Jennings H. S. Assortative mating, variability and inheritance of size in the conjunction of Paramecium.— J. Exp. Zool., 1911, v. 11.
Jones J. M. Effects of thirty years hybridization on the toads Bufo americanus and Bufo woodhousei fowleri at Bloomington, Indiana.— Evolution, 1973, v. 27.
Junkins B. L. Arsenic and its radioisotops in the environs.— In: Radioecology. N. Y.: Reinhold Publ. Corp., 1963.
Kallmus H., Smith C. A. B. Evolutionary origin of sexual differentiation and the sex ratio.— Nature, 1960, v. 186, N 4730.
Kaminski M., Balbierz H. Serum proteins in Canidae: species, race and individual differences.— In: Blood Groups Animals. Prague, 1965.
Kelham M. Report from Regents Park.— Zoo Life, 1956, v. 11, N 2.
Kettlewell H. B. D. Further selection experiments on industrial mechanism in the Lepidoptera.— Evolution, 1956, v. 10, N 1.
Kimura M. The rate of molecular evolution considered from the standpoint of population genetics.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1969, v. 63.
Kimura M., Ohta T. On some principles governing molecular evolution.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1974, v. 71, N 7.
King S. C. Genetic implications in the origin of higher levels of organisation.— Syt. Zool., 1965, v. 14, N 4.

King I. A., Eleftherion B. E. Differential growth in the skulls of two subspecies of deermice.— Growth, 1960, v. 24, N 2.
Klatt B. Haustier und Mensch. Hamburg, 1948.
Kleinschmidt O. Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle, 1926.
Knight-Johnes E. W., Moyse J. Intraspecific competition in Sedentary marine animals. Mechanism in biological competition.— Symp. Soc. Ep. Biol., 1961, N 15.
Korkman N. Selection with regard to sex difference of body weight in mice.— Anim. Bread. Abstr., 1957, v. 26, N 2.
Kosswig C. Uber Plëadaptive Mechanismen in der Evolution vom Gesichtspunkt der Genetik.— Zool. Anz., 1962, Bd. 169.
Kosswig C. Form und vermeindlische Systematic.— J. Evolutionsforsch., 1974, Bd. 12, N 2.
Krasinska M. The postnatal development of F_1 hybrids of the European bison and domestic cattle.— Acta theriol., 1969, v. 14, N 7.
Kratochvil J. Hrabos polni Microtus arvalis. Praha: C.S.R. Ak. ved. 1959.
Kratochvil J. Chronologische Grundlagen zur Kenntnis der Differenzierung und Herkunft der Formen der Gattung Arvicola Lacepede (1799).— Biol. Rundsch., 1965, Bd. 3, N 5/6.
Krebs H. A. Body size and tissue respiration.— Acta biochem., 1950, v. 4.
Krebs Ch. I., Gains M. S., Keller B. L. Population cycles in small rodents.— Science, 1974, v. 179.
Krebs Ch. I., Gaines S., Keller L., Tamarin H. Population cycles in small rodents.— Science, 1973, v. 179.
Krebs Ch. I., Myers J. H. Population cycles in small mammals.— Adv. Ecol. Res., 1974, v. 8.
Krech D., Rosenzweig M., Bennett E., Kruckel B. Enzime concentrations in the brain and adjustive behaviour patterns.— Science, 1954, v. 12, N 3128.
Kroodsma R. L. Hybridization in grosbeaks (Rheucticus) in North Dakota.— Wilson Bull., 1974, v. 86, N 3.
Kuhnelt W. Grundriss der Okologie, mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. Jena: Fisher, 1970.
La Motte M. Polymorphism of natural populations of Cepaea nemoralis.— Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1959, v. 24.
Landauer W. Form and function in frizzled fowl.— Biol. Symp. 1946, v. 6.
Langley C. H., Fitch W. M. In: Genetic Structure of Populations / Ed. N. E. Morton. Honolulu: Univ. Press of Hawaii, 1973, p. 246—262.
Lantz L. A. Essais d'hybridation entre different formes de lizards du sousagenre Podarcis.— Rev. hist. nat. appl., 1926, p. 1, t. 7.
Laws R. M. Growth and sexual maturity in aquatic mammals.— Nature, 1956, v. 178, N 4526.
Lederer G. Ein Bastard von Elaphe guttata L. × Elaphe quadrivittata quadrivittata (Nelbrook) und dessen Rückkreuzung mit der mütterlichen Ausgangsart.— Zool. Gart., N. F., 1950, Bd. 17, H. 1—5.
Lenick P. Action of adult tissue extracts and their fractions on the early development of the chick embryo.— In: Proc. XVI Intern. Cong. Zool., v. 3. Washingt., 1963.
Leone Ch., Wiens A. L. Comparative serology of carnivores.— J. Mammal., 1956, v. 37, N 1.
Lerner I. M. Ecological genetics (Synthesis).— Genet. Today, v. 2, 1965.
Levine L., Lasher B. Studies on sexual selection in mice. Reproductive competition between black and brown males.— Amer. Natur., 1965, v. 99, N 305.
Levy A. Sex ratio in isogenic laboratory population of Drosophila melanogaster.— Amer. Natur., 1965, v. 99, N 908.
Lewontin R. C. The effects of population density and composition on viability in D. melanogaster.— Evolution, 1955, v. 9, N 1.
Lewontin R. C. Interdeme selection controlling a polymorphism in the nouse mouse.— Amer. Natur., 1962, v. 94, N 1.

Lewontin R. C. Selection in and of populations.— In: Ideas in Modern Biology. New York, 1965.
Lewontin R. C., Birch L. C. Hybridisation as a source of variation for adaptation to new environments.— Evolution, 1966, v. 20, N 3.
Lewontin R. C., Dunn L. C. The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse.— Genetics, 1960, v. 45, N 5.
Li C. C. Population genetics. Univ. Chicago Press, 1955.
Lidicker W. L., Jr. The nature of subspecies boundaries in desert rodents and its implications for subspecies taxonomy.— Syst. Zool., 1962, v. 11, N 4.
Lidicker W. L., Jr. Comparative study of density regulation in confined populations of four species of rodents.— Res. Populat. Ecol., 1965, v. 7, N 2.
Lidicker W. L., Jr. Ecological observations on a feral house mouse population declining to extinction.— Ecol. Monogr., 1966, v. 36, N 1.
Little C. C. Preliminary report on a species cross in rodent Mus musculus × × Mus wagneri.— Pap. Mich. Acad. Sci., 1928, N 8.
Lumsden H. G. A hybrid grouse, Lagopus × Canachites, from northern Ontario.— Canad. Field. Natur., 1969, v. 83, N 1.
Mainardi D. Soluzione del problema del «presuntiibridi» mediante analisis immunogenetica.— Riv. ital. ornitol., 1961, v. 31, N 4.
Mainardi D. Immunological distances and phylogenetic relationship in birds.— Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr., Louisiana, 1963, v. 2.
Mainardi D. Interazione trapreferenze sessuali delle femmine e predominanza sociale dei maschinel determinismo della selezione sessuale nel topo (Mus musculus).— Atti Accad. Naz. Lineei Rend Cl. Sci. fis., mat. e natur., 1964, v. 37, N 6.
Mainardi D., Marsan M., Pasquali A. Causation of sexual preferences in the house mouse. The behaviour of mice reared by parents whose odour was artificially altered.— Atti. Soc. ital. sci. natur., 1965, v. 104, N 3.
Mainardi D., Scudo F., Barbieri D. Accompiamento preferenziole basato sullapprediamento infantil in populationi. (Riassunto).— Atti Assoc. genet. ital., 1966, v. 11.
Maldonado A. A., Ortiz E. Electrophoretic patterns of serum proteins of some West Indian Anolis — Sauria: Igaunidae.— Copeia, 1966, N 2.
Manwell C., Kerst K. V. Possibilities of biochemical taxonomy of bats using hemoglobin, lactate dehydrogenase, esterases and other proteins.— Comp. Biochem. and Physiol., 1966, v. 17, N 3.
Mather K. Polygenic inheritance and natural selection.— Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc., 1943, v. 18, N 32.
Matthey R. Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problemes des taxonomie chez les Microtinae.— Rev. suisse zool., 1955, v. 62, N 1/5.
Matthey R. La formule chromosomique et la position systematique de Chamaeleo gallus Günther (Lacertilia).— Zool. Anz., 1961, v. 166, N 5/6.
Matthey R. La formule chromosomique chez sept especes et sous-especes de Murinae africains.— Mammalia, 1963, v. 27, N 2.
Matthey R. Evolution chromosomique et speciation chez les Mus du Sousgenre Leggada Gray 1837.— Experimentia, 1964, v. 20, N 12.
Matthey R., van Brink J. Nouvelle contribution à la cytologie comparee des Chamaeleontidae (Reptilia — Lacertilia).— Bull. Soc. vaud. sci. natur., 1960, v. 67, N 6.
Mayr E. Change of genetic environment and evolution.— In: Evolution Process. London, 1954.
Mayr E. Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, 1963.
Mayr E. Classification and phylogeny.— Amer. Zool., 1965, v. 5, N 1.
Mayr E., Gilliard J. T. Altitudinal hybridisation in the New Guinea honeyeaters.— Condor, 1952, N 54.
Mayr E., Linseley E. G., Usinger R. L. Methods and principles of systematic zoology, 1953.
McEwen F. L. Splittstosser C. A genetic factor controlling color and its association with DDT sensitivity in the cabbadge looper.— J. Econ. Entomol,. 1964, v. 57, N 2.

Mertens R. Uber Reptilienbastarde, I.— Senckenbergiana Biol., 1950, Bd. 31.
Mertens R. Uber Reptilienbastarde, II.— Senckenbergiana biol., 1956, Bd. 37.
Mertens R. Uber Reptilienbastarde, III.— Senckenbergiana biol., 1963, Bd. 45.
Meyer J. H. Die Bluttransfusion als Mittel zur Uberwindung letaler Kemkombinationen bei Lepidopteren-Bastarden.— Z. Wien. Entomol. Ges., 1955, Bd. 64, N 33.
Meyer H. Vorkommen und Verbreiting der Blutkalium-Typen in deutschen Schafrassen.— Z. Tierzücht., Züch. Biol., 1963.
Mihail N., Asandei A. Stimulation of growth in tadpoles by feeding them with snails.— Natur. Wiss., 1961, Bd. 48, N 13.
Milani R. Genetic research on the resistance of insects to the action of toxic substances.— Rev. Parasitologia, 1957, v. 18, N 1.
Miller A. H. Ecological factors that accelerate formation of races and species of territorial vertebrates.— Evolution, 1956, v. 10, N 3.
Miller G. S., Kellog R. List of North American recent mammals. Washington: Smithsonian Inst., 1955.
Miller L. K. Freezing Tolerance in carabid beetle.— Science, 1969, 166.
Miller L. K., Irving L. Sensitivity of rat nerve to cold.— Amer. J. Physiol., 1963, N 204.
Miller R. R. Speciation rates in some fresh-water fishes of Western North America.— In: Symposium of vertebrate Speciation. Austin: Univ. Texas, 1961.
Miller W. J. First linkage of a species antigen in the genus Streptopelia.— Science, 1964, v. 143, N 3611.
Misonne X. African and Indo-Australian Muridae.— Mus. roy. Afr. centr., ser. 8, 1969, N 172.
Mixner I. P., Turner C. W. Strain differences in response of mice to mammaly gland stimulating hormones.— Dept Dairy Husb., Univ. Missouri, Columbia Anim. Bread. Abstr., 1957, v. 26, N 2.
Monroe J. E. Chromosomes of rattlesnakes.— Herpetologica, 1962, v. 17, N 4.
Montalenti G. L'ibridazione interspecifica degli Amphibi anuri.— Ann. Zool., 1938, v. 4.
Moody R. A., Cochran V. A., Drugg H. Serological evidence on Lagomorpha relationshups.— Evolution, 1949, N 3.
Moon T. W. Isozymes in temperature acclimation: trout NADP-linked isocitrate dehydrogenases.— Federat. Proc., 1970.
Moor J. A. Studies in the development of frog hybrids.— J. Exp. Zool., 1946, v. 101, N 2.
Moor J. A. Geographic and genetic isolation in Australian Amphibia.— Amer. Natur., 1954, v. 88, N 893.
Moor J. A. Patterns of evolution in the genus Rana.— In: Genetics, Paleontology and Evolution / Ed. G. N. G. Lepsen. Atheneum, 1963.
Morrison P., Elsner R. Influence of altitude on heart and brathing rates in some Peruvian Rodents.— J. Appl. Physiol., 1962, v. 17, N 3.
Myers G. S. The endemic fish fauna of lake Lanao and the evolution of higher taxonomic categories.— Evolution, 1960, v. 14, N 2, N 3.
Myers G. H., Krebs Ch. J. Population cycles in rodents.— Sci. Amer., 1974, v. 230, N 6.
Nadler C. F. Chromosome studies in certain subgenera of Spermophilus.— Proc. Soc. Exp. and Biol. Med., 1962, v. 110, N 4.
Nadler C. F. Chromosomes and evolution of the ground squirrels, Spermophilus richardsonii.— Chromosoma, 1964, v. 15, N 3.
Nadler C. F., Block M. H. The chromosomes of some North American chipmunks (Sciuridae) belonging to the genera Tamias and Eutamias.— Chromosoma, 1962, v. 13, N 1.
Nadler C. F., Hughes C. E. Serum protein electrophoresis in the taxonomy of some species of the ground squirrel subgenus Spermophilus.— Comp. and Biochem. Physiol., 1966, v. 18, N 3.
Neumann D. Experimentelle Untersuchungen des Farbenmusters der Schale von Theodoxus fluviatilis L.— Ver. Dtsch. Zool. Ges. Münster, 1959.

Norris J. D. A campaign against the caypus in East Anglia.— New Sci., 1963, v. 17, N 331.
O'Donald P. Possibility of assortive mating in the Arctic Skua.— Nature, 1959, v. 183, N 4669.
Ogaki M., Tsukamoto M. Genetic analysis of DDT resistance in some Japanese strains of Drosophila melanogaster.— In: Japanese contributions to the Insecticide Resistance Problem. Nagesawa, 1957.
Oliver J., Shaw Ch. The amphibians and reptiles of the Hawaiian Islands.— Zoologica, 1953, v. 38, N 2.
Pajunen V. I. The influence of population on the territorial behaviour of Leucorrhinia rubicunda L. (Odon. Libellulidae).— Ann. zool. fenn., 1966, v. 3, N 1.
Palm I. Serological detection of histocompatibility antigens in two strains of rats.— Transplantation, 1964, v. 2, N 5.
Pasternak J. Chromosome polymorphism in the black fly Simulium vittatum (Zellt.).— Canad. J. Zool., 1964, v. 42, N 1.
Peakall D. B. Analysis of the proteins of egg-white as an aid to the classification of birds.— J. Bombay Natur. Hist. Soc., 1960, v. 57, N 3.
Peakall D. B. Biochemistry and evolution.— New Sci., 1964, v. 24, N 415.
Pearson T. The Tasmanian Brush opossum, its distribution and colour varieties.— Pap. Proc. Soc. Tasmania, 1938, v. 21.
Penney R. L. The Adelie penguins faithfulness to territory and mate.— Biol. antarctique. Paris, 1964.
Perri J. Ibridazioni, trapesti e competenza.— Arch. zool. ital. 1965, N 39.
Petit C. L'influence de la temperature sur l'isolement sexual.— C. r. A. sci., 1956, v. 243, N 21.
Petrusewicz K. Differences in male and female quantitative dynamics in confined populations of mice.— Bull. Acad. pol. sci., Ser. Biol., 1958, v. 6, N 6.
Petrusewicz K., Andrzeijewski R. Natural history of a free-living population of house mice (Mus musculus L.) with particular reference to grouping within the population.— Ecol. pol., 1962, A. 10, N 5.
Picard J., Heremans J., Vandebrock G. Serum proteins found in primates. Comparative analysis of the antigenic structure of several proteins.— Mammalia, 1963, v. 27, N 2.
Pimentel R. A. Mendelian intraspecific divergence levels and their analysis.— Syst. Zool., 1959, v. 8, N 3.
Pimentel D. Population ecology and the genetic feed-back mechanism.— Genet. Today, 1965, v. 2.
Pimlott D. H. The ecology and management of moose in North America.— Terre et via, 1961, v. 108, N 2/3.
Pinowski J. Overcrowding as one of the causes of dispersal of young tree sparrows.— Bird Study, 1965, v. 12, N 1.
Prager E. M., Wilson A. C. Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridation in birds: a manifestation of slow regulatory evolution.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1975, v. 72.
Pyburn W. F., Kennedy J. P. Hybridization in US treefrogs of the genus Hyla.— Proc. Biol. Soc., 1961, v. 74.
Radovanovic M. M. Zum Problem der Speziation bei Inseleidechsen.— Zool. Jahrb., 1959, Abt. 3, Bd. 86, N 4/5.
Radovanovic M. Resultats des recherches faites dans les iles adriatiques sois le jour de l'evolutionnisme.— Bull. Acad. Serbc. Sci. Arts, 1961, v. 26, N 8.
Rao S. R., Venkatasubba S. Somatic chromosomes of the Indian five striped squirrel Funambulus pennanti.— J. Cytogenet., 1964, v. 3, N 5.
Rapaport F. T., Thomas L., Converse I. M., Laurence H. S. The specificity of skin homograft. rejection in man.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1960, v. 87.
Rausch B. R. On the status of some arctic mammals.— J. Arct. Inst. N. Amer., 1953, v. 6, N 2.
Reinig W. Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der Zircumpolaren Faunen und Florengebiete. Jena, 1937.
Remane A. Die Typen der Mutationen.— Ver. Dtsch. Zool. Kiel, 1948.

Rensch B. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin, 1929.
Rensch B. Evolution above the Species Level. London, 1959.
Rensch B. The Laws of Evolution. Evolution after Darwin. Chicago Univ. Press, 1961.
Reynafarie B., Morrison P. Myoglobin levels in some tissues from wild Peruvian rodents native to high altitude.— J. Biol. Chem., 1962, v. 2, N 9.
Robertson F. W. The analysis and interpretation of population differences.— In: Genetics of Colonization Species. New York; London: Acad. Press, 1965, p. 95—113.
Robertson I. G. Changes in resistance to DDT in Macrocentrus ancyliyorus Roh. (Hymenoptera, Braconidae).— Canad. J. Zool., 1957, v. 35.
Röhrs M. Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrikforschung.— Z. wiss. Zool., 1959, Bd. 162.
Röhrs M. Allometrie and systematics.— Z. Säugetierk., 1961, Bd. 26, N 3.
Rousseau M. Hybrids lion × tigre et lion des cavernes.— Säugetierk. Mitt., 1971, Bd. 19, N 1.
Ruibal R. The ecology genetics of a desert population of Rana pipiens.— Copeia, 1962, N 1.
Salthe S. K., Kaplan N. O. Immunology and rates of enzyme evolution in the amphibia in relation to the origin of certain taxa.— Evolution, 1966, v. 20, N 4.
Sammalisto L. Variations in the selective advantage of hybrids in the finnish population of Motacilla flava.— Ann. zool. fenn., 1968, v. 5, N 2.
Sand S. A. Position effects and the problem of coding a program for development.— Amer. Natur., 1965, v. 99, N 904.
Sanders O., Cross J. C. Relationships between certain North American toads as shown by cytological study.— Herpetologica, 1964, v. 19, N 4.
Sandness G. C. Evolution and chromosomes in intergeneric pheasants hybrids.— Evolution, 1955, N 9.
Sasaki K., Suzuki S. Serobiological relationship between jungle fowl.— In: Proc. 12th World's Poultry Congr. Sydney, 1962.
Sawada S. Studies on the local races of the Japanese newt, Triturus pyrrhogaster Boie. II. Sexual isolation mechanisms.— J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, 1963.
Schäperclaus W. Die züchtung der Karauschen mit höchster Leistungsfähligkeit.— Z. Fisch., 1953, Bd. 2, N 17, H. 1/2.
Schmidt S., Spielmann W., Weber M. Serologische Untersuchungen zui Frage der verwanschaftlichen Beziehungen von Pan paniscus Schwarz 1929 zu anderen Hominoiden.— Z. Säugetierk., 1962, Bd. 27, N 1.
Schmidtke C. Polyploidie und Tierzucht.— Züchtungskunde, 1956, Bd. 28, N 4.
Schneider H., Eichelberg H. The mating call of hybrids of the firebellied toad and yellow-bellied toad (Bombina bombina (L.), Bombina v. variegarta (L.), Discoglossidae, Anura).— Oecologia, 1974, 16, N 1.
Schnetter M. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bauderschnecken.— Verh. Dtsch., Zool., Marburg, 1950.
Schwarz S. S., Pokrovski A. W., Istchenko V. G. Biological peculiarities of seasonal generations of rodents with special reference to the problem of senescence in mammals.— Acta theriol., 1964, v. 8.
Schweizer H. Die Bastardform von Vipera aspis × Vipera ammodytes.— Wochenschr. Aquar. Terrar. Kunde, 1941, Bd. 38, H. 3.
Scossiroli R. E. Inincrocio ed omozigosi in popolazioni.— Bull. Zool., 1962 (1963), v. 29, N 2.
Sebek L. O pouziti imunitnich reakci v systematike zoologii vesmir., 1955, v. 34, N 6.
Semeonoff R., Robertson F. W. Abiochemical and ecological study of plasma esterase polymorphism in natural populations of the field vole, Microtus agrestis L.— Biochem. Genet., 1968, N 1.

Serafinski W. Pochadzenie srodkowoeuropejskich myszy domowych.— Przegl. Zool., 1965, A9, N 2.
Serafinski W. The subspecific differentiation of the Central European house mouse (Mus musculus L.) in the light of their ecology and morphology.— Ecol. pol., 1965, A13, N 7.
Sharma G. P., Parshad R., Kristhan A. The chromosome number in pigeons and doves.— Indian J. Veterin. Sci., 1961, v. 31, N 4.
Sheppard P. M. Natural selection and heredity. London: Hutch. Univ., 1959.
Sheppard P. M. Mimicry and its ecological aspects.— Genet. Today, 1965, v. 3.
Short L. L. Taxonomic aspects of avian hybridization.— Auk, 1969, v. 86, N 1.
Sibley Ch. G. Hybridization in the red-eyed towhees of Mexico.— Evolution, 1954, v. 8, N 3.
Sibley Ch. G. The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters.— Ibis, 1960, v. 102, N 2.
Sidorowicz S. Problems of the morphology and zoogeography of representatives of the genus Lemmus Link 1795 from the Palaearctic.— Acta theriol., 1960, v. 4, N 5.
Simmonds F. I. Improvement of the sex-ratio of a parasite by selection.— Canad. Entomol., 1947, v. 95.
Simpson G. G. The meaning of evolution. Oxford Univ. Press, 1949.
Simpson G. G. Historical zoogeography of Australian mammals.— Evolution, 1961, v. 15, N 4.
Simpson G. G. Principles of animal taxonomy. Columbia Press, 1961.
Simpson G. G. Rates of evolution in animals.— In: Genetic, Paleontology and Evolution. New York, Atheneum, 1963.
Somero G. N. Enzymic mechanisms of temperature compensation: immediate and evolutionary effects of temperature on enzymes of aquatic poikilotherms.— Amer. Nature, 1969, v. 103.
Somero G. N., Hochachka P. W. Isoenzymes and shortterm temperature compensation in poikiloterms: activation of lactate dehydrogenase isoenzymes by temperature decreases.— Nature, 1969, v. 223, N 5202.
Somero G. N., Hochachka P. W. Biochemical adaptation to the environment.— Amer. Zool., 1971, v. 11.
Soule M. Trends in the insular radiation of a lizard.— Amer. Nat., 1966, v. 100, N 910.
Stallcup W. B. Myology and serology of the avian family Fringillidae. A taxonomic study.— Univ. Kans. Publ. Natur. Hist., 1954, v. 30, N 3.
Stark O., Kren V., Frenzl B. Erythrocyte and transplantation antigens in inbred strains of rats. I.— Folia biol., 1967, v. 13, N 2.
Stebbins G. L. The experimental approach to problems of evolution.— Folia biol., 1965, v. 11, N 1.
Stehr G. The determination of sex and polymorphism in microevolution.— Canad. Entomol., 1964, v. 96, N 1/2.
Stein G. H. W. Beziehungen zwischen Bestandsdichte und Vermehrung bei der Waldspitzmaus, Sorex araneus und weiteren Ratzahnspitzmäusen.— Z. Säugetierk., 1961, Bd. 26, N 1.
Steinmuller D. Transplantation immunity in the newborn rat.— J. Exp. Zool., 1961, v. 147, N 3.
Stickney J., Liere E. van. Acclimatization to low oxygen tension.— Physiol. Rev., 1953, v. 33, N 1.
Stüwe G. Beobachtungen zur Frage der Tetraoniden-Bastasdierung.— Z. Jagdwiss., 1971, v. 17, N 2.
Suchetet A. Les oiseaux hybrides recontés à l'état sauvage. Paris, 1890.
Sumner F. B. Genetic studies of several geographic races of California deer mice.— Amer. Natur., 1915, N 49.
Sumner F. B. Genetic, distributional and evolutionary studies on the subspecies of deer-mice (Peromyscus).— Bibl. Genet., 1932, v. 9.
Symposium Institute of Biology.— Biol. Aging, Nature, 1956, v. 178, N 4543.
Taber R., Dasmann R. F. A sex difference in mortality in young columbian blacktailed deer.— J. Wildlife Mag., 1954, v. 18, N 3.

Tamsitt J. R. Morphological comparison of P and F_1 generations of three species of the Peromyscus truei species group of mice.— Texas J. Sci., 1961, v. 13, N 2.
Tappen N. C. Promising developments in primatology.— S. Afr. Soc. Sci., 1960, v. 56, N 3.
Tate G. H. Some Muridae in the Indo-Australian region.— Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1936, v. 72.
Taylor H. L., Medica Ph. A. Natural hybridisation of the bisexual tejid lisard Cnemidophorus inornatus and the unisexual Cnemidophorus perplexus in Southern New Mexico.— Univ. Colo. Stud. Ser. Biol., 1966, N 22.
The New Systematics / Ed. J. Huxley. Oxford, 1940.
Thornton W. A. Interspecific hybridization in Bufo woodhousei and Bufo valliceps.— Evolution, 1955, v. 9, N 4.
Test F. H. Seasonal differences in populations of the red-backed salamander in Southern Michigan.— Acad. Sci. Arts Lett., 1954, v. 40, N 2.
Timofeeff-Ressovsky N. W. Zur Analyse des Polymorphismus bei Adalia bipunctata L.— Biol. Zbl., 1940, Bd. 60, N 3/4.
Tomlinson J. The advantage of hermaphroditism and parthenogenesis.— J. Theor. Biol., 1966, v. 11, N 1.
Tower W. L. An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus Leptinostera.— Carnegie Inst. Publ., 1906, v. 48.
Twitty V. C. Fertility of Taricha species hybrids and viability of their offspring.— Proc. Natur. Acad. Sci. USA, 1964, v. 5, N 2.
Uda H. Sex ratio and the «sexual age». Iaengaku Dsassu.— J. Genet., (Japan), 1957, v. 32, N 2.
Udagava T. Karyograms studies in birds. VI. The chromosomes of five species of the Turdidae. Nipon dabuzugazie.— Annot. Zool., Japan, 1955, v. 28, N 4.
Uhlenhuth E. Relation between metamorphosis and other developmental phenomena in amphibia.— J. Gen. Physiol., 1919, v. 1.
Ullrich F. H. Unterschiede in DNS-gehalt der genome von Bufo bufo und Bufo viridis.— Z. Naturforsch., 1965, Bd. 206, H. 7.
Uzzell T., Pillbeam D. Phyletic divergence dates of hominoid primates a comparison of fossil and molecular data.— Evolution, 1971, v. 25.
Valentine D., Löve A. Taxonomy and biosystematic categories.— Britania, 1958, v. 10, N 153.
Valen L. van. Selection in natural populations. IV. British house mice (Mus musculus).— Genetica, 1965—1966, v. 36, N 2.
Vesell E. S., Yielding K. L. Effects of PH, ionic strength and metabolic intermediates on the rates of heat inactivation of lactate dehydrogenase isozymes.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1966.
Vojtiskova M. Zur Frage des Mechanismus der Befruchtungsinkompatibilität bei der entfernten Kreuzung des Geflüges.— In: Arbeitstagung Fragen Evolution. Jena, 1959. Jena, 1960.
Wackernagel H. Brandente Tadorna × Eiderente Somateria mollisima, ein neuer Bastard bei den Entenvögel.— Orinithol. Beob., 1972, Bd. 69, N 5/6.
Waddington C. H. The genetic control of development.— Symp. Soc. Exp. Biol., 1948, N 2.
Waddington C. H. Experiments on canalizing selection.— Genet. Res., 1953, v. 1.
Wahlert G. The role of ecological factors in the origin of higher levels of organisation.— Syst. Zool., 1965, v. 14, N 4.
Walker E. P. Mammals of the world. Baltimore: Johns Hopkin's Press. 1968. V. II.
Wallace B. Inter-population hybrids in D. melangaster.— Evolution, 1955, v. 9, N 2.
Watson J. H., Khattab A. G. H. The effect of haemoglobin and potassium polymorphism on growth and wool production in Welsh Mountain sheep.— J. Agr. Sci., 1964, v. 63.
Wecker S. Habitat selection.— Sci. Amer., 1964, v. 211, N 4.
Weinbach E. C., Garbus J. Age and oxidative phosphorilation in rat liver and brain.— Nature, 1956, v. 178, N 4544.

Weiss J. Umwandlung von Dysnothoi der Bastardkombination Bufo calamita × × Bufo viridis in eunothoi durch experimentelle Verdoppelung des Mütterliche Genoms.— Roux. Arch. Entomol. Organism, 1960, Bd. 152, N 4.
Whirter M. Control of sex ratio in mammals.— Nature, 1956, v. 178, N 4538.
White M. S. D., Carson H. L., Cheney I. Chromosomal races in the Australian grasshoper Maraba viatica in a zone of geographic overlap.— Evolution, 1964, v. 18, N 3.
Whitehead C. J. Jr. A preliminary report on white-tailed and balcktailed deer crossbreeding studies in Tennessee.— Proc. 25th Annu. Conf. Southeast Assoc. Game and Fish Commis., Charlston, 1971, Ser. 1. Charlston, 1972.
Whitt G. S., Childers W. F., Cho P. L. Allelic expression at enzyme loci in an intertribal hybrid sunfish.— J. Hered., 1973, v. 64, N 2.
Widdowson E. M., McCance R. A. Some effects of accelerating growth. I. General somatic development.— Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 1960, v. 152, N 947.
Wilkes A. The effects of selective breeding on the laboratory propagation of insect parasites.— Proc. R. Soc. London, 1947, v. 134.
Williamson M. H. An elementary theory of interspecific competition.— Nature, 1957, v. 80, N 4583.
Willmer E. N. Factors which influence the aquisition of flagella by the amoeba Naegleria gruberi.— J. Exp. Biol., 1956, v. 33, N 4.
Wilson O. E., Brown W. L. The subspecies concept.— Syst. Zool., 1953, v. 2.
Wilson R. E., Henry L., Merrill I. P. A model system for determining histocompatibility in man.— J. Clin. Invest., 1963, v. 49, N 9.
Wilson A. C., Maxson L. R., Sarich V. M. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1974, v. 71, N 7.
Withman Ch. Inheritance fertility and the dominance of sex and colour in hybrids of wild species of pigeons. Washington, 1919.
Wolpert L.— J. Theor. Biol., 1959, v. 25.
Wood J. E. Age structure and productivity of a gray fox population.— J. Mammal., 1959, v. 39, N 1.
Wright Ph. Intergradation between Martes americana and Martes caurina in western Montana.— J. Mammal., 1953, v. 34, N 1.
Wright S. On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetic of populations.— Evolution, 1948, v. 2, N 2.
Wright S. Classification of the factors of evolution.— Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1955, v. 20.
Wright S. Physiological genetics, ecology of populations and natural selections.— Perspect. Biol. Med., 1959, v. 3, N 1.
Wright S., Dobzhansky Th. Genetics of natural populations, XII.— Genetics, 1946, v. 31.
Wynne-Edwards V. C. Animal dispersion in relation to social behaviour.— Edinburg; London: Oliver and Boyd, 1962.
Yosida H. T. Origin of V-shaped chromosomes occurring in tumors cells of some ascites sarcomas in the rat.— Proc. Japan. Acad., 1955, v. 31, N 237.
Zarron M. X., Denison M. E. Sexual difference in the survival time of rats exposed to a low ambient temperature.— Amer. Physiol. Assoc. Abstr., 1956, v. 25, N 2.
Zeller Ch. Uber den Ribonukleinsäurestoffwechsel des Bastardmerogons Triton palmatus × Triturus cristatus.— Roux. Arch. Entomol. Organism., 1956, Bd. 148, N 3.
Zeuner F. E. Time rates of organic evolution.— Bull. Nat. Inst. Sci. India, 1955, N 7.
Zimmermann W. Die Chinchillazucht muss eine Pelztierzucht werden. Erfolg in der Chinchilazucht.— Chinchila-Post, 1963, Bd. 8, N 6.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От редактора 3

Глава I. Специфичность вида и видообразование 6

Глава II. Генетические основы преобразования популяций 74

Глава III. Экологическая обусловленность фенотипа 88

Глава IV. Преобразование популяций. Гомеостатическое изменение структуры популяций и микроэволюция 125

Глава V. Экологические механизмы поддержания генетической разнородности популяций 149

Глава VI. Экологические механизмы преобразования генетической структуры популяций 164

Глава VII. Естественный отбор 216

Глава VIII. Соотношение онтогенеза и филогенеза 229

Глава IX. Макроэволюционный процесс 241

Литература 254

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «НАУКА» ГОТОВИТСЯ К ПЕЧАТИ:

МАНТЕЙФЕЛЬ Б. П.

Экология поведения животных. 20 а. л. В пер.: 3 р. 50 к.

Книга посвящена поведению животных, относящихся к разным классам. Особенности поведения животных в естественных для них условиях рассматриваются как одна из важнейших адаптационных систем, обеспечивающих возможность существования конкретной видовой популяции в сложных и изменчивых условиях внешней среды. В поведенческом комплексе животного врожденные элементы рассматриваются как адаптации к относительно более стабильным факторам, а приобретаемые— к более лабильным.

Книга рассчитана на широкий круг читателей, интересующихся поведением животных: зоологов, экологов, этологов.

Заказы просим направлять в магазин «Академкнига».
Адреса магазинов «Академкнига»:

480391 **Алма-Ата**, ул. Фурманова, 91/87; 370005 **Баку**, ул. Джапаридзе, 13; 320005 **Днепропетровск**, проспект Гагарина, 24; 745001 **Душанбе**, проспект Ленина, 95; 564003 **Иркутск**, 33, ул. Лермонтова, 303; 252030 **Киев**, ул. Ленина, 42; 277012 **Кишинев**, ул. Пушкина, 21; 443002 **Куйбышев**, проспект Ленина, 2; 192104 **Ленинград** Д-120, Литейный проспект, 57; 199164 **Ленинград**, Менделеевская линия, 1; 199004 **Ленинград**, 9 линия, 16; 103009 **Москва**, ул. Горького, 8; 117312 **Москва**, ул. Вавилова, 55/7; 630090 **Новосибирск**, Академгородок, Морской проспект, 22; 630076 **Новосибирск**, 91, Красный проспект, 61; 620151 **Свердловск**, ул. Мамина-Сибиряка, 137; 700029 **Ташкент**, Л-29, ул. Ленина, 73; 700100 **Ташкент**, ул. Шота Руставели, 43; 634050 **Томск**, Набережная реки Ушайки, 18; 450075 **Уфа**, Коммунистическая ул., 49; 450075 **Уфа**, проспект Октября, 129; 720001 **Фрунзе**, бульвар Дзержинского, 242; 310003 **Харьков**, Уфимский пер., 4/6.

Станислав Семенович Шварц

Экологические закономерности эволюции

Утверждено к печати
Институтом экологии растений и животных
Уральского научного центра
Академии наук СССР

Редактор издательства *Э. А. Вишнякова*
Художник *В. А. Поплавский*
Художественный редактор *Н. Н. Власик*
Технический редактор *Ф. М. Хенох*
Корректоры *Л. И. Левашова, Р. В. Молоканова*

ИБ № 16561

Сдано в набор 31.10.79.
Подписано к печати 14.04.80.
Т-04170. Формат 60×90¹/₁₆
Бумага типографская № 2
Гарнитура обыкновенная
Печать высокая
Усл. печ. л. 17,5 Уч.-изд. л. 20,5
Тираж 6450 экз. Тип. зак. 2559
Цена 1 р. 60 к.

Издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10