

**ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ УРАЛЬСКОГО ФИЛИАЛА  
АКАДЕМИИ НАУК СССР**

**В О П Р О С Ы  
ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ  
НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ  
И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ**

**Тезисы докладов Совещания по внутривидовой  
изменчивости микроэволюции  
(Свердловск 28—31/I-1964 г.)**

**Свердловск—1964**

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ УРАЛЬСКОГО ФИЛИАЛА  
АКАДЕМИИ НАУК СССР

ВОПРОСЫ  
ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ  
НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ  
И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Отв. редактор С. С. Шварц.

Свердловск—1964

**С. С. ШВАРЦ**  
*Лаборатория зоологии института  
биологии УФАН*

## **ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ В ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКЕ**

1. В последние годы резко усилился интерес к проблемам теоретической систематики. Происходит своеобразная переоценка теоретических ценностей. Ставятся под сомнение казавшиеся незыблемыми постулаты как старой, классической, так и «новой» (в понимании Гэксли) систематики; затронулась концепция подвида — одна из основ внутривидовой систематики, делаются попытки полностью формализовать само творчество ученого-систематика («количественная таксономия»). В этом интереснейшем процессе переживаемого нами этапа развития науки, несмотря на неизбежную в подобных случаях гиперболизацию значения вновь открытых фактов и закономерностей и известную односторонность в освещении различных аспектов проблемы в целом, заключено прогрессивное начало. Современных биологов перестают удовлетворять общие представления о законах, управляющих филогенией отдельных групп и построение общих филогенетических схем. Систематик стремится понять сам ход становления таксонов, стремится установить не общие принципы, а конкретные механизмы эволюционного процесса, отраженного в системе соподчиненных таксономических единиц. Из новой систематики на наших глазах рождается новейшая. Значение экспериментальных методов исследования при этом неизбежно возрастает.

2. Первый вопрос, который ставит перед собой систематик, приступая к анализу отличий между близкими формами, заключается в определении относительной роли фенотипических и генотипических механизмов в формировании их особенностей. Решение этого вопроса возможно различными путями:

а) непосредственная экспериментальная проверка степени генетической закреплённости отдельных признаков. Выбор направления соответствующих экспериментов облегчается предварительным анализом внутрипопуляционной изменчивости.

Косвенным указанием на фенотипическую обусловленность особенностей популяции (или групп популяций, объединяемых в подвид) являются резкие морфологические отличия между сезонными генерациями животных и изменение диагностического значения отдельных признаков в разных частях совместного ареала близких видов. Дополнительный материал для суждения об относительной роли фенотипической и генотипической изменчивости в проявлении разнородности популяций даёт изучение диапазона изменчивости различных групп признаков. Диапазон изменчивости является самостоятельным приспособительным признаком популяций, но при прочих равных условиях признаки, более чутко реагирующие на изменение внешних условий, варьируют в больших пределах (результат различий в условиях существования отдельных особей). Поэтому изменчивость физиологических или морфо-физиологических признаков обычно выше, чем признаков морфологических. Обратная ситуация (за редкими исключениями) свидетельствует о резко повышенной генетической разнородности популяций.

Используя подобные косвенные указания для планирования специальных экспериментов, исследователь получает возможность полнее оценить генетическое своеобразие сравниваемых форм с учетом географической и хронографической изменчивости генетической структуры их популяций;

б) изучение корреляционных связей в развитии различных признаков. При сравнении близких форм необходимо различать «первичные отличия» и коррелятивно с ними связанные вторичные особенности организма, многим из которых придается важное диагностическое значение. Конкретное выражение первичных особенностей животных (размеры тела, скорость роста и т. п.) часто определяются условиями их существования; поэтому и все с ними коррелятивно связанные признаки являются не более, чем широко распространенными модификациями. Лишь в тех случаях, когда есть полная уверенность в том, что первичные отличия генетически закреплены или что конкретные особенности сравниваемых форм не соответствуют их первичным отличиям (нарушение типичных корреляций), можно говорить о генетической

дифференцировке сравниваемых форм. Последовательное применение этого принципа позволяет во многих случаях получить ясное представление о характере внутривидовой дифференцировки важнейших видов. Поэтому экспериментальное изучение корреляционных связей в развитии различных признаков организмов имеет важнейшее таксономическое значение. Специальное значение имеет изучение связи окрасочных признаков с общей интенсивностью метаболизма животных и активностью желез внутренней секреции.

3. Установление степени эволюционной дифференцировки сравниваемых форм исключительно на основании степени их морфологических или физиологических различий невозможно, т. к. масштаб отличий не свидетельствует о степени дивергенции. Хорошо известны случаи, когда популяции, не заслуживающие даже выделения в самостоятельные подвиды, отличаются между собой сильнее, чем самостоятельные виды, а виды отличаются такими особенностями, которые нередко служат характерными признаками семейств, отрядов или даже классов (живородящие или яйцекладущие формы отдельных видов рептилий, уникальная способность крабоядной лягушки поддерживать нормальную жизнедеятельность в воде высокой солености и т. п.).

Экспериментальные подходы к решению поставленной задачи заключаются в следующем:

а) Изучение реакции животных на изменение условий среды. Многочисленными исследованиями показано (сводку данных см. Шварц 1959, 1963), что реакция различных форм одного вида на изменение условий существования принципиально тождественна, различных видов — различна. Общие закономерности этого явления устанавливаются путем соответствующих географических сравнений, детали — экспериментально. Начальные этапы этого процесса — возникновение различий в реакции на изменение среды — обнаруживаются и при проведении внутривидовых сравнений; они указывают на относительно далеко зашедшую дифференцировку. Косвенными показателями начавшейся дифференцировки подобного типа могут служить резкие изменения характера географической изменчивости вида или изменение реакций отдельных популяций вида на изменение условий среды в эксперименте.

б) Внутривидовая гибридизация. Необходимое условие для установления степени наследственной совместимости сравниваемых форм; дает необходимый материал для сужде-

ния о закономерностях наследования различных признаков. Комплексные гибридологические исследования, проведенные на экспериментальных популяциях, служат предпосылкой для анализа относительной роли метизации и непосредственного действия среды в проявлении географической и индивидуальной изменчивости животных и определения действительной зоны гибридизации подвидов, которая может быть значительно шире ее фенотипического проявления. Важное значение имеют гибридизационные опыты и для установления непосредственных филогенетических связей (появление у гибридов атаксистических признаков).

в) Изучение биохимических различий между сравниваемыми формами. Многочисленные исследования Ушакова с сотрудниками (1955, 1963) и косвенные данные автора по изменчивости морфо-физиологических признаков большого числа видов из различных классов позвоночных (1954, 1959 и др.) делают очевидным, что глубокая дифференциация близких форм сопровождается появлением тканевых различий. Об этом же говорят и некоторые биохимические и иммунологические данные.

Подобные исследования, несомненно, и в дальнейшем будут иметь большое значение при разработке теоретических проблем систематики. Однако их развитие должно идти по линии сознательного подхода к оценке биохимических различий. О глубокой дифференцировке свидетельствуют лишь такие различия, которые касаются биологически активной части молекул. Изменчивость, затрагивающая биологически неактивную часть молекулы (не отражающуюся на ее функциональной активности) говорит о степени дифференцировки не больше, чем изменчивость окрасочных или иных малосущественных для организма признаков. При этом условия сравнительные биохимические исследования приобретут большое таксономическое значение; в противном случае они могут только запутать вопрос, т. к. случайные биохимические различия создают впечатление значительной степени дифференцировки там, где ее нет.

4. Экологический анализ устанавливает степень соответствия морфо-физиологических особенностей сравниваемых форм с условиями географической среды их обитания. Однако степень этого соответствия недостаточна для правильной оценки степени эволюционной дивергенции. В качестве критерия степени эволюционной дивергенции могут быть использованы следующие показатели:

а) сравниваемые формы отличаются преимущественно фенотипически обусловленными особенностями, не закрепленными генетически;

б) особенности сравниваемых форм генетически закреплены, но они принципиально совпадают с соответствующими фенотипическими изменениями у отдельных особей исследуемого вида под воздействием аналогичных факторов среды (возможный результат ассимиляции приобретенных признаков);

в) особенности сравниваемых форм генетически закреплены и не совпадают с соответствующими фенотипическими изменениями.

Использование этих критериев может дать очень хорошие результаты, но их успешное применение требует большой экспериментальной работы по изучению реакции различных видов на изменение условий существования.

К этой же серии исследований примыкает изучение морфологической стабильности изучаемых форм. Многочисленные наблюдения показывают, что норма изменчивости популяции не остается постоянной, а колеблется вокруг некоторой средней величины. Эти колебания могут быть следствием фенотипической обусловленности признака, изменяющегося соответственно изменениям условий среды или изменениям генетической структуры популяции. Как правило, решение этого вопроса возможно только экспериментальным путем.

5. Поскольку конечная цель теоретической систематики— уловить начальные стадии эволюционного процесса, то важнейшим вопросом любого таксономического исследования следует считать установление той стадии в развитии вида, которую уже можно считать эволюционным отклонением. Является ли любое проявление морфо-физиологической дивергенции популяций эволюционным отклонением, началом эволюционного процесса? По нашему мнению, началом эволюционного процесса является лишь такая степень морфо-физиологической дивергенции, которая приводит к принципиально необратимым изменениям популяции или к изменению нормы реакции популяции на изменение условий среды. Поэтому если две формы отличаются преимущественно фенотипически обусловленными особенностями, то процесс их дивергенции не является эволюционным процессом. То же самое следует сказать и о тех очень многочисленных случаях, когда сравниваемые формы отличаются лишь генетической структурой популяции (относительное преобладание различ-

ных генотипов), но общий диапазон их изменчивости практически совпадает. Изменение диапазона изменчивости, в результате которого возникают морфологически своеобразные формы, также не всегда может рассматриваться как эволюционное отклонение, т. к. в большинстве подобных случаев возникшее изменение генетической структуры популяции может быть восстановлено изменением направления отбора в течение нескольких поколений. Количественные изменения структуры популяции могут служить важной предпосылкой к эволюционным преобразованиям, но еще не являются ими. Даже происходящее в результате изменения генетической разнородности популяции возникновение хиатуса по отдельным признакам не всегда можно рассматривать как свидетельство эволюционного сдвига, т. к. хиатус по отдельным признакам может быть уничтожен путем соответствующего отбора в течение немногих поколений.

Суждение о степени эволюционной дивергенции должно основываться на экспериментальном изучении генетической природы отличий между популяциями, установлении возможности возникновения «новых» признаков в результате аддитивного действия имеющихся в популяции генов, изучения реакции популяции в целом на изменение условий среды, изучения конкретного приспособительного значения изменения генетической структуры популяции, изучения сезонной изменчивости генетической структуры популяции.

Последний вопрос имеет особое значение. Теоретические исследования показывают, что неизбирательная элиминация, действующая на разных этапах сезонного цикла изменчивости генетической структуры популяций, приводит к резкому направленному изменению генетической структуры популяции в целом. Существуют веские теоретические основания для предположения о том, что естественный отбор работает не только как отбор мелких случайных отклонений, но и как отбор микропопуляций, сезонных генераций и других внутривидовых единиц. Теоретические расчеты показывают, что портящаяся в течение ряда лет в одно и то же время (в масштабе сезонной динамики жизнедеятельности вида) неизбирательная элиминация может привести к более существенным сдвигам в генетической структуре популяции, чем направленный отбор в течение многих сотен поколений. Экспериментальное изучение этого процесса приведет к более глубокому пониманию путей начальных стадий дивергенции, а тем самым и сущности низших таксономических категорий. Решение этой



проблемы требует разработки методики соответствующих полевых экспериментов.

6. Основой построения таксономической системы любого вида является феногеография отдельных признаков. Феногеографическое картирование дает возможность выделить группы морфологически сходных популяций и очертить их ареал. Это создает предпосылки для суждения о соответствии особенностей отдельных форм особенностям среды их обитания. Однако последнее становится возможным лишь при экспериментальном исследовании, расширяющем наши представления о биологическом своеобразии совокупности популяций, объединяемых в определенную таксономическую единицу. В некоторых случаях удается показать, что консолидация групп популяций в таксономические единицы различного ранга обязана признакам, не улавливаемым обычными методами классической систематики (скорость роста, реакция на изменение условий среды и т. д.), а признаки используемые в диагностике, являются побочным результатом внутривидовой дивергенции. В других случаях эксперимент дает возможность установить биологический смысл «бесполезных признаков».

Последовательное применение экспериментальных методов в указанном направлении дает возможность установить конкретные пути внутривидовой дивергенции, а в отдельных случаях понять причины начальных этапов макроэволюционного процесса. В тех случаях, когда определенный приспособительный признак способствует процветанию вида в пределах освоенной экологической ниши, это как правило приводит к возникновению хорошо дифференцированной формы (подвид, вид) в пределах существующего рода. Если же аналогичный признак создает возможность для увеличения числа занимаемых исходной формой экологических ниш, может возникнуть группа сходных видов — возникает новый род.

VI. В настоящее время систематика—это наука, познающая закономерности формирования таксономических форм. В ближайшем будущем она станет наукой, разрабатывающей способы создания новых форм любого ранга. В этом процессе преобразования древнейшей биологической дисциплины ведущее место должны занять экспериментальные методы исследования.