

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ
ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЗВОНОЧНЫХ
ЖИВОТНЫХ**

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ
ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЗВОНОЧНЫХ
ЖИВОТНЫХ

*Печатается по постановлению
редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР*

Ответственный редактор
член-корр. АН СССР *С. С. ШВАРЦ*

*С. С. ШВАРЦ, Л. Н. ДОБРИНСКИЙ,
В. Н. БОЛЬШАКОВ, Р. И. БИРЛОВ*

ОПЫТ РАЗРАБОТКИ МЕТОДИКИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ НАПРАВЛЕННОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЖИВОТНЫХ

В центре внимания современного эколога находится популяция. Закономерности динамики популяций во времени и пространстве есть отражение их приспособительных реакций на непрерывно меняющиеся условия среды. Приспособительные реакции популяции, с одной стороны, могут выражаться в изменении ее возрастной, генетической, половой структуры, в изменении цикличности периодических явлений и т. п., а с другой — в смене направления естественного отбора. Если в области изучения специфичности животных разного возраста, пола, поколений, микропопуляций достигнуты определенные успехи, то вопросам направленности отбора в природных популяциях со стороны экологов не уделяется еще должного внимания. Это в известной степени может быть объяснено отсутствием достаточно объективных методик, позволяющих уловить ход эволюционных преобразований популяций животных.

Изменение направления отбора, как следствие смены условий среды, приводит в конечном итоге к формированию популяций, обладающих новыми морфо-физиологическими характеристиками. Предвидеть пути становления животных будущих поколений по комплексу показателей — значит иметь ключ к сознательному изменению структуры популяций в нужную нам сторону.

Для экологической и морфо-физиологической характеристики природных популяций животных в настоящее время используются средние показатели. При этом принимаются во внимание возраст, пол и физиологическое состояние объектов изучения. Кроме средних показателей, иногда привлекается диапазон изменчивости изучаемых признаков (Никольский, Пикулева, 1958). Но ни средние показатели, ни диапазон изменчивости не дают представления о направлении развития популяции в текущий момент ее истории. По ним можно судить лишь о современном состоянии популяции, являющемся результатом ее длительного исторического развития, ее приспособления к конкретным условиям среды. Между тем, вряд ли можно сомневаться в том, что если в отдельных случаях относительная стабильность морфо-физиологических свойств популяции поддерживается отбором, то в других — популяция находится в процессе направленных преобразований. Разработка методов изучения этого процесса дала бы возможность подойти к исследованию таких вопросов, как продолжительность существования популяции в данных условиях среды, степень ее изоляции от соседних популяций, эффективность естественного отбора, скорость формирования специфических морфо-физиологических показателей и т. п.

При разработке методов решения поставленного вопроса мы исходили из следующих логических предпосылок. Если фиксируемое состояние популяции на данном этапе ее развития стабильно и эта стабильность поддерживается отбором, то изменчивость отдельных признаков животных данной популяции должна подчиняться закону нормального распределения, отклонения от средней — в сторону плюс- и минус-вариантов должны встречаться одинаково часто (в пределах статистических ошибок). Если же в текущий момент истории популяции отбор стремится изменить среднюю норму ее изменчивости, то кривые, характеризующие изменчивость отдельных признаков, не будут симметричными, так как прогрессивные (в данных условиях) варианты будут элиминироваться отбором в относительно меньшем числе и наоборот. Таким образом, изучение симметричности кривых изменчивости отдельных признаков дает основание для суждения о направлении отбора, т. е. дает возможность судить о том, в какой степени фиксируемые нами свойства популяции стабильны и каковы вероятные изменения популяции в будущем.

Для выражения асимметричности кривых распределения пользуются показателем косости A , который определяется по формуле

$$A = \frac{(x - \bar{x})^3}{n \sigma^3},$$

где \bar{x} — среднее значение признака.

Если распределение вытянуто в сторону положительных значений, то $A > 0$, в противоположной ситуации $A < 0$ (максимально возможная асимметрия ± 1). Достоверность A вычисляется по формуле

$$t = \frac{A}{m}, \text{ где } m = \sqrt{\frac{6}{n}}.$$

Анализ нашего материала показал, что в природе, наряду с симметричными кривыми, весьма часто встречаются и асимметричные. Последнее может свидетельствовать о том, что популяция в текущий момент ее истории находится в состоянии направляемого отбором преобразования.

Учитывая, что подобный подход к оценке биологических особенностей природных популяций применяется впервые, в качестве объектов исследования были выбраны хорошо изученные в нашей лаборатории виды грызунов и птиц (полевка-экономка, узкочерепная полевка, полевка Миддендорфа, красная полевка, водяная крыса, ондатра, полярная и речная крачки и желтая трясогузка).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Наши материалы по грызунам субарктических популяций сведены в табл. 1. Их анализ мы начнем с данных по относительному весу сердца. В ряде работ сотрудников нашей лаборатории (Шварц, 1959, 1963; Копейн, 1959; Большаков, 1962) показано, что у наиболее полно приспособившегося к обитанию в условиях Субарктики грызуна — обского лемминга — относительный вес сердца значительно больше, чем у южных грызунов сопоставимых размеров. Из других грызунов Субарктики сердечный индекс повышен только у полевки Миддендорфа, а у остальных видов он не больше, чем у южных форм. Отсюда можно предполагать, что у более молодых колонизаторов тундры процесс увеличения сердца еще не завершился и идет в настоящее время. Если наше предположение правильно, то распределение относительного веса сердца должно

Таблица 1

Распределение различных признаков у грызунов Субарктики

Показатель	<i>M. oeconomus</i>	<i>M. gregalis</i>	<i>M. middendorfi</i>	<i>C. rutilus</i>	<i>A. terrestris</i>	<i>O. zibethica</i>	
Относительный вес сердца, %	\bar{n}	252	363	114	197	84	
	\bar{x}	5,2 ± 0,05	5,8 ± 0,05	6,4 ± 0,11	7,3 ± 0,08	4,2 ± 0,05	130
	t_A	+0,53 ± 0,15 3,5	+0,58 ± 0,12 4,8	+0,90 ± 0,23 3,91	+0,48 ± 0,17 2,8	+0,21 ± 0,27 0,78	3,8 ± 0,02 + 0,85 ± 0,21 4,05
Относительный вес печени, %	\bar{n}	270	360	109	192	86	
	\bar{x}	55,4 ± 0,7	52,9 ± 0,5	51,4 ± 0,8	56,0 ± 0,8	40,6 ± 0,9	127
	t_A	+0,15 ± 0,15 1,0	+0,30 ± 0,13 2,3	+0,12 ± 0,23 0,5	+0,022 ± 0,18 0,12	+0,69 ± 0,26 2,6	36,4 ± 0,63 +0,07 ± 0,22 56
Количество эмбрионов	\bar{n}	138	150	48	53	47	
	\bar{x}	7,63 ± 0,16	9,05 ± 0,19	7,71 ± 0,28	8,21 ± 0,28	9,12 ± 0,22	56
	t_A	-0,15 ± 0,21 0,71	± 0,026 ± 0,2 0,13	+0,92 ± 0,35 2,63	+0,84 ± 0,34 2,47	+0,47 ± 0,36 1,34	9,11 ± 0,26 +0,33 ± 0,33 1,0

Таблица 2

Меры косоности *A* кривых распределения общего веса и индексов внутренних органов у полярной крачки (*S. paradisaea* Pontopp.)

Показатель	\bar{n}	M	A	t_A
Остров Каменный (74° с. ш.)				
Вес тела, г	65	109,0 ± 0,89	+0,58 ± 0,34	1,7
Индекс сердца, ‰	66	14,6 ± 0,16	+0,55 ± 0,3	1,83
Индекс печени, ‰	65	52,6 ± 0,6	+0,28 ± 0,3	0,93
Южный Ямал (67° с. ш.)				
Вес тела, г	24	94,0 ± 1,26	-0,47 ± 0,5	0,94
Индекс сердца, ‰	24	13,2 ± 0,26	+0,35 ± 0,5	0,7
Индекс печени, ‰	22	44,2 ± 1,2	+0,33 ± 0,52	0,63

быть асимметричным и вытянуто в сторону положительных значений. Как видно из табл. 1, у всех видов показатель асимметрии A положителен и, за исключением одного вида, асимметричность распределения достоверна.

Все сказанное в отношении мышевидных грызунов справедливо и для птиц. В условиях Субарктики асимметрия относительного веса сердца у двух изученных нами видов положительна. Причем у желтой трясогузки достоверность ее очень высокая (табл. 2 и 3).

Таблица 3

Меры косости A кривых распределения общего веса и индексов внутренних органов у желтой трясогузки *Motacilla flava* L. (окрестности пос. Лабытнанги)

Показатель	n	M	A	t_A
Вес тела, г	58	$16,8 \pm 0,13$	$+0,60 \pm 0,1$	6,0
Индекс сердца, ‰	45	$14,3 \pm 0,22$	$+0,56 \pm 0,12$	4,7
Индекс печени, ‰	44	$48,0 \pm 3,3$	$-0,17 \pm 0,37$	0,46

Столь же показательны и данные по географической изменчивости меры косости. При изучении географической изменчивости индекса сердца у красной полевки на Урале — от наиболее южных до наиболее северных популяций — были показаны закономерные изменения этого признака. Так, красные полевки севера таежной и тундровой зон отли-

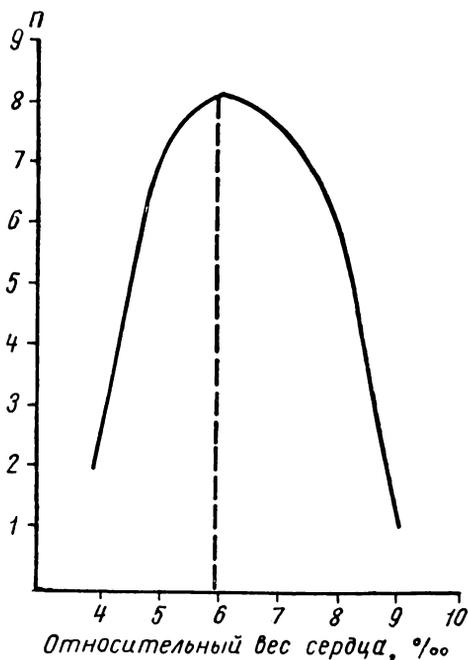


Рис. 1. Распределение относительного веса сердца *Clethrionomys rutilus* (самцы из северной тайги, 61–63° с. ш.). $n=44$; $M=6,2$; $A=+0,96 \pm 0,12$; $t_A=8,0$.

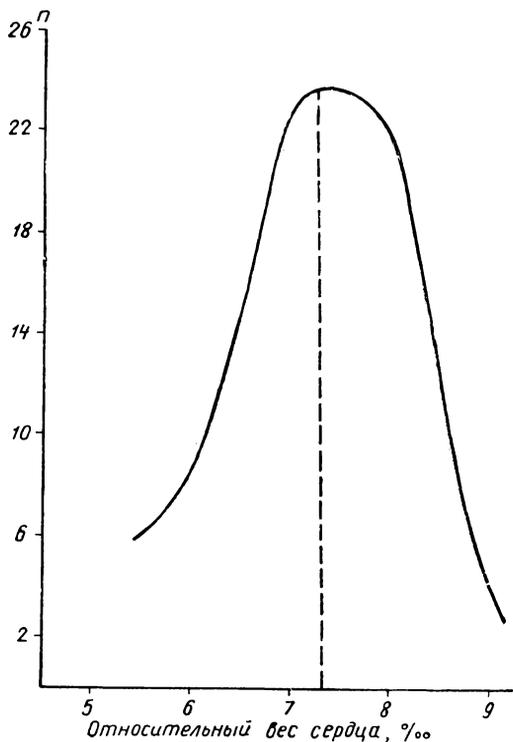


Рис. 2. Распределение относительного веса сердца *Cl. rutilus* (самцы, п-ов Ямал). $n=197$; $M=7,3$; $A=+0,48 \pm 0,17$; $t_A=2,8$.

Относительный вес печени некоторых видов птиц, млекопитающих и амфибий субарктических и более южных популяций, %

(по данным С. С. Шварца, 1959; Л. Н. Добринского, 1962, В. Е. Берегового, 1963)

Вид	Север	Юг
Птицы		
<i>Anas penelope</i>	32,8	17,1
<i>A. platyrhyncha</i>	35,0	29,7
<i>Larus ridibundus</i>	37,2	35,4
<i>Aesalon columbarius</i>	28,0	24,4
<i>Corvus corone</i>	40,2	36,2
<i>Pica pica</i>	29,3	32,0
<i>Motacilla alba</i>	42,8	37,4
<i>M. citreola</i>	47,9	39,6
<i>M. flava</i>	48,8	33,2
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	62,2	41,6
<i>Turdus pilaris</i>	54,1	33,2
<i>T. musicus</i>	48,9	38,8
<i>Oenanthe oenanthe</i>	48,1	35,8
<i>Luscinia svecica</i>	42,8	34,3
<i>Riparia riparia</i>	54,3	34,3
<i>Accipiter gentilis</i>	28,0	24,4
Млекопитающие		
<i>Sorex araneus</i>	69,0	60,3
<i>Microtus oeconomus</i>	63,0	53,0
<i>Clethrionomys rutilus</i>	64,0	58,0
Амфибии		
<i>Rana terrestris</i>	76,0	33,7
<i>Hynobius Keyserlingi</i>	147,0	91,0

чаются большим сердечным индексом (Большаков, 1962, 1965). При изучении кости оказалось, что у красных полевок севера таежной зоны (Коми АССР) $A = +0,96$ при достоверности 8,0, у тундровых полевок, соответственно, +0,48 и 2,8 (рис. 1 и 2). Таким образом, отбор у красных полевок, обитающих вблизи северной границы ареала, идет по пути сохранения особей с наиболее крупным сердцем.

Рассматривая в интересующем нас плане другой признак — относительный вес печени,— необходимо иметь в виду характер географической изменчивости этого показателя. Многочисленные специальные наблюдения сотрудников нашей лаборатории показали, что почти без исключения у всех изученных наземных позвоночных (млекопитающих, птиц, амфибий) с продвижением на север индекс печени возрастает (Шварц, 1963; Добринский, 1962; Береговой, 1963). Данные табл. 4 подтверждают сказанное и позволяют считать повышенный относительный вес печени одной из наиболее четко выраженных особенностей животных субарктических популяций. В данном случае можно предполагать, что мы имеем дело со стабилизировавшимся признаком, распределение которого должно быть близким к нормальному. Обращаясь к табл. 1, мы видим, что у четырех видов симметричность распределения почти идеальная (ондатра, красная полевка, полевка Миддендорфа, полевка-экономка), у одного вида (узкочерепная полевка) отмечается положительная асимметрия, но выражена она довольно слабо

($A = +0,3$) и лишь для водяной крысы характерна положительная косость, достоверность которой довольно высокая ($t = 2,6$).

У птиц как на юге, так и на севере распределение относительного веса печени практически нормальное (см. табл. 2 и 3).

У большинства грызунов в условиях Субарктики повышается плодовитость. В качестве примера можно указать на красную полевку, у которой увеличение плодовитости на Севере четко выражено (на одну

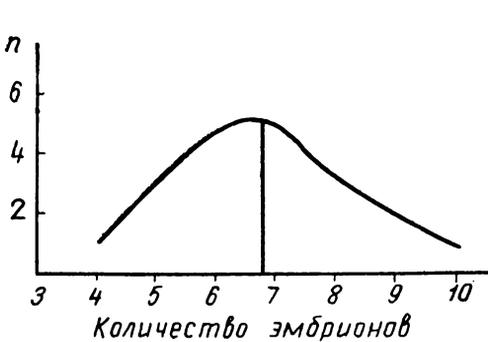


Рис. 3. Распределение количества эмбрионов *Cl. rutilus* (юг).
 $M = 6,84$; $A = +0,44 \pm 0,56$; $t_A = 0,79$.

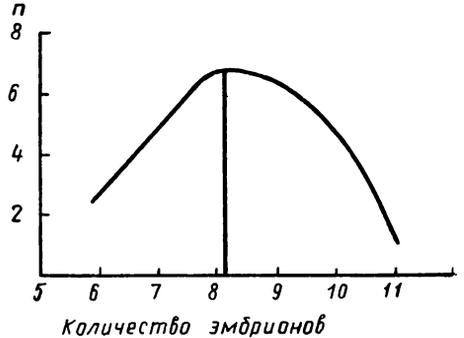


Рис. 4. Распределение количества эмбрионов *Cl. rutilus* (север).
 $M = 8,21$; $A = +0,84 \pm 0,34$; $t_A = 2,47$.

самку 6,84 эмбриона — юг, 8,21 — север). Это может свидетельствовать о том, что приспособление красной полевки к условиям существования на Крайнем Севере идет по линии увеличения плодовитости. Изучение косости показывает, что данный процесс еще не завершен. Для сравнения нами взяты красные полевки из Башкирии и с п-ова Ямал (рис. 3 и 4). Если у башкирских полевок «косость» невелика ($A = +0,44$), а ошибка даже превышает значение этого показателя ($\pm 0,56$), то данные, полученные для ямальских полевок, в достаточной мере достоверны ($A = +0,84$, $t = 2,47$).

У видов, отличающихся в условиях севера наиболее высокой плодовитостью (см. табл. 1), асимметрия отсутствует, а у других она положительная. В первом случае мы вправе говорить о стабилизации этого признака, во втором — о том, что значение признака увеличилось, но еще не достигло оптимального уровня для данных условий. И здесь теоретические предпосылки полностью согласуются с фактами. В связи с этим следует отметить, что у видов, отличающихся на севере максимальной плодовитостью и нормальным распределением количества эмбрионов, в более южных широтах плодовитость значительно ниже, а асимметрия рассматриваемого показателя (рис. 5, 6) отрицательная.

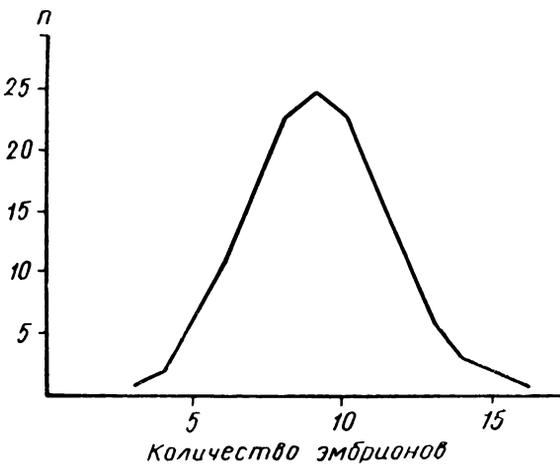


Рис. 5. Распределение количества эмбрионов *M. gregalis* (север).
 $M = 9,05$; $A = +0,02 \pm 0,2$; $t_A = 0,13$.

Подтвержен географический закон о том, что значение признака увеличилось, но еще не достигло оптимального уровня для данных условий. И здесь теоретические предпосылки полностью согласуются с фактами. В связи с этим следует отметить, что у видов, отличающихся на севере максимальной плодовитостью и нормальным распределением количества эмбрионов, в более южных широтах плодовитость значительно ниже, а асимметрия рассматриваемого показателя (рис. 5, 6) отрицательная.

Подтвержен географический закон

ческой изменчивости не только показатель асимметрии распределения относительного веса внутренних органов, но и такого признака, как вес тела. Подтвердим сказанное двумя примерами. Показатель асимметрии для общего веса тела полярных крачек с о-ва Каменного (74° с. ш.) равен +0,58, а для этого же признака птиц из района фактории Хадьты (67° с. ш.) он равен —0,47. Это показывает, что среди крачек первой популяции особи, вес которых отклоняется в большую сторону от среднего значения, встречаются чаще, чем особи с отклонениями данного показателя в меньшую сторону. Для крачек более южной — хадьтинской популяции характерна противоположная картина. Биологический смысл отмеченного факта может

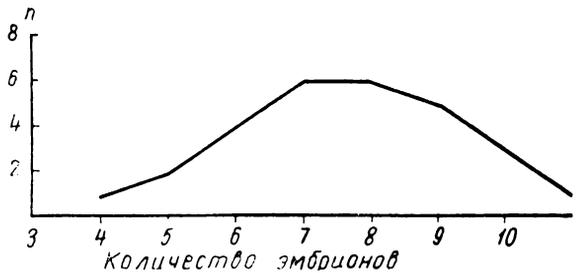


Рис. 6. Распределение количества эмбрионов у *M. gregalis* (юг).
 $M=7,7$; $A=-0,84\pm 0,44$; $t_A=1,91$.

быть истолкован следующим образом. В популяции, наряду с массой особей, имеющих значение изучаемого признака, близкое к его среднему арифметическому, встречается небольшое количество птиц, уклоняющихся в меньшую или большую стороны — тех и других примерно поровну (нормальный закон распределения). В тех случаях, когда крупные раз-

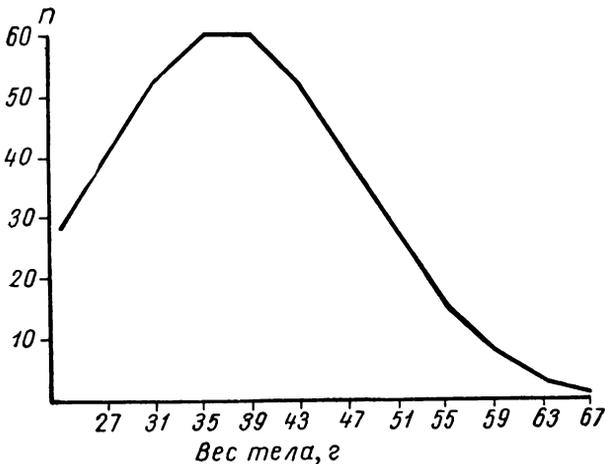


Рис. 7. Распределение веса тела у *M. gregalis* (север).
 $n=442$; $M=36,7$; $A=+0,64\pm 0,12$; $t_A=5,33$.

меры дают птицам какие-либо преимущества в борьбе за существование, отбором будут отсеиваться наиболее мелкие особи. В этом случае кривая распределения будет иметь положительную косость ($A>0$).

В противоположной ситуации, когда отбор действует в направлении элиминации более крупных особей (мелкие птицы сохраняются), $A<0$ (отрицательная косость).

Не менее показательны и данные по узкочерепной полевке.

Средний вес тела у зверьков южной популяции составляет 33,88 г, мера косости этого признака равна $-0,34\pm 0,32$ (при достоверности 1,1). В то же время полевки, обитающие у северной границы их ареала, обладают более высоким общим весом тела (36,7 г), а асимметричность его распределения положительна (рис. 7).

РЕЗЮМЕ

Предварительные результаты изучения направления изменчивости отдельных признаков животных диких популяций позволяют нам гово-

речь о том, что рекомендуемый метод может быть использован для исследования самых первых стадий микроэволюционного процесса, а также темпов преобразования популяций в разных условиях среды. Создается также возможность для выяснения вопроса о скорости эволюционных изменений отдельных признаков животных. С другой стороны, описанный метод может иметь важное значение и при решении некоторых практических вопросов. В частности, он дает возможность обнаружить самые первые морфо-физиологические сдвиги, происходящие у животных в процессе акклиматизации, еще до того, как изменятся средние показатели.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н. Закономерности индивидуальной и географической изменчивости полевок рода *Clethrionomys*. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1962.
- Большаков В. Н. Материалы по сравнительному изучению географической изменчивости интерьерных признаков близких видов полевок.—Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, вып. 38.
- Береговой В. Е. Закономерности географической изменчивости и внутривидовая систематика птиц (на примере трех видов рода *Motacilla*). (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1963.
- Добринский Л. Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. (Автореф. канд. дисс.). Свердловск, 1962.
- Копейн К. И. Некоторые интерьерные особенности большой узкочерепной полевки и обского лемминга.—Тр. Уральского отд. МОИП, 1959, вып. 2.
- Никольский Г. В., Пикuleва В. А. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов.—Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 7.
- Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно *Microtamias*) к условиям существования в Субарктике.—Тр. Салехардского стационара УФАН СССР, 1959, вып. 1.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике.—Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1963, вып. 33.
-