

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ**

СВЕРДЛОВСК
1966

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
У Р А Л Ь С К И Й Ф И Л И А Л

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

ТРУДЫ ВСЕСОЮЗНОГО СОВЕЩАНИЯ

СВЕРДЛОВСК
1965

ОТ РЕДАКЦИИ

С 28 по 31 января 1964 г. в Свердловске при Институте биологии Уральского филиала АН СССР проходило совещание по проблеме «Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция». Организаторы совещания имели в виду обсудить современное состояние учения о микроэволюции и внутривидовой изменчивости и наметить конкретные пути его дальнейшего развития. Особое внимание уделено обсуждению возможных путей экспериментального исследования микроэволюционного процесса в природных условиях и разработке методов воздействия на количественный и качественный состав природных популяций разных видов животных.

Задача совещания успешно решена. Представленные доклады и сообщения дают достаточно полное представление как о направлении теоретической разработки проблемы микроэволюции в целом, так и о характере частных исследований, цель которых — накопление конкретного материала и совершенствование методики изучения начальных стадий эволюционного процесса. Заключительная дискуссия показала, что современная зоология (в частности, экология) вышла на новый рубеж. Проблема овладения микроэволюционным процессом (преобразование популяций) становится практической программой исследований.

Настоящий сборник включает доклады и расширенные сообщения участников совещания. Редакция надеется, что его появление будет способствовать дальнейшему развитию исследований в одном из основных направлений теоретической биологии.

Совершенно естественно, что по такой сложнейшей проблеме, как проблема эволюции, нет и не может быть единого мнения. Это нашло отражение и в публикуемых статьях. Взгляды разных исследователей по принципиальным вопросам: соотношение клинальной изменчивости и подвидов, зоогеографические правила, объем вида и т. д. — во многом различны (см., например, статьи П. В. Терентьева, Е. И. Лукина, С. С. Шварца, А. А. Любичева и др.). Редакция считает это не только естественным, но и полезным, памятуя о том, что в спорах рождается истина. В некоторых докладах обсуждаются вопросы, разработка которых находится еще в самом начале (соотношение хронографической и географической изменчивости, принципы анализа динамики возрастной структуры популяций мелких млекопитающих, пути эволюционных преобразований популяций в разных классах позвоночных и др.). Недостаток экспериментального материала в таких случаях авторы пытаются компенсировать созданием рабочих гипотез, стимулирующих дальнейшие исследования. Редакция считает включение подобных работ в сборник вполне оправданным, так как они отражают нормальный ход развития новых теоретических представлений.

Совещание оказалось полезным и для унификации терминологии в новых направлениях исследований. Прделанная в этом смысле работа в разной форме проявляется в большинстве статей сборника. Тем не менее, не во всех случаях нам удалось найти общее решение. Так, например, «numerical taxopomy» одни авторы предпочитают переводить «нумерическая» таксономия, другие — «числовая», третьи — «количественная». В подобных случаях редакция сочла возможным примириться с номенклатурным разнобоям, полагая, что он исчезнет по мере дальнейшего развития исследований и уточнения смысла понятий.

Мы надеемся, что выход в свет настоящего сборника окажет стимулирующее влияние на изучение проблем эволюционного учения и на изыскание путей внедрения результатов теоретических исследований в практику.

Ответственный редактор
доктор биол. наук С. С. Шварц

С. С. Шварц

Институт биологии Уральского филиала АН СССР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ НАЧАЛЬНЫХ СТАДИЙ МИКРОЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

(Постановка проблемы)

ИСХОДНЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

В последние годы резко усилился интерес к проблемам систематики. Происходит своеобразная переоценка теоретических ценностей. Ставятся под сомнение казавшиеся незыблемыми постулаты как старой, классической, так и «новой» систематики; шаталась концепция подвида — одна из основ внутривидовой систематики, делаются попытки полностью формализовать само творчество ученого-систематика («количественная таксономия» — «numerical taxonomy»). 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.

Интенсивное исследование теоретических основ систематики привело к противоречию между концепцией подвида и учением о клинальной изменчивости. В этом противоречии, как в фокусе, сконцентрировались основные трудности современных представлений о механизмах внутривидовой дифференциации. Анализ этого противоречия является поэтому исключительно удобной исходной позицией для разработки программы экспериментального исследования проблем микроэволюции.

Становится все более ясным, что явление клинальной, постепенной, изменчивости несравненно более широкое, чем это представлялось во времена подготовки к печати знаменитого сборника «Новая систематика» («The New Systematics», 1940). Отсюда вывод: границы между подвидами

произвольны и не отражают действительной картины внутривидовой изменчивости, а следовательно, и сами подвиды — это не реальные явления природы, а созданные теоретиками условные таксономические единицы.

С другой стороны, в это же самое время на различном материале было показано, что различные признаки распределяются в пределах ареала вида независимо (границы распространения отдельных признаков в ареале вида различны). Структура вида, отраженная в системе подвидов, будет, следовательно, совершенно различной в зависимости от того, какая группа признаков используется при описании подвидов, а следовательно, и вся система искусственной (Береговой и Данилов, 1964). Вывод тот же: подвиды — условные категории, обычно бесполезные, иногда — вредные. К подобному выводу приходят зоологи различного профиля, хотя и выражают его в разной форме (см. Шварц, 1963а).

Критическое отношение к подвидам вытекает из объективных законов внутривидовой изменчивости, открытых в недавнее время, хотя сами эти законы далеко не всегда правильно понимаются и правильно используются. Концепции подвидов сильно вредит и бездумное «подвидотворчество», основанное на непонимании общих закономерностей внутривидовой изменчивости. Это очень важно, но еще важнее то неоспоримое обстоятельство, что даже безукоризненно грамотное использование современных концепций не отражает внутривидовую структуру вида в системе подвидов.

Казалось бы, надо отказаться от использования понятия «подвид», но... подвиды существуют.

Телеутка, различные формы благородного оленя (марал, изюбрь, вапити...), гризли и бурый медведь, северные и южные формы узкочерепной полевки... Вряд ли найдется зоолог, который решился бы отрицать, что эти и многие им подобные столь своеобразные формы вида не заслуживают чтобы быть как-то названными. Совершенно ясно, что их существование отражает какую-то важную специфику внутривидовой изменчивости и микроэволюционного процесса. С другой стороны, вряд ли найдется сейчас биолог, который решился бы отрицать, что процесс видообразования связан с таким преобразованием группы популяций исходного вида, которое по самой сути является микроэволюционным процессом. Формы, в которых этот процесс находит материализацию, в которых он воплощается, обязательно должны быть номенклатурно закреплены. Следовательно, если бы подвидов не существовало, их следовало бы выдумать. Если так, казалось бы все дело в том, чтобы углубить изучение различных проявлений внутривидовой изменчивости — и выделение подобных «настоящих» подвидов обеспечено. Так ли это?

В последние два десятилетия для изучения подвидов были подключены новые, прогрессивные методы исследования. Хромосомный анализ, изучение групп крови, химии энзимов, жиров, нуклеиновых кислот, электрофорез, цитофизиологическая методика, иммунобиологическая диагностика, изучение структуры гемоглобина, изучение эколого-физиологических и морфо-физиологических особенностей животных. Все это сейчас привлекается для характеристики различных форм вида.

Новая техника пришла на помощь и тем исследователям, которые предпочитают пользоваться классическими признаками (размеры и пропорции тела, окраска): спектрофотометрия, аллометрия, корреляционные плеяды — все это облегчает объективную оценку морфологических различий между популяциями. Много сделано для понимания механизмов репродуктивной изоляции (сонограммы). Значительно продвинулось вперед изучение механизмов генетико-автоматических процессов и генетического полиморфизма популяций самых различных видов животных (исследование эпигенетического полиморфизма).

Наконец, именно в последние годы сделаны исключительные успех в изучении проявлений внутривидовой изменчивости самых различных видов, позволяющие сознательно подходить и к оценке межпопуляционных различий.

Сказанное ни в коем случае не следует рассматривать как попытку анализа современных достижений в методике таксономических исследований. Мне казалось важным показать, что прогресс теории внутривидовой изменчивости не соответствует прогрессу техники исследований и, в сущности, привел к значительной доле пессимизма, граничащего с нигилизмом. В самом деле, мы теперь знаем, например, что разные географические формы вида могут отличаться такими «тонкостями», как соотношение натрия и калия в эритроцитах, но о соотношении клинальной изменчивости и подвигов в структуре вида мы понимаем, пожалуй, не больше, чем предшествующее поколение зоологов. Положение, пожалуй, даже ухудшилось, так как теперь абсолютно ясно, что статистические достоверные различия могут быть обнаружены между любыми популяциями, а это еще больше увеличило трудности при определении границ между формами, заслуживающими выделения в подвиды. Мне кажется, что прогресс в рассматриваемой важнейшей области теоретической биологии невозможен до тех пор, пока мы не поставим главного вопроса: чего мы ждем от внутривидовой систематики? Является ли внутривидовая систематика средством описания внутривидового многообразия и внутривидовой изменчивости, или отражает пути освоения видом различной физико-географической среды и является средством описания тех процессов, которые приводят к изменению видовой специфики?

Рассмотрение внутривидовой систематики просто в качестве средства описания изменчивости вида не только суживает ее задачи, но и приводит к имманентным противоречиям. Для описания внутривидового разнообразия достаточно формального критерия (75%). Однако при этом внутривидовая систематика отражает не существующие в природе явления и процессы, а степень их изученности. Это вытекает из неравномерности изменчивости разных признаков. Чем больше изученность вида, тем больше признаков используется для характеристики его изменчивости и границы подвидов неизбежно изменяются.

Мы приходим к выводу, что в основу выделения подвидов должна быть положена специфическая эволюционная судьба, специфические эволюционные тенденции части вида, определяющиеся специфической средой их обитания, в процессе освоения которой рассматриваемая часть вида и приобретает свои специфические особенности.

Указанный критерий работает лишь в совокупности своих элементов. Это стоит подчеркнуть, так как большинство авторов, критикующих современную концепцию подвида, считает определяющим критерием самостоятельность эволюционной судьбы группы популяций, но делает отсюда категорический вывод о том, что выделения в подвиды заслуживают лишь изолированные популяции (как бы ничтожны не были их отличия), поскольку сама по себе их изоляция гарантирует специфичность их судьбы. Мы считаем эту точку зрения неверной. В большинстве подобных случаев формирование специфических особенностей изолированных популяций полностью определяется генетико-автоматическими процессами и ведет к эволюционным тупикам (исключение представляют многочисленные случаи, когда изоляция сопровождается существенным изменением среды обитания животных).

Генетико-автоматические процессы играют важную роль и в дивергенции популяций, специфические особенности которых обязаны специфическим условиям среды, но здесь они не имеют самостоятельного значения

и подчинены более общим закономерностям, определяющим соответствие морфо-физиологических особенностей животных условиям среды их обитания¹. Развиваемая точка зрения приводит к пересмотру важных теоретических представлений, казавшихся до недавнего времени очевидными.

Многие авторы, критически относящиеся к современному состоянию внутривидовой систематики, говорят примерно так: чтобы обоснованно выделять подвиды, необходимо договориться, какой степени различий следует придавать таксономическое значение. Это положение кажется бесспорным, но в действительности оно далеко не бесспорно.

Установление степени эволюционной дифференцировки сравниваемых форм исключительно на основании степени их морфологических или физиологических различий невозможно, так как 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.

Становится ясным, что должен быть найден какой-то иной подход к оценке различий между отдельными формами, основанный на достаточно ясном, четко сформулированном критерии степени внутривидовой дифференциации. Мы предлагаем следующее решение этого важнейшего вопроса.

Поскольку конечная цель теоретической систематики — отразить начальные стадии эволюционного процесса, то важнейшим вопросом любого таксономического исследования следует считать установление той стадии в развитии вида, которую уже можно считать эволюционным уклонением. Является ли любое проявление морфо-физиологической дивергенции популяций эволюционным уклонением, началом эволюционного процесса? Нам кажется, что на этот вопрос может быть дан только отрицательный ответ. Известно большое число примеров обратимости внутривидовых преобразований (эволюция же необратима на всех ее этапах). Этого и следовало ожидать. Внутривидовая дифференциация отражает процесс приспособления вида к разным условиям существования, эволюционная дивергенция — производный результат этого процесса. Поэтому нет никаких оснований ставить знак равенства между внутривидовой экологической и морфо-физиологической дифференциацией и эволюционной дивергенцией.

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 формы отличаются преимущественно фенотипически обусловленными особенностями, то процесс их дивергенции не является эволюционным. То же самое следует сказать и о многочисленных случаях, когда сравниваемые формы отличаются лишь генетической структурой популяции (относительное преобладание различных генотипов), но общий диапазон их изменчивости практически совпадает. Даже происходящее в результате изменения генетической разнородности популяции возникновение хиатуса по отдельным признакам не всегда можно рассматривать как свидетельство эволюционного сдвига, так как это изменение может быть уничтожено путем отбора в течение немногих поколений (Шварц, Покровский, 1964).

¹ Крайняя ограниченность представлений о генетико-автоматических процессах, как самостоятельном факторе эволюции, была ясна уже первым исследователям этого вопроса (обзор литературных данных, см. Sheppard, 1959). Тем более удивительно, что еще до сих пор находятся авторы, отстаивающие эту явно устаревшую точку зрения.

Правомочность такой постановки вопроса подтверждается следующей группой фактов.

1. В определенных условиях среды восстанавливается облик давно «исчезнувших» подвидов (Walvius, 1961).

2. При изменении условий среды нередко наблюдается изменение подвидовых особенностей: один подвид «превращается» в другой (сводку данных см. Шварц, 1959, 1963а).

3. В процессе акклиматизации происходят такие изменения морфо-физиологических особенностей животных, которые по своему масштабу соизмеримы с отличиями между «хорошими» подвидами (Шварц, 1962; Шапошников, 1958).

4. В условиях эксперимента под влиянием искусственного отбора удается в течение нескольких поколений изменить среднюю норму изменчивости популяций. Возникающие при этом изменения также соизмеримы с отличиями между подвидами (Шварц, Покровский, 1964).

5. В условиях эксперимента удается изменить не только морфологические, но и общие биологические особенности популяции (Pimental, 1963).

Таким образом, все неопишуемое (в буквальном значении этого слова) разнообразие конкретных форм внутривидовой изменчивости может быть подразделено на две принципиально различные категории: обратимые и необратимые. В популяциях, характеризующихся принципиально необратимыми особенностями, материализуется эволюционный процесс, и уже по одному этому они заслуживают номенклатурного обособления. Это, нам кажется, свидетельствует в пользу целесообразности использования принципа обратимости при разработке теоретических основ внутривидовой систематики. Однако этот принцип может оказаться полезным и для более подробного анализа внутривидовых категорий. Можно надеяться с его помощью разработать принципиальную схему внутривидовых преобразований. В качестве первого приближения мы предлагаем следующие критерии степени внутривидовой дифференциации.

1. Сравнимые формы отличаются преимущественно фенотипически обусловленными особенностями, не закрепленными генетически.

2. Особенности сравнимых форм генетически закреплены, но они принципиально совпадают с соответствующими фенотипическими изменениями, возникающими у отдельных особей исследуемого вида под воздействием аналогичных факторов среды (возможный результат ассимиляции приобретенных признаков).

3. Особенности сравнимых форм генетически закреплены и не совпадают с соответствующими фенотипическими изменениями. Можно было бы привести большое количество примеров, показывающих, что подобный подход к проблеме внутривидовой изменчивости действительно означал бы принципиальную возможность сознательной оценки подвидовых различий¹, создал бы предпосылки для изучения самого процесса микроэволюции (сейчас мы изучаем преимущественно результат этого процесса). Однако реализация этой возможности требует очень большой работы по изучению реакций разных форм животных на изменение условий среды, очень большой экспериментальной работы. Рассмотрим основные перспективы этого направления исследований.

¹ Попытка в этом направлении сделана нами при анализе путей приспособления млекопитающих к условиям существования на Крайнем Севере (Шварц, 1963).

БЛИЖАЙШИЕ ПЕРСПЕКТИВЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ МИКРОЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

1. Изучение относительной роли фенотипических и генотипических механизмов в формировании дискриминантных особенностей популяций

Непосредственная экспериментальная проверка степени генетической закрепленности отдельных признаков популяций связана со значительными трудностями. Поэтому выбору направления соответствующих экспериментов должен предшествовать анализ внутривидовой изменчивости сравниваемых форм.

Косвенным указанием на фенотипическую обусловленность особенностей популяций (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 генетической разнородности популяций дает изучение диапазона изменчивости различных групп признаков.

Диапазон изменчивости является самостоятельным приспособительным признаком популяций, но при прочих равных условиях признаки, более чутко реагирующие на изменение условий среды, 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 повышенной генетической разнородности популяций. Об этом же говорит и резко выраженная биотопическая изменчивость и, особенно, изменение средней нормы изменчивости популяции по годам (разным аспектам этой проблемы посвящены в настоящем сборнике статьи Л. Я. Топорковой, В. Г. Ищенко и др.).

При применении обычных методов исследования популяция представляется гомогенным целым, свойства которого стойко повторяются из года в год. Это создает видимость строгой генетической закрепленности основных ее особенностей. Однако сейчас можно было бы привести большую серию исследований, выполненных в разных странах, которые показывают, что во многих случаях дискриминантные признаки даже «хороших» подвидов являются простым следствием своеобразных условий среды их обитания. Некоторые авторы (см., например, Sokal, 1962), отдавая себе отчет в сложности определения относительной роли фенотипических и генотипических механизмов в становлении отличительных особенностей отдельных форм, предлагают отказаться от применения обычных таксонов и заменяют их безответственным термином «фенон» с указанием на степень различий между сравниваемыми формами в процентах (!). Подобный пессимизм, ведущий к подрыву основ систематики и исключающий возможность использования выводов таксономических исследований для изучения микроэволюционного процесса, ничем не оправдан. Однако само возникновение в современной систематике подобных ультралигилистических теорий симптоматично. Оно показывает, что без разработки методов, позволяющих оценить относительное значение фенотипических и генотипических механизмов в формировании отличительных особенностей популяций, прогресс в теоретической систематике и микроэволюционном учении невозможен.

Понятно, что испытывать степень генетической закрепленности отдельных признаков у большого числа видов без разбора — задача совершенно

невыполнимая. Однако, пользуясь наводящими указаниями, подобными только что перечисленным, можно и нужно изучить генетический механизм отличий между популяциями в некоторых типичных случаях (отличия в размерах, в окраске, пропорциях тела, плодовитости, скорости полового созревания у изолированных популяций, у популяций, обитающих в резко различных условиях среды, и т. п.). Накопление подобного рода данных создаст предпосылки для разработки теории, позволяющей предвидеть генетический характер различий между конкретными формами в разных природных ситуациях. Для развития учения о начальных стадиях эволюционного процесса это имело бы принципиальное значение.

Методика проведения экспериментов в рассматриваемом направлении сводится к наблюдениям при разведении животных в неволе (Шварц, Копеин, Покровский, 1963), экспериментальной акклиматизации и изучению корреляционных связей в развитии разных признаков. Последнее требует нескольких дополнительных замечаний. При сравнении близких форм необходимо различать «первичные различия» 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 определяется условиями их существования; поэтому и все с ним коррелятивно связанные признаки — не более чем широко распространенные модификации. Лишь 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 без применения специальных экспериментов. В настоящее время достаточно хорошо изучена зависимость частных морфологических особенностей животных от их размеров тела или скорости роста (аллометрические зависимости). Но это лишь начало интереснейшей работы. Известно, например, что форма черепа быков в значительной степени определяется размерами рогов. Следовательно, все факторы внешней среды, которые определяют размеры рогов, будут влиять и на форму черепа — важнейший таксономический признак. Ясное понимание подобных закономерностей — одна из важнейших предпосылок к правильному пониманию сущности очень многих проявлений внутривидовой изменчивости.

2. Опыты по внутривидовой гибридизации

С наибольшей полнотой генетическая природа межпопуляционных различий может быть изучена при проведении опытов по внутривидовой гибридизации. При этом особое значение имеет исследование следующих вопросов: полигенная или моногенная обусловленность дискриминантных признаков (их роль в процессе формообразования и закономерности распространения в ареале вида совершенно различны), диапазон изменчивости гибридных популяций разных поколений, скорость поглощения признаков одной из исходных форм в процессе обратного скрещивания. Решение этих и аналогичных вопросов имеет принципиальное значение для познания природы подвидов (Смирнов, Покровский, Шварц, 1962; Овчинникова, ст. в настоящем сборнике; Павлинин, ст. в настоящем сборнике), а в ряде случаев они приобретают и исключительное практическое значение (Павлинин, 1964).

С другой стороны, опыты по внутривидовой гибридизации — единственный путь изучения начальных стадий репродуктивной изоляции, уста-

новления степени наследственной совместимости сравниваемых форм (наиболее объективный показатель степени физиологической дивергенции).

Комплексные гибридологические исследования, проведенные на экспериментальных популяциях, служат предпосылкой и для анализа относительной роли метизации в проявлении географической изменчивости животных и для определения действительной зоны гибридизации подвидов, которая может быть значительно шире ее фенотипического проявления. (Шварц, 1959).

Наконец, именно гибридизационные опыты могут с наибольшей ясностью указать на самостоятельность или несамостоятельность судьбы отдельных популяций, так как только результаты внутривидовой гибридизации могут точно показать, что собой представляют «гибридные популяции» (часто они неотличимы от крайних вариантов чистых подвидов). Важное значение имеют гибридизационные опыты и для установления непосредственных филогенетических связей (появление у гибридов атаксистических признаков).

3. Изучение реакции животных на изменение условий среды и соотношения клинальной изменчивости и внутривидового формообразования

Многочисленными исследованиями показано (Шварц, 1959, 1963), что реакция различных форм одного вида на изменение условий существования принципиально тождественна, разных видов — различна. Теоретическое исследование этого вопроса привело к общему выводу о различных путях видообразования и внутривидового формообразования (Шварц, 1954, 1959). Этот вывод принципиально совпал с результатами цитофизиологических исследований Б. П. Ушакова (1958), а в последнее время был подкреплен новыми фактическими данными (Morrison, Elsner, 1962; Шварц, Большаков, Пястолова, 1964). Нам кажется важным подчеркнуть, что различная реакция животных на изменение условий среды обнаруживается и при сравнении резко дифференцированных внутривидовых форм. Экспериментальное исследование этого интересного явления имело бы для развития теории вида принципиальное значение. Ведь разная реакция на изменение условий среды с неизбежностью определяет самостоятельность эволюционного развития сравниваемых популяций.

В качестве первого шага в указанном направлении исследований целесообразно испытать проявление некоторых наилучше изученных закономерностей на разных подвидах возможно большего числа видов животных. Известно, например, что повышение температуры среды вызывает у грызунов увеличение длины хвоста. Однако, как показали исследования Н. А. Овчинниковой (1964), конкретный ход этой реакции у разных форм одного вида может быть различным. Постановка исследований в этом направлении содействовала бы накоплению материала, характеризующего подвидовые особенности животных с новой точки зрения, и создало бы реальные предпосылки для изучения соотношения клинальной изменчивости и внутривидового формообразования.

Естественно, что в разных условиях взаимоотношение этих двух форм изменчивости определяется различными конкретными причинами. Однако есть и одна общая. Если постепенное изменение условий среды вызывает постепенное изменение выражения признака (фенотипическое или генотипическое), мы имеем дело с клинальной изменчивостью. Если же изменение среды должно достичь определенного порога, который, естественно, определяется и спецификой действующего фактора, и реактивностью организма, прежде чем у животных возникнут фиксируемые нами морфологические

изменения — неизбежен перерыв клина — клин превращается в степ-клин (step-cline), обособление морфологически специфичных форм вида становится неизбежным, а как такие формы называть — безразлично, и, конечно, «подвид» звучит не хуже другого названия.

Таким образом, расширение исследований, посвященных изучению реакций животных, относящихся к различным внутривидовым формам, на изменение условий среды будет не только способствовать углублению сведений о биологической природе подвидов, но позволит подойти к ясному пониманию взаимоотношений различных форм внутривидовой изменчивости.

4. Комплексное морфо-физиологическое исследование отчетливо дифференцированных подвидов и близких видов

Применение экспериментальных (преимущественно физиологических) методов для комплексной характеристики отдельных форм содействовало более глубокому пониманию сущности внутривидовых преобразований (Калабухов, 1950; Слоним, 1961). Работы этого направления должны быть расширены и углублены, однако исходным пунктом этих исследований должно явиться общее представление о таксономической структуре вида.

Основой построения таксономической системы любого вида является феноегеография отдельных признаков. Феноегеографическое 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. п.), а признаки, используемые в диагностике, являются побочными результатами 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 микроэволюционного процесса.

5. Экспериментальные исследования закономерностей преобразования генетической структуры популяции

Генетическая разнородность популяций создает предпосылки для их быстрых преобразований. Изменение направления отбора приводит не только к изменению средней нормы изменчивости, но и к появлению в популяции животных с «новыми» признаками, выходящими за пределы общего диапазона изменчивости исходной группы особей (Шварц, Покровский, 1964).

Однако характерная для популяции генетическая структура не строго постоянна. Так, например, на многочисленных примерах было показано, что в течение года происходит хорошо заметное и закономерное изменение структуры популяции, отражающее отличие в условиях существования (а следовательно, и в направлении отбора), складывающихся в разные сезоны года. Это создает возможность для экспериментального изменения

популяций в природных условиях, для моделирования микроэволюционных явлений непосредственно в природе. Эта мысль может быть лучше всего понята на конкретном примере. Допустим, что существует диморфный вид, одна фаза которого обладает (по каким конкретно причинам — не важно) лучшей выживаемостью в зимнее время, а другая полнее использует летнее время для размножения и развития молодняка. Из этого с неизбежностью следует, что относительное обилие этих фаз будет меняться: весной будут преобладать животные первого типа, осенью — второго. Допустим, что в силу каких-то причин зима делается продолжительнее, а лето короче. В подобной ситуации генетическая структура популяции будет сдвигаться в сторону преобладания особей первого типа. Таким образом, знание генетической структуры популяции и ее динамики позволяет не только предвидеть изменения в популяции при определенном изменении условий среды, но и управлять ими.

Усилив промысел или истребительные мероприятия в период преимущественного обилия одной из форм, мы тем самым сдвигаем структуру популяции в обратном направлении. Эксперименты подобного типа могут оказаться крайне полезными при анализе структуры популяций, не говоря уже о совершенно ясной практической стороне вопроса.

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 повторяющаяся 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 популяций, 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 проблемы требует постановки полевых экспериментов. Об одном из возможных экспериментальных путей в этом направлении было сказано выше. Его недостаток заключается в том, что в качестве исходной посылки опыта необходимо очень тщательное изучение динамики структуры популяции. Когда речь идет о простейших внешних морфологических признаках, сделать это относительно просто, но когда дело касается физиологических признаков (а их изучение особенно важно), эта предварительная работа может оказаться сложнее основной. В подобных случаях хорошие результаты может дать следующий подход к проблеме.

У многих видов динамика численности осуществляется последовательной сменой сезонных генераций. Биологическая их специфика очень существенна. Животные разных генераций отличаются скоростью роста и развития и целым рядом морфо-физиологических признаков. (Некоторым аспектам этой проблемы посвящены отдельные статьи этого сборника). Это дает возможность поставить полевые эксперименты, суть которых заключается в «разделении» генераций. Используя естественно изолированные участки определенной территории, мы можем искусственно получать популяции, являющиеся потомками отдельных генераций одной общей исходной популяции.

Результаты подобных опытов, помимо их непосредственного значения (изменение генетической структуры популяции за короткий срок), помогут решить интереснейший и сложнейший вопрос: в какой мере биологическая специфика сезонных генераций определяется фенотипическими механизмами и в какой является выражением генетической перестройки популяции. Эти же опыты помогут вплотную подойти к разработке теоретических

основ управления качественным составом природных популяций. Разведывательные опыты, поставленные в нашей лаборатории в 1964 г., не дали пока определенных результатов, но подтвердили перспективность поисков.

Другой путь исследований возможности экспериментального воздействия на качественный состав популяций основан на изучении микропулационных различий. Известно, что микропулации отдельных видов, населяющие различные биотопы, нередко отличаются существенными биологическими (в том числе и морфологическими) особенностями (биотопическая изменчивость). Несомненно, что эти отличия в значительной степени определяются непосредственным воздействием среды обитания, но столь же несомненно, что, по крайней мере, во многих случаях они связаны с изменением генетической структуры микропулаций. Естественно, что проведение отбора в пределах одного поселения животных практически невозможно, но «отбор» микропулаций не только возможен, но и достаточно легко осуществим. При уничтожении одной из микропулаций освободившееся пространство займут особи соседней микропулации, характеризующейся иной генетической структурой. В результате произойдет сдвиг средней нормы изменчивости популяции в целом.

Сейчас трудно предвидеть, к каким конкретно результатам приведут подобного типа эксперименты, но они покоятся на достаточно твердом теоретическом фундаменте и позволят подойти к более полному пониманию тех процессов, которые разыгрываются в природе на начальных этапах эволюционного процесса.

Заслуживает упоминания, что в выступлении на XVI Международном зоологическом конгрессе Левонтин (Lewontin, 1963) высказал предположение, что «групповой отбор» (вымирание одних популяций и колонизация освободившегося участка другой), возможно, играет ведущую роль в процессе внутривидовой дифференциации. В связи с этим следует подчеркнуть, что закономерности этого процесса вполне доступны экспериментальному изучению в природных условиях.

Наконец, необходимо отметить еще одну возможность экспериментального изучения преобразований в популяции. В процессе акклиматизации популяция изменяется в соответствии с новыми условиями среды. Однако исходное ядро новой популяции состоит из относительно очень небольшого числа особей. Это, несомненно, снижает приспособительные способности популяции и в какой-то степени искажает естественный ход событий. Несмотря на это, изучение морфологических особенностей акклиматизированных животных представляет большой интерес. Однако, по изложенным соображениям, еще больший интерес представляют наблюдения за изменением морфо-физиологических свойств животных при длительном направленном изменении условий среды. Неограниченные, но почти не использованные возможности в этом отношении представляют исследования популяций разных видов в районах освоения новых земель или наблюдения за изменениями популяций «жертвы» при уничтожении хищников и паразитов. Возможности для экспериментальной работы здесь в полном смысле слова неисчерпаемы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение начальных этапов эволюционного процесса представляет выдающийся научный интерес. Однако до настоящего времени оно проводилось почти исключительно с помощью описательных методов исследования, основывалось на наблюдениях в «нетронутой» природе.

Внедрение в практику этих исследований экспериментальных методов позволило бы существенно приблизить нас к пониманию механизмов внутривидовой дифференциации, а следовательно, и механизмов эволюционных

преобразований популяций. В настоящей статье сделана попытка обосновать программу работ в этом направлении. Мы намеренно ограничились простейшими экспериментами, которые легко могут быть выполнены с помощью привычной для современной зоологии техники исследования. Результаты первого этапа работ, несомненно, подскажут и дальнейшее развитие экспериментального направления в изучении эволюционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

- Береговой В. Е. и Данилов Н. Н. Внутривидовая изменчивость птиц и феногеография. Тезисы докладов совещания по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Свердловск, 1964. (Ин-т биол. УФАН СССР).
- Ищенко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость сибирского углозуба. Там же. 1964.
- Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. 1950 (Харьков. гос. ун-т).
- Овчинникова Н. А. Биологические особенности номинального и северного подвидов полевки-экономки и их гибридов. Тезисы докладов совещания по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Свердловск, 1964. (Ин-т биол. УФАН СССР).
- Павлинин В. Н. Внутривидовая изменчивость животных и охотничье хозяйство. Там же. 1964.
- Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Смирнов В. С., Покровский А. В., Шварц С. С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 29, 1962.
- Топоркова Л. Я. Географическая изменчивость аллометрического роста у двух видов рода *Rana*. Тезисы докладов совещания по внутривидовой изменчивости микроэволюции. Свердловск, 1964. (Ин-т биол. УФАН СССР).
- Ушаков Б. П. О консерватизме белков протоплазмы вида у пойкилотермных животных. Зоол. ж., т. 37, вып. 5, 1958.
- Шапошников Л. В. Акклиматизация и формообразование у млекопитающих. Зоол. ж., т. 37, вып. 9, 1958.
- Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных животных. Зоол. ж., т. 33, вып. 3, 1954.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 11, 1959.
- Шварц С. С. Некоторые вопросы теории акклиматизации. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 18, 1962.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. Зоол. ж., т. 42, вып. 3, 1963а.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 33, 1963б.
- Шварц С. С., Копейн К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей *M. q. qreqatis*, *M. q. major* и их гибридов. Зоол. ж., т. 39, вып. 4, 1960.
- Шварц С. С., Покровский А. В. Опыт сближения специфической подвидовой окраски двух резко дифференцированных подвидов путем отбора в лабораторной популяции. Тезисы докладов совещания по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Свердловск, 1964. (Ин-т биол. УФАН СССР).
- Шварц С. С., Большаков Н. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания. Зоол. ж., т. 43, вып. 4, 1964.
- Lewontin R. C. Selection in and of populations. Доклад на XVI зоол. конгрессе. Вашингтон, 1963 (не опубликовано).
- Morrison P., Elsner R. Influence of altitude on heart and breathing rates in some Peruvian rodents. J. Appl. Physiol., vol. 17, № 3, 1962.
- Pimental D. Natural population regulation and interspecific evolution. Proc. XVI Int. Congr. of Zool., vol. 3, Washington, 1963.
- Sheppard P. M. Natural selection and heredity, London, 1959.
- Sokal R. R. Typology and empiricism in taxonomy. J. theoret. biology, vol. 3, № 2, 1962. The new systematic. Oxford, 1940.
- Walvius M. R. A discussion of the size of recent red deer (*Cervus elaphus* L.) compared with prehistoric specimens. Beaufortia (Zool. Museum Amsterdam), vol. 9, № 97, 1961.

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

| Стр. | Строка | Напечатано | Следует читать |
|------|---------------------|---|--|
| 14 | 19-я сверху | <i>Petecus</i> | <i>Pelecus</i> |
| 19 | 25-я снизу | <i>Calton</i> | <i>Galton</i> |
| 32 | 21-я снизу | <i>M. q. gregalis,</i> <i>M. q. major</i> | <i>M. g. gregalis</i> <i>M. g. major</i> |
| 43 | 20-я сверху | <i>arterus</i> | <i>apterus</i> |
| 68 | 13-я снизу | биологические | биохимические |
| 74 | 18-я сверху | более 1000 | более 10 000 |
| 94 | таблица | | |
| | 2-я сверху | <i>Rana escubuta</i> | <i>Rana esculenta</i> |
| 121 | 15-я снизу | эндокринов | эндокранов |
| 130 | 13-я сверху | <i>Sulcus Syliri</i> | <i>Sulcus Sylvii</i> |
| 192 | 6-я сверху | ганад | гонад |
| 196 | табл. 7 | | |
| | 4-я снизу | 2,15 | 0,21 |
| | 7-я снизу | 3,21 | 32,1 |
| 212 | табл. 11 | Вес, г | Вес, мг |
| 253 | 4-я снизу | turtle, | turtle |
| 328 | подпись к рис. 7 | | |
| | 2-я снизу | поворотных | повторных |
| 357 | 22-я снизу | Huxley, Teissier | Huxley, Teissier |
| 359 | 1-я снизу | ($y = 0,34 x^{0,873}$); ($y = 1,02 x^{0,580}$) | ($y = 0,34 x^{0,873}$) ($y = 1,02 x^{0,580}$) |
| 361 | 11-я сверху | (L. G) | (L. C.) |

Цена с переплетом 1 р. 99 к.

Зак. 624