

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, Л. А. Добринская, Л. Н. Добринский
Институт биологии Уральского филиала АН СССР

О ПРИНЦИПАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЯХ В ХАРАКТЕРЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ У РЫБ И ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Общие законы эволюции органического мира едины. Однако конкретное проявление этих единых законов в разных группах животных и растений может быть существенно различным. Это положение принимается многими исследователями. Некоторые из них отмечают возможность принципиальных различий в механизмах эволюционного процесса. Для иллюстрации укажем на пользующуюся заслуженной популярностью книгу Шеппарда «Естественный отбор и наследственность» (Sheppard, 1959), в которой автор высказывает предположение, что принцип Ламарка (наследование приобретенных признаков) может играть известную роль в эволюции бактерий, возможно, имеет значение в эволюции одноклеточных животных, но им можно пренебречь при анализе механизмов эволюционных преобразований у высших животных и растений.

Мы не ставим перед собой задачу анализировать правильность этих утверждений Шеппарда. Нам важно лишь показать, что мысль о различных механизмах эволюционного процесса отнюдь не чужда современным биологам. Тем не менее, эта мысль не нашла в литературе достаточного развития,

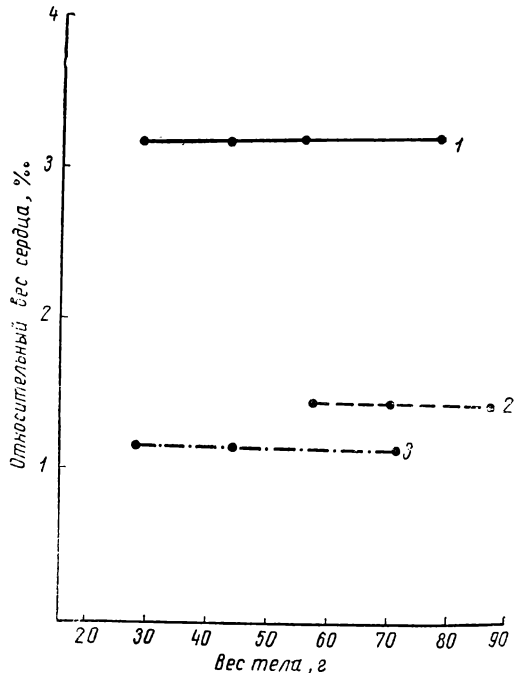


Рис. 1. Зависимость относительного веса сердца от размеров тела у некоторых видов рыб:
1 — ерш; 2 — ряпушка; 3 — золотой карась.

несмотря на ее исключительное и, казалось бы, очевидное значение. Теоретически вероятно, что в процессе развития органического мира изменились не только морфо-физиологические особенности животных и растений, но и сам характер эволюционных преобразований. Это находит

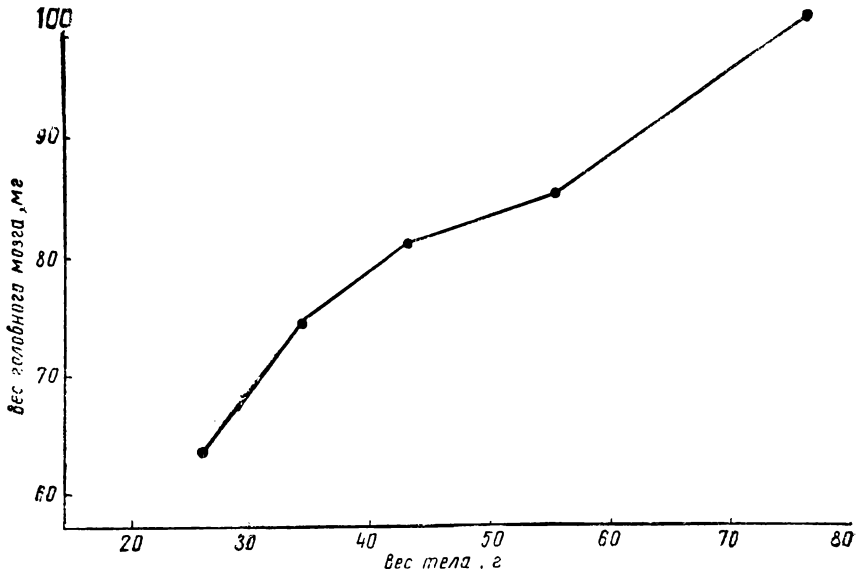


Рис. 2. Зависимость абсолютного веса головного мозга рыб от размеров тела (на примере ерша).

подтверждение в том, что в основе эволюционного процесса лежат взаимоотношения организма и среды и с изменением основных свойств организмов характер этих взаимоотношений не может оставаться неизменным.

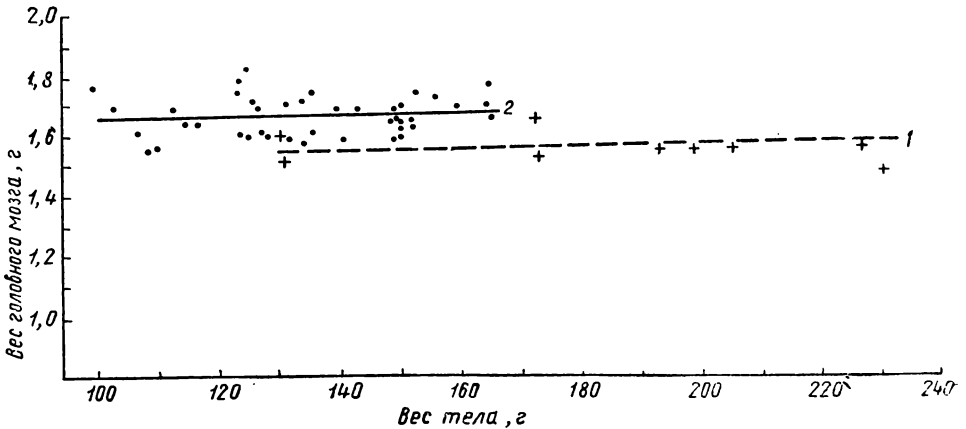


Рис. 3. Зависимость абсолютного веса головного мозга млекопитающих и птиц от размеров тела:
1 — водяная полевка; 2 — обыкновенная крачка.

В нашей лаборатории в течение многих лет проводится изучение морфо-физиологических особенностей большого числа видов наземных позвоночных по комплексу показателей (размеры внутренних органов, гематологические и эндокринологические показатели, резервы питательных веществ и витаминов, интенсивность газообмена, скорость роста и развития и др.).

Анализ этого материала позволил нам (Шварц, 1959) подойти к решению некоторых вопросов проблемы микроэволюции с новой точки зрения. Однако наш материал не давал основания для обсуждения принципиальных вопросов учения о макроэволюции.

В 1960 г. в круг наших исследований по изложенной программе были включены рыбы (Добринская, 1963). При этом обнаружилось (как этого и следовало ожидать), что у рыб некоторые очень важные морфо-физиологические закономерности проявляются иначе, чем у наземных позвоночных. Так, например, оказалось, что у рыб, в противоположность всем наземным позвоночным, относительный вес сердца не изменяется в процессе роста и развития (рис. 1). В соответствии с некоторыми литературными данными (Necrasov, и др., 1955) мозг рыб растет всю жизнь (или, по крайней мере, большую ее часть), опять-таки в противоположность тому, что наблюдается у высших наземных позвоночных (табл. 1, рис. 2 и 3). Эти и им подобные явления (Добринская 1964), хотя и очень интересные сами по себе, не дают оснований для анализа различий в характере эволюционных преобразований у рыб и наземных позвоночных, так как они естественно объясняются конкретными особенностями физиологии рыб (Добринская, 1964).

Однако, помимо этих частных отличий рыб от высших позвоночных, была отмечена и специфичность их реакции на изменение условий среды. Эти особенности рыб с полным правом могут быть названы принципиальными. Их анализ с неизбежностью привел нас к исследованию возможных путей эволюции самого процесса филогении в разных классах позвоночных. При этом мы вынуждены были широко использовать литературные данные, характеризующие другие, не исследованные нами, физиологические особенности рыб. В итоге мы пришли к общему теоретическому анализу проблемы, стоящей в заглавии этой статьи. Здесь мы кратко излагаем первый результат этого анализа.

Таблица 1

Возрастные изменения абсолютного веса мозга рыб, мг

Вид	Место лова	3+	n	4+	n	5+	n	6+	n	7+	n
Ряпушка	Пос. Новый Порт	97 (38—148)	127	110 (61—162) 171 (110—220)	173	113 (72—148) 178 (146—230)	13	—	—	—	—
	Р. Щучья	—	—	—	58	—	36	—	—	—	—
Пяжьян	Р. Щучья	—	—	243 (186—291) 252 (193—470)	6	304 (220—583) 281 (169—380)	26	335 (283—435) 309 (221—440)	11	—	—
	Р. Обь	—	—	—	33	—	65	—	19	—	—
Ерш	Пос. Новый Порт	64 (17—130)	84	75 (16—183)	349	81 (27—220)	470	85 (19—150)	304	100 (55—250)	29
Карась се- ребриный	Оз. Тайгогол	—	—	—	—	210 (135—354) 130 (80—160)	70	232 (120—350)	39	295 (184—410)	24
	Оз. Бердинское	—	—	113 (70—145)	65	—	40	—	—	—	—
Карась золо- той	Оз. Тайгогол	—	—	—	—	170 (62—267)	40	174 (95—249)	90	206 (173—296)	19
	Оз. Камынное	98 (70—134)	18	113 (76—176) 99 (75—197)	36	136 (91—170)	36	—	—	—	—
	Оз. Бердинское	—	—	—	43	106 (70—198)	20	—	—	—	—

**ПРОЯВЛЕНИЕ ОБЩИХ МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ
В РАЗНЫХ ГРУППАХ ЖИВОТНЫХ**

Наиболее общей морфо-функциональной закономерностью в развитии животных является изменение относительных размеров отдельных органов при изменении величины тела. Конкретное проявление этой закономерности

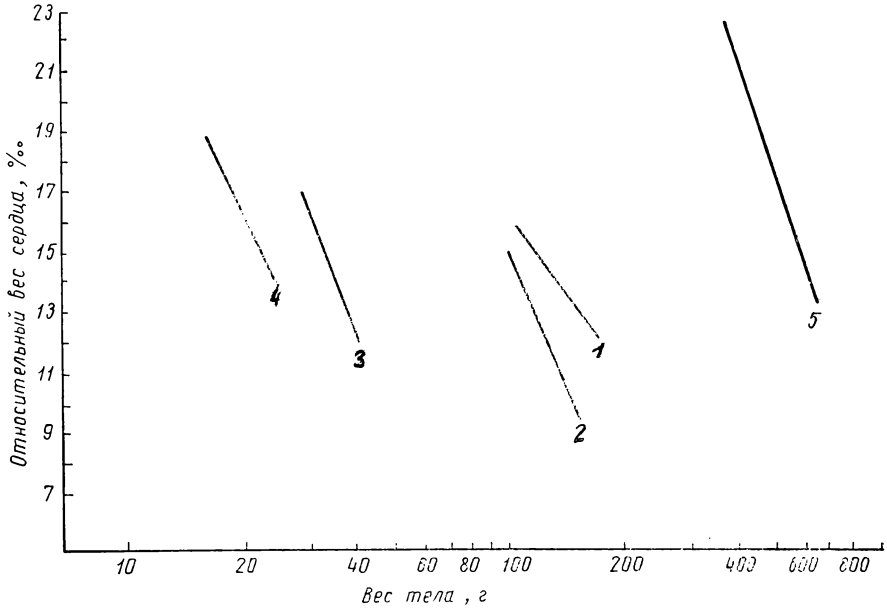


Рис. 4. Зависимость относительного веса сердца от общих размеров тела птиц: 1 — турухтан; 2 — обыкновенная крачка ($r = -0,61 \pm 0,12$); 3 — полевой жаворонок; 4 — желтая трясогузка; 5 — тундрная куропатка ($r = -0,53 \pm 0,17$).

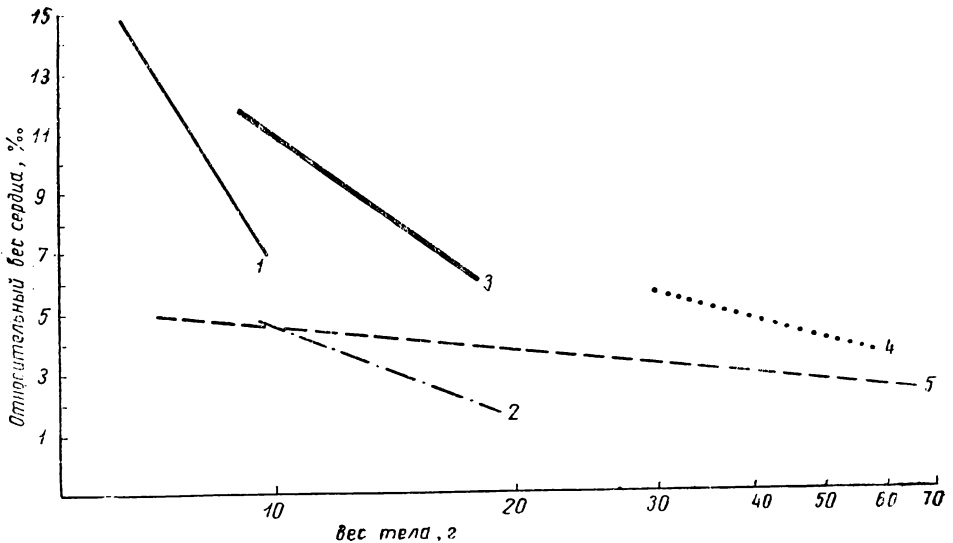


Рис. 5. Зависимость относительного веса сердца от общих размеров тела у млекопитающих, амфибий и рептилий:

1 — бурозубка обыкновенная; 2 — прыткая ящерица; 3 — красная полевка; 4 — полевка-экономка; 5 — озерная лягушка.

различно даже у близких видов, не говоря уже о представителях филогенетически более далеких групп животных. Мы неоднократно описывали это явление (Шварц, 1954, 1959, 1960; Добринский, 1959, 1962), поэтому

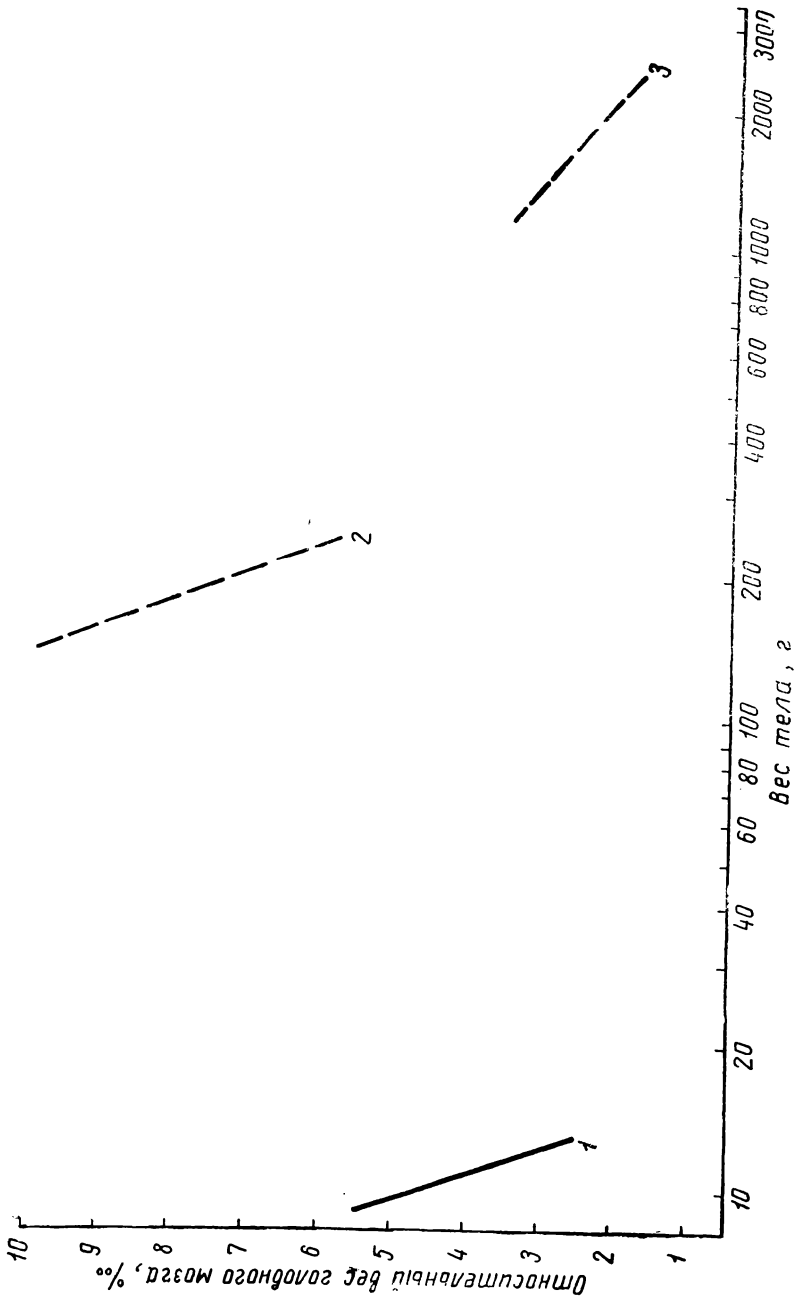


Рис. 6. Зависимость относительного веса головного мозга от размеров тела у млекопитающих, птиц и земноводных:
 1 — остромордая лягушка; 2 — водяная полевка; 3 — глухарь.

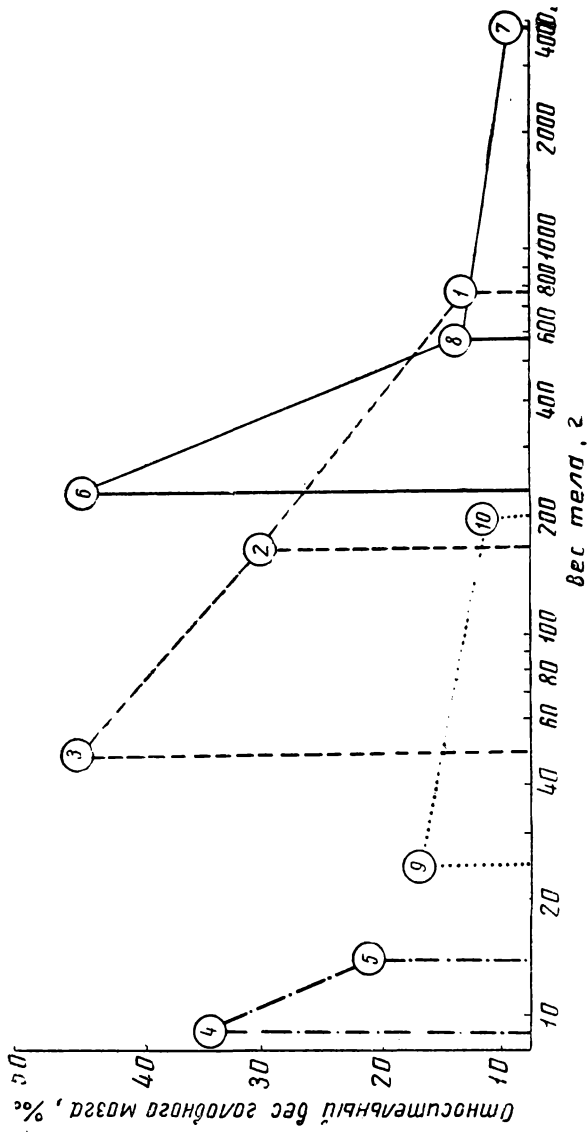


Рис. 7. Зависимость относительного веса головного мозга от веса тела у некоторых видов млекопитающих: 1 — степной хорек; 2 — горностай; 3 — ласка; 4 — обыкновенная буроушка; 5 — обыкновенная полевка; 6 — малый суслик; 7 — степной сурик; 8 — большой суслик; 9 — обыкновенная полевка; 10 — водная полевка.

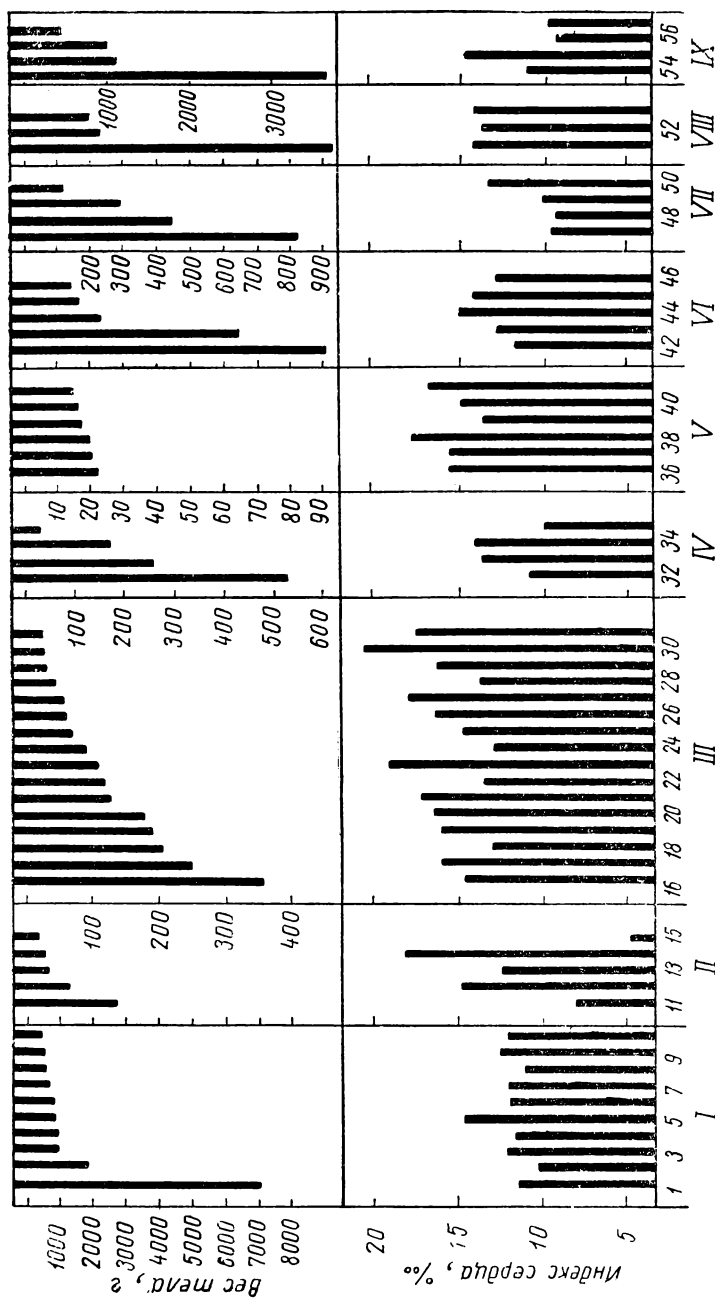


Рис. 8. Зависимость относительного веса сердца от размеров тела у различных видов птиц.

I — лобель-кликун; 2 — белолобая казарка; 3 — морская черныш; 4 — синьга; 5 — шилохвость; 6 — свисток; 7 — холматая черныш; 8 — морская; 9 — широконоска; 10 — широконоска; 11 — шилохвость; 12 — тетерев; 13 — белая куропатка; 14 — тундрая куропатка; 15 — рябчик; 16 — средний крошечный; 17 — малый веретенник; 18 — большой улит; 19 — тулес; 20 — золотистая ржанка; 21 — турухтан; 22 — анатский бекас; 23 — щеголь; 24 — бекас обыкновенный; 25 — мордунка; 26 — фифи; 27 — чернозобик; 28 — перевозчик; 29 — кулик-воробей; 30 — белохвостый песочник; 31 — кулик-воробей; 32 — ворона; 33 — сорока; 34 — кедровка; 35 — кукушка; 36 — острая трясогузка; 37 — желтоглазая трясогузка; 38 — краснотыльный конек; 39 — горная трясогузка; 40 — желтая трясогузка; 41 — луговая трясогузка; 42 — рябчик; 43 — белохвостый конек; 44 — каменка; 45 — варакушка; 46 — синехвостка; 47 — сербистая чайка; 48 — сытая чайка; 49 — обыкновенная чайка; 50 — малая чайка; 51 — сапсан; 52 — щеголок; 53 — дербник; 54 — орлан-белохвость; 55 — жстреб-тетеревятник; 56 — канюк-змьяк; 57 — полевая лунь.

Семейства: I — Anatidae; II — Tetraonidae; III — Charadriidae; IV — Corvidae; V — Motacillidae; VI — Turdidae; VII — Laridae; VIII — Falconidae; IX — Aquilidae.

здесь нам достаточно привести лишь несколько диаграмм, иллюстрирующих характер зависимости размеров двух важнейших органов (сердце, мозг) от общих размеров животных при сравнении особей одного вида и разных видов, относящихся к таксонам различных рангов.

Диаграммы (рис. 4—8) показывают, что анализируемая закономерность предельно ясно проявляется при сравнении особей одного вида, а при сравнении разных видов она может быть обнаружена лишь в пределах рода.

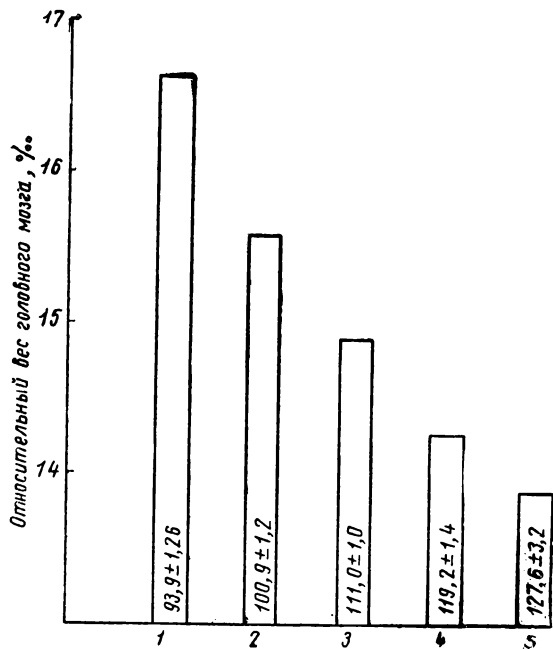


Рис. 9. Относительный вес головного мозга у полярных 1, 2, 3 и речных 4, 5 крачек различных популяций (цифры в колонках обозначают средний вес птиц, g).

Сопоставляя виды одного семейства, строгой корреляции между размерами органов и величиной тела животных обнаружить не удастся. При изучении животных, принадлежащих к одному виду, в громадном большинстве случаев обнаруживается единая закономерность, описывающая связь размеров органа с размерами тела, даже и в тех случаях, когда сравниваются популяции, достоверно отличающиеся по размерам (рис. 9).

Мы считали описанные закономерности общими для всех групп позвоночных животных до тех пор, пока в программу наших исследований не были включены рыбы. У рыб, как уже было отмечено, относительные размеры сердца не коррелированы с размерами тела, поэтому для анализа мы пользуемся нашими данными, полученными при изучении веса мозга пяти видов.

Оказалось, что у рыб, принадлежащих к разным отрядам (не говоря уже о семействах), можно обнаружить единую закономерность, описывающую зависимость относительного веса мозга от размеров тела (рис. 10). Причем наличие этой закономерности подтверждается и при анализе соответствующих литературных материалов. Так, показатели относительного веса головного мозга дунайского лосося, ручьевой форели, голавля, карпатской марены, золотого карася, щуки, карликовой речной форели и окуня (Никитенко, 1964; Necrasov, Caraman-Adascălitei Cristescu, Haimoviei, 1955) вполне соответствуют нашим данным по другим видам рыб (рис. 10).

С другой стороны, несмотря на то, что в пределах отдельных популяций индекс мозга рыб связан с размерами тела отчетливой обратной корреляцией (рис. 11), популяции, представленные крупными особями, могут отличаться более высоким индексом мозга. Другими словами, закономерная связь между размерами органа и размерами тела обнаруживается только в пределах популяций, а не видов, как у высших позвоночных.

Мы видим, что между рыбами и наземными позвоночными наблюдаются принципиальные различия в характере проявления наиболее общей морфофункциональной закономерности. Анализ этих различий привел нас к некоторым соображениям, касающимся механизмов эволюционного процесса в этих группах позвоночных животных.

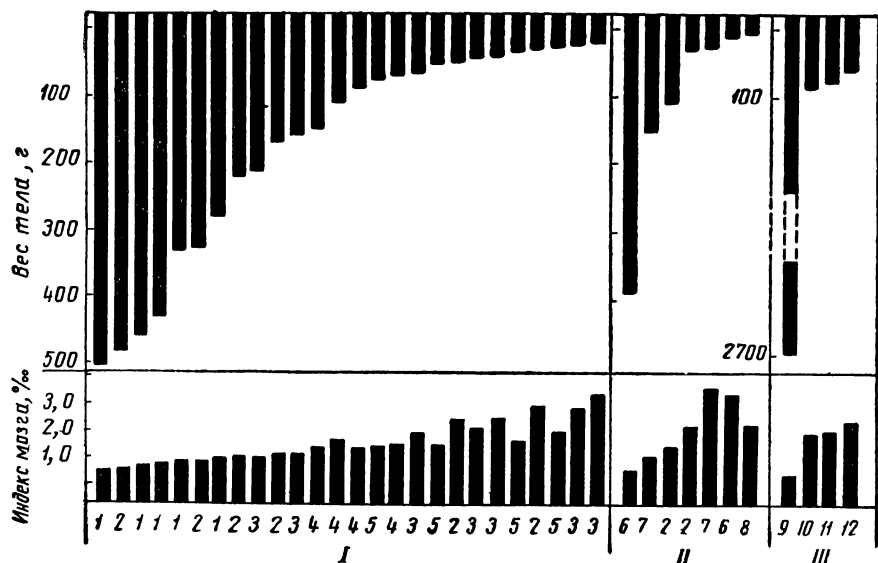


Рис. 10. Зависимость относительного веса головного мозга от веса тела у различных видов рыб:

1 — пыжьян; 2 — серебряный карась; 3 — золотой карась; 4 — ряпушка; 5 — ерш; 6 — щука; 7 — карликовая речная форель; 8 — окунь; 9 — дунайский лосось; 10 — ручьевая форель; 11 — карпатская марена; 12 — голавль.
По данным: I — авторов; II — Necrasov, Sagaman-Adascăltei, Cristescu, Haimoviei (1955); III — Никитенко (1964).

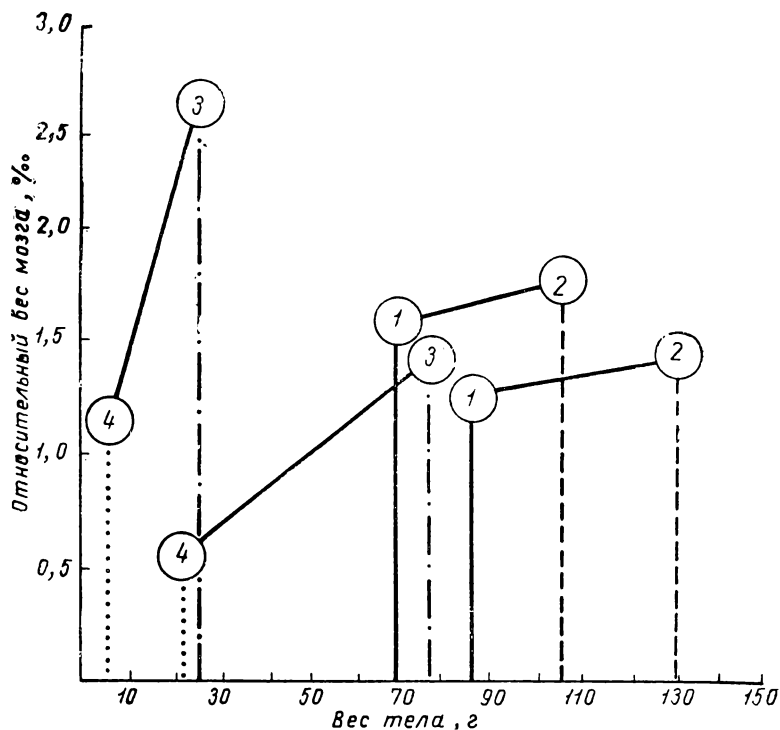


Рис. 11. Межпопуляционные сравнения относительного веса мозга рыб:

1 — новополтовская ряпушка; 2 — зшчереченская ряпушка; 3 — новополтовский ерш; 4 — румынский ерш.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗЛИЧИЙ МЕЖДУ РЫБАМИ И НАЗЕМНЫМИ ПОЗВОНОЧНЫМИ

Из поистине громадного количества фактов, которые могли бы быть привлечены для анализа интересующей нас проблемы, воспользуемся простейшим примером. Сравним по некоторым морфо-физиологическим показателям представителей трех классов: малого суслика (*Citellus pygmaeus*), ящерицу (*Lacerta agilis*) и зеленую жабу (*Bufo viridis*). Виды перечислены в порядке убывания интенсивности метаболизма. Тем не менее, по относительным размерам сердца они должны были бы быть перечислены в обратном порядке, а различия в количестве гемоглобина в крови явно не соответствуют различиям в уровне обмена веществ сравниваемых видов

Таблица 2

Видовая характеристика млекопитающих амфибий и рептилий по относительному весу сердца и количеству гемоглобина

Вид	Индекс сердца, %	Количество гемоглобина (по Сали)
<i>Bufo viridis</i> . . .	9,9±0,96	81,0±6,8
<i>Lacerta agilis</i> . .	3,5±0,40	45,0±1,8
<i>Citellus pygmaeus</i>	3,20	74,0

В этом примере совершенно ясно, в чем дело. Высокий уровень метаболизма поддерживается не только интенсификацией кровотока (размеры сердца), но и комплексом других физиологических и биохимических особенностей организма (кислородная емкость крови, общее количество крови, сродство гемоглобина к кислороду, характер использования кислорода работающими тканями и др.). Так как у представителей разных классов все эти (или их большинство) показатели различны, то ожидать соответствия между развитием сердца и степенью интенсивности метаболизма сравниваемых видов невозможно. Однако в нашем примере можно попытаться объяснить и конкретные причины полученных результатов.

Один из самых важных показателей эффективности функции крови — ее кислородная емкость. У амфибий она ниже, чем у рептилий, а у рептилий ниже, чем у млекопитающих (Коржуев, 1949). Отсюда ясно, что при прочих равных условиях (примерно одинаковая потребность тканей в кислороде) сердце амфибий должно быть больше, чем у рептилий, а у рептилий больше, чем у млекопитающих. Так как для примера мы взяли самый активный (обладающий наиболее высоким уровнем обмена веществ и наиболее высокой двигательной активностью) вид амфибий и «средний» вид млекопитающих, то полученный нами результат кажется биологически понятным. Аналогичный ход рассуждений мог бы быть применен для объяснения специфических особенностей крови сравниваемых видов.

Физиологические и биологические особенности отрядов изучены значительно хуже, чем классов, и подобный анализ не может быть проведен на более низком таксономическом уровне, однако общий подход к проблеме остается тем же. Общие физиологические и биохимические свойства организма — это та «точка отсчета», которая определяет конкретное развитие морфо-физиологических особенностей животных (размеры органов, концентрация красной крови и т. п.).

Естественно, что когда речь идет о таком органе, как мозг, то конкретные причины, определяющие его размеры у отдельных видов, становятся еще менее понятными, чем в отношении сердца. Однако с чисто феноменологической точки зрения вопрос совершенно ясен. Повышение уровня обмена веществ всегда сопровождается относительным увеличением размеров мозга (мозг — масштаб обмена веществ, Скворцова, 1956), а индекс мозга

в громадном большинстве случаев обратно пропорционален весу тела¹. Это, вероятно, одна из наиболее твердо установленных морфо-функциональных закономерностей. Тем не менее, даже при сравнении разных семейств млекопитающих и птиц данная зависимость часто нарушается, а при сравнении отрядов вообще не наблюдается. Это значит, что и размеры мозга (так же как размеры сердца и других органов, и развитие других морфо-функциональных особенностей организма) определяются не только общей интенсивностью метаболизма животного, но и характерными для отдельных таксонов биохимическими особенностями.

Развиваемая точка зрения, являющаяся исходной для всех дальнейших теоретических построений, может быть выражена в терминологии ставшего в последнее время весьма популярным понятия об уровнях организации живого мира.

Важнейшие из этих уровней: уровень клеток и тканей (молекулярный — биохимический), уровень организма (формо-функциональный, физиологический) и уровень популяций и сообществ (экологический, биценотический). Каждому из этих уровней соответствуют свои качественные особенности проявления жизни (Наумов, 1964). Однако уровни организации животного мира не изолированы. В частности, характер организации животного на низшем уровне (биохимическом) определяет его особенности на высшем, организменном (морфо-функциональном) уровне. Этим и объясняются те отличия, которые мы обнаруживаем при сравнении морфо-функциональных особенностей представителей разных таксонов.

Как же в свете этих соображений могут быть объяснены различия между рыбами и наземными позвоночными? Очевидно, что здесь возможны только два объяснения. Теоретически допустимо, что класс рыб (в наших исследованиях виды трех неродственных отрядов) представляет собой (в отличие от других классов позвоночных) в биохимическом отношении единое целое, что все представители этого класса, независимо от их принадлежности к разным отрядам, характеризуются одинаковыми особенностями на тканевом уровне организации живого. В этом случае, действительно, характерные для высших позвоночных различия между представителями различных отрядов не должны были бы проявляться или проявлялись бы в несравненно меньшей степени. Доказательство этого предположения связано с рядом трудностей. В филогенетическом отношении отряды рыб более самостоятельные объединения, чем отряды (а тем более семейства) млекопитающих и птиц (существует не лишнее оснований мнение, что птицы — не более, чем отряд рептилий). Трудно поэтому допустить, что отряды рыб менее специфичны, чем отряды высших позвоночных. Возможно и другое предположение. Воспользуемся для простоты изложения условным понятием «точка отсчета». Если в какой-то совокупности видов изменение размеров органов подчиняется единой закономерности, то это может свидетельствовать или о единой для всех видов «точке отсчета» (наше первое предположение), или о том, что сама «точка отсчета» изменяется в соответствии с новыми требованиями, которые предъявляют организму новые условия существования (изменение размеров — это всегда изменение условий существования животных).

Другими словами, эта мысль может быть сформулирована следующим образом. У высших позвоночных филогенетические изменения, не выходящие за рамки семейств, происходят в основном на морфо-функциональном уровне и не связаны с существенными изменениями на клеточно-тканевом уровне. У рыб же низший уровень организации (в указанном выше понима-

¹ Исключением являются лишь формы, экологические особенности которых требуют особо высокой координации движений (бобр, белка, обезьяны) или резкого повышения энергетических затрат (слепушонка).

нии) значительно менее консервативен, существенные изменения на этом уровне возможны даже на первых этапах дивергенции и, соответственно с этим, морфо-функциональная специфика низших таксонов (род, семейство) исчезает — класс выступает как единое целое.

Проверим наше предположение анализом некоторых других закономерностей.

Как было отмечено, второе принципиальное отличие рыб от высших позвоночных заключается в том, что у них определенный тип зависимости между размерами органа и общими размерами тела распространяется только на конкретные популяции. Внешне это явление кажется диаметрально противоположным первому, но при ближайшем анализе они оказываются принципиально сходными.

Если зависимость между размерами органа (мозга) и весом тела нарушается при сравнении разных популяций одного вида, то это означает, что уже в процессе внутривидовой дифференцировки обнаруживаются изменения тех особенностей животных, которые определяют «точку отсчета» размеров отдельных органов, происходят изменения на тканевом уровне организации. «Настройка» тканевых особенностей каждой отдельной формы происходит независимо от каких-либо особенностей отряда — специфичность отдельных таксонов исчезает. Как видно, логический вывод из наблюдений за изменением размеров органов в различных популяциях рыб совпадает с результатами конкретного изучения интересующих нас зависимостей в пределах всего класса в целом.

Посмотрим теперь, согласуется ли наш общий вывод с другими биологическими особенностями рыб, отличающими их от высших позвоночных.

Известно, что конкретный фенотип животного определяется его генетическими особенностями и условиями среды. Это положение в настоящее время звучит тривиально. Важно, однако, отметить, что относительная роль среды и генотипа в формировании особенностей животных в разных группах организмов различна. У растений изменение условий среды вызывает кардинальные изменения морфологии (вспомним стрелолист, выращенный под водой и на воздухе), у млекопитающих и, в особенности птиц, изменяются лишь относительно второстепенные особенности организации. Рыбы в этом отношении отличаются от высших позвоночных кардинальным образом. Детально исследовавший этот вопрос П. А. Дрягин пришел к следующему заключению: «Рыбы, по сравнению со всеми другими позвоночными животными, обладают более высокой пластичностью и приспособляемостью к различным условиям обитания... Многие виды рыб бывают совсем карликовыми в неблагоприятных условиях обитания и очень крупными в условиях вполне благоприятных. Например, половозрелые самцы сёмги встречаются мелкие, весом 12—15 г, и крупные, весом до 36 кг; следовательно, они отличаются друг от друга по весу в 3 тысячи раз». (Дрягин, 1953, стр. 20). Этот вывод специалиста по изменчивости рыб избавляет нас от необходимости приведения соответствующих примеров. Отметим лишь что в процессе приспособления к различным условиям среды у рыб изменяется сложный комплекс морфологических и физиологических признаков: изменяется скорость полового созревания, отношение к температуре, скорость роста на разных этапах онтогенеза, плодовитость, пропорции тела, число лучей в спинном и анальном плавниках, число позвонков, число чешуй в боковой линии и т. п. (Миалян, 1954; Лужин, 1959; Кучин, 1916; Померанцев, 1951; Турдаков, Лужин, Пискарев, 1948, и др.).

Более высокую пластичность рыб под влиянием непосредственного воздействия условий среды можно рассматривать в качестве одного из проявлений закона прогрессивной автономизации развития животных, определившего победу высших форм в борьбе за арену жизни (постоянство внут-

ренной среды). Эта проблема имеет первостепенное теоретическое значение, но в рамках настоящей темы нас интересует лишь один из ее специальных аспектов.

Обратим внимание, что в зависимости от условий среды размеры тела половозрелых рыб могут варьировать в десятки, сотни и даже тысячи раз. Ничего подобного у высших позвоночных не наблюдается. Важно, однако, попытаться ответить на вопрос — почему? Нам кажется, что единственный ответ на этот естественный вопрос заключается в следующем. На фоне неизменных тканевых особенностей (без изменения базового уровня организации живого) никакие морфо-функциональные приспособления не могли бы обеспечить нормального развития животных при изменении их размеров в сотни и тысячи раз. При полном отсутствии экспериментальных данных по затронутому вопросу наше объяснение естественно имеет характер предположения. Оно, однако, приобретает силу доказательства при сопоставлении указанных наблюдений с изменениями физиологических особенностей рыб в процессе акклиматизации. Достаточно вспомнить в этой связи об изменении отношения к температурному фактору, которое у пойкилотермных животных может происходить только за счет соответствующих изменений на тканевом уровне организации.

Есть еще один способ проверки правильности наших рассуждений. Он заключается в анализе гибридизационных опытов в разных группах позвоночных.

Важнейшая причина нескрещиваемости разных видов заключается в их тканевой несовместимости. Примеры, иллюстрирующие это явление, очень хорошо известны. Поэтому ограничимся указанием лишь на некоторые экспериментальные работы.

Исключительное значение фактора наследственной несовместимости доказано опытами по пересадке зародышей «приемной матери». Так, при пересаживании в организм козы зародыша овцы последний гибнет уже на ранних стадиях развития (Лопырин и Логинова, 1953). Аналогичные наблюдения проведены и на животных из других групп. У некоторых бабочек гибридные самцы развиваются нормально, а самки гибнут на стадии куколки. Однако, если гибридной куколке-самке прилить гемолимфу отца или отцовского вида, то она продолжает нормально развиваться и из нее выходит бабочка-самка (Меуег, 1953). Тем самым доказывается, что развитие гибридного зародыша находится в прямой зависимости от особенностей внутренней среды организма.

Отсюда следует, что чем менее требователен организм к постоянству биохимических особенностей внутренней среды, тем меньшее значение должен иметь фактор наследственной несовместимости, тем более далекие в филогенетическом отношении формы могут скрещиваться и давать плодовитое потомство. Посмотрим, существуют ли в этом отношении различия между рыбами и наземными позвоночными.

Можно было бы привести несколько десятков примеров плодовитых межвидовых и единичные примеры межродовых гибридов у млекопитающих и птиц. У рыб наблюдается принципиально иная картина. «Ни в одной группе всего животного мира межвидовые скрещивания в природе не достигают столь широкого распространения и не могут давать столь многочисленных гибридов, как у рыб» (Николюкин, 1963). Этот вывод сделан автором на основе анализа громадного количества фактов, что позволяет нам, как и в предыдущем случае, ограничиться лишь наиболее иллюстративными примерами.

Н. И. Николюкин (1952) экспериментально доказал плодовитость самцов гибрида между стерлядью и севрюгой (*Acipenser ruthenus* L. × *A. stellatus* Pall.) и вместе с тем впервые вывел вполне жизнеспособное потом-

ство от возвратного скрещивания его с севрюгой. Плодовиты самки гибридов красноперка × густера, плотва × густера, плотва × лещ (*Scardinius erithrophthalmus* L. × *Blicca bjorkna* L., *Rutilus rutilus* L. × *Blicca bjorkna* L. и *Rutilus rutilus* L. × *Abramis brama* L.).

Эти самки по обилию текучей (годной для оплодотворения) икры несколько не уступают чистым видам. Результаты опытов Н. И. Николюкина по получению потомства от гибридов карповых рыб, а также данные других исследователей свидетельствуют о том, что в ряде случаев плодовитость свойственна даже межродовым гибридам рыб, что же касается гибридов между видами одного и того же рода, то можно считать, что они гораздо чаще плодовиты, чем бесплодны. Другие авторы даже о межродовых гибридах в пределах отдельных семейств пишут как о чем-то вполне естественном (Hubbs, 1955). Успешность гибридизации между представителями различных семейств рыб была доказана точными экспериментами (Hubbs, 1963).

При межотрядных скрещиваниях получается нежизнеспособное потомство. Эмбриональное развитие ограничивается лишь ранними стадиями (дробление, гастрюляция, обособление тела зародыша). У млекопитающих же даже при межсемейственных скрещиваниях (искусственное осеменение) зародыш гибнет на самых ранних стадиях дробления (вспомним, что многократные попытки ряда лабораторий получить потомство от скрещивания зайца и кролика, лисицы и собаки закончились полной неудачей).

Результаты анализа гибридизационных исследований ясно показывают, что у рыб нормальное развитие возможно при значительно больших вариациях «тканевого уровня»; это свидетельствует в пользу развиваемых нами представлений.

Имеются, наконец, и прямые доказательства значительно меньшей тканевой специфичности рыб, чем наземных позвоночных. Это, с одной стороны, старые исследования Абдергальдена, показавшего, что у позвоночных животных биохимическая характеристика таксонов в процессе эволюции делается все более четкой, а с другой стороны, новейшие работы по иммуногенезу. Известно, что одним из важнейших проявлений тканевой несовместимости является выработка организмом адаптивного иммунитета. Поэтому для нас представляют совершенно исключительный интерес исследования, показывающие, что цитологические реакции адаптивного иммунитета в типичной форме свойственны лишь высшим позвоночным. У рыб же первичное образование антител при однократном введении антигена выражено очень слабо (Papermaster и др., 1963.).

Представление об относительной иммунологической примитивности (менее резкая реакция на антигенные стимулы) низших пойкилотермных животных подкрепляется значительным количеством фактов и до недавнего времени было общепризнанным (Cushing and Campbell, 1957; Favour, 1958). Это представление очень хорошо соответствует приведенным в данной статье фактам. Однако новейшие исследования заставляют думать, что природа этого соответствия определяется рядом закономерностей, сущность которых остается до сих пор не вполне ясной. Было установлено, что скорость иммунологических реакций рыб или трансплантации кожи зависит от условий среды (температура). В оптимальных температурных условиях ауто-трансплантация происходит успешно, но при пересадке кожи различных особей в пределах вида (гомотрансплантация) трансплантированный участок кожи разрушается в течение $7,2-7,5 \pm 0,3$ дня (опыты на *Carassius auratus*, *Cyprinus carpio*, *Barbus filamentosus*, *Aequioleus latifrons*; Hildemann and Haas, 1960). При повторной гомотрансплантации между теми же особями этот срок еще более сокращается (до $4,1-4,7 \pm 0,2$ дня), что ясно свидетельствует о иммунологической природе реакции.

Результаты этих опытов говорят, следовательно, о том, что иммунологические реакции у костистых рыб превосходно развиты. Однако цитированные выше авторы, наиболее известные специалисты по иммунологии пойкилотермных животных, при анализе своих материалов приходят к одному частному выводу, который представляет для нас большой интерес: при гомотрансплантации у рыб дегенерация трансплантированной ткани происходит быстрее, чем у млекопитающих. На фоне других исследований различных авторов предположение о более совершенной иммунологической реактивности рыб, по сравнению с высшими позвоночными, кажется совершенно невероятным. Напрашивается вопрос: не являются ли результаты опытов Хильдеманна и Хааса свидетельством большей внутривидовой разнородности рыб на тканевом уровне организации, по сравнению с млекопитающими и птицами? Дальнейшие исследования в этом направлении позволили бы, возможно, связать едиными теоретическими представлениями проявления различных сторон биологических особенностей рыб.

МЕХАНИЗМ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ У РЫБ И ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Наши материалы и теоретический анализ литературных данных говорят о различных путях приспособления к изменению условий среды и о различных механизмах микроэволюционного процесса рыб и высших позвоночных животных¹.

У высших позвоночных приспособление отдельных популяций к определенным условиям поддержания энергетического баланса (в понимании Калабухова, 1946) и связанная с ним внутривидовая дифференциация происходят преимущественно, если не исключительно, на морфо-функциональном уровне, не затрагивая базовых уровней организации, в частности, тканевого². Поэтому при сравнении внутривидовых форм наблюдаются общие для вида закономерности, определяющие морфо-физиологические особенности организма в связи с условиями поддержания энергетического баланса, и система корреляционных связей в развитии разных органов в пределах вида в большинстве случаев не испытывает существенных изменений.

Процесс видообразования связан с изменениями уже на тканевом уровне. В соответствии с этим равная степень энергетических затрат у разных видов оказывается связанной с различной степенью развития морфо-функциональных приспособлений (в наших примерах — размеры органов). Однако сходство между близкими видами при этом сохраняется и группа близких видов объединяется общим типом морфо-физиологических реакций на изменение условий среды.

Поэтому при сравнении не только различных отрядов, но и семейств между ними легко обнаруживаются существенные различия в рассматриваемом отношении.

У рыб уже на первых этапах внутривидовой дивергенции происходит изменение на всех уровнях организации. Это, естественно, отражается и на характере корреляционных связей в развитии органов, и примерно равная степень интенсивности метаболизма оказывается связанной (уже в пределах вида) с разной степенью развития тех морфологических систем, которые определяют возможность поддержания обмена веществ на оптималь-

¹ Наши рассуждения ни в коем случае не могут быть распространены на другие типы животного мира, взаимоотношения которых со средой обитания существенно иные.

² Подробное обоснование этого тезиса с привлечением более разнообразного материала дано ранее (Шварц, 1959).

ном уровне. Специфичными на тканевом уровне оказываются даже не виды, а популяции. Единство вида (только в указанном выше понимании) нарушается, а специфичность отдельных таксонов исчезает.

Важно подчеркнуть, что доказательства развиваемых здесь представлений мы черпаем из различного круга биологических явлений. Ни одно из них не дает бесспорных свидетельств в пользу развиваемой гипотезы, но в своей совокупности они позволяют думать, что она основывается на достаточно твердом фундаменте. К этому следует добавить, что указанные нами принципиальные различия между рыбами и наземными позвоночными не проявляются всегда, в любом, на удачу взятом случае. Между популяциями рыб могут и не быть обнаружены те различия, которым мы придаем столь большое значение. В отдельных (крайне редких) случаях они могут наблюдаться и при сравнении популяций высших позвоночных. Однако распространенность этих явлений красноречиво свидетельствует об их различной роли в эволюции рыб и животных высших классов. Нам достаточно привести следующие данные. В нашей лаборатории было исследовано более 100 видов птиц, млекопитающих, амфибий и рептилий (использовано более 1000 особей), представленных многочисленными популяциями из различных ландшафтных зон, и только в двух случаях популяции отличались характером корреляционных связей в развитии органов. При этом в одном случае мы имели дело с резко дифференцированными подвидами. В нашей практике не было ни одного случая, чтобы специфика таксонов выше рода не проявлялась.

Рыбы в наших исследованиях были представлены только пятью видами, десятью популяциями, но, несмотря на это, мы столкнулись с отсутствием морфо-физиологической специфичности не только семейств, но и отрядов и обнаружили межпопуляционные отличия. Анализ соответствующих литературных данных полностью подтверждает наши теоретические выводы.

Представленный материал позволяет сделать некоторые принципиальные выводы, касающиеся механизмов начальных этапов эволюционного процесса.

У относительно низко организованных животных, у которых строгое постоянство внутренней среды организма еще не сделалось главным условием активной свободной жизни, приспособления отдельных популяций вида к конкретным условиям среды затрагивают все уровни организации, в том числе и тканевой. У высших животных особенности тканевого уровня оказываются несравненно более консервативными, внутривидовая дифференциация в громадном большинстве случаев не сопровождается изменениями на тканевом уровне. Последние впервые обнаруживаются в процессе видообразования. Однако у близких видов сохраняется большее сходство на тканевом уровне, чем на морфо-функциональном, в силу чего отдельные таксоны выступают в качестве специфических объединений, характеризующихся общими морфо-функциональными особенностями. Это приводит нас к заключению, что, по крайней мере, у высших позвоночных не только виды, но и таксоны более высокого ранга являются объективными реальностями и может быть найден вполне объективный критерий для определения их границ. Можно, в частности, высказать предварительное предположение, что семейство — это тот высший таксономический ранг, на котором еще обнаруживается общность видов на низшем (тканевом) уровне. Нам представляется, что дальнейшая конкретизация этого предположения приведет к разработке объективного критерия в макросистематике.

Став на развиваемую точку зрения, мы приходим к выводу, что в процессе эволюции изменяются не только морфо-физиологические особенности живых организмов, но и сами механизмы эволюционных преобразований.

Второй вопрос, который приобретает в связи со сказанным серьезное

значение, заключается в следующем. На рыбах и высших позвоночных выявляется как бы два типа механизмов эволюционного процесса.

Допустим, что изменение условий среды ведет к увеличению энергетических затрат организма. У высших позвоночных эта задача решается прежде всего в морфо-функциональном плане: интенсифицируются все функции, связанные с поступлением в ткани организма кислорода и питательных веществ. При этом сохраняется характерный для вида тип тканевого обмена — основное условие активной жизни гомотермного животного. С чисто энергетической точки зрения подобный путь приспособления невыгоден, так как само по себе увеличение размеров органов требует дополнительных энергетических затрат. Поэтому происходит непрерывная работа естественного отбора, направленная на экономизацию обмена веществ. Это приводит к изменению и на тканевом уровне, и к возникновению новых видов (Шварц, 1959; Шварц, Большаков и Пястолова, 1964)

Иной тип приспособлений характерен для рыб. На первом же этапе дифференциации популяций происходят изменения на всех уровнях. Этот тип приспособления в некотором отношении оказывается выгоднее первого и обеспечивает широкое распространение рыб в водоемах самых различных типов (существование разных популяций рыб одного вида в водоемах с совершенно различным физико-химическим составом воды слишком хорошо известно, чтобы на этом останавливаться). Однако изменения биохимических особенностей организма исключают возможность той тонкой корреляции морфо-физиологических особенностей животного с тканевым уровнем его организации, которая необходима для строгого поддержания постоянства внутренней среды организма как важнейшей предпосылки совершенной согласованности физиологических функций, столь характерной для высших позвоночных.

Таким образом «стремление» к поддержанию постоянства внутренней среды не только явилось ароморфозом первостепенного значения, но и определило иной тип механизмов эволюционного процесса.

Развиваемые здесь представления — не более чем схема, но она основана на разнообразных фактических данных и позволяет конкретизировать направление исследований двух важнейших общепрограммных проблем: о соизмеримости одноименных таксонов в разных группах животных и о путях изменений механизмов эволюционного процесса в ходе развития органического мира.

ЛИТЕРАТУРА

- Дрягин П. А. Акклиматизация рыб во внутренних водоемах СССР. Изв. ВНИОРХ, т. 32. М., Пищепромиздат, 1953.
- Добринская Л. А. Некоторые закономерности роста мозга рыб Обского бассейна. Тр. Салехардского стационара УФАИ СССР, вып. 3, 1963.
- Добринская Л. А. Об отличиях в изменчивости интерьерных признаков рыб и наземных позвоночных. Тезисы докл. совещания по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Свердловск, 1964. (Ин-т биол. УФАИ СССР).
- Добринский Л. Н. Материалы к интерьерной характеристике птиц Субарктики. Тр. Салехардского стационара УФАИ СССР, вып. 1, 1959.
- Добринский Л. Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1962. (Ин-т биол. УФАИ СССР).
- Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа адаптации. Ж. общ. биол., т. 7, вып. 6, 1946.
- Коржув П. А. Эволюция дыхательной функции крови. М., Изд-во АН СССР, 1949.
- Кучин И. В. Акт об акклиматизации белорыбицы и ряпушки в рудничном разрезе. Вест. рыбной промышленности, № 11, 1916.
- Лопырин А. И., Логинова Н. В. К вопросу об отдаленной гибридизации животных. Усп. соврем. биол., т. 36, вып. 2, 1953.
- Лужин Б. П. Об акклиматизации леща в оз. Иссыж-Куль. Изв. АН Киргиз. ССР, сер. биол., т. 1, вып. 1959.

- Ми а л я н Р. А. Систематика севанских сигов. Изв. АН Арм. ССР, «Биол. и с.-х. наука», т. 7, № 9, 1954.
- На у м о в Н. П. О методических проблемах биологии. Науч. докл. высш. школы. Философ. науки, № 1, 1964.
- Н и к и т е н к о М. Ф. О размерах и строении головного мозга некоторых рыб в связи с образом их жизни. Вopr. ихтиол., т. 4, вып. 1 (30), Саратовское обл. книжное изд-во.
- Н и к о л ю к и н Н. И. Межвидовая гибридизация рыб. Саратов, 1952.
- Н и к о л ю к и н Н. И. Гибридизация рыб и ее значение для акклиматизации. Аннотация науч. работ ВНИРО по плану 1962 г. М., 1963.
- П о м е р а н ц е в Г. П. Акклиматизация ладожского рипуса в уральских озерах. Докл. АН СССР, т. 31, № 5, 1951.
- С к в о р ц о в а Т. А. Величина и особенности строения мозга некоторых видов птиц в соотношении с другими органами и в связи с образом жизни и двигательной активностью. Канд. дисс., 1956 (Гос. естеств.-науч. ин-т им. П. Ф. Лесгафта).
- Т у р д а к о в Ф., Л у ж и н Б., П и с к а р е в К. Об акклиматизации севанской форели в оз. Иссык-Куль. Докл. АН СССР, т. 9, № 2, 1948.
- Ш в а р ц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфофизиологических признаков наземных позвоночных. Рукопись. М., 1954. (Фонды МГУ).
- Ш в а р ц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 11, 1959.
- Ш в а р ц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 14, 1960.
- Ш в а р ц С. С., Б о л ь ш а к о в В. Н. и П я с т о л о в а О. А. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания. Зоол. ж., т. 43, вып. 4, 1964.
- C u s h i n g J. E. and C a m p b e l l D. H. Principles of Immunology. N. Y., N° 1, chapt. 12, 1957, (McGraw-Hill).
- H i l d e m a n n W. H. a. H a a s R. Comparative Studies of Homotransplantation in Fishes. J. of cellular and comparative physiology, vol. 55, N° 3, 1960.
- H u b b s C. Hybridization between fish species in nature. Syst. Zool., N° 4, 1955.
- H u b b s C. The use of hybridization in the determination of Phylogenetic relationships. Proc. XVI. Int. Congress Zool., vol. 4, Washington, 1963.
- M e y e r I. H. Die Bluttransfusion als Mittel zur Überwindung letaler Keinkombinationen bei Lepidopteren-Bastarden. Zs. Ent. Ges. Bd 64, N° 33, 1953.
- N e c r a s o v O., C a r a m a n - A d a s c ä l i t e i S., C r i s t e s c u M., H a i m o v i e i S. Contributia la studiul variabilitatii volumului encefalului la Pestii teleosteeni. Ann. stiinf. Univ. Jast. Sect. 11, N° 1, 2, 1955.
- P a p e r m a s t e r B. W., C o n d i c R. M., F i n s t a d I. K., G o o d R. A., G a b r i e l - s o n A. E. Phylogenetic development of adaptive immunity, Fed. Broc., vol. 22, N° 4, 1963.
- S h e p p a r d P. M. Natural selection and heredity. London, 1959.
- F a v o u r C. P. Comparative immunology and the phylogeny of homotransplantation. Ann. N. Y. Acad. Sci., N° 73, 1958.

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