

**ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ
И ПРОБЛЕМЫ МИКРОЭВОЛЮЦИИ
(ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ)¹****С. С. ШВАРЦ***Лаборатория зоологии Института биологии
Уральского филиала Академии наук СССР (Свердловск)*

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

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

То же самое обнаруживается и при изучении мелких животных с коротким жизненным циклом. Однако в этом случае изменения свидетельствуют не только об изменении физиологических особенностей животных в процессе их развития, но и о морфо-физиологической специфике животных разных поколений (генераций). Мелкие грызуны, насекомоядные и некоторые другие хуже изученные группы животных в полном смысле слова — эфемеры. У преобладающего числа видов этих групп перезимовавшие особи весной дают потомство, а к середине лета отмирают. Осенняя популяция состоит уже из других животных, родившихся во второй половине лета. (То, что отдельные особи живут дольше основной их массы и доживают до 1 года, не меняет общей картины.) Осенняя популяция в высшей степени специфична. Животные этой генерации обладают еще более глубоким комплексом морфо-физиологических особенностей, чем осенние животные долго живущих видов. Это и понятно, ибо они с момента рождения развиваются в своеобразных условиях среды и выполняют вполне определенную экологическую функцию: они должны пережить зиму, весной дать потомство и передать эстафету жизни следующим поколениям. Нет возможности даже пере-

¹ Доклад, прочитанный на симпозиуме по динамике численности животных в Институте морфологии животных АН СССР 15 декабря 1964 г.

числить все те особенности, которые отличают осенние популяции, например, полевок, от весенних. В этом, пожалуй, и нет необходимости, так как материалы этого рода широко публикуются. Результаты, полученные по этому вопросу в нашей лаборатории, недавно сведены в коллективной статье (Шварц и др., 1964). Смена биологически специфических генераций обеспечивает более полное приспособление популяции в целом к сезонным изменениям условий среды, чем это возможно у видов, обладающих большой продолжительностью жизни.

Изучение различных аспектов этой проблемы имеет основополагающее значение для разработки системы борьбы с вредителями и для рационализации использования полезных видов. В сообщениях нашей лаборатории в последние годы этим вопросам было уделено большое внимание (Шварц, 1960; Смирнов и Шварц, 1960; Шварц и др., 1964; Смирнов, 1964 и др.). В этой статье мы хотим взять на себя менее благодарную задачу и остановиться на почти не затронутой теоретическим анализом проблеме: значение динамики возрастной структуры популяций в микроэволюционном процессе.

Наша исходная предпосылка сводится к следующему.

Мы не знаем, какие конкретные причины определяют морфо-физиологические особенности конкретных генераций грызунов, но мы точно знаем, что все они могут быть сведены к двум принципиально различным:

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

2. Морфо-физиологическая специфика сезонных генераций — это результат перестройки генетической структуры популяции, связанной с изменением направления отбора на разных стадиях жизненного цикла вида.

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

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

Доказано, что сезонная цикличность жизнедеятельности популяции в целом может сопровождаться изменением ее генетической структуры. Естественно, что наиболее отчетливо эта закономерность могла быть продемонстрирована на полиморфных популяциях. На представителях различных классов животных разными авторами было убедительно показано, что от весны к осени и от осени к весне генетическая структура популяции меняется: особи, лучше переносящие зиму, преобладают весной, более плодовитые животные — осенью (Кириков, 1934; Тимофеев-Ресовский, 1964; Pearson, 1938 и др.). Эта предельно грубая схема в общей форме звучит так: изменение условий существования и

соответствующее изменение направления отбора приводят к изменению генетического состава популяции.

В одни сезоны года преобладают одни генотипы, в другие — другие. Спрашивается, исключительное ли это явление, свойственно ли оно только явно полиморфным популяциям, в которых генетические различия между отдельными особями проявляются особенно резко, или оно свойственно любым популяциям и не обнаруживается лишь потому, что его технически трудно обнаружить?

Таким образом, первая половина нашей задачи заключается в том, чтобы доказать сам факт генетической перестройки популяции как закономерного явления.

При этом особое значение имеют теоретические доказательства, так как даже десятки примеров в принципе не исключают возможности того, что наблюдаемое явление — уникальное.

Система наших доказательств сводится к следующему. Изучение полиморфных популяций показало, что сезонные изменения условий существования действительно связаны с изменением направления отбора. Это первая посылка. С другой стороны, доказано, что генетическая разнородность популяции охватывает любые признаки организма, в том числе и такие, как плодовитость, скорость полового созревания, скорость роста, использование различных питательных веществ и т. п., значения которых в разные сезоны года резко различны (Покровский 1962 и др.). В этой ситуации изменение направления отбора неизбежно вызовет изменение генетической структуры популяции, и каждая генерация становится специфичной не только физиологически, но и генетически. Изменение возрастной структуры популяции приводит, следовательно, к изменению ее генетической структуры. Весь вопрос теперь сводится к тому, чтобы определить масштабы генетического своеобразия сезонных генераций.

Для примера воспользуемся наиболее стабильными признаками — краниологическими, фиксированными наследственностью в относительно очень узких рамках изменчивости. В последние годы стало ясным, что наиболее точно краниологические особенности животных характеризуют не абсолютные значения отдельных признаков и даже не их пропорции, а характер зависимости между общими размерами черепа и отдельных его частей. Эта зависимость описывается формулой $y = vx^a$, где a — аллометрический экспонент. В последнее время вышла большая серия работ, демонстрирующая возможность использования a в таксономических целях (Hückinghaus, 1961; Röhrs, 1961).

Посмотрим, остается ли аллометрический экспонент постоянным в процессе смены сезонных генераций грызунов. Для этого мы воспользуемся материалами, любезно предоставленными нашей лабораторией лабораторией В. В. Кучерука (обработка материала аспиранта В. Г. Ищенко). Предоставленный нам материал — это великолепная серия черепов, собранная в Волго-Ахтубинской пойме в разные годы и в разное время. Полученные материалы представлены в таблице (см. выше).

Они показывают, что в пределах популяции изменчивость a значительно превосходит межвидовые различия. Хотя это обстоятельство и не имеет прямого отношения к нашей теме, мы обращаем на него вни-

Изменение аллометрического экспонента (a) в популяции водяных полевок из Волго-Ахтубинской поймы

Признак	Годы	Аллометрический экспонент	
		весна	осень
Длина зубного ряда	1952	0,354 ± 0,012	0,371 ± 0,013
	1953	0,785 ± 0,014	0,684 ± 0,009
	1954	0,629 ± 0,016	0,618 ± 0,025
Ширина межглазничного промежутка	1952	-0,179 ± 0,006	+0,115 ± 0,022
	1953	+0,013 ± 0,029	-0,475 ± 0,037
	1954	-0,192 ± 0,029	-0,394 ± 0,026

мание. Еще раз показано, что без учета внутривидовой изменчивости оценить различия между популяциями и даже видами часто бывает невозможным.

Однако в плане нашей темы интереснее другое. Мы уже указывали, что аллометрический экспонент очень строго фиксирован наследственно. Специальные исследования показали, что ненаследственные изменения a (изменения пропорций черепа) возможны только при резком изменении условий существования животных, влияющих на скорость их роста (Шварц, 1962). Поэтому совершенно очевидно, что если бы наблюдающиеся изменения a определялись преимущественно ненаследственными механизмами, то особенно резкие различия всегда обнаруживались бы между весенними и осенними популяциями, так как от весны к осени происходит смена поколений животных, родившихся и выросших в совершенно разных условиях. От осени к весне подобных изменений не происходит. В это время полевки не размножаются, следовательно, это — те же самые животные, но состав их изменился за счет отмирания определенной группы особей. Поэтому все случаи, когда изменения от осени к весне более значительны, чем от весны к осени, совершенно неоспоримо говорят о дифференциальной смертности, которая приводит к изменению генетического состава популяции. Приведенные в таблице данные показывают, что изменения этого типа нередко проявляются очень резко.

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

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

Первый из них, как относительно более простой, мы рассмотрим предельно кратко, на втором остановимся подробнее.

Изменение возрастной структуры популяции сопровождается изменением ее генетической структуры. Как указывалось, об этом свидетельствуют многочисленные литературные данные и некоторые наши материалы. Это значит, что если по каким бы то ни было причинам смертность животных разного возраста будет существенно различной, то это приведет к существенному изменению генетической структуры популяции со всеми вытекающими последствиями. Назовем этот процесс условно возрастным отбором.

Простейший пример. Известно, что у грызунов животные старшего возраста в непропорционально большом числе гибнут в критические периоды жизни популяции (поздней осенью и ранней весной). Отсюда следует, что суровая осень приведет к особо резкому сдвигу средней нормы изменчивости популяции в сторону, характерную для структуры популяции, состоящей из молодых животных. Наоборот, мягкая осень приведет к относительно большему переживанию «стариков», и в силу

этого (а не под влиянием индивидуального отбора) генетическая структура популяции изменится в обратном направлении.

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

В 20-х гг. С. С. Четвериковым (1926) было сделано очень важное открытие так называемой «скрытой изменчивости», положившее начало современной генетике популяций. Одним из производных этой бурно развивающейся науки явилось учение о генетико-автоматических процессах, устанавливающее относительную роль отбора, степени панмиксии и динамики популяций в микроэволюционном процессе (Wright, 1940; Мауг, 1954; Шмальгаузен, 1946 и др.). В нашу задачу не входит анализ этой важной главы эволюционной теории (критический обзор ее современного состояния см. Sheppard, 1959), поэтому мы ограничимся указанием лишь на те положения, которые имеют непосредственное отношение к нашей теме. Предельно кратко они могут быть сведены к следующему.

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

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

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

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

Была также сделана попытка на основе математического моделирования определить скорость генетических преобразований популяций. Полученные выводы сводятся к следующему. На начальных стадиях направленных генетических преобразований популяций для достижения видимого эффекта требуются сотни тысяч поколений, затем преобразо-

вания идут быстрее, но и в этом случае период заметных сдвигов измеряется тысячами поколений.

Необходимо сказать, что в отдельных случаях эта теория приходила в явное противоречие с фактами. Так, например, в Северной Америке коренное изменение популяций воробьев завершилось за 110 лет (Selander and Jonstone, 1963). Нами была предпринята удачная попытка экспериментально доказать принципиальную возможность значительно более быстрого преобразования популяций (Шварц и Покровский, 1964). Эту точку зрения отстаивает в своей последней книге Форд (E. V. Ford, 1964). Однако с логико-математической стороны учение о генетико-автоматических процессах выглядит безупречно, что и обусловило его широкую популярность.

Попытаемся проанализировать его основные положения с учетом данных о генетической специфике сезонных и возрастных генераций грызунов. Подчеркнем один из основных постулатов теории генетико-автоматических процессов: неизбирательная элиминация творчески бессильна, она создает лишь случайные изменения генетической структуры популяции со всеми вытекающими отсюда последствиями. Так ли это?

Ведь неизбирательная элиминация всегда происходит в какое-то определенное время года и на фоне определенной возрастной структуры и сезонного изменения генетической структуры, вызываемого избирательным отбором. Если элиминация неизбирательна, то это значит, что представленные в популяции генотипы элиминируются в соответствии с их относительным количеством. Это и создает впечатление, что никаких направленных изменений неизбирательная элиминация создать не может.

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

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

Посмотрим, к чему приведет неизбирательная элиминация, действующая в разное время года. Допустим, что в результате элиминации численность животных уменьшилась в 50 раз. Так как элиминация неизбирательна, то каждая фаза снижается в численности в равной степени (с учетом статистических погрешностей).

Весной — $(50 A + 150 B) : 50 = 1 A + 3 B$. Вероятность полного исчезновения *A* больше, чем *B*, а при повторном элиминировании вымирание гомозиготных *A* практически неизбежно. Осенью — $(500 A + 300 B) : 10 = 50 A + 30 B$. В этом случае вероятность исчезновения *B* больше, чем *A*. Уже эта простейшая модель показывает, что так как неизбирательная элиминация проходит на фоне закономерных сезонных колебаний генетической структуры популяции, то в конечном итоге она направленно изменяет структуру популяции в целом. Естественно, что в природе все происходит значительно сложнее, популяция представлена не двумя генотипами, а множеством, различия в потенциале их воспроизводства, вероятно, менее значительны, при очень низкой численности отдельных вариантов вероятность их гибели уменьшается, но общая закономерность выражается нашей моделью правильно. Она построена на точно доказанных закономерностях. О том, что генетическая структура популяции подвержена сезонной изменчивости, мы уже говорили. О том, что «неиз-

бирательная элиминация» почти всегда имеет характер сезонного бедствия, пожалуй, и говорить не стоит, это слишком хорошо известно. Возврат холодов, заморозки, паводки, ливни, эпизоотии — это все сезонные явления, да притом для разных видов преимущественное значение имеют одни из них, другие — второстепенное. Трудно, пожалуй, назвать хотя бы одну форму неизбирательной элиминации (за исключением землетрясений и вулканических извержений), которая по своей природе не была бы сезонной. Отсюда следует, что, по крайней мере в очень многих случаях, неизбирательная элиминация может оказать на развитие популяции направленное действие.

Сказанное, конечно, не означает ни отрицания, ни умаления выдающегося значения исследований по популяционной генетике, но в настоящее время они не могут ограничиваться чисто теоретическими или лабораторными исследованиями. Они должны исходить из реальных представлений по экологии популяций. Попробуем поэтому приблизить нашу модель к природе.

Допустим, что фаза A отличается от B несколько большей скоростью полового созревания. В соответствии с этим животные этой фазы за нормальный сезон размножения успевают дать 2 помета, животные второй фазы — только один. Плодовитость животных обеих фаз и их смертность в течение летнего периода одинаковы. В таком случае нормальный жизненный цикл популяции будет выглядеть так: весна $50 A + 150 B$ (1 : 3); осень $50 A$ (производители) + $150 A$ (первый помет) + $150 A$ (второй помет) + $150 B$ (производители) + $450 B$ (первый помет).

Численность A увеличилась за сезон размножения в 7 раз (с 50 до 350), B — в 4 раза (со 150 до 600). Для того чтобы генетический состав популяции оставался постоянным, необходимо допустить, что в зимнее время имеет место дифференцированная смертность: численность A снижается в 7 раз, численность B — в 4 раза. Осень $350 A + 600 B$ (7 : 12) весна $50 A + 150 B$ (1 : 3).

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

Зимой сокращение численности происходит по обычной схеме: A уменьшаются в 7 раз, B — в 4 раза. Допустив несущественное округление, получаем весенний состав популяции: $30 A + 150 B$ (1 : 5).

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

В реальной природной обстановке A не исчезнет, а сохранится в популяции в гетерозиготном состоянии. Наш пример показывает, однако, насколько быстро может произойти направленная генетическая перестройка популяции под влиянием ненаправленного фактора среды (неизбирательная элиминация). В рамках нашей темы нам особенно важно

подчеркнуть, что непосредственной причиной изменения генетической структуры популяции является изменение ее экологической (в нашем примере — возрастной) структуры.

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

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

Структура популяции изменилась еще более существенно. Все случаи «катастрофической», неизбежной элиминации, за исключением таких редких, как извержение вулкана и т. п., повторяются во времени, поэтому, приходясь на разные сезоны года, оказывают сбалансированное действие на местные популяции. В этом плане и нельзя ожидать, чтобы оседлые популяции обнаружили изменения, подобные описанным. Они уже претерпели подобные изменения столетия и тысячелетия тому назад. Если же популяция попадет в новые климатические условия или (см. ниже) подвергнется воздействию дополнительных сезонно «ориентированных» и повторяющихся из года в год истребительных мероприятий, тогда мы вправе ожидать подобной картины изменения структуры популяции.

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

Мы затронули лишь частный случай проблемы, отметили значение возрастного состава популяций и неизбежной элиминации, изменяющей внутривидовую структуру. При этом мы сознательно использовали лишь элементарнейший математический аппарат и не стремились описать выявленные закономерности в обобщенных форму-

лах, хотя сделать это было бы не сложнее, чем создать формулы, отражающие скорость преобразования популяций в зависимости от селекционных преимуществ (Selektionswert) отдельных генетических вариантов. Нам важно было показать, что теоретический анализ приводит к выводу о многообразии механизмов направленного преобразования генетической структуры популяций. Индивидуальный отбор, которому до самого последнего времени приписывалась едва ли не монополярная роль в направленном изменении популяций, является лишь одним из таких механизмов.

Теоретический анализ затронутой проблемы должен быть прежде всего использован в качестве программы соответствующих экспериментальных работ (как в лабораторных, так и в полевых условиях), программы, закладывающей основу экспериментальной эволюционной экологии. Результаты этих работ окажут в свою очередь влияние на развитие теоретической экологии. Это позволит сделать современную эволюционную теорию подлинно синтетической².

Теоретическое значение подобных исследований очевидно. Они имеют не меньшее практическое значение. В настоящее время мы не имеем ни малейшей возможности влиять на ход естественного индивидуального отбора в природе. Но «групповым отбором» мы управлять можем. Зная ход сезонной изменчивости генетической структуры популяции, мы можем относительно просто осуществлять направленное изменение генетической структуры популяции, т. е. фактически управлять микроэволюционным процессом. Более того, мы часто делаем это уже сейчас. Истребительные мероприятия обычно принимают форму избирательной элиминации и всегда приурочены к определенному сезону. По ряду причин особенно эффективны весенние истребительные работы, но при этом изменения генетической структуры популяции неизбежны. Можно полагать, что это приводит к численному преобладанию менее плодовитых, но более жизнестойких особей. Следует подумать: выгодно ли это? Открываются перспективы изменения качества природных популяций. Трудно предвидеть, какие это повлечет последствия для практики борьбы с вредителями и использования полезных животных.

Более того, сама форма проведения истребительных мероприятий приводит к нарушению экологической структуры популяций, что неизбежно ведет и к ее генетическим преобразованиям.

При борьбе с грызунами нередко используют препараты мышьяка. Оказалось, что мышьяк оказывает на грызунов избирательное действие. Самки и молодые животные гибнут в относительно меньшем числе, чем взрослые самцы (Jenkins, 1963). Нетрудно представить себе, к каким результатам приведет длительное использование мышьяковистых приманок. В этих условиях селекционное преимущество получают генетические варианты, отличающиеся большой скоростью полового созревания, так как преимущественно за их счет произойдет восстановление популяции. Напрашивается вывод, что применение мышьяка для борьбы с грызунами может в течение короткого времени привести к созданию популяции, отличающейся исключительной скоростью воспроизводства стада.

В данном случае истребительные работы приводят к качественному преобразованию популяции в невыгодную для человека сторону. Если же теоретические исследования будут достаточно развиты, то будут

² На Западе неodarвинизм нередко именуется «синтетической теорией эволюции». В этой теории экологическим предпосылкам микроэволюционного процесса отводится весьма скромное место. При этом синтетическая теория эволюции справедливо принимает, что начальный этап эволюционного процесса заключается в преобразовании популяций. Так как исследованием жизни популяций занимается популяционная экология, то игнорирование принципиальных положений этой науки фактически лишает неodarвинизм права называться синтетической теорией.

созданы и условия для разработки такой системы истребительных мероприятий, которая не только уменьшит численность вредителей, но и снизит потенциал их воспроизводства. Возможно, что изменение качества популяции окажется более эффективным средством снижения численности вида, чем непосредственные истребительные мероприятия.

Естественно, что это в принципе справедливо не только в отношении истребительных работ, но и промысла. Система промысла определяет не только количественный, но и качественный состав популяции. Приведем несколько примеров.

Промысел мелких хищников капканами ведет к нарушению нормального соотношения полов в сторону самок. В отдельных случаях эти нарушения могут быть столь значительными, что возникает угроза массового прохолостания самок. В этих условиях явным селекционным преимуществом должны обладать самцы, отличающиеся ранним половым созреванием, так как при недостатке в популяции самцов участие в размножении молодых производителей должно иметь особое значение. Целеустремленные исследования в этом направлении (сравнение скорости полового созревания самцов опромышляемых и неопромышляемых районов) могло бы иметь, таким образом, большое значение и для теории и для практики.

Капканный промысел всегда избирателен. Этим и определяется его действие на качественный состав популяции. Иное значение должен иметь промысел, приближающийся к неизбирательной элиминации. Этому условию в большей степени соответствует, например, ружейный промысел белки. При этом чем более интенсивно ведется промысел, тем больше он соответствует неизбирательной элиминации, так как при промысле малой интенсивности в большем числе будут отстреливаться более активные животные, оставляющие больше следов. Поэтому в интенсивно опромышляемых угодьях отбор должен идти на плодовитость. Создается популяция, отличающаяся повышенной плодовитостью.

Приведенные примеры показывают, что теоретическое исследование проблем микроэволюции может иметь принципиальное значение для решения крупных практических задач.

Приведенные в этой статье теоретические соображения показывают, что изменение экологической структуры популяций ведет к изменению ее генетической структуры, к ее генетическому преобразованию. Развивая исследования различных проявлений этой закономерности, можно надеяться получить исходный материал для разработки общей теории экологических механизмов эволюционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

- Кириков С. В., 1934. К распространению черного хомяка, Зоол. ж., т. XIII, вып. 2: 361—369.
- Покровский А. В., 1962. Индивидуальная изменчивость скорости полового созревания самок степной пеструшки, Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, вып. 29: 121—125.
- Смирнов В. С., 1964. Методы учета численности млекопитающих, Там же, вып. 39.
- Смирнов В. С., Шварц С. С., 1960. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах, Там же, вып. 18: 91—139.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., 1940. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*, Biol. Zbl., Bd. 60, Nr. 3.—1964. О полиморфизме. Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция», Изд. Уральск. филиала АН СССР, Свердловск.
- Четвериков С. С., 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики, Ж. экспер. биол., т. 2, вып. 1.
- Шварц С. С., 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных, Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, вып. 11.—1960. Принципы и методы современной экологии животных, Там же, № 21.—1962. Изучение корреляции морфологических особенностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами внутривидовой систематики, Там же, вып. 29: 5—15.

- Шварц С. С., Покровский А. В., 1964. Опыт сближения специфической подвижной окраски двух резко дифференцированных подвидов путем отбора в лабораторной популяции, Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция», Изд. Уральск. филиала АН СССР, Свердловск.
- Шварц С. С., Покровский А. В., Ищенко В. Г., Оленев В. Г., Овчинникова Н. А., Пястолова О. А., 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов, Ж. общ. биол., т. XXV, № 6: 417—434.
- Шмальгаузен И. И., 1946. Факторы эволюции, Изд-во АН СССР, М.
- Ford E. B., 1964. Ecological Genetics, London.
- Hückinghaus F., 1961. Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der Rodentia, Z. Säugetierkunde, Bd. 26, Nr. 3: 142—146.
- Junkins B. L., 1963. Arsenics and its radioisotopes in the Environs, Radioecology, Reinh. Publ. Corp., New York.
- Mayr E., 1954. Change of Genetic Environment and Evolution, Evolution as a Process, London.
- Pearson T., 1938. The Tasmanian Brush Opossum, its Distribution and Colour Varieties, Pap. Proc. Soc. Tasm., vol. 21.
- Röhrs M., 1961. Allometrie und Systematik, Z. Säugetierkunde, Bd. 26, 3: 130—137.
- Selander R. K. and Jonstone R. F., 1963. Geographic Variation and Evolution in North American House Sparrow (*Passer domesticus*) Contr. XIV Int. Cong. Zool., 11.
- Sheppard P. M., 1959. Natural Selection and Heredity, London.
- Wright S., 1940. The Statistical Consequences of Mendelian Heredity in Relation to Speciation, New Systematics, Oxford.

**AGE STRUCTURE OF ANIMAL POPULATIONS AND THE PROBLEMS
OF MICROEVOLUTION
(THEORETICAL ANALYSIS OF THE PROBLEM)**

S. S. SCHWARZ

*Institute of Biology, Laboratory of Zoology, Urals Division
of the USSR Academy of Sciences (Sverdlovsk)*

S u m m a r y

Data are presented which show that genetic structure of animal populations undergoes regular seasonal changes. Especially considerable changes occur when the age composition of populations is disturbed: the ratio of different genetic variants changes sharply. The specificity of genetic variants is shown to involve all the properties of organisms, from the simplest colouration characters up to most complex physiological peculiarities. Therefore all the conditions altering the age structure of populations unavoidably result in their genetic reconstruction. A simplest mathematical modelling demonstrates that «the age selection» (differentiated mortality of the animals of different age) is a powerful factor of evolutionary transformations of populations; the importance of this factor is not taken into account by the modern teaching of evolution. A development of investigations in this line will contribute to the elaboration of a theory of the control over qualitative composition of natural animal populations.
