

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЖУРНАЛ  
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

ТОМ XXVI

№ 5

СЕНТЯБРЬ - ОКТЯБРЬ

1965



---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
МОСКВА

УДК 591.5

## ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ И ЕЕ ЗАДАЧИ

С. С. ШВАРЦ

*Институт биологии, Свердловск*

## I. ВВЕДЕНИЕ

Термин «эволюционная экология» нередко встречается в литературе, но точного определения этого важного раздела экологии нет. Следовательно нет и ясного представления о его целях и методах. Довольно обычно мнение, что эволюционная экология представляет выводы из экологических исследований, имеющие значение для познания закономерностей эволюционного процесса. Такое представление ошибочно. Эволюционная экология — это научная дисциплина, обладающая специфическими задачами и специфическими методами исследования. Обоснованию этого положения и посвящена эта статья.

Успехи эволюционной теории определяются прогрессом изучения как закономерностей наследственности, так и механизмов естественного отбора (факторы эволюции). Однако, если в первом направлении в последние годы сделано исключительно много, то положение во втором направлении существенно иное, хотя без развития теории естественного отбора и сопутствующих ему явлений новейшие достижения в исследовании молекулярных основ изменчивости и наследственности не дадут в рассматриваемом отношении ощутимых результатов\*. Поэтому все большее число исследователей посвящает свои труды исследованию закономерностей отбора. Однако большинство таких работ основано на математическом моделировании, которое может быть мощным средством исследования биологических процессов только в том случае, если оно основывается на достаточно точных исходных данных. Если же модель природного явления или процесса не упрощает оригинал (что закономерно), но искажает его — моделирование приводит к ложным выводам. Так происходит и при моделировании естественного отбора. Отмечая некоторые достижения популяционной экологии, в моделях учитывается, что отбор происходит в популяции, свойства которой как-то определяют действие отбора. Однако при этом принимается во внимание лишь одна из закономерностей жизни популяций: динамика численности. Такое упрощение граничит с искажением. Современная экология накопила громадное количество фактов, показывающих, что свойства популяции как единого интегрированного целого, ее экологическая (а не только генетическая!) структура определяют темпы и формы микроэволюционных преобразований. Это дает основание говорить об экологических закономерностях эволюционного процесса, изучение которых составляет основную задачу эволюционной экологии.

## II. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Важной составной частью господствующей на Западе так называемой синтетической теории эволюции является учение о потоке генов. Один из вариантов этого учения — принцип Майра (Mayr, 1954) сво-

\* Этому вопросу специально посвящена рецензия на книгу Анфинсена (Шварц, 1964).

дится к тому, что при колонизации острова небольшим числом особей вида, особенности возникающей популяции определяются не условиями среды и соответствующим действием отбора, а случайными причинами, генетическими особенностями случайных основателей популяции. В качестве примеров обычно приводят довольно многочисленные случаи «беспольных» особенностей островных популяций очень многих видов. Дело эколога — проверить действительно ли особенности островных популяций «беспольны» и могли возникнуть на основе «принципа случайного основателя».

Однако казавшиеся, например, случайными отличия между различными островными популяциями песца оказались в хорошем соответствии с конкретными условиями среды на отдельных островах. Тот же результат был получен и при изучении островных форм лемминга. Исследования ряда авторов показали, например, что преобладание на островах внутренних морей Средиземноморского бассейна ящериц-меланитов объясняется тем, что темная окраска коррелирует у рептилий с большой длиной кишечника. Так как на островах насекомых мало и рептилии вынуждены переходить на растительные корма, то механизм в этих условиях оказывается весьма выгодным. Если корма много, но он представлен мелкими объектами, преимуществами для выживания обладают мелкие формы. Если же кормовая база представлена крупными объектами, численность которых подвержена колебаниям (угроза голода), вероятнее выживание более крупных животных. При тщательном изучении оказывается, что «безразличные» особенности популяций имеют биологическое значение.

Другая сторона того же вопроса представляется еще более важной. Теория генетико-автоматических процессов основана на изучении простейших признаков (детали рисунка, окраска и т. п.). Предполагалось, что выводы, полученные при наблюдениях за распространением простых признаков, можно перенести и на другие классы признаков, в том числе и те, изменения которых знаменуют собой микроэволюцию. Новейшие достижения генетики и физиологии развития показали, что это далеко не так. И. И. Шмальгаузен (1964) особенно ясно показал, что биологически важные признаки всегда обусловлены комплексом генов, геномом в целом. К этому выводу пришел и Майр (Mayr, 1963). Таким путем нивелируются неблагоприятные последствия случайного скрещивания.

Этот же механизм должен страховать и от ошибок пробы. В случае полигенной детерминированности признаков возможность резкого сужения изменчивости, а тем более резкого изменения ее, значительно менее вероятна. Для проверки этого положения мы изучили изменчивость по окраске природных и лабораторных популяций трех видов полевок (опыты по гибридизации показали, что окраска изученных форм полигенно детерминирована). Оказалось, что несмотря на то, что основателями модельных популяций были всего несколько пар случайных особей, и принцип основателя должен был бы сработать, изменчивость популяций не изменилась, а в одном случае даже увеличилась (Шварц и Покровский, 1965). Это вызывает необходимость определить, как меняется изменчивость популяций при резком изменении численности и при расширении ареала вида.

Конкретный экологический анализ тех случаев, которые привлекаются для обоснования такого важного принципа эволюционной теории, как эффект Майра, заставляет принципиально по-новому подходить к оценке его действительного значения в эволюционном процессе.

При обсуждении эволюционных проблем много внимания уделяется преимуществам при отборе, но обоснованное суждение по этому, самому важному, вопросу возможно лишь на основе глубокого анализа образа жизни изучаемых форм. Априорное заключение о преимуще-

ствах отдельных вариантов неизбежно приводит к ошибкам. Варианты положительные в одном отношении могут оказаться отрицательными в другом. Их оценка в каждом отдельном случае производится отбором в строгом соответствии с конкретными условиями существования. Однако исследований этого процесса в природных популяциях очень немного.

При анализе возможного хода эволюционного процесса часто не учитывают той выравненности популяций, с которой сталкивается эколог в природе. Даже такие изменчивые показатели, как относительный вес печени в однородных по физиологическому состоянию группах животных варьируют в пределах 10%, а в отдельных популяциях животных коэффициент изменчивости концентрации гемоглобина оказался равным лишь 3% (!). В природных популяциях фенотипическая однородность маскирует генотипическую разнородность, но никто не исследовал эту закономерность с чисто экологической точки зрения. Если животные с разными генотипами в одинаковой среде оказываются фенотипически сходными, это значит, что избирательная ценность отдельных генотипов зависит от тех путей, которыми организмы с разными генотипами достигают формирования идентичных морфо-физиологических особенностей. Анализ природных популяций с этой точки зрения мог бы дать чрезвычайно много для понимания механизма естественного отбора. Создалась бы возможность подойти к решению важнейшего вопроса о ценности разных генотипов в различной популяционной среде. Этот вопрос до сих пор не вышел за пределы теоретических спекуляций. Прогресс в этом направлении может быть сделан только на основе экологического исследования естественного отбора в популяциях различной генетической и экологической структуры.

Много внимания уделяется вопросу о границах популяций. Когда эти границы определяются физическими преградами — вопрос ясен, но когда физических преград между популяциями нет, точное знание уступает место спекуляциям, лишь более или менее основанным на фактах (Гиляров, 1954). В пределах ареала возникают пространственно изолированные популяции. Какие экологические особенности вида определяют их размеры и границы в разных условиях среды? Пока не будет дан ответ на этот вопрос — проблема видообразования в пределах непрерывного ареала будет бесконечно дискутироваться и не выйдет за рамки бесчисленных гипотез.

Ответ же может дать только экология. С другой стороны — важнейший вопрос методики — как определить границы популяций в природе — тоже может быть решен только экологическими методами и средствами. Одно из них — изучение изменений не отдельных признаков, а их коррелирующих комплексов, т. к. изменение корреляционных связей в развитии разных признаков, как правило, свидетельствует о наследственных различиях между сравниваемыми популяциями, а следовательно, и о какой-то степени их изоляции. Представляется также крайне важным изучить, в какой степени «генная сбалансированность» уже сформировавшихся популяций служит препятствием для внедрения в популяцию «чужих» особей.

Можно было бы привести немало примеров, показывающих, что тщательный экологический анализ основ современной эволюционной теории содействовал бы ее принципиальному прогрессу.

### III. ИЗУЧЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Экологический анализ исходных предпосылок любых эволюционных построений — очень важная задача современной эволюционной экологии, но еще важнее изучение собственно экологических закономерностей эволюционного процесса.

Первый шаг эволюционного процесса — необратимое преобразование популяций. Изучение законов преобразования популяций в природных условиях и составляет задачу эволюционной экологии, основная проблематика которой рисуется нам в следующем виде. Известно, что большинство природных популяций животных разбивается на микропопуляции, объединяемые возможностью скрещивания, но изолированные, по крайней мере в течение отдельных этапов жизненного цикла популяции. Если микропопуляции приурочены к различным условиям обитания, между ними возникают хорошо заметные морфо-физиологические различия, возникает биотипическая изменчивость. Различные ее проявления изучены достаточно полно (напр., Попов, 1960), но генетическая природа практически совершенно неизвестна. Поэтому под рубрику биотипической изменчивости попадают принципиально разные явления: и явно фенотипические изменения, и четкие генетические различия, создающие возможность симпатрического формо- и видообразования. Поэтому для изучения экологических закономерностей эволюции (отбор микропопуляций и популяций) необходимо углубление исследований биотипической изменчивости и прежде всего изучения ее генетической природы.

Популяционный отбор как фактор эволюционного процесса в последнее время привлекает большое внимание (Levontin, 1963 и др.). Если при определенных условиях отдельные популяции или микропопуляции вымирают, их место занимают соседние. Новый генный комплекс в новой среде не копирует старый, популяция преобразуется, происходит эволюционный сдвиг. Таким образом, популяционный отбор можно рассматривать как существенный экологический механизм эволюционного процесса. Практически его изучение сводится к исследованию природы биотипической изменчивости.

Весьма важным представляется изучение конкретных механизмов внутривидовых преобразований. Любая природная популяция генетически разнородна. Эта разнородность охватывает различные признаки организмов; наилучше изученная ее форма — полиморфизм — только одна из многих форм внутривидовой разнородности. Разнородность популяции поддерживается благодаря, во-первых, повышенной жизнеспособности гетерозигот и, во-вторых, повышенными приспособительными возможностями разнородной популяции (при колебании внешних условий преимущество приобретают различные генотипы).

Генетическая разнородность создает предпосылки для быстрых преобразований популяций без обогащения исходного генофонда. При этом могут измениться не только средняя норма изменчивости, но и пределы изменчивости, возникают особи с новыми признаками.

Генетически этот процесс вполне понятен: происходит перекомбинация генов и при их аддитивном действии в популяции появляются животные, характеризующиеся новыми свойствами. Этот процесс может быть обоснован не только теоретически, но и экспериментально, как это было сделано нами в модельной популяции узкочерепных полевок. В короткий срок была создана популяция, принципиально отличающаяся от исходной (Шварц и Покровский, 1964). Из этого следует, что даже очень существенные особенности популяций, служащие основанием для выделения их в подвиды (притом, хорошие подвиды!) могут быть принципиально обратимыми. Эта наша точка зрения получила подтверждение в данных, приводимых Фордом (Ford, 1964): в экспериментальных условиях была создана новая популяция бабочек, достоверно отличающаяся от исходной; после перемещения в прежние условия она возвратилась к исходной норме.

Задача экологов заключается в том, чтобы определить, при каких условиях популяция подвергается необратимым преобразованиям, ка-

кова зависимость между скоростью внутривидовых преобразований, структурой популяции и эффективностью естественного отбора.

Разберем каждую из этих проблем в отдельности. Потенциальные возможности популяции стоят в прямой зависимости от характера ее генетической разнородности. Поэтому одна из важнейших задач эволюционной экологии заключается в исследовании генотипической структуры популяций. В этом отношении особое значение имеет проведение исследований в следующих направлениях:

а) Изучение разнородности популяций не только по морфологическим, но и морфо-физиологическим и эколого-физиологическим признакам. Например, исследования, проведенные в нашей лаборатории Покровским (1964), показали, что природные популяции животных разнородны не только по таким признакам, как окраска или размеры тела (обычные показатели в такого рода исследованиях), но и по скорости полового созревания, плодовитости, скорости роста в разные сезоны года, характеру сезонной цикличности, жизнедеятельности и т. п. Знание изменчивости популяции по такому роду признакам позволяет судить о возможности ее приспособления к резким изменениям среды без существенных изменений в генофонде и помогает всесторонне оценивать различия, обнаруживаемые в условиях существования популяций.

б) Исследование изменчивости популяций во времени. Многочисленные исследования показывают, что качество популяций не остается постоянным. В одни годы (или сезоны года) преобладают одни генотипы, в другие — другие. Это явление, названное автором «хронографической изменчивостью» подробно описано (Шварц, 1963). Важно лишь подчеркнуть, что изучение хронографической изменчивости дает материал для непосредственного суждения о масштабах несомненно обратимых преобразований популяций. Если различия в средней норме изменчивости между двумя популяциями укладываются в диапазон хронографической изменчивости одной из них, возникает уверенность в обратимости межпопуляционных различий. Это естественно, т. к. например, климатические колебания в пределах одного района нередко перекрывают различия средних климатических показателей удаленных географических районов.

Проведение исследований в указанном направлении создает основу для освещения одной из важнейших экологических закономерностей эволюции: зависимости между структурой популяции и механизмами (и скоростью) ее эволюционных преобразований.

Этим, однако, значение подобных исследований не ограничивается. Изменение возрастного состава популяции приводит и к изменению ее генетической структуры. Причины и механизм этого процесса в настоящее время можно считать выясненными. Каждая возрастная группа животных (каждая генерация) генетически специфична. Это связано с тем, что животные отдельных генераций развиваются в разных условиях, подвергаются различному и по интенсивности и по направлению воздействию отбора. В предыдущих работах автор приводил многочисленные примеры различий генетической структуры генераций разных видов. Поэтому здесь можно ограничиться одним примером, взятым из неопубликованных материалов Б. К. Павлова. Он исследовал популяции белок и установил, что эти популяции полиморфны по окраске. При этом разные фазы белок, которых автор различал по цвету хвоста, различаются между собой по ряду морфо-физиологических признаков, биологическое значение которых несомненно. Поэтому понятно, что соотношение цветковых фаз белок не остается неизменным, а изменяется по годам, что представляет прекрасный пример хронографической изменчивости. Однако в материале Б. К. Павлова нас привлекает другое.

Оказалось, что в любой год генетическая структура белок разного возраста различна. Так, в 1961 г. среди белок-сеголеток чернохвостки составляли около 8%, а среди трехлетних — 40%. Если условия складываются благоприятно для сеголеток, но вызовут гибель белок старшего возраста, генетический состав популяции сдвигается в сторону резкого уменьшения чернохвосток, в противном случае — наоборот, число чернохвосток в популяции резко увеличивается.

В природных условиях имеет место неодинаковая смертность животных разного возраста. Поэтому «возрастной отбор» — мощный фактор перестройки генетической структуры популяции. В частности, необходимо учитывать, что «возрастной отбор» может сказываться значительно быстрее, чем отбор среди особей одного возраста, т. е. физиологические различия, а следовательно, и «селекционная ценность» животных разного возраста, как правило, бывают значительнее, чем между животными разных генотипов в одинаковом возрасте. Это, возможно, объясняет и те случаи быстрых эволюционных преобразований, которые не укладываются в представления, основанные на признании ведущей формой отбора — отбора индивидуального (Шварц, 1964а, 1964 б; Ferd, 1964).

С разбираемым вопросом тесно связан и другой — о значении неизбирательной элиминации.

Мощный неблагоприятный фактор среды, противостоять которому животные данного вида не могут, вызывает неизбирательную элиминацию независимо от генотипов и не направляет эволюционный процесс, а лишь влияет на ход генетико-автоматических процессов. Случайно оставшиеся в живых особи создают новую популяцию, свойства которой определяются свойствами «животных-основателей».

Если особенности случайных выживших особей существенно отличаются от средней нормы изменчивости исходной популяции, возникает новая популяция, свойства которой определены случайными признаками оставшихся в живых особей. Эта точка зрения является господствующей, но она не кажется нам безупречной (Шварц, 1964 б).

При неизбирательной элиминации генотипы, представленные большим числом особей, будут уничтожены в большем числе, чем генотипы менее многочисленные (с учетом статистических погрешностей). Поэтому неизбирательная элиминация произведет совершенно различный эффект в зависимости от того, на какой стадии жизненного цикла популяции она происходит. Так как такая элиминация, как правило, имеет резко выраженный сезонный характер (осенние ливни, весенние заморозки и возвраты холодов, шаводки и т. п. в случае мелких наземных позвоночных), то и действие ее отнюдь не случайно. Мы приходим к парадоксальному выводу, что неизбирательная, ненаправленная элиминация приводит к направленному изменению популяции (Шварц, 1964 а, 1964 б).

Всесторонний анализ закономерностей генетических преобразований популяций, происходящих в процессе неизбирательной элиминации, открывает новые пути исследования микроэволюционного процесса. Зная ход сезонной изменчивости генетической структуры популяции, можно осуществлять ее направленное изменение, т. е. фактически управлять микроэволюционным процессом.

Нередко характер истребительных мероприятий или форма промысла ведет к изменению экологической структуры популяций. Так, оказалось, что применяемые при борьбе с грызунами мышьяковистые приманки оказывают различное действие на самцов и беременных самок (Junkins, 1963). В результате истребительных работ изменяется структура популяции, а не только снижается численность животных. То же самое нередко наблюдается при промысле. Так, при промысле мелких хищных капканами самцы отлавливаются в значительно большем чис-

ле, чем самки. Таких примеров можно привести много. Следует подчеркнуть, что эффект избирательного промысла (или избирательного истребления) отнюдь не ограничивается его непосредственным видимым эффектом. Размножение популяций животных с нарушенной половой структурой неизбежно приводит к возникновению новой популяции, отличающейся от исходной еще более существенными особенностями, изменение экологической структуры популяции приводит к изменению ее генетической структуры. Поэтому любые нарушения экологической структуры приводят к сдвигам эволюционного порядка.

Экологическая структура популяции определяет относительную роль различных форм отбора и микроэволюционных преобразований, определяет темпы и формы начальных стадий эволюционного процесса.

Важнейшие задачи, стоящие перед экологами в развитии этого направления следующие: исследование генетической разнородности популяции; установление конкретной роли отдельных генотипов в поддержании численности вида в колеблющихся условиях среды; установление зависимости между характером колебаний внешних условий и характером экологической и генетической структуры популяций, установление относительной роли экологической и генетической структуры популяций у различных видов в разных условиях среды.

Развитие исследований в этом направлении подготовит почву для решения вопроса об условиях, при которых происходят необратимые изменения популяций.

Разнородность популяции — это приспособление вида к изменениям условий среды во времени и в пространстве. Если приспособление к пространственным изменениям условий среды может идти за счет развития разных форм биотипической дифференцировки, то единственный путь приспособления к изменениям условий существования во времени — это генетическая разнородность популяций. Изменение условий среды приводит к изменению ее проявления, происходит преобразование популяции.

При этом можно ожидать 3 типичных случая. Так, может быть, что условия среды и закономерные изменения (колебания) этих условий полностью уравниваются генетической разнородностью популяций. В отдельные периоды жизни популяции преимущество получает одна группа животных, которая становится относительно более многочисленной. Если условия изменяются, преимущество получает другая группа (или группы) особей, генетический состав популяции сдвигается, но через определенный промежуток времени приходит к исходному состоянию и т. д. Это находит подтверждение в работах, показывающих, что колебания «качества» популяции — явление почти столь же обычное, как и колебания численности (Шварц, 1963). В большинстве случаев отбор поддерживает установившуюся норму генетической разнородности популяции. Внешне популяция кажется неизменной, но эта неизменность динамическая и для того, чтобы ее обнаружить, требуются глубокие экологические и морфо-физиологические исследования.

Динамическое равновесие морфо-физиологических особенностей популяции в корне отличается от «неизменности» (предельный случай, реально в природе не встречающийся) тем, что популяция на направленное изменение условий среды (в отличие от только что упоминавшихся колебаний) в состоянии ответить направленным изменением своей генетической структуры.

В тех случаях, когда условия среды направлено изменяются (обычно это происходит при расселении вида) мы сталкиваемся с быстрой перестройкой генетической структуры популяции и, соответственно с этим, с быстрыми (в эволюционном масштабе) филогенетическими преобразованиями. Популяция оказывается «преадаптированной» к дальнейшим целесообразным преобразованиям.

Бывает, что характер онтогенеза в текущий момент истории вида находится в антагонистическом противоречии с направлением филогенетического развития. В этом случае эволюционные преобразования происходят крайне медленно и могут произойти вообще лишь при особо благоприятных обстоятельствах. Однако любой эволюционный сдвиг в этом направлении означает новый путь развития, предшествующий вспышке нового типа адаптивной радиации, нового типа освоения ареала жизни, и может привести к преобразованиям микроэволюционного масштаба.

Если первые два случая не требуют разъяснений, то последний полезно иллюстрировать примером.

Скорость развития амфибий, как правило, почти не знающая исключений, прямо пропорциональна температуре среды (в пределах нормально встречающихся в ареале вида температур). При продвижении к северу, в условиях холодного климата, метаморфоз задерживается, амфибии зимуют на стадии личинок, однолетний цикл развития превращается в двухлетний.

Но в наиболее жестких условиях, на Крайнем Севере и высоко в горах, в районах с исключительно низкими температурами почвы, водоемы на длительное время промерзают, что практически исключает возможность зимовки амфибий на стадии личинок. В таких условиях задержка метаморфоза означает гибель популяции. И действительно, большинство видов амфибий не идет на север дальше таежной зоны. Лишь очень немногие виды проникают в тундру, где образуют стабильные популяции. Оказалось, что несмотря на то, что их развитие проходит в условиях крайне низких температур, оно завершается в более короткие сроки, чем у их ближайших родственников на юге. Это было обнаружено и у высокогорных видов, и у амфибий Крайнего Севера (Шварц, 1959; Шварц и Топоркова, 1960).

Изменение нормы реакции на изменение среды завершило приспособление к новым условиям и позволило отдельным видам достигать высокой численности в совершенно необычных для амфибий местностях.

Естественно, что процесс, подобный описанному протекает значительно медленнее, чем простая перестройка генетической структуры популяции, но зато приводит к необратимым изменениям и открывает путь для адаптивной радиации на новом уровне: изменяется реакция животного на изменение среды, возникает возможность возникновения нового таксона, намечается путь макроэволюционных преобразований.

Важно подчеркнуть, что темпы преобразования популяций могут определяться не только отношениями «организм — среда», но и характером корреляционных связей в развитии организмов. Было показано (Шварц, 1962), что у южного подвида узкочерепной полевки увеличение размеров тела связано с уменьшением абсолютных размеров межглазничного промежутка. Однако у более крупных северных подвигов межглазничный промежуток больше, чем у мелких южных форм. Следовательно, в процессе формообразования произошло изменение корреляционных связей в развитии разных признаков\*. В соответствии с этим любые изменения условий существования, влияющие на скорость роста животных или на их размеры, будут оказывать на представителей этих подвигов различный морфологический и морфо-генетический эффект. И в данном случае мы сталкиваемся с преобразованием реакции вида на изменения условий среды, но проявляется это изменение более сложными путями.

\* Применение аллометрических уравнений к исследованию этого вопроса позволило В. Г. Ищенко выразить отмеченную закономерность в количественных показателях.

Естественно, что в подобных случаях преобразование популяций происходит значительно медленнее, чем в разобранных ранее примерах. Но происшедшие при этом изменения необратимы, т. к. меняется реакция популяции на изменение условий среды. Даже если изменившаяся популяция попадает в исходные условия существования, она не придет к исходному состоянию, т. к. ее реакция на среду будет иной. По-видимому, так может быть установлен критерий необратимости внутривидовых преобразований. Если это так, то мы сталкиваемся здесь еще с одной экологической закономерностью эволюции.

Когда дифференциация сравниваемых форм достигает видового уровня, различия в реакции на среду становятся совершенно очевидными. В отдельных случаях это приводит к тому, что характер географической изменчивости двух близких видов в совпадающих участках ареала оказывается совершенно различным. Начальные стадии этого процесса должны быть обнаружены и в процессе внутривидовой дивергенции (Шварц, 1959; Негге, 1964).

Наконец необходимо учитывать не только масштаб отличий между сравниваемыми формами, но и их характер.

Работы Шмальгаузена (1946 и др.) о стабилизирующем отборе и экспериментальные исследования Уоддингтона (Waddington, 1959) показывают, что в тех случаях, когда направление отбора и фенотипической реакции организма совпадают, преобразование популяций происходит несравненно быстрее, чем в обратном случае.

Это дает возможность предвидеть скорость процесса формообразования в ближайшем будущем. Фактическим подтверждением сказанного могут служить исследования млекопитающих Субарктики (Шварц, 1964). Оказалось, что все те особенности разных видов, которые возникают при совпадении направления отбора и фенотипических реакций, вырабатываемые популяциями при их проникновении в Арктику крайне быстро. Наоборот, если условия среды требуют преобразования закрепленной фенотипической реакции, — этот процесс идет медленно даже в геологическом масштабе.

Большое значение в развитии эволюционной экологии может иметь применение новых, в частности физико-химических методов исследования; сравнительные исследования внутривидовых различий на тканевом и молекулярном уровнях позволяют уловить различия там, где морфологические методы оказываются бессильными. Но существенно то, что любое эволюционное преобразование вызывается противоречием, возникающим между организмом и средой. В тех случаях, когда это противоречие разрешается лишь на тканевом (биохимическом) уровне, наследственная несовместимость и репродуктивная изоляция со всеми вытекающими отсюда последствиями наступают раньше, чем при морфофункциональной изменчивости.

Одна из задач эволюционной экологии — исследование вопроса о том, в каких конкретных экологических ситуациях противоречия между организмом и средой в наиболее полной степени разрешаются на тканевом, биохимическом уровне.

В заключение следует коснуться вопроса об изучении направления изменчивости.

В настоящее время для экологической и морфо-физиологической характеристик природных популяций животных пользуются средними показателями (с учетом возраста, пола и физиологического состояния изучаемых животных). Реже используется общий диапазон изменчивости по отдельным признакам (Никольский и Пиккулеа, 1958). Средние показатели и диапазон изменчивости дают представление о современном состоянии популяции, являющемся результатом ее длительного исторического развития, ее приспособления к конкретным условиям среды. Однако ни средние показатели (а тем более отрывочные данные по от-

дельным особям), ни диапазон изменчивости, не дают представления о направлении развития популяции в текущий момент ее истории. Исследования показали (Шварц, 1965), что если в текущий момент отбор идет в направлении изменения средней нормы изменчивости популяции, кривые, характеризующие изменчивость отдельных признаков, оказываются асимметричными, т. к. прогрессивные (в данных условиях) варианты элиминируются в относительно меньшем числе. Таким образом, изучение степени симметричности кривых изменчивости отдельных признаков дает основание для суждения о направлении отбора, т. е. дает возможность судить о том, в какой степени фиксируемые свойства популяции стабильны и каковы вероятные изменения популяции в будущем.

Исследования на различных популяциях млекопитающих и птиц по самым различным признакам от размеров органов до плодовитости дали положительный результат. Оказалось возможным уловить возникновение межпопуляционных различий до того, как они стабилизировались, другими словами, удалось найти способ изучать направление отбора в текущий момент истории популяции. Это позволяет изучать естественный отбор не только по его результатам, а и в совершающемся на наших глазах процессе.

Современная экология обладает достаточным арсеналом средств для изучения различных форм внутривидовой изменчивости с той точностью и объективностью, которая создает реальные предпосылки для познания основных законов, управляющих микроэволюционным процессом. В современной генетике считается аксиомой, что ценность отдельного гена определяется не только его собственными свойствами, но и геномом в целом. Это же несомненно справедливо в отношении генотипов, реализованных в отдельных особях. Их ценность также определяется свойствами целого — популяций и тех биоценозов, частью которых популяции являются. Эта интереснейшая проблема почти не затронута исследованиями, но некоторые работы последнего времени позволяют надеяться, что она привлечет к себе достойное внимание широкого круга специалистов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гиляров М. С. 1954. Зоол. ж., XXXIII, в. 4.  
Никольский Г. В., Пикулева В. А. 1958. Зоол. ж., XXXVII, в. 7.  
Покровский А. В. 1964. Некоторые вопросы экспериментальной экологии полевков. Автореф. канд. дисс., Свердловск.  
Попов В. А. 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края, Изд-во АН СССР, Казань.  
Шварц С. С. 1959. Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР, в. 11.—1959а. Тр. Салехард. станц. Уральск. фил. АН СССР, в. 1, Тюмень.—1963. Зоол. ж., XII, в. 3.—1963. Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР, в. 33.—1964. Сб.: Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция, Свердловск.—1964а. Вопр. философии, № 3.—1964б. Сб.: Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных, Изд. Ин-та морфол. животных, М.  
Шварц С. С., Топоркова Л. Я. 1960. Природа, № 6.  
Шварц С. С., Покровский А. В. 1964. Сб.: Вопросы внутривидовой изменчивости и микроэволюция, Свердловск.  
Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. Изд-во АН СССР, М.—Л.—1964.  
Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. Изд-во «Наука».  
Ford E. B. 1964. Ecological genetics, London, Methuen.  
Herrle B. 1964. Zool. Anz., 172, № 6.  
Junkins B. L. 1963. Radioecology, N. Y., Reinh. Publ. Corp.  
Levontin R. C. 1963. Contr. XVIII Int. Cong. Zool., VI, Washington.  
Mayr E. 1954. Change of genetic environment and evolution. Evolution as a process. (ed. J. Huxley), London.—1963. Animal species and evolution, Harvard.  
Waddington C. H. 1959. Evolutionary system animal and human, Proc. Roy. Instn. Gr. Brit., 37.