

ДОКЛАДЫ  
АКАДЕМИИ НАУК СССР

---

1966

ТОМ 166

№ 6



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
МОСКВА

С. С. ШВАРЦ

## ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЖИВОТНЫХ

(Представлено академиком Б. Е. Быховским 1 III 1965)

В настоящее время для экологической и морфо-физиологической характеристики природных популяций животных пользуются средними показателями (с учетом возраста, пола и физиологического состояния изучаемых животных). В относительно редких случаях используется также общий диапазон изменчивости по отдельным признакам (1). 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 отдельным особям), ни диапазон изменчивости не дают представления о направлении развития популяции в текущий момент ее истории. Между тем вряд ли можно сомневаться в том, что если в отдельных случаях относительная стабильность морфо-физиологических свойств популяции поддерживается отбором, то в других случаях популяция находится в стадии направленных преобразований, в стадии приспособления к специфическим условиям среды. Разработка методов изучения этого процесса (на самых ранних его этапах) дала бы возможность подойти к изучению таких вопросов, как продолжительность существования популяции в данных условиях среды, степень ее изоляции от соседних популяций, эффективность естественного отбора, скорость формирования специфических морфо-физиологических показателей и т. п. На микроэволюционном уровне все эти вопросы решаются в настоящее время преимущественно теоретически, без твердого фактического фундамента.

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

Степень асимметрии кривых распределения выражается коэффициентом асимметрии по формуле  $A = (x - \bar{x})^3 / n\sigma^3$ , где  $\bar{x}$  — среднее значение признака. Если распределение вытянуто в сторону положительных значений, то  $A > 0$ , в противном случае  $A < 0$  (максимально возможная асим-

метрия равна  $\pm 1$ ). Достоверность  $A$  вычисляется по формуле:  $t = A / m$ , где  $m = \sqrt{6/n}$ .

Уже первые, предварительные исследования показали, что наше исходное предположение верно. Наряду с симметричными кривыми, в природе столь же часто (вероятно — значительно чаще) встречаются кривые асимметричные, свидетельствующие о том, что популяция в текущий момент ее истории находится в состоянии направляемого отбором преобразования.

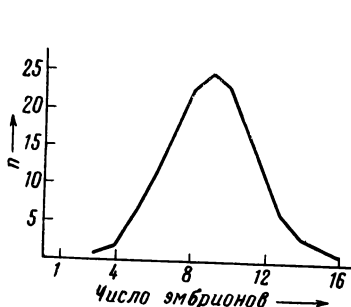


Рис. 1. Количество эмбрионов у северного подвида узкочерепной полевки

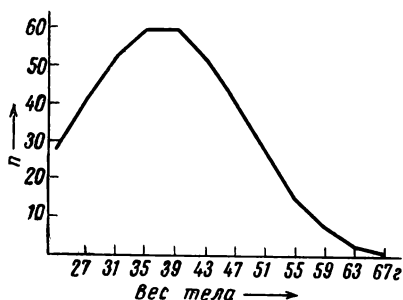


Рис. 2. Вес тела северного подвида узкочерепной полевки

Примером первого случая может служить распределение числа эмбрионов у северного подвида узкочерепной полевки (рис. 1) — отклонение от средней не выходит за пределы статистической ошибки. Примером резко асимметричного распределения может служить вес той же формы (рис. 2). Это распределение показывает, что северные популяции изученного вида не только значительно крупнее южных (это общеизвестно), но и что процесс увеличения их размеров еще не завершен и продолжается в настоящее время.

Насколько нам известно, подобный подход к оценке биологических особенностей природных популяций применяется впервые. Нет, следовательно, и опыта анализа полученных данных. Поэтому для первого сообщения на эту тему мы представляем материал, характеризующий некоторые морфо-физиологические особенности грызунов Субарктики, экология которых была нами тщательно изучена и полученные данные подробно описаны в серии публикаций и специальной монографии (2). Это в значительной степени облегчает анализ представленных здесь данных по 6 видам, изучавшимся в южной тундре Ямала в течение 7 лет. Наши данные сведены в табл. 1. Ее анализ показывает следующее

Т а б л и ц а 1

Распределение различных признаков у грызунов Субарктики

		M. oeconomus	M. gregalis	M. middendorff.	C. rutilus	A. terrestris	O. zibethica
Относительный вес сердца	$n$	252	363	114	197	84	130
	$\bar{x}$	$5,2 \pm 0,05$	$5,8 \pm 0,05$	$6,4 \pm 0,11$	$7,3 \pm 0,08$	$4,2 \pm 0,05$	$3,8 \pm 0,02$
	$A$	$+0,53 \pm 0,15$	$+0,58 \pm 0,12$	$+0,90 \pm 0,23$	$+0,48 \pm 0,17$	$+0,21 \pm 0,27$	$+0,85 \pm 0,24$
Относительный вес печени	$n^A$	3,5	4,8	3,91	2,8	0,78	4,05
	$\bar{x}$	270	360	109	192	86	127
	$A$	$+0,15 \pm 0,15$	$+0,30 \pm 0,13$	$+0,12 \pm 0,23$	$+0,022 \pm 0,18$	$+0,69 \pm 0,26$	$+0,07 \pm 0,22$
Число эмбрионов	$n$	1,0	2,3	0,5	0,12	2,6	0,32
	$\bar{x}$	138	150	48	53	47	56
	$A$	$7,63 \pm 0,16$	$9,05 \pm 0,19$	$7,71 \pm 0,28$	$8,21 \pm 0,28$	$9,12 \pm 0,22$	$9,11 \pm 0,26$
	$t^A$	0,71	0,13	2,63	2,47	1,34	1,0

Относительный вес сердца. Предшествующие исследования показали, что у наиболее полно приспособленного к обитанию на Крайнем Севере грызуна — обского лемминга относительный вес сердца значительно крупнее, чем у южных грызунов сопоставимых размеров. У других грызунов Субарктики сердечный индекс повышен только у полевки Миддендорфа (но значительно меньше, чем у лемминга), а у других видов он не больше, чем у южных форм (небольшие различия статистически несуще-

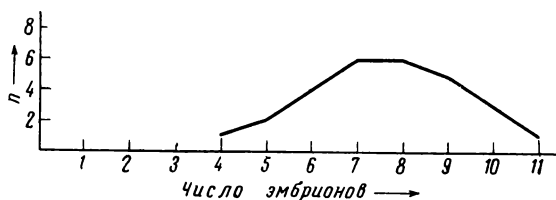


Рис. 3. Количество эмбрионов у южного подвида узкочерепной полевки

ственны). Можно было полагать, что у более молодых поселенцев тундры процесс увеличения сердца еще не завершен и продолжается в настоящее время. Если это так, то распределение относительного веса сердца должно быть асимметричным и вытянуто в сторону положительных значений. Как видно из табл. 1, это предположение превосходно подтверждается: у всех видов *A* положительно и, за исключением одного вида, асимметричность распределения абсолютно достоверна.

Относительный вес печени. Очень многочисленные наблюдения показывают, что у всех позвоночных (млекопитающие, птицы, амфибии) северные популяции отличаются от южных крупными размерами печени. Это одна из наиболее ясно выраженных особенностей животных-субарктов. Поэтому в данном случае можно было бы ожидать, что мы имеем дело со стабилизировавшимся признаком и асимметрия в его распределении не должна быть выражена или выражена в значительно меньшей степени, чем в отношении сердца. И это предположение подтверждается: у 4 из 6 видов асимметрия не выражена (у трех видов наблюдается идеальная симметричность) и лишь у двух видов обнаружена положительная асимметрия, но в одном случае она выражена слабо ( $A = +0,3$ ).

Плодовитость. У всех грызунов на Крайнем Севере число молодых в помете резко увеличено (по сравнению с любыми южными формами). Можно ожидать или отсутствия асимметрии (стабилизация признака) или положительную асимметрию (значение признака увеличилось, но еще не достигло оптимального для данных условий уровня). Данные табл. 1 показывают, что у видов с максимальной плодовитостью асимметрия отсутствует, у остальных она положительная. И в этом случае теоретические ожидания совпали с фактами. Стоит отметить, что у тех же видов на юге наблюдалась и отрицательная асимметрия (см., например, рис. 3).

Приведенный здесь анализ направления изменчивости отдельных признаков в популяциях животных показывает, что примененный метод помогает углубить наши представления об их биологическом своеобразии. Совершенно аналогичные данные были получены в нашей лаборатории Л. Н. Добринским при изучении географических изменений направления внутривидовой изменчивости полярной крачки, В. Н. Большаковым — красной полевки.

Это дает нам основание для вывода, что описанный здесь метод может быть с успехом использован для изучения самых первых стадий микроэволюционного процесса, исследования темпов преобразования популяций в разных условиях среды. Создается также возможность для исследования очень важного вопроса о скорости эволюционных изменений отдельных признаков животных. Естественно, что детальное обсуждение этой пробле-

мы выходит за рамки настоящей статьи. С другой стороны, примененный метод может иметь очень важное значение и при решении некоторых практических вопросов. В частности он дает возможность обнаружить самые первые морфо-физиологические сдвиги, происходящие у животных в процессе акклиматизаций, еще до того как изменятся средние показатели.

Естественно, что при широком использовании рекомендуемого метода можно столкнуться и с менее ясными случаями, чем использованные нами в этой статье примеры (в нашей практике мы с подобными случаями сталкивались), но это естественная стадия в развитии любого метода. Более подробный анализ перспектив метода с привлечением более обширных материалов будет нами дан в специальной статье. Здесь же нам хотелось отметить его возможности лишь в самом общем виде.

Данная статья написана в основном по материалам автора. Были использованы также материалы В. Н. Бойкова. Вычисление коэффициента асимметрии проведено Р. И. Бирловым.

Институт биологии Уральского филиала  
Академии наук СССР

Поступило  
15 II 1965

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Г. В. Никольский, В. А. Пикулева, Зоол. журн., 37, в. 7 (1958).  
<sup>2</sup> С. С. Шварц, Тр. инст. биол., УФАИ СССР, в. 33 (1963).