

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLV

Вып. 1



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966

**ОПЫТ СБЛИЖЕНИЯ СПЕЦИФИЧЕСКОЙ ПОДВИДОВОЙ
ОКРАСКИ ДВУХ РЕЗКО ДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫХ ПОДВИДОВ
ПУТЕМ ОТБОРА В ЛАБОРАТОРНОЙ ПОПУЛЯЦИИ***С. С. ШВАРЦ и А. В. ПОКРОВСКИЙ**Лаборатория зоологии Института биологии Уральского филиала
Академии наук СССР (Свердловск)*

В последние годы в литературе начинают накапливаться наблюдения, показывающие, что изменение направления отбора может привести к относительно быстрым преобразованиям природных популяций животных (Sheppard, 1959). Возникла возможность экспериментального изучения начальных этапов микроэволюционного процесса.

Предпосылкой относительно быстрых генетических преобразований природных популяций является их генетическая разнородность. При изменении направления отбора установившееся соотношение различных генотипов в популяции нарушается, что и ведет к изменению средней нормы ее изменчивости. Если колебания условий среды кратковременны и не направлены, мы имеем дело с непериодическими колебаниями генетической структуры популяции (изменения структуры популяции, отражающиеся в фенотипе составляющих популяцию особей) (Шварц, 1963). Если же изменения среды строго направлены и длительны, происходит направленное изменение генетической структуры и фенотипа популяции. Классический, но, по-существу, уникальный пример — возникновение промышленного меланизма *Biston betularia* и некоторых других бабочек на Британских о-вах (Ford, 1961). В том случае, когда изменение популяции ограничивается изменением численного соотношения различных генотипов, кажется очевидным, что в популяции не возникает ничего нового. Это не совсем так. Подобные изменения принципиально обратимы и в этом смысле не могут рассматриваться в качестве эволюционных отклонений. Однако изменение соотношения различных генотипов в популяции изменяет отношение популяции в целом к изменению условий среды, изменяются, следовательно, и перспективы ее будущих преобразований, ее возможная эволюционная судьба. Тем больший интерес представляют такие отличия между популяциями, которые проявляются не только в средней норме изменчивости, но и в пределах варьирования отдельных признаков.

Заранее трудно сказать, каковы пределы обратимых преобразований популяций, основанных на изменении соотношения различных генотипов в пределах единого генофонда. Даже в том случае, когда изменяются пределы варьирования, мы не можем быть уверены, что это связано с обогащением генофонда популяции, а не является следствием изменения генетической структуры популяции при сохранении исходного генофонда (различные проявления аддитивного действия генов). Для решения этого принципиального вопроса эволюционного учения необходимо проведение большой экспериментальной работы. Ее первый этап — исследование лабораторных популяций. Коротко основной вопрос исследова-

ния может быть сформулирован так: каковы пределы изменчивости популяций, не связанные с обогащением генофонда, каковы пределы принципиально обратимых преобразований популяций?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования была использована лабораторная колония двух подвидов узкочерепной полевки: *Microtus gregalis gregalis* и *M. g. major*. История формирования колонии подробно описана ранее (Шварц и др., 1960; Покровский и др., 1962). Сравнимые подвиды резко отличаются по окраске. Колориметрирование шкурок (подробное описание техники колориметрирования дано в указанных работах) показало, что между сравниваемыми формами наблюдается хорошо выраженный хиатус по окраске и что длительное содержание в неволе не привело к сближению изученных признаков сравниваемых животных. Различия между подвидами стойко сохраняются и при разведении в одинаковых условиях существования. Эти различия выражаются следующими показателями: *M. g. gregalis* — показатель оттенка 125,9%, белизна 4,1; *M. g. major* — соответственно 139,8% и 7,0¹.

Специально поставленные опыты по гибридизации показали, что особенности окраски сравниваемых подвидов наследуются по типу промежуточной наследственности (это характерно для громадного большинства признаков, различающих подвиды) и обусловлены полигенно. Это позволило нам поставить основной вопрос исследования: можно ли путем отбора сдвинуть среднюю норму изменчивости одного из подвидов в сторону другого? Таким путем мы надеялись получить экспериментальный материал для суждения о степени обратимости подвидовых различий.

Техника проведения эксперимента заключалась в следующем. Различия в окраске сравниваемых форм могут быть грубо сформулированы следующим образом: *M. g. major* — светлее и рыжее, *M. g. gregalis* — темнее и серее. Поэтому из исходной группы *M. g. major* было отобрано 30 особей, наиболее темных и серых, которые и составили исходное ядро селекционной линии животных. Естественно, что в момент отбора мы не могли объективно оценить правильность выбора животных (колориметрирование живых животных технически невозможно), но впоследствии выяснилось, что выбор был произведен правильно. Из большого числа особей были выбраны именно те, которые приближались к *M. g. gregalis* в наибольшей степени. Средние показатели исходной группы: белизна — 6,82; оттенок — 133,97%.

Описанная процедура отбора проводилась в каждом последующем поколении: «лучших» (приближающихся по окраске к *M. g. gregalis*) животных оставляли для размножения, остальных забивали. «Лучших» забивали лишь после того, как от них было получено потомство.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТА

Рис. 1 дает полное представление о полученных результатах: на нем нанесены показатели всех обследованных животных. Рис. 2 и таблица представляют собой результаты биометрической обработки данных, нанесенных на рис. 1. Анализ представленных материалов позволяет сделать следующие выводы:

Колориметрические характеристики изученных поколений

Поколения	Средние			Средние «лучших в поколении»*		
	n	белизна	оттенок	n	белизна	оттенок
P	16	6,82±0,28	133,97±0,92	4	—	—
F ₁	58	6,13±0,17	135,34±0,51	15	5,44±0,20	132,85±0,55
F ₂	96	6,47±0,13	136,40±0,41	20	5,56±0,13	133,46±0,38
F ₃	52	6,87±0,18	133,49±0,53	16	5,68±0,12	131,07±0,38

* «Лучшие в поколении» — особи, имеющие показатели белизны и оттенка ниже средних для поколения.

На рис. 1 отчетливо видно, что в новой группе животных весь верхний правый угол исчез, а хиатус между сравниваемыми формами оказался заполненным. Следует напомнить, что без применения отбора этот хиатус

¹ Белизна — процент света, отраженного от исследуемого объекта по сравнению с абсолютно белым телом. Показатель оттенка — преобладание определенного цветового оттенка (в данном случае — охристого) в спектре, отраженном от шкурки.

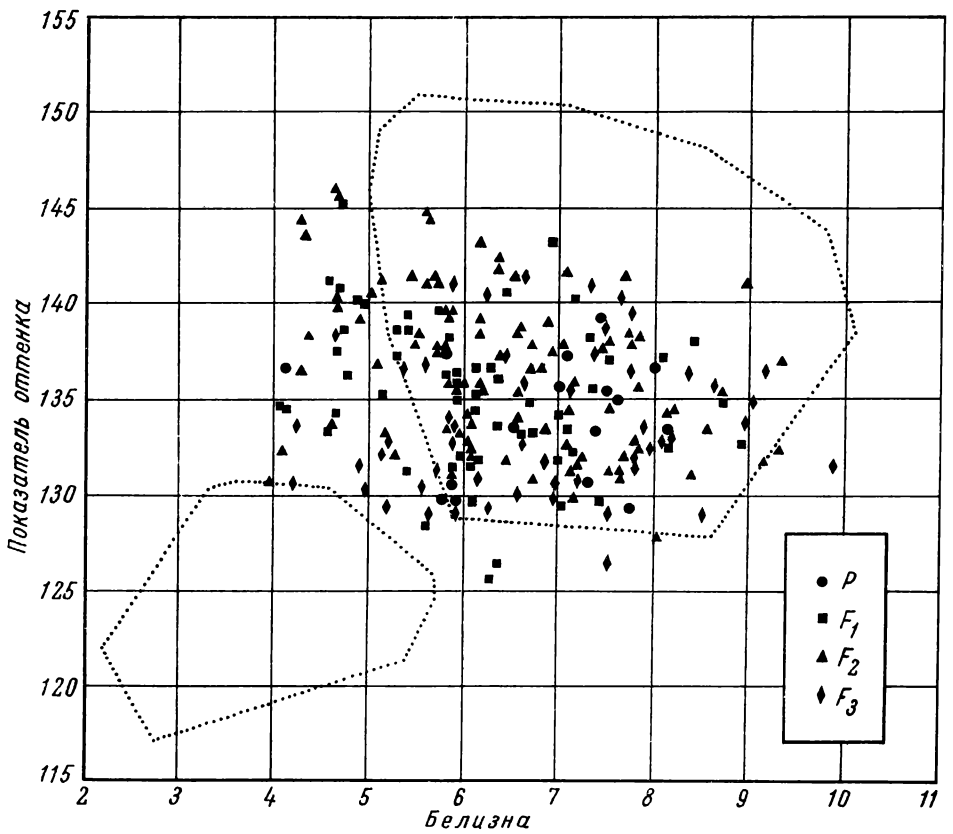


Рис. 1. Варьирование окраски у животных разных поколений

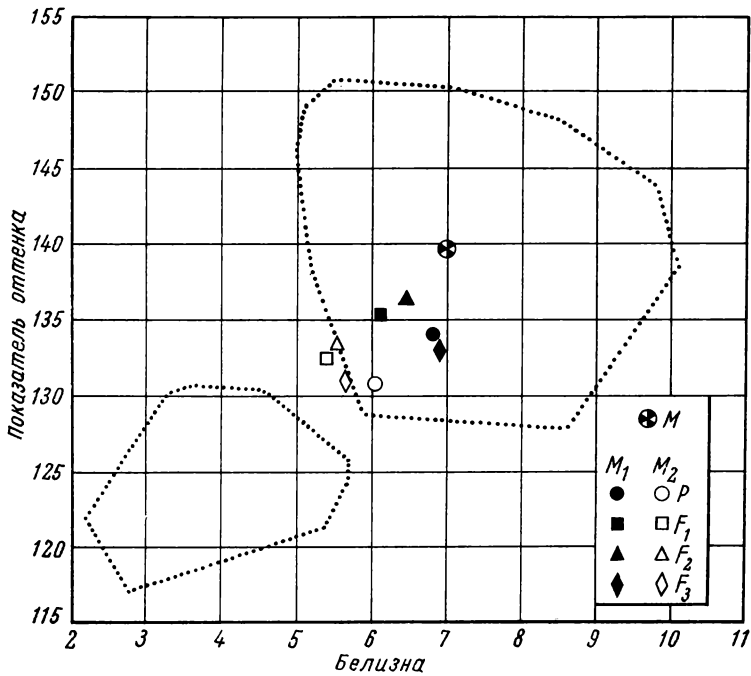


Рис. 2. Средние характеристики окраски у животных разных поколений
 M — средняя лабораторной популяции *M. g. major*; M₁ — среднее окраски животных разных поколений; M₂ — то же «лучших в поколении»; многоугольники ограничивают пределы варьирования исходных форм

тус стойко сохранялся при разведении животных в одинаковых условиях в течение 4 лет. Колориметрирование 223 шкурок зверьков, принадлежащих к четырем поколениям, показало, что 48 особей (21,5%) вышло за пределы варьирования окраски исходной лабораторной популяции. Их окраска характеризуется белизной — 6,50, показателем оттенка — 135,23%. Интересно распределение отклонений у отдельных особей. За нижние пределы варьирования показателя оттенка исходной популяции отклонилось всего 5 экз., а по белизне в сторону номинального подвида — 44. Результат биометрического анализа полученных данных отражен на рис. 2. Он показывает, что в результате непродолжительной селекционной работы была создана группа животных, по окраске занимающая промежуточное положение между сравниваемыми подвидами. Интересно отметить, что большинство особей с новым типом окраски неотлично от гибридов между сравниваемыми подвидами.

ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ И ВЫВОДЫ

Представленные материалы показывают, что отбор в течение немногих поколений резко сдвигает среднюю норму изменчивости группы особей определенного подвида, приводит к появлению большого числа особей с новыми признаками и к сближению морфологических особенностей между резко выраженными подвидами.

Естественно, что полученные результаты не следует трактовать таким образом, что в результате опыта один подвид был превращен в другой. Сравнимые подвиды достигали очень высокой степени морфологической, физиологической и экологической дифференциации (Шварц и др., 1960; Покровский и др., 1962). Особенности окраски — лишь один из наиболее резко бросающихся в глаза признаков, отличающих *M. g. major* от *M. g. gregalis*. Изменение этого признака, конечно, не свидетельствует об изменении природы подвида. Однако результаты опыта не оставляют сомнений в том, что даже очень резкие различия между внутривидовыми формами могут оказаться принципиально обратимыми. Так как различия между громадным большинством ныне принимаемых подвидов даже менее существенны, чем отличия по окраске между *M. g. gregalis* и *M. g. major*, то результат проведенных исследований позволяет говорить и о возможной обратимости подвидовых особенностей, по крайней мере у большой группы форм.

Условия опыта полностью исключают возможность объяснения полученных результатов появлением в популяции новых наследственных изменений. Это значит, что изменение пределов варьирования под влиянием отбора происходит на основе исходного генофонда популяции. Генетический механизм подобных преобразований кажется ясным: генетическая разнородность природных популяций создает предпосылки для новых сочетаний полигенов, фенотипический эффект которых осуществляется по принципу аддитивного действия. Эти результаты хорошо согласуются с современными представлениями о генетической структуре популяций и поэтому могли бы быть предсказаны. Важно, однако, что по масштабу возникающие в популяции изменения соизмеримы с отличиями между очень резко дифференцированными подвидами².

Нам кажется, что результаты проведенного исследования могут иметь значение для познания природы подвидов. Они показывают, что даже резкие различия (хиатус!) между двумя формами по отдельным полигенно обусловленным признакам (большинство признаков, которыми мы

² На данном этапе работы мы не имеем еще достаточно материала для детального анализа изменений окраски в последующих поколениях. Упомянем лишь, что в шестом поколении получено несколько особей северного подвида, показатели окраски которых полностью укладываются в пределы варьирования окраски *M. g. gregalis*.

характеризуем подвиды, именно таковы) могут быть принципиально обратимыми в течение короткого промежутка времени. Естественно, что в природных условиях направленность отбора лишь в исключительных случаях может быть столь жесткой, как в эксперименте. Но ведь и формы, с которыми мы имели дело,— резко выраженные подвиды млекопитающих, а генофонд исходной группы животных был уже в значительной степени обеднен по сравнению с природной популяцией. Поэтому мы можем утверждать, что результаты проведенного опыта показывают, что длительное сохранение отдельных подвидовых признаков, аналогичных изученным в этой работе, возможно лишь при длительном сохранении направления отбора. Это делает весьма мало вероятным длительное сохранение подвидовых особенностей при существенном изменении условий существования животных. Результаты опыта мы рассматриваем как экспериментальное подтверждение сделанного нами ранее (Шварц, 1959) на основании преимущественно теоретических соображений вывода: конкретный облик различных внутривидовых форм (в том числе и «хороших» подвидов) непрерывно корректируется ныне действующими условиями среды. Это заставляет нас с крайней осторожностью строить гипотезы (в зоологии их накопилось несметное количество) о путях расселения отдельных форм и путях становления современных областей их распространения на основе сходства отдельных признаков животных из различных частей видового ареала.

Представленные материалы заставляют нас задуматься еще над одной очень важной проблемой. Становится очевидным, что понятие «подвид» объединяет принципиально различные явления³. Особенности отдельных подвидов могут быть непосредственным следствием своеобразия среды их обитания, или специфической структуры популяций, или, наконец, могут отражать появление в популяциях качественно новых свойств животных, связанных с появлением принципиально новых признаков⁴. Первые две формы проявления внутривидовой изменчивости, как принципиально обратимые, не могут рассматриваться в качестве проявления эволюционной дивергенции вида (эволюция необратима на всех ее этапах!), хотя во многих случаях создают для нее необходимые предпосылки. Лишь в последнем случае мы имеем основание говорить о начальном этапе микроэволюционного процесса.

Так как изучение микроэволюционного процесса основано на изучении различных проявлений внутривидовой изменчивости, то представляется крайне важным научиться различать обратимые изменения от необратимых, определять пределы обратимости внутривидовых преобразований и определять условия возникновения необратимых изменений популяции. При этом все большее значение будут приобретать экспериментальные работы и комплексное изучение отдельных внутривидовых форм.

Другая теоретическая сторона затронутого вопроса заключается в том, что изменения средней нормы изменчивости популяций во времени (годовые, сезонные), которые нередко можно наблюдать в природных условиях, должны рассматриваться как отражения действующих сил отбора. Таким образом, создаются условия для анализа конкретного действия отбора в естественной среде обитания животных. Особое значение подобные наблюдения приобретают в тех случаях, когда хронографические изменения сопоставляются с географическими.

С практической точки зрения результаты описанного опыта также могут представлять известный интерес. Они не только показывают, что генотипические потенции популяции значительно шире их фенотипического

³ То, что масштабы подвидовых различий часто бывают совершенно несоизмеримыми, лишком хорошо известно, чтобы на этом основываться.

⁴ Естественно, что ни одна из этих форм внутривидовой изменчивости в чистом виде в природе наблюдаться не может.

проявления, но делают очевидным, что целеустремленный отбор может в короткий промежуток времени создать популяцию с новыми свойствами, выходящими за рамки изменчивости исходной группы животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С., 1962. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций, Тр. Ин-та биол. филиала АН СССР, вып. 29.
- Шварц С. С., 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных, Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, вып. 11.—1963. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения, Зоол. ж., т. XLII, вып. 3.
- Шварц С. С., Копенн К. И., Покровский А. В., 1960. Сравнительное изучение биологических особенностей полевков *Microtus gregalis gregalis*, *M. g. major* и их помесей, Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 6: 912—926.
- Ford E. B., 1961. *Evolution in Progress. The Evolution of Life*, vol. I, Univ. Chicago Press.
- Sheppard P. M., 1959. *Natural Selection and Heredity*, Hutchinson Univ. library, London.

AN EXPERIMENT ON RAPPROCHENT SPECIFIC SUBSPECIES COLOURATION OF TWO SHARPLY DIFFERENTIATED SUBSPECIES BY MEANS OF SELECTION IN LABORATORY POPULATIONS

S. S. SCHWARZ and A. V. POKROVSKY

Laboratory of Zoology, Institute of Biology of the Ural Branch of the USSR Academy of Sciences (Sverdlovsk)

Summary

The nominal (*Microtus gregalis gregalis*) and northern (*M. g. major*) subspecies of *Microtus gregalis* Pallas sharply differ in their colouration. As a result of selection of the individuals of the northern subspecies most diverging towards the colouration of the nominal subspecies 48 specimens (21.5%) exceeded the limits of colouration variation in the initial laboratory population. All these specimens show no differences in their colouration from the typical F_1 hybrids obtained when crossing these subspecies.

Thus, by means of selection by the colouration in four generations (less than 2 years) the gap could be filled which has existed when animals were bred in the animal room for more than 4 years. The reversibility of subspecies peculiarities is possible at least in a large group of forms.
