



ПЕРВЫЙ МЕЖДУНАРОДНЫЙ ТЕРИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС

МОСКВА, 6–12 ИЮНЯ 1974 г.

том II

М–Я

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ: ЭВОЛЮЦИОННЫЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ

ШВАРЦ С.С.

Институт экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР, Свердловск, СССР

I. Внутривидовая изменчивость – форма приспособления вида к условиям существования и предпосылка эволюционного процесса. Ее важнейшие проявления: индивидуальная (изменчивость в пределах отдельных поселений в данный отрезок времени), хронографическая (колебания средней нормы изменчивости на разных этапах жизненного цикла популяции и в разные годы), микропопуляционная (различия между хорологическими подразделениями единой популяции), межпопуляционная, географическая. Единство всех проявлений внутривидовой изменчивости. Изменчивости подвержены все признаки и свойства животных, от размеров и пропорций тела, до биохимических особенностей тканей и молекулярной структуры внутриклеточных белков. Роль геномных и эргонтических корреляций в проявлении изменчивости; изменчивость ведущих и сопряженных признаков. Размеры тела, скорость роста и морфофизиологические особенности, определяющие условия поддержания энергетического баланса, – важнейшие из ведущих признаков, определяющих общее проявление изменчивости конкретных популяций.

Гомеостатические преобразования генетической структуры популяции и микроэволюция. Подобно макроэволюции, микроэволюция необратима.

Начальный этап микрозволюционного процесса – изменчивость признаков и свойств животных, определяющих характер их взаимосвязи с внешней средой.

2. Морфофизиологические и генетические различия между внутривидовыми формами разных рангов. Иммуногенетические исследования, обосновывающие представление о несоответствии степени морфофизиологической дифференциации и генетических различий. Особое значение генетических различий между соседними, морфофизиологическими идентичными, популяциями. Развиваясь в тождественных условиях существования, генетически нетождественные популяции, подчиняясь законам стабилизирующего отбора и принципу оптимального фенотипа, сохраняют свое морфофизиологическое сходство на фоне прогрессирующих генетических различий (результат различных форм генетико-автоматических процессов). Принципиальная возможность накопления генетических различий между не отличимыми популяциями до степени "видового ранга" и возникновение несовместимости геномов неразличимых популяций; возникновение видов-двойников – следствие стабилизирующего отбора.

3. Иммунологическое единство вида. Опыты по изучению трансплантационного иммунитета показывают, что любая популяция (в том числе и популяции резко дифференцированных подвидов) отличает любую популяцию своего вида от любой популяции другого.

Эксперименты показывают, что крайние иммунологические различия между особями одной популяции в преобладающем большинстве случаев превышают средние различия между резко дифференциированными внутривидовыми формами. Учитывая связь генетических особенностей популяций с их морфофизиологическими свойствами, результаты этих наблюдений следует рассматривать как доказательство принципиальной невозможности возникновения хиатуса даже между резко дифференциированными подвидами. Давно разработанный систематиками эмпирический критерий вида обосновывается биохимическими исследованиями.

4. Любые внутрипопуляционные группировки животных (хорологические и функциональные) генетически своеобразны. Различная генетическая структура разных возрастных групп, сезонных генераций и микропопуляций животных непосредственно указывает на связь экологической и генетической структуры популяций. Изменение экологической структуры популяции с неизбежностью влечет за собой изменение ее генетического состава; направленное изменение экологической структуры – важнейший экологический механизм эволюционного процесса.

5. Внутривидовая изменчивость и видообразование. Внутривидовая из-

менчивость – предпосылка видообразования, но образование дифференцированных внутривидовых форм и видов идет разными путями. В первом случае приспособление к своеобразным условиям существования происходит за счет интенсификации функций отдельных физиологических систем (гипертропия сердца и легких, повышение концентрации гемоглобина крови у горных популяций широко распространенных видов; аналогичные изменения и резко повышенная плодовитость, связанная с повышенными энергетическими тратами у арктических форм и т.п.). В процессе освоения специализированными внутривидовыми формами новой среды обитания естественный отбор, работавший на первом этапе преобразования популяций преимущественно на функциональной основе, начинает работать по энергетической системе оценок. Преимущество получают животные, характеризующиеся не морфофизиологическими (функционально совершенными, но энергетически невыгодными), а биохимическими, тканевыми адаптациями, решающими стоящие перед конкретными популяциями экологические задачи с наименьшими затратами энергии. Первый путь приспособления характерен для специализированных внутривидовых форм, второй – для видов. Наглядное подтверждение развивающихся взглядов: на макроморфологическом уровне близкие виды отличаются между собой неизмеримо меньше, чем четко дифференцированные подвиды. Это красноречиво говорит о том, что дилемма "вид – не вид" решается отнюдь не на морфологическом уровне.

6. Представление о разных путях приспособления животных, характеризующих два важнейших направления начальных этапов эволюции (внутривидовая дифференциация и видообразование) подтверждается сравнением близких форм на уровне геномов (структура молекул ДНК, молекулярная гибридизация). Исследования, проведенные на близких формах полевок показали, что степень генетических различий между дифференцированными внутривидовыми формами (подвидами) может быть большей, чем между видами. Генный материал *Microtus oeconomus oeconomus* более сходен с ДНК *M. arvalis*, чем с ДНК *M. oe. chahlovi*. Закодированные в ДНК морфологические особенности арктической полевки-экономки потребовали больших изменений на уровне генома, чем отличия между исходной (лесостепной) формой *M. oe. oeconomus* и *M. arvalis* (генетическая цена подвидовых отличий оказалась большей, чем отличий видовых). Это значит, что уже отмеченная важнейшая эволюционная дилемма (вид – не вид) определяется не количеством генетических отличий, а их существом, теми экологическими следствиями, к которым эти отличия приводят. Мы вправе расширить наш вывод: воп-

рос "вид - не вид" решается не на физиологическом и не на генетическом уровне, а на уровне экологическом: вид характеризуется уникальным типом связи с внешней средой, занимает уникальное, неповторимое место в биосфере и конкретных биоценозах. Генетическая изоляция скорее следствие, чем причина видообразования.

Естественно, что магистральный путь начальных этапов эволюции, создающий предпосылки к дальнейшим прогрессивным макроэволюционным преобразованиям, не исключает и иных, частных и своеобразных, путей возникновения новых видов (видообразование на островах в условиях обедненных биоценозов и ослабленной борьбы за существование; генетическая изоляция близких форм, не достигших видового уровня дифференциации, в результате случайного, экологически неизбежного, изменения хромосомного аппарата и т.д.), но общий ход эволюции отдельных групп, сопровождающейся морфофизиологическим прогрессом, и эволюция сообществ (прогрессирующая эффективность использования ресурсов среды) однозначно свидетельствуют в пользу экологической детерминации внутривидовой дифференциации и видообразования.