

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЖУРНАЛ  
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

ТОМ XXIX

№1

ЯНВАРЬ - ФЕВРАЛЬ

1968



---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
МОСКВА

УДК 591.5 : 575.4/5

## ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО ФЕНОТИПА (К ТЕОРИИ СТАБИЛИЗИРУЮЩЕГО ОТБОРА) \*

С. С. ШВАРЦ

*Институт экологии растений и животных УФАН СССР, Свердловск*

### ВВЕДЕНИЕ

В теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена подчеркивается значение автономизации развития в эволюции. Стабилизирующий отбор — это «охрана нормы» и замена внешних факторов развития внутренними (параллелизм модификационных и наследственных изменений).

В монографии 1946 г. Шмальгаузен пишет: «В любых условиях существования внешние факторы подвержены более или менее значительным случайным и кратковременным изменениям (нерегулярным колебаниям интенсивности). Однако в тех случаях, когда эти колебания очень резко выражены, стабилизация формообразования приобретает исключительно большое значение. Лабильные организмы реагируют на эти изменения, однако новые изменения в факторах среды лишают эти реакции их приспособительного значения. Реакция оказывается «преждевременной» и потому «ошибочной». У лабильных организмов подавляющая масса неблагоприятных уклонений составляет из таких «ошибочных» модификаций, и потому интенсивная их элиминация должна вести к максимальной стабилизации форм. Стабилизирующий отбор должен идти с большой скоростью.

Возможность преобразования лабильного признака в стабильный показана экспериментально М. Камшиловым путем отбора на максимальное выражение признака при противоположных изменениях условий развития. Искусственным отбором удалось достигнуть того, что мутация *eyeless* выражалась одинаково как при воспитании на влажном корме (нормальный максимум), так и при воспитании на сухом корме (нормальный минимум). Получена экспериментальная автономизация развития данного признака, превратившегося из зависимого в независимый от изменений в факторах внешней среды (Камшилов, 1939; Шмальгаузен, 1946а, стр. 147). «Стабилизирующий отбор приводит в лабораторных культурах к подавлению выражения вредных мутаций в гетерозиготе, т. е. к эволюции их рецессивности. В результате стабилизирующего отбора норма становится доминантной по отношению к мутациям и приобретает максимальную устойчивость как по отношению к изменениям во внешних факторах, так и по отношению к нарушениям во внутренних факторах развития» (Шмальгаузен, 1946а, стр. 151).

Теория Шмальгаузена сыграла большую роль в развитии эволюционного учения и вызвала к жизни ряд новых интересных гипотез, связывающих теорию онто- и филогенеза в единую систему взглядов. Наи-

\* Доложено на конференции, посвященной 100-летию со дня рождения акад. А. Н. Северцова, М., декабрь 1966 г.

большей известностью пользуется сейчас теория Уоддингтона (Waddington, 1960) об ассимиляции приобретенных признаков. Сущность этой теории сводится к следующему.

Как считает Уоддингтон, неодарвинизм в его классической, наиболее распространенной форме, нуждается в пересмотре. Природа мутаций определяется не только химическим строением генов, но и природой самого организма. Не выдержало, по мнению Уоддингтона, испытание временем и представление о том, что при изменении условий среды не происходит никаких приспособительных изменений, пока в результате неконтролируемых процессов мутаций не возникнут новые наследственные варианты, благодаря отбору которых популяция приспособляется к новым условиям. Анализ эволюционных процессов требует изучения не только генетических систем, обеспечивающих передачу информации от одной генерации другой, но и эпигенетических систем, которые обеспечивают превращение информации, содержащейся в оплодотворенной яйцеклетке, в функционирующие структуры половозрелого организма. Отбор создает генотипы, способные приспособительно модифицироваться в ответ на изменения среды обитания. В конечном итоге это приводит к тому, что в ответ на неопределенные изменения наследственной субстанции возникают определенные изменения в развитии организма: мутации — случайные изменения нуклепротеидов хромосом — оказывают направленное влияние на фенотип животного. Как известно, основные положения Уоддингтона подкреплены специальными экспериментами (Waddington, 1953, 1958) и находятся в соответствии с общими выводами кибернетики\*.

Теория Шмальгаузена — Уоддингтона поднимает дарвинизм на новую, более высокую ступень развития, так как в большей степени связывает закономерности онто- и филогенеза в единую теоретическую систему. Тем не менее, мне кажется, что эта теория не свободна от противоречий.

Теория стабилизирующего отбора исходит из представления о том, что автономизация развития всегда полезна, так как исключает возможность «ошибочного» направления развития организма под влиянием случайного нарушения нормального хода изменений внешних факторов. Несомненно, что этот принцип дает естественное объяснение большому числу фактов. Соответствующие примеры приведены Шмальгаузенем, и нам нет необходимости их умножать. Воспользуемся лишь для дальнейшего анализа одним из простейших примеров.

Допустим, что большие размеры сердца зайца не были бы наследственно закреплены, а были бы результатом тренировки (модификация). Не трудно представить себе, что если молодому зайцу не приходится часто бегать (в природе — это довольно обычный случай), то первая же встреча с лисой или волком окончилась бы его гибелью. Автономизация развития сердца зайца — необходимое условие его существования. Подобных примеров можно подобрать немало. Но во многих других ситуациях модификационный тип приспособлений был бы не менее, а, возможно, и более выгодным, чем автономное развитие. Строгая корреляция осенней линьки с установлением постоянного снежного по-

---

\* Ст. Бир (1965) пишет: «Адаптация объясняется при этом как постепенное построение некоторой «эпигенетической структуры», которая «направляет фенотипные воздействия имеющихся мутаций». Уоддингтон говорит далее, что «в связи с этим обычное утверждение о том, что исходный материал для эволюции создается за счет случайных мутаций, представляется совершенно несерьезным». И действительно, оно несерьезно. Любой кибернетик, проводивший эксперименты, в которых гиллозистические правила создания порядка из хаоса применяются без подобного направляющего принципа, сможет подтвердить то, в чем я убедился на собственном опыте: соответствующие процессы протекают слишком медленно и слишком ненадежно, чтобы с их помощью можно было объяснить, как происходит какая бы то ни была эволюция, действительно приводящая к адаптации».

кровя была бы для беляка более совершенным типом приспособления, чем линька в строго фиксированные сроки. Хорошо известно, каким заметным становится заяц, одевший белую шубку раньше времени.

Подобные примеры говорят о том, что стабилизация признаков (точнее — стабилизация хода развития) не должна быть всеобщим явлением и, во всяком случае, не должна распространяться на те группы признаков, модификационная природа которых более выгодна для организма, чем наследственная. В действительности же стабилизация развития, по-видимому, — один из наиболее всеобщих законов исторического развития организмов и распространяется и на такие признаки, стабилизация которых не может принести животному никакой видимой пользы. Из приведенных Шмальгаузенем (1946б, стр. 272) примеров параллелизма наследственных и ненаследственных изменений только один (возникновение мозолей у эмбрионов бородавочника) явно соответствует тезису о приспособительном значении автономизации развития. Эти и им подобные факты привели нас к заключению о существовании более глубоких причин, лежащих в основе явлений стабилизирующего отбора.

При постановке экспериментальных исследований мы исходили из следующих теоретических предпосылок. Известно, что модификационная изменчивость обычно проявляется в количественном выражении (изменение густоты шерстного покрова, длины кишечника, размеров тела, развития мускулатуры и т. п.). Однако истинная природа модификаций, как и многих других природных явлений, проявляется в крайних случаях. На ряде видов простейших, насекомых, моллюсков было показано, что незначительные изменения внешних условий могут привести к кардинальному изменению развития животных, которые захватывают комплекс клеточных и физиологических процессов, связанных с деятельностью многих генов. Ограничимся одним примером. Понижение концентрации определенных солей во внешней среде вызывает у амебы *Naegleria* (*Bistadiidae*) коренную перестройку всей внутриклеточной структуры и превращение ее из амебоидной формы в жгутиковую (Willmer E. N., 1958, по Уоддингтону, 1964). Обобщая подобные наблюдения, Уоддингтон приходит к заключению, что внешние условия канализируют развитие животных, действуют как переключатели, направляющие развитие в сторону одной из альтернативных систем. Нам кажется, что это заключение может быть распространено на любые модификационные явления: внешние условия направляют (канализируют) развитие по одному из многих возможных путей. То, что в большинстве случаев различия между этими путями количественные, а не качественные, нам кажется принципиально несущественным.

Работа «переключателя» проверена в ряду многих поколений вида естественным отбором: организм выбирает тот путь развития, который оказывается наиболее целесообразным в конкретных условиях среды (норма реакции вида — важнейшее видовое свойство). Нет сомнения в том, что с функциональной точки зрения среда канализирует развитие животных по правильному пути. Остается, однако, открытым вопрос: все ли каналы развития организма равноценны с морфогенетической и энергетической точек зрения? Решению этого вопроса и были посвящены наши исследования. Мы считали возможным допустить (в качестве рабочей гипотезы), что если разные каналы развития с энергетической точки зрения не идентичны, то это должно отражаться на конституциональных особенностях животных разных фенотипов, отражающих общий уровень их метаболизма. Особый интерес представляли те конституциональные особенности животных, которые прямо или косвенно отражают интенсивность обмена. Более подробное обоснование нашей гипотезы дано при изложении результатов работы.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Известно, что напряжение организма, вызванное любыми внешними или внутренними факторами, ведет к гиперфункции надпочечника, что внешне выражается в увеличении его размеров (Smith a. Freck, 1955; Christan, 1956; Christian a. Davis, 1956; Endröczi a. Toth, 1955; Selye, 1954; Смирнов и Шварц, 1959 и др.). В почти всеобщем распространении этой физиологической закономерности мы имели возможность убедиться при работе с десятками видов животных в самых различных условиях среды, как в природе, так и в лаборатории (Шварц и др., 1964, и др.). Это давало нам право надеяться, что вес надпочечника может быть использован и для оценки энергетической стоимости разных путей (каналов) развития организма. Предварительные опыты дали обнадеживающие результаты, и в настоящее время мы обладаем достаточным материалом по интересующему нас вопросу.

Конкретную постановку вопроса мы формулируем так: существует ли корреляция между весом надпочечника и теми фенотипическими особенностями животных, которые в наибольшей степени характеризуют разные каналы развития? Такая постановка вопроса кажется примитивной, но полученные результаты ее оправдывают.

В качестве первого опыта был определен коэффициент корреляции между весом сердца и надпочечника в относительных (по отношению к весу тела) величинах. Мы могли ожидать тесной корреляции в развитии этих органов, так как повышение веса сердца связано с увеличением двигательной активности и уровня метаболизма животных (напряжение — стресс — в прямом смысле слова!). Табл. 1 показывает, что в

Таблица 1

Корреляция веса сердца и надпочечника у животных  
из природных популяций

Вид, район работы	n	$r \pm m$
<b>Полевка-экономка</b>		
Лесостепь Зауралья	60	$+0,133 \pm 0,126$
Ямал	49	$+0,11 \pm 0,14$
Ямал (другая популяция)	76	$-0,007$
<b>Полевка Миддендорфа</b>		
Ямал	21	$+0,28 \pm 0,20$
Ямал (другая популяция)	38	$+0,17 \pm 0,16$
<b>Красная полевка</b>		
Предуралье	11	$+0,038$
Хребет «Денежкин Камень»	20	$+0,217 \pm 0,213$
Полярный Урал	35	$+0,116 \pm 0,17$
<b>Водяная полевка</b>		
Низовье Оби	37	$+0,11 \pm 0,16$
<b>Ондатра</b>		
Ямал	66	$+0,21 \pm 0,12$
Лесостепь Зауралья	73	$+0,27 \pm 0,11$
<b>Белка</b>		
Приполярное Зауралье (самцы, 1963)	14	$-0,12 \pm 0,25$
Там же, самки 1963	17	$+0,142 \pm 0,24$
» » , 1965	14	$+0,133 \pm 0,26$

Среднее по всем видам:  $\Sigma r_i \pm \sqrt{\Sigma m_i} = +0,129 \pm 0,129 \pm 0,054$ ;  $t=2,4$

большинстве случаев ожидаемая корреляция действительно наблюдается, но выражена она слабо и статистически недостоверна. Путем соответствующей математической обработки всего материала можно было

бы показать, что корреляция между весом сердца и надпочечника все же реальна, но сглаживается влиянием не поддающихся учету факторов, влияющих на вес надпочечника, но не влияющих на вес сердца. Однако для решения поставленной задачи основываться на столь слабо выраженной зависимости нам казалось рискованным, и в дальнейшем исследование велось с животными из лабораторной колонии (табл. 2). При

Таблица 2

Корреляция веса сердца и надпочечника у животных из лабораторных колоний  
( $x$ —средний относительный вес сердца в ‰,  
 $y$ —средний относительный вес надпочечника, в ‰)

Вид, пол, возраст	$n$	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$r \pm m$
Северный подвид полевки-экономки (М. оесопотис chachlovi), самцы, 3 мес.	71	3,98	0,144	+0,52 ± 0,102
Та же колония, самцы, 4 мес.	26	3,28	0,120	+0,54 ± 0,16
Южный подвид экономки (М. о. оесопотис), самцы, 3 мес.	50	3,72	0,106	-0,03 ± 0,14
Гибриды М. о. оесопотис (♀) × М. О. chachlovi (♂)	72	3,73	0,124	+0,36 ± 0,11
Гибриды М. о. chachlovi (♀) × М. о. оесопотис (♂)	36	3,73	0,129	+0,67 ± 0,12
Тяньшанская полевка (Clethrionomys frater), самцы 3 мес.	41	5,03	0,096	+0,68 ± 0,11
Та же колония самки, 3 мес.	41	5,29	0,237	+0,158 ± 0,15

этом сразу же обнаружили явления, которые, по нашему мнению, не могут быть объяснены ни одной из существующих теорий онтогенеза. Важнейшее из этих явлений сводится к тому, что не только между видами, но и внутривидовыми формами наблюдается принципиальное различие в характере связи между размерами сердца и надпочечника. Отсюда можно сделать вывод, что одно и то же фенотипическое изменение у животных различных генотипов оказывается связанным с различной степенью напряженности организма. Это пока единственный вывод, из табл. 2, который мы хотели бы подчеркнуть.

Между размерами сердца и надпочечника несомненно существует прямая физиологическая связь (через изменение уровня метаболизма). Поэтому следующий этап работы — определение корреляции размеров

Таблица 3

Корреляция «относительная длина хвоста — относительный вес надпочечника» у животных из лабораторных колоний

Вид, пол, возраст	$n$	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$r \pm m$
Южный подвид экономки, самцы, 3 мес.	48	0,433	0,107	+0,18 ± 0,14
Северный подвид экономки, самцы, 3 мес.	33	0,412	0,129	+0,49 ± 0,13
Их гибриды (самки—северные), самцы	33	0,417	0,133	+0,50 ± 0,12
Гибриды (самки—южные) самцы	36	0,413	0,137	+0,05
Тяньшанская полевка, самцы, 3 мес.	41	0,464	0,095	+0,39 ± 0,13
Полевка Стрельцова, самцы, 3—5 мес.	18	0,371	0,097	-0,28 ± 0,22

надпочечника с такими фенотипическими особенностями животных, физиологическая связь которых с надпочечниками невероятна. В качестве такой невероятной связи мы выбрали «вес надпочечника — длина хвоста» (табл. 3). И в этом случае обнаружилось, что характер корреляций даже у форм одного вида различен. Анализ таблицы показывает, что у некоторых форм существует четкая, статистически достоверная корреляция между весом надпочечника и длиной хвоста. Объяснить эту корреляцию эргонтическими механизмами невозможно.

Набор видов в нашем вивариуме, естественно, ограничен, поэтому для того, чтобы привлечь к интересующему вопросу природный материал, мы решили попробовать использовать в качестве индикатора энергетической стоимости разных путей развития не надпочечник, а почки.

Размеры почек справедливо считаются лучшим показателем систем обратных связей в организме (Warburton, 1955). Многочисленные и очень разнообразные экспериментальные исследования (Drury, 1932; Hartman, 1933; Addis et al., 1951, и многие другие) показали, что повышение содержания в крови подлежащих удалению продуктов обмена всегда вызывает увеличение размеров почек. Установлен и физиологический механизм этого процесса (Sulkin, 1949; Rollason, 1949). Повышение уровня обмена веществ, какими бы причинами оно ни вызывалось, ведет к увеличению размеров почек. В нашей лаборатории эта закономерность была подтверждена на многих десятках видов и популяций (Шварц, 1959; Добринский, 1961). Она блестяще подтверждается также давно установленной (MacKay, 1932) прямой зависимостью между относительными размерами почек и поверхностью тела гомотермных животных.

Все эти данные показывают, что если наше предположение о различной энергетической стоимости разных путей развития (реализация разных фенотипов) справедливо, то можно найти ему подтверждение при изучении корреляции размеров почек с размерами других органов или частей тела. Полученные данные представлены в табл. 4, 5, 6.

Таблица 4

Корреляция размеров сердца и почек ( $\bar{x}$  — средний относительный вес сердца,  $\bar{y}$  — средний относительный вес почки)

Вид ♂♂, район работы	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$r$	$m_r$	$t_r$	$n$
Обыкновенная крачка, 1959—1960 гг., р. Сось, Лабытнанги, Катравож	12,0	8,1	+0,48	0,46	1,12	38
Обыкновенная крачка 1963 г., оз. Черное, Звериное, Харламово	10,0	7,6	+0,19	0,13	1,46	55
Полярная крачка 1959 г., Пояседа-Яха, Ям бура	13,2	8,1	+0,21	0,21	1,00	24
Полярная крачка 1963 г., р. Нурма-Яха	13,1	8,7	-0,49	0,48	2,72	24
Полярная Крачка, 1963 г., о. Каменный Лемминг, 1957 г., Яры	14,4	9,2	+0,05	0,15	0,33	44
Узкочерепная полевка, Ямал	6,8	6,9	-0,37	0,15	2,47	39
Полевка Миддендорфа, 1957 г., Ямал	5,7	6,6	+0,63	0,03	21,0	348
Белка, 1963, 1965 г., Ямал	6,2	7,3	+0,15	0,09	1,67	109
Белка, 1963, 1965 г., Ямал	6,96	3,14	+0,27	0,20	1,35	24
Ондатра, Курганская обл.	3,8	4,0	+0,39	0,07	5,57	156
Водяная полевка, Лесостепь	3,9	4,7	+0,18	0,24	0,75	19
Полевка Миддендорфа, 1958 г., м. Каменный	6,70	6,22	+0,58	0,12	4,83	52

Корреляция «относительный вес почки—относительная длина хвоста»

Вид, район работы	<i>n</i>	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$r \pm m$	<i>t</i>
Ускочерепная полевка, Ямал	336	6,4	0,21	$-0,02 \pm 0,05$	0,40
Водяная полевка, лесостепное Зауралье		4,7	0,57	$+0,08 \pm 0,27$	0,30
Красная полевка, Ямал	34	8,1	0,314	$-0,15 \pm 0,17$	0,88
Полевка-экономка, лесостепное Зауралье	21	7,7	0,420	$+0,12 \pm 0,20$	0,60
Полевка-экономка, Ямал	15	7,2	0,360	$+0,52 \pm 0,18$	2,89

Табл. 4 показывает, что даже такая классическая корреляция, как «размеры сердца — размеры почек», у разных видов может принимать качественно различное выражение. Казалось бы, что эта корреляция всегда должна быть положительной. Об этом говорят и многочисленные сравнительные данные (Шварц, 1959; Rensch, 1959; Добринский, 1961, и многие другие) и эксперименты, показывающие, что увеличение двигательной активности ведет к увеличению обоих органов (Черный, 1950). Эта корреляция действительно хорошо выражена у преобладающего числа видов (число положительных примеров могло бы быть нами значительно умножено). Есть, однако, и исключения. С анализа этих исключений нам удобно начать обсуждение представленных материалов.

У лемминга между размерами сердца и почек обнаружена отчетливая и статистически достоверная отрицательная корреляция. Значение этого факта тем более знаменательно, что размеры обоих органов связаны с общими размерами тела корреляцией одного знака (—), что само по себе должно было бы привести к их изменению в одном направлении. С другой стороны, размеры сердца являются результатом двигательной активности, которая определяет и размеры почек. У лемминга, однако, увеличение размеров сердца сопровождается снижением веса почек. Таково чисто внешнее проявление корреляций в размерах органов у лемминга. Даже беглый взгляд на представленные таблицы показывает, что это не единственная «странность» в корреляционных связях в развитии разных органов.

Суть выдвигаемой нами гипотезы, пытающейся объяснить эти «странности», сводится к следующему.

Среди всех полевок лемминг выделяется наиболее крупным сердцем (Шварц, 1963, и др.), что, естественно, объясняется особенностями его экологии (сезонные перемещения на значительные расстояния, переходящие в миграции). Это значит, что для лемминга условия существования, связанные с повышенной двигательной активностью, которые формируют характерный для него фенотип (одним из проявлений которого является крупное сердце),— это нормальные условия. При снижении активности энергетические затраты падают, но при этом нарушается тот тип развития, который для лемминга естествен, оптимален. Отклонение от этого оптимального пути (канала) развития оказывается энергетически менее экономным—вес почек повышается, хотя снижение энергетических затрат на поддержание жизнедеятельности должно было бы вызвать снижение индекса почек. Отсюда следует, что менее экономен именно ход формирования фенотипа (канал развития), а не образ жизни.

Этот вывод кажется неожиданным, но нам он представляется единственным, объясняющим все представленные факты с общих теоретических позиций.

Корреляция «относительный вес почки—относительная длина слепого отдела кишечника»

Вид, район работы		$\bar{x}$	$\bar{y}$	$r \pm m$	$t$
Зяц-беляк, Ямал	15	2,8	0,249	$-0,40 \pm 0,22$	1,82
Зяц-беляк, Зауральская лесостепь	17	3,1	0,126	$-0,07 \pm 0,24$	0,29
Ондатра, Зауральская лесостепь	33	4,7	0,14	$-0,19 \pm 0,18$	1,05

Весьма показательно, что другой вид, у которого размеры сердца связаны с размерами почек не прямой, а обратной связью — полярная крачка, — вид, также отличающийся крупными размерами сердца. (Остается, однако, неясным, чем объясняются различия между разными популяциями крачек.)

Если признать, что корреляция в развитии разных органов определяется не только физиологической обратной связью или общностью физиологической работы, то можно ожидать наличие достоверных корреляций и между такими морфологическими системами, между которыми нет ни общности «физиологической задачи», ни общей основы. Нельзя, кажется, выбрать в этом отношении лучший пример, чем определение корреляции размеров почек с длиной хвоста. Табл. 5 показывает, что у южного подвида полевки-экономки эта связь отсутствует, но у северной формы обнаруживается четкая положительная корреляция. Эта связь может быть объяснена следующим образом.

Многочисленные наблюдения показывают (Пястолова, 1966 in litt., Овчинникова, 1965), что северная форма отличается от южной более коротким хвостом. Однако признак «короткий хвост» у северного подвида этого вида (в противоположность узкочерепной полевке) не стабилизировался, что хорошо видно при сравнении полевок, добытых в природе, с животными, выращенными в вивариуме. Сопоставление этих данных приводит к выводу, что для северной экономки оптимальный фенотип — это «короткий хвост», хотя она и не потеряла способности при повышении температуры среды идти по линии развития иного фенотипа — «длинный хвост». Оптимальный путь развития оказывается энергетически более выгодным — отсюда снижение веса почек. И в данном случае, исходя из чисто физиологических представлений, мы должны были бы ожидать обратного, так как длинный хвост развивается при повышении температуры среды и соответственном снижении уровня метаболизма. В пользу нашей гипотезы говорит и полнейшее совпадение данных, характеризующих зависимость «хвост — почки» у полевок из природных популяций, с теми данными, которые отражают зависимость «хвост — надпочечник» у животных, выращенных в неволе.

Табл. 3 показывает, что только у северного подвида экономки обнаруживается вполне достоверная корреляция в развитии рассматриваемых признаков. Наблюдается она также у гибридов от северных матерей. Этот результат также весьма симптоматичен, так как имеются, правда еще не очень многочисленные, указания о том, что у гибридов преобладают физиологические признаки матерей (Dawson, 1965). Аналогичные данные были получены и в нашей лаборатории на полевке-экономке (Овчинникова, 1965) при изучении большого числа морфологических и физиологических признаков. Заслуживает быть отмеченным, что положительная корреляция между рассматриваемыми признаками обнаружена и у тяньшанской полевки. Законно полагать, что и у этого вида, обитающего в условиях холодного горного климата, оптимальный фенотип — «короткий хвост».

При оценке результатов наблюдений над северным подвидом экономки имеют значение данные, полученные на *M. gregalis major*. Северный подвид узкочерепной полевки обладает значительно более глубоким приспособлением к условиям тундры. Признак «короткий хвост» стабилизировался. Соответственно с этим корреляция длины хвоста с размерами почек отсутствует.

Аналогичным образом, естественно, объясняются и различия в системе корреляций изученных признаков у зайцев-беляков. У северных беляков длина слепого отдела кишечника связана с весом почек отрицательной корреляцией (табл. 6). Именно северные зайцы отличаются в норме исключительно длинным слепым отделом кишечника. Условия, при которых эта особенность не может реализоваться, канализируют развитие по необычному (не оптимальному) пути развития, который оказывается и менее экономным. У зайцев из лесостепных районов нет даже намека на подобную корреляцию ( $r = -0,07!$ ).

Связь длины слепого отдела кишечника с размерами надпочечника, наоборот, отсутствует у северных зайцев и достоверно отрицательна у южных. Хотя на основе материалов, приведенных выше, мы не считаем возможным ориентироваться на данные, характеризующие размеры надпочечников у животных из природных популяций, в данном случае сделать это необходимо, так как отмеченная корреляция значительна и, главное, находится в кажущемся противоречии с развиваемой нами гипотезой. Анализ показывает, однако, что это противоречие именно кажущееся. Увеличение длины слепой кишки определяется увеличенным потреблением грубых (древесных) кормов. Для северных зайцев этот тип питания — норма (в тундре беляк потребляет древесный корм более 8 мес. в году). Для лесостепных зайцев увеличение грубых кормов в рационе — это уже какое-то нарушение оптимального кормового рациона. Это нарушение и отражает гиперфункция надпочечника.

Завершая анализ представленных фактических данных, следует остановиться на некоторых специальных аспектах интересующей нас проблемы.

Хорошо известно, что во время беременности вес надпочечников увеличивается (обзор данных, см. Шварц, 1960). Естественно полагать, что увеличение числа эмбрионов окажется связанным с весом надпочечника положительной корреляцией. Тем не менее это предположение не подтвердилось: коэффициент корреляции «число эмбрионов — относительный вес надпочечника» у южной формы полевки-экономки оказался равным  $r = -0,019 \pm 0,14$ , у северной  $r = -0,15 \pm 0,19$ . Корреляция отсутствует! Несмотря на то, что средняя плодовитость северной экономки значительно превышает плодовитость южной, в пределах подвида увеличение числа эмбрионов не вызывает увеличение веса надпочечника, не вызывает стресс-реакции. С развиваемых позиций это кажется естественным: реализация высокой плодовитости — это реализация типичного для генотипа северной экономки канала развития. На основании этих данных наличие четкой корреляции «длина хвоста — вес почек» приобретает, как нам кажется, особое значение.

В наших рассуждениях мы исходим из предположения о том, что корреляция отдельных фенотипических особенностей животных с размерами надпочечника и почек определяется тем, что животные сходных генетических особенностей, попадая в разные условия развития, формируют разные фенотипы, энергетическая стоимость реализации которых различна. Необходимо, однако, исключить возможность того, что устанавливаемые нами коэффициенты корреляции не отражают какие-то особенности генетической разнородности обследуемых групп животных. Это предположение кажется нам мало вероятным, но тем не менее, мы сочли полезным его проверить.

Сравнивались две группы тяньшанских полевок: генетически разнородная и группа двоюродных братьев. Вычислены коэффициенты корреляции «индекс сердца — индекс надпочечников». Если допустить, что корреляция в размерах этих органов «навсегда», т. е. определяется тем, что особи с генетически детерминированными крупными размерами сердца имеют и генетически детерминированные крупные надпочечники (геномная корреляция), то по понятным причинам между сравниваемыми группами должна была бы наблюдаться существенная разница. В действительности же это не наблюдается: в первой группе  $r = +0,68 \pm 0,16$ , во второй  $r = +0,59 \pm 0,14$ . Эти данные говорят об эргонтической коррелированности изученных признаков.

Правильность этого предположения мы имеем возможность проверить и иным путем. Если изменчивость веса надпочечника определяется преимущественно не фенотипическими механизмами, а генетической разнородностью популяции, то чем генетически гомогеннее сравниваемая группа особей, тем меньше должен быть коэффициент вариации веса надпочечника. Полевок-экономок из одной популяции мы разбили на три группы: двоюродные братья, троюродные братья, генетически разнородная. Коэффициенты вариации относительного веса надпочечника оказались соответственно равными:  $43,7 \pm 9,9$ ;  $26,1 \pm 6,3$  и  $35,0 \pm 4,2\%$  (различия статистически недостоверны). Эти данные показывают, что изменчивость веса надпочечников определяется преимущественно фенотипическими, а не генотипическими механизмами. Отсюда можно заключить, что и корреляция веса надпочечников с весом других органов эргонтической, а не геномной природы.

#### ОБЩЕЕ ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ И ВЫВОДЫ

Приведенные данные показывают, что общий уровень энергетического обмена животных определяется степенью соответствия фенотипических особенностей животных их генотипическим особенностям. Каждому генотипу соответствует оптимальный фенотип; в основе развития животных лежит принцип, который может быть назван принципом оптимального фенотипа.

Конкретный фенотип животного формируется в соответствии с внешними условиями, которые канализируют развитие. Однако способность животного определенного генотипа формировать разные фенотипы не означает, что все возможные пути онтогенеза энергетически равнозначны. Один из них достигается энергетически более дешевым путем, другие — более дорогим.

Для оценки энергетической стоимости разных каналов развития генетически различных популяций мы воспользовались хорошо изученными нами в других исследованиях показателями — вес почек и надпочечников. Мы опасались, что в данном случае используемые показатели окажутся слишком грубыми, но результаты получились столь четкими, что правомерность используемого подхода можно считать доказанной. Различия в энергетической стоимости разных путей развития оказались настолько значительными, что явились причиной нарушения классических корреляций (размеры сердца — размеры почек).

Стабилизация развития оказывается выгодной, несмотря на то что она ведет к известному снижению пластичности организма. Напрашивается аналогия с гомотермией. Гомотермия — это также потеря пластичности, так как гомотермное животное не только приобретает способность поддерживать температуру тела на постоянном уровне, но теряет способность координировать физиологические функции при снижении температуры тела хотя бы в небольших пределах (не случайно многие птицы и млекопитающие в определенные периоды жизни становятся пойкилотермными). Аналогично этому стабилизация оптималь-

ного (для среднего уровня внешних условий) фенотипа выгодна, несмотря на то что в отдельных случаях она может и не соответствовать складывающимся условиям развития. Стабилизация развития оказывается выгодной даже в тех случаях, когда фенотипическая вариабильность была бы более целесообразной.

Мы полагаем, что выдвигаемая нами гипотеза уточняет теорию стабилизирующего отбора и отражает общий закон онто- и филогенеза животных. Каждому генотипу соответствует только один оптимальный фенотип. Вынужденные отклонения от этого оптимального пути онтогенеза оплачиваются организмом добавочной затратой энергии, повышается энергетическая стоимость комплекса морфогенетических реакций, которые в своей совокупности и составляют онтогенез.

Принцип оптимального фенотипа подтверждается общими тенденциями развития животного мира. С повышением уровня организации животных возможный диапазон их фенотипической изменчивости уменьшается (ср. рыбы и птицы). Высокая приспособляемость высших животных определяется не их фенотипическими реакциями, а за счет развития нервной системы, позволяющей организму активно приспосабливаться к изменению внешней среды без существенного нарушения оптимального пути развития.

С другой стороны, нам кажется, что принцип оптимального фенотипа дает естественное объяснение широкому кругу явлений из области географической изменчивости животных. Можно было бы привести большое число примеров, показывающих, что признаки, очень чутко реагирующие на малейшее изменение внешних условий, географически почти не варьируют. Воспользуемся для иллюстрации изменчивостью анатомических особенностей кишечного тракта полевки-экономки. Показано (Шварц, 1959; Пястолова, 1966, in litt), что относительная длина слепого отдела кишечника у этого вида не изменяется на громадном пространстве — от лесостепи до тундры, а относительная длина кишечника почти не изменяется (заметные отклонения от «видовой нормы» наблюдаются лишь в отдельных популяциях). Между тем хорошо известно, что даже не очень значительные изменения кормового режима вызывают изменения как общей длины кишечника, так и его отделов, в том числе и слепого (первые опыты в этом направлении были поставлены еще в прошлом веке). Трудно допустить, чтобы набор кормов экономки в тундре и в лесостепи не отличался. Чем же в таком случае объясняется отсутствие географической изменчивости кишечного тракта изученного вида?

Допустить, что у экономки (в противоположность всем другим обследованным многочисленными авторами видам животных) определенная длина кишечника генетически закреплена в столь узких пределах, что географическая ее изменчивость исключается, невозможно (помимо теоретических соображений об этом говорят и прямые наблюдения). Значительно вероятнее другое объяснение, основанное на принципе оптимального фенотипа. Генетическая дифференциация различных географических форм экономок незначительна. Это значит, что всем им соответствует один оптимальный фенотип. Поэтому в разной среде обитания полевки придерживаются такого образа жизни, который допускает реализацию сходного фенотипа. Поэтому, несмотря на значительную индивидуальную изменчивость, средние показатели географических популяций оказываются практически тождественными. Аналогичные примеры могли бы быть приведены из любой группы организмов и для любого класса признаков.

Принцип оптимального фенотипа объясняет нам, почему столь часто на громадных территориях не наблюдается никакой географической изменчивости даже по таким признакам, которые очень чутко реагируют на изменения условий среды. До изменения генетических особен-

ностей животные стремятся в любой среде обитания выбирать такие условия существования, которые допускают реализацию оптимального фенотипа, и избегают таких условий, которые достаточны для поддержания жизнедеятельности вида, но канализируют его развитие по энергетически невыгодному пути. Это с неизбежностью суживает диапазон используемых условий существования, снижает уровень использования видов наличных жизненных ресурсов. Поэтому стабилизация фенотипа, соответствующего «средним» условиям существования, выгодна — происходит автономизация развития.

Отсюда следует очень важный вывод. Даже в тех случаях, когда отличие между популяциями явно фенотипической природы, есть основания полагать, что и генетические их различия существенны, так как изменился соответствующий их генотипу оптимальный фенотип. Хочется надеяться, что выдвигаемая нами гипотеза окажется полезной при исследовании крайне запутанного вопроса о роли фенотипической изменчивости в процессе формообразования.

Однако потеря фенотипической пластичности — неизбежное следствие автономизации развития — при резких изменениях условий среды может оказаться невыгодной. Выход из противоречия — генетическая разнородность популяции, которая создает предпосылки для быстрой перестройки генетической структуры популяции при изменении условий среды. Отсюда следует, что перестройка генетической структуры популяции — это более совершенный путь адаптации, чем фенотипическая приспособляемость составляющих популяцию особей. Это заставляет с особым вниманием отнестись к проблеме генетической разнородности природных популяций животных.

Степень стабилизации морфофизиологических особенностей животных может служить мерой их приспособленности к конкретным условиям среды и позволяет подойти к оценке адаптаций разных видов не только с функциональной, но и с энергетических позиций. Принцип оптимального фенотипа может быть использован для эволюционного анализа ряда сложных случаев, содействуя тем самым развитию эволюционной теории в целом.

Не меньшее значение может иметь принцип оптимального фенотипа в решении ряда вопросов практики. Наибольшую продуктивность животных (как домашних, так и диких) следует ожидать в тех условиях, которые допускают реализацию оптимального фенотипа животных определенных генетических конституций. В равных условиях среды животные одинаковых фенотипических особенностей могут обладать различной продуктивностью в зависимости от их генетических особенностей: преимущество — за животными с большей степенью автономизации развития.

Приведенные материалы указывают некоторые пути конкретного использования принципа оптимального фенотипа при решении теоретических и практических проблем.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бир Ст. 1965. Кибернетика и управление производством, М., Изд-во «Наука».
- Добринский Л. Н. 1961. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореф. канд. дис., Свердловск, Ин-т биол. УФАИ.
- Камшилов М. М. 1939. Докл. АН СССР, 23, № 4.
- Овчинникова Н. А. 1965. Сб.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, УФАИ.
- Пястолова О. А. 1966. О некоторых биологических особенностях экономики в Субарктике (в печати).
- Смирнов В. С. и Шарвц С. С. 1959. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Тр. Ин-та биол. УФАИ, в. 18.
- Уоддингтон К. 1964. Морфогенез и генетика. Изд-во «Мир».
- Черный С. И. 1950. Зоол. ж., 29, 2.

- Шварц С. С. 1959. Некоторые закономерности экологической обусловленности интeрьерных показателей позвоночных животных. Тр. Ин-та биол. УФАИ, в. 14.— 1960. Роль желез внутренней секреции в приспособлении млекопитающих к сезонной смене условий существования. Тр. Уральск. отд. МОИП, в. 2.— 1963. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Тр. Ин-та биол. УФАИ, в. 33.
- Шварц С. С., Покровский А. В., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Пястолова О. А. 1964. Ж. общ. биол., 25.
- Шмальгаузен И. И. 1946 а. Факторы эволюции. М.— Л.— Изд-во АН СССР, 1946 б. Проблемы дарвинизма. М. Изд-во «Сов. наука».
- Addis T., Lippman R., Lew W., Roо L., Wong W. 1951. Amer. G. Physiol., 165 (2).
- Christian G. 1956. Ecology, 37, No 2.
- Christian G. G., Davis D. E. 1956. G. Mammal., 37, No 4.
- Dawson W. D. 1965. Evolution, 19, No 1.
- Drury D. 1932. Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med. 29 (7).
- Endröczi E., Toth K. 1955. Acta physiol. Acad. scient hung., 8, No 1.
- Hartman F. 1933. J. Exptl Med., 58: 649—662.
- MacKay E. 1932. Arch. Gut. Med., 50 (4): 590—594.
- Rensch B. 1959. Evolution above the species level. Methuen a. Co. London.
- Rollason H. 1949. Anat. Rec., 100 (30): 263—285.
- Selye H. 1954. Rev. Canad. Biol., 13, No 4.
- Sulkin N. 1949. Anat. Rec., 105 (1).
- Smith H. M., Freck N. W. 1955. Herpetologia, 11, No 2.
- Waddington C. H. 1953. Epigenetics and evolution. Symp. Evolution, v. VII. Cambr. Univ. Press.— 1958. Inheritance of aquired characters. Pr. Linn. Soc., London, 169, No 1—2.— 1960. Genet. Res., 1, No 1.
- Warburton F. 1955. Amer. Naturalist, 89, No 846.
- Willmer E. N., 1958. J. Embryol. a. Expt Morphol., 6.

Статья поступила в редакцию  
23.VIII.1966

---

## PRINCIPLE OF OPTIMAL PHENOTYPE

S. S. SCHWARTZ

*Institute of Plant and Animal Ecology, The Ural Branch, USSR Academy of Sciences, Sverdlovsk*

### S u m m a r y

The paper elucidates correlation of phenotypic features in a series of mammal and bird species represented by ecologically specific populations by means of their metabolism intensity. The heart weight, length of blind gut, relative length of tail, embryo number in pregnant females were used as phenotype indices. The variation of metabolism level was estimated according to variation of adrenal gland and kidneys size. It has been established that correlation in the development of indicated characters is determined by the rate of compatibility of the animals' characteristic features to their genotype. Deviations from the optimum phenotype caused by environmental factors lead to an increase of energy expenditure involved with ontogenesis even under conditions reducing energy requirements for maintaining vital activity. Relative autonomization of developmental processes is an advantageous feature from the view point of energy expenditure and this conditions provides for the building up of prerequisites for the effective work of stabilizing selection under any environmental conditions. In those cases when the restriction of variability proves to be ecologically unfavourable, it is compensated through the behavior reactions perfection and the genetic diversity of populations. Animal development is subjected to the principle of optimum phenotype.

---