

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ТЕРИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ВОПРОСЫ ТЕРИОЛОГИИ

УСПЕХИ
СОВРЕМЕННОЙ
ТЕРИОЛОГИИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1977

ADVANCES
IN MODERN THERIOLOGY

Publishing House «Nauka»
Moscow 1977

В сборнике содержатся статьи, написанные на основе докладов Первого международного териологического конгресса. Представлены основные направления мировой и отечественной териологии: филогенетическое, морфологическое, систематическое, зоогеографическое, экологическое. Рассчитан на зоологов широкого профиля.

Главный редактор серии
академик В. Е. СОКОЛОВ

Редколлегия

канд. биол. наук В. Н. ОРЛОВ (ответственный секретарь),
доктора биол. наук: Н. К. ВЕРЕЩАГИН, Н. Н. ВОРОНЦОВ,
[В. Г. ГЕПТНЕР], И. М. ГРОМОВ, В. В. КУЧЕРУК,
доктор геогр. наук А. А. НАСИМОВИЧ,
доктора биол. наук Н. П. НАУМОВ, Г. А. НОВИКОВ, П. А. ПАНТЕЛЕЕВ,
канд. биол. наук Т. Б. САБЛИНА, доктор биол. наук К. К. ФЛЕРОВ,
академик [С. С. ШВАРЦ], доктора биол. наук И. А. ШИЛОВ,
А. В. ЯБЛОКОВ, А. П. КУЗЯКИН

Ответственный редактор тома
академик В. Е. СОКОЛОВ

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ. ЭВОЛЮЦИОННЫЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ

С. С. Шварц

Институт эволюции растений и животных УНЦ АН СССР,
Свердловск, СССР

Способность животных приспособительно реагировать на изменение среды обитания является важнейшей причиной внутривидовой изменчивости, которая рассматривается как форма приспособления вида к конкретным условиям существования и предпосылка эволюционного процесса. Элементарный эволюционный акт заключается в необратимом преобразовании генетической структуры популяций. В большинстве случаев это приводит к возникновению новых, экологически своеобразных форм вида. Важнейшие проявления внутривидовой изменчивости: индивидуальная (в пределах отдельных поселений), хронографическая (колебания средней нормы изменчивости на разных этапах жизненного цикла популяции и в разные годы), микропопуляционная, межпопуляционная, географическая.

В качестве иллюстрации приводим работу М. Смышляева, изучавшего изменчивость белок в Восточной Сибири. На рис. 1 представлены частоты трех генетических вариантов в разных возрастных группах животных и в разные годы. Хорошо видно, что частота встречаемости разных фенотипов (индивидуальная изменчивость) у белок разного возраста резко различна, что в разные годы характер индивидуальной изменчивости вида существенно и закономерно различен (хронографическая изменчивость) и что эти различия в разных возрастах различны. Этот пример ясно показывает, что представление об общих законах изменчивости вида может быть получено лишь на основе изучения всех форм проявлений внутривидовой изменчивости в их единстве. Такой подход к проблеме не только позволяет глубже понять законы основной формы изменчивости — географической, но создает принципиальную основу для направленного изменения характера изменчивости непосредственно в природе, для управления начальными этапами микроэволюционного процесса. Важность вопроса, а также то обстоятельство, что генетика природных популяций млекопитающих изучена недостаточно хорошо, позволяют мне проиллюстрировать эту мысль на амфибиях.

На рис. 2 показана микропопуляционная изменчивость закавказской лягушки (*Rana macropsnemis*). Нетрудно видеть, что

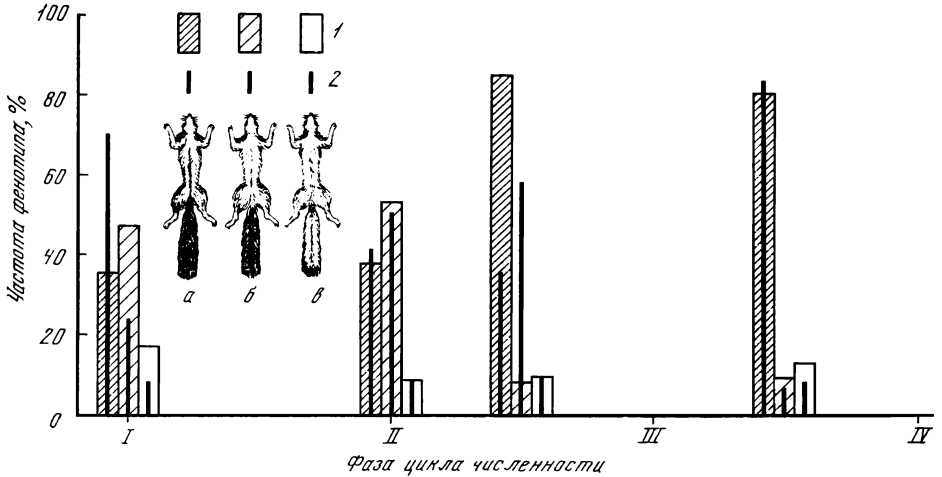


Рис. 1. Изменения частот фенотипов *Sciurus vulgaris* тонгодинской популяции в течение цикла численности

Фенотипы: а — чернохвостая, б — бурохвостая, в — желтохвостая; 1 — взрослые, 2 — сеголетки

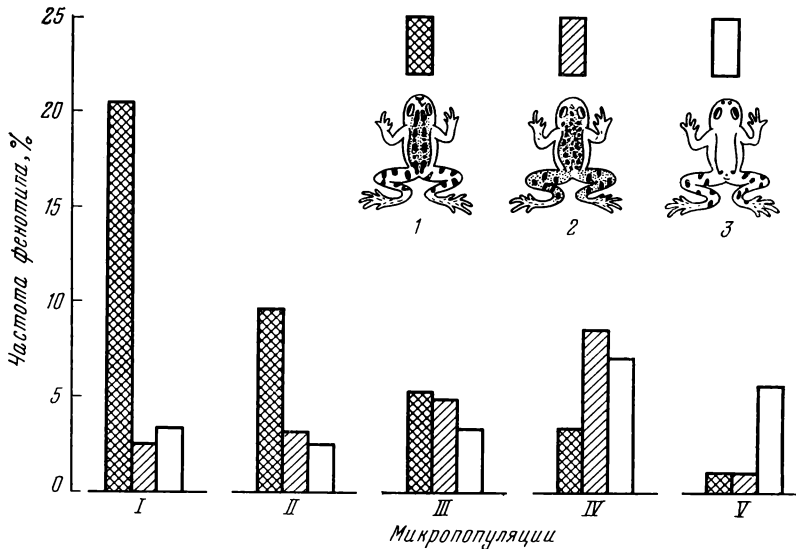


Рис. 2. Частоты фенотипов *Rana macrospemis* (сеголетки). Северный Кавказ, Голубые озера; 1970 г.

Фенотипы: 1 — striata; 2 — punctata; 3 — burnesi

поселения лягушек разных заливов одного не очень большого озера резко отличаются по частоте встречаемости разных форм. Экспериментально показано, что одновременно изменяя численность различных внутривидовых групп животных (в данном случае — микропопуляция) создается возможность быстро изменить генетический состав популяции в целом. Простейшее математическое моделирование этого процесса показало, например, что изменение возрастной структуры популяции животных может привести к необратимым изменениям ее генетического состава такого масштаба, которые потребовали бы интенсивного индивидуального отбора в течение тысячи лет.

Любые внутривидовые группировки животных (хронологические 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 генетической структуры — это важнейший экологический механизм эволюционного процесса.

Если исключить возможное влияние генетико-автоматических процессов, то можно утверждать, что характер изменчивости любой формы или популяции отражает условия ее существования, она находится под постоянным контролем естественного отбора. Нельзя, однако не учитывать, что если отбор идет, например, на увеличение размеров тела, то это автоматически приводит к изменению пропорции тела животных. В данном случае размеры тела могут рассматриваться как ведущий признак, пропорции тела — как сопряженный. Этот пример — азбучный. Однако выделение «ведущих» и «сопряженных» признаков очень важно для экологического анализа явлений изменчивости. К числу ведущих признаков относятся, например, те особенности организма, которые определяют условия поддержания энергетического баланса. Важным «ведущим» признаком является скорость роста животных. Экспериментально было показано, например, что скорость роста грызунов в первый месяц их жизни определяет относительные размеры черепа взрослых животных. На рис. 3 приведены соответствующие данные для разных видов. Результаты экспериментов были проверены в природе. Медленно растущие животные характеризуются большей кондилобазальной длиной и шириной черепа, большей длиной зубного ряда, но меньшей высотой черепа и межглазным промежутком. Масштабы этих отличий очень значительны. Достаточно сказать, что по пропорциям черепа быстро и медленно растущие *Lagurus lagurus* отличаются между собой больше, чем очень крупные от очень мелких животных. Знание подобных

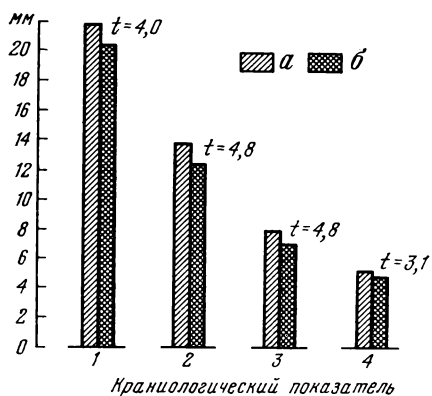
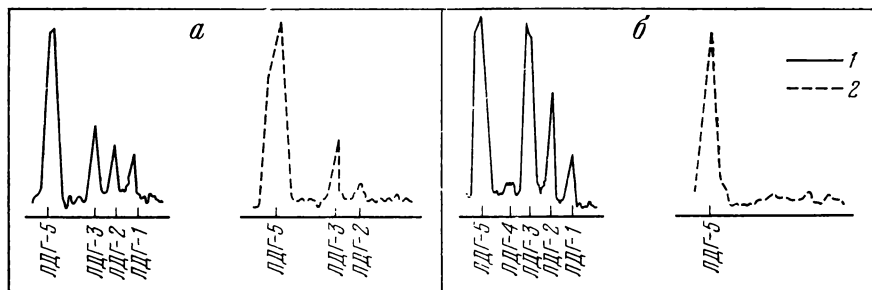


Рис. 3. Краниологические особенности *Lagurus lagurus* в зависимости от скорости роста животных. Лабораторная колония

Группы животных: а — медленного, б — быстрого роста; 1 — кондильо-базальная длина черепа, 2 — скуловая ширина, 3 — длина лицевой части черепа, 4 — длина зубного ряда

Рис. 4. Изоферментный спектр лактатдегидрогеназы скелетной мышцы *Microtus oesopomus* (а) и *Microtus oesopomus chachlovi* (б) в норме (1) и при экстремальном охлаждении (2)



зависимостей очень важно для причинного анализа явлений изменчивости. Нередко оно позволяет без специального генетического анализа определить характер наследуемости отличий между внутривидовыми формами в природе.

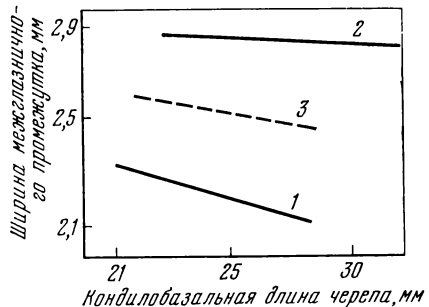
Изменчивости подвержены все признаки и свойства животных, от размеров и пропорций тела до биохимических особенностей тканей и молекулярной структуры белков. На рисунке 4 отражен изоферментный спектр лактатдегидрогеназы северного и южного подвидов *Microtus oesopomus*. Мы видим, что ферменты этих форм резко отличаются в условиях «экологической нормы», и, что самое существенное, экстремальное охлаждение вызывает у них разные изменения: у южной формы активируется аэробное тканевое дыхание, у северной — анаэробное (по данным Г. Г. Рунковой).

Комплексное изучение проявлений внутривидовой изменчивости открывает принципиально новые пути исследования приспособительной эволюции вида.

Мы уже отмечали, а в печати мы это подчеркивали уже не раз, что изменение генетической структуры популяции, количество соотношения разных генетических вариантов, качество популяции подвержено колебаниям. Можно было бы привести много конкретных примеров, указывающих на связь этих колебаний качества популяций с изменениями, колебаниями внешних условий. В подобных обратимых изменениях генетической структуры популяций не следует, по нашему мнению, видеть начальных этапов эволюции. Эволюция начинается с возникновения принципиально необратимых изменений свойств популяций. Необходимость преобразований популяций определяется своеобразием взаимоотношений животных со средой, изменением коррелятивных зависимостей в развитии организма. В обоих случаях дивергировавшие формы даже в одинаковых

Рис. 5. Изменение величины межглазничного промежутка при изменении размеров черепа

1 — *Microtus gregalis gregalis*; 2 — *Microtus gregalis major*; 3 — гибриды F₁



условиях существования будут подвергаться разным силам отбора и поэтому их «обратная эволюция» в одном направлении исключена.

Вряд ли требуется доказать, что *M. gregalis major*, размножение которой начинается под снегом, инициируется не столько внешними условиями, сколько «биологическими часами» — эволюционно самостоятельная форма. Но ее эволюционная самостоятельность определяется и морфогенетическими закономерностями ее развития. На рисунке 5 видно, что у степной формы этого вида увеличение длины черепа сопровождается уменьшением ширины межглазничного промежутка. У северной формы этого не происходит. Изучение гибридов указывает на наследственный характер этих отличий (данные В. Г. Ищенко).

Подобные наблюдения ясно показывают, что современная экологическая морфология обладает достаточным арсеналом средств для фиксации самых начальных стадий эволюционного процесса. Иммунологические методы позволяют установить и масштаб генетических различий между внутривидовыми группировками животных. Как и следовало ожидать, наиболее

существенные различия в средних показателях, характеризующих иммуногенетическую специфику сравниваемых форм, обнаруживаются между «хорошими» подвидами, например, *M. oe. oeconomus* и *M. oe. shahlovi* (рис. 6). Представляется очень важным подчеркнуть генетическое своеобразие гибридов не только между подвидами, но и соседними, практически неразличимыми,

	<i>M. oecono- muschahlovi</i>	<i>M. arvalis</i>	<i>M. gregalis</i>	<i>Clethrionomys frater</i>	<i>Ondatra</i>	<i>Arvicola terrestris</i>
<i>Microtus oeconomus</i>						
<i>oeconomus</i>	2,4	3,8				
<i>arvalis</i>			7,6	14,0		23,5
<i>oeconomus</i>			9,8	14,1		15,9
<i>gregalis</i>				21,0	22,7	28,5
<i>Ondatra</i>						17,6

Рис. 6. Иммунологические дистанции, показатель Д. Майнарди (по В. В. Жукову)

популяциями. Межпопуляционная гибридизация повышает эволюционную пластичность и приспособительные возможности вида. К сожалению, эта сторона вопроса едва затронута исследованиями. С другой стороны, заслуживает внимания, что иммуногенетические различия не всегда четко соответствуют различиям морфофизиологическим. На *M. arvalis* было, в частности, показано, что иммуногенетические различия, по своему масштабу соизмеримы с различиями между подвидами, были обнаружены между соседними популяциями, морфологически тождественными. Эти наблюдения, число которых сейчас значительно, позволяют с новой точки зрения подойти к анализу проблемы видов — двойников.

Теория стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена говорит о том, что в специализированных популяциях отбор охраняет норму и работает в пользу стабилизации фенотипа. Мы имели возможность подтвердить теорию стабилизирующего отбора и показали, что в определенных условиях фенотипическая однородность маскирует генотипическую разнородность. Несколько упрощая это сложное явление, можно сказать: когда условия жизни требуют, например, развития фенотипа животных, способных к быстрому бегу, то этот фенотип становится характерным для всей популяции, так как животные, не отвечающие этому требованию, погибнут. Но в фенотипически однородной группе особей отдельные животные будут отличаться разной степенью «наследственной предрасположенностью» к быстрому бегу. Для одних животных «быстрый бег» — это реализация заложенной в его генотипе программы развития, для других —

чтобы достичь тех же самых результатов, потребуется включение компенсаторных реакций, требующих добавочных затрат энергии. Естественно, что в этих условиях отбор будет работать в пользу особей, реализующих оптимальный фенотип с пониженными затратами энергии, что с неизбежностью приведет к перестройке генофонда популяции при сохранении ее фенооблика.

Представим себе, что должно произойти, если две, хотя бы частично изолированные популяции развиваются в одинаковых условиях. Очевидно, что отбор будет работать в пользу сохранения идентичного фенотипа; сходство между сестринскими популяциями сохранится и не случайно, а под контролем отбора. Вместе с тем в обеих популяциях будут происходить процессы, направленные на генетическую стабилизацию оптимального фенотипа. Но самостоятельные популяции не могут обладать вполне идентичным генофондом. Иммуногенетические исследования говорят об этом с полной определенностью. Эти различия обязательно будут увеличиваться, так как в каждой популяции будут происходить процессы мутирования и возникающие мутации должны вписаться в популяционный генофонд, не нарушая при этом фенооблик популяции, соответствие которого среде уже проверено отбором. Генетические различия между фенотипическими неотличимыми популяциями будут нарастать, и рано или поздно наступит момент, когда генетические различия между популяциями будут столь значительными, что их нормальное скрещивание станет невозможным: две морфофизиологически неотличимые популяции приобретут свойства видов — возникли виды — двойники.

Таким образом, виды-двойники появляются не случайно, а в результате приспособительного развития популяции под влиянием стабилизирующего отбора.

В настоящее время вряд ли можно сомневаться в том, что внутривидовая изменчивость является предпосылкой центрального эволюционного события — возникновения нового вида. Однако процесс видообразования не может рассматриваться лишь в качестве крайнего выражения внутривидовой изменчивости. Эти процессы качественно различны.

Как отмечалось, дифференциация популяции затрагивает любые признаки и свойства животных. Однако кажущееся неограниченное разнообразие проявлений морфофизиологической дифференциации естественно укладывается в две группы приспособлений: системные (морфофизиологические) и биохимические (тканевые). Этому утверждению могла бы быть дана развернутая фактическая аргументация. Любая экологическая задача, требующая изменения характера обмена веществ может быть решена на морфофизиологической и на биохимической основе.

Обитание в горах связано с увеличением размеров сердца и легких, увеличением количества гемоглобина в крови, увеличением содержания миоглобина в тканях. Аналогичные особенности характеризуют полярных животных и т. п. Это типичные морфофизиологические изменения. Однако когда мы подошли к изучению этой, казалось бы, ясной проблемы со строгими количественными критериями, мы столкнулись со странным явлением: все условия, вызывающие интенсификацию обмена (в простейших случаях — увеличение двигательной активности), действительно приводят к соответствующим морфофункциональным сдвигам. Однако эти сдвиги оказались резко выраженными лишь в том случае, когда сравнивались различные внутривидовые формы. У специализированных видов морфофункциональные сдвиги очень часто вообще не могли быть обнаружены, а во всех случаях были выражены несравненно менее резко, чем у внутривидовых форм. Для иллюстрации приводим диаграмму, характеризующую морфофизиологическую специфику горных млекопитающих. Отчетливо видно, что у типичных горных видов гипертрофия сердца выражена слабо (рис. 7). Подобных примеров можно было бы привести буквально сотни. Суть проблемы сводится к следующему. Морфофизиологические приспособления функционально совершенны, но энергетически невыгодны, они требуют добавочных трат энергии. Поэтому в процессе освоения специализированными внутривидовыми формами новой среды обитания естественный отбор, работавший на первом этапе преобразования популяции преимущественно на функциональной основе, начинает работать по энергетической системе оценок.

Вид	Место обитания	Высота над уровнем моря, м	Индекс сердца, %
<i>C. rutilus</i>	Северный Урал г. Денежских камней	(подножье)	
		600-800	
<i>C. glareolus</i>	Южный Урал, г. Кукшук	(подножье)	
		600-800	
		100-150 500-600 800	
<i>C. rufocanus</i>		800	
<i>C. frater</i>	г. Заилийский Алатау	2300	
<i>A. argentatus</i>		2500-3000	

Рис. 7. Зависимость относительного веса сердца грызунов от абсолютной высоты места обитания

Преимущество получают животные, характеризующиеся не морфофизиологически 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. Наша гипотеза о принципиальных различиях видовых и внутривидовых адаптаций первоначально была основана на негативных данных. Так как у видов, условия и образ жизни которых требуют существенного повышения уровня метаболизма, морфофизиологические сдвиги, обеспечивающие этот уровень, оказались выраженными в неизмеримо меньшей степени, чем у экологически аналогичных внутривидовых форм, то естественно было полагать, что поставленные перед ними задачи решаются на биохимическом уровне и соответствующие изменения не улавливаются обычными для экологов и морфологов методами. Однако в настоящее время в связи с развитием экологической биохимии и организацией в нашем институте группы экологической биохимии, которая ведет целенаправленные исследования в рассматриваемом направлении, были получены данные, позволяющие показать за счет каких конкретных биохимических сдвигов решают специализированные виды, возникающие перед ними экологические задачи. Важно отметить, что биохимические особенности организма, определяющие экологическую специфику вида, могут иметь как самый общий характер (например, степень лабильности белков), так и специальный, явно связанный со специфическими условиями существования животных (повышенная стойкость тканей к дегидратации у пустынных форм, снижение запроса тканей к кислороду у горных животных, различия в изоферментном составе лактатдегидрогеназы, термостабильность тканевых белков, изменение чувствительности иммуноглобулинов к повышению температуры, изменение скорости биосинтеза жиров, изменение степени сродства ферментов к субстрату в зависимости от температуры и т. п.).

Проведенные исследования заставили меня задуматься над казалось бы бессмысленным вопросом. Если вид рассматривается как внутривидовая форма, достигая высшего уровня морфофизиологической дифференциации, то естественно, что генетические различия между видами должны быть всегда больше, чем между хорошо дифференцированными подвидами. Если же рассматривать процесс видообразования как процесс уникальный, характеризующийся изменением типа приспособления к среде обитания, то можно допустить, что генетические различия между двумя видами могут быть меньше, чем между подвидами. Первая попытка решить этот вопрос была сделана путем изу-

чения трансплантационного иммунитета рыб. Если рассматривать степень иммунологических различий как масштаб различий общих генетических, то можно надеяться, что достаточно широко поставленные исследования могут дать ответ на этот вопрос. Наши надежды оправдались: иммунологические различия между отдельными популяциями серебряного карася оказались большими, чем между золотым карасем *S. carassius* и серебряным *S. auratus*. Можно было надеяться, что применение

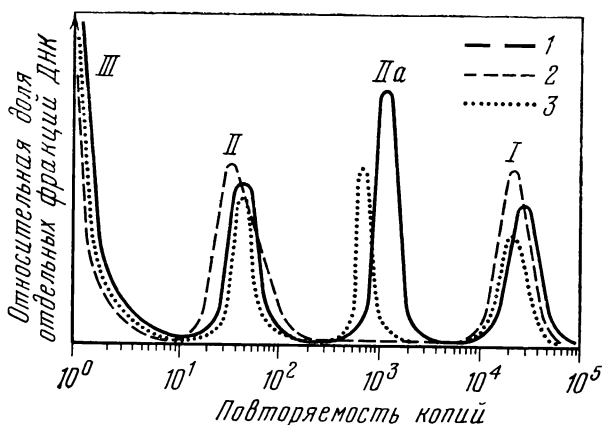


Рис. 8. Геноспектры ДНК полевок *M. arvalis* (1), *M. oeconomus oeconomicus* (2); *M. oeconomus chachlovi* (3)

еще более тонких методов исследования позволит констатировать принципиально сходные явления и у млекопитающих. Заманчиво было провести непосредственное сравнительное изучение структуры генома двух экологически резко дифференцированных подвидов одного вида и самостоятельного вида того же рода. Наш выбор остановился на арктическом (Ямал) и лесостепном (Южное Зауралье) подвидах полевок — экономки, которые сравнивались с обыкновенной полевкой.

Проведен анализ ДНК *M. oe. oeconomicus* и *M. oe. chalovi* и *M. arvalis*.

Материал для исследования (фиксированная печень) передан в межфакультетскую лабораторию биоорганической химии МГУ. Определение нуклеотидного состава ДНК, частот встречаемости пиримидиновых изоплит и «геноспектров» проведено сотрудниками лаборатории Г. П. Мирошниченко, К. М. Вальско-Роман и Н. Б. Петровым под общим руководством А. С. Антонова. Полученные данные представлены на рис. 8.

Найдено, что ДНК всех трех форм полевок имеет практически одинаковый нуклеотидный состав (42—43 мол. % ГП). Это

неудивительно, поскольку состав ДНК млекопитающих в целом варьирует в очень узких пределах. Анализ степени сблоченности пиримидиновых нуклеотидов в ДНК показал, что по этому признаку ДНК *M. oe. oesopotus* и *M. arvalis* неотличимы ($\delta=0,03$), но обе эти формы заметно отличаются от *M. oe. chahlovi* ($\delta=0,23$ и $0,26$, соответственно). Основные различия получены при сопоставлении «геноспектров» ДНК изученных форм. Статистически достоверные различия были найдены как при сопоставлении «геноспектров» *M. oe. oesopotus*, *M. arvalis* (7,5), так и обеих этих форм с *M. oe. chahlovi* (19,7 и 27,0).

Полученные данные позволяют предполагать, что генный материал *M. oe. oesopotus* более сходен с ДНК *M. arvalis*, чем с ДНК *M. oe. chahlovi*. При этом наибольшие различия обнаружены при сопоставлении первичных структур ДНК *M. arvalis* *M. oe. chahlovi*: степень генетических различий между двумя подвидами оказалась большей, чем между видами. Закодированные в ДНК морфологические особенности арктической полевки-экономки потребовали больших изменений на уровне генома, чем отличия между исходной (лесостепной) формой *M. oesopotus* и *M. arvalis*. Генетическая стоимость подвидовых отличий оказалась большей, чем отличий видовых. Иммунологические исследования и их анализ показывают, что этот результат мог быть теоретически предсказан и послужил основой для постановки соответствующих экспериментов. Видовая самостоятельность определяется качеством, а не количеством генетически закрепленных особенностей животных. Вопрос «вид — не вид» решается на экологическом, а не на физиологическом или генетическом уровне.

Это свидетельствует о том, что процесс видообразования по своей биологической сути заключается в прогрессирующей морфофизиологической дифференциации близких форм, которая на определенной стадии приводит к экологическому и генетическому обособлению зарождающихся видов. Морфофизиологическая определенность и генетическая замкнутость вида — это две стороны единого процесса.

INTRASPECIFIC VARIABILITY AND SPECIES-FORMATION.
EVOLUTIONAL AND GENETICAL ASPECTS OF THE PROBLEM

S. S. Schwartz

The Institute of Plant and Animal Ecology
of the Urals Research Centre
of the USSR Academy of Sciences, Sverdlovsk, USSR

Summary

Intraspecific variability is a form of adaptation of a species to the conditions of existence and a requisite of evolution. Its most important manifestations include individual (variability within the confines of single settlements in a given time interval), chronographic (variation of the mean norm of variability at different stages of a population's life cycle and in different years), micropopulational (differences between chorological subdivisions of a common population), interpopulational, geographical. Body size, growth rate and morphological peculiarities which determine the conditions of maintaining the energy balance, are the most important of the essential characteristics which determine the general manifestation of variability of concrete populations.

Developing in identical conditions the genetically non-identical populations, which are governed by the laws of stabilizing selection and the principle of optimum phenotype preserve their morphological similarity against the background of increasing genetic distinctions. Extreme immunological distinctions among animals belonging to one and the same populations in most cases surpass the average differences among sharply differentiated intraspecific forms, which is a proof of the fundamental impossibility of a hiatus even among sharply differentiated subspecies.

Any intrapopulation grouping of animals is genetically unique. The dissimilar genetic structure of different age groups, seasonal generations and micropopulations of animals indicate directly to the dependence between the ecologic and genetic structure of populations. The change in the ecological structure of a population entails without fail a change in its genetic composition; an induced change in the ecological structure is the basic ecological mechanism of evolution.

The notion of different animal adaptation ways which characterize the two most important trends of initial stages of the evolution (intraspecific differentiation and speciesformation) is corroborated by comparing close forms on the genom level (the structure of DNA molecules, molecular hybridization). The studies on close forms of voles have made it clear that the extent of genetic distinctions between differentiated intraspecific forms (subspecies) might be.