

Природа

5.73



Фены, фенетика и эволюционная биология

Профессор Н. В. Тимофеев-Ресовский

А. В. Яблоков

Доктор биологических наук



Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский, доктор биологических наук, работает в Институте медико-биологических проблем Министерства здравоохранения СССР. Ученик Н. К. Кольцова и С. С. Четверикова. Автор основополагающих работ в области популяционной и радиационной генетики, феногенетики, биофизики, теории эволюции и биогеоценологии. Его перу принадлежит ряд монографий, изданных в СССР и за рубежом. Действительный член Академии «Леопольдина» (ГДР), а также ряда зарубежных научных обществ. Удостоен международных премий и медалей — Дарвиновской (ГДР, 1959), Менделевской (ЧССР, 1965), Кимберовской (США, 1965).



*Алексей Владимирович Яблоков, заведующий лабораторией постнатального онтогенеза Института биологии развития АН СССР. Зоолог, эволюционист. Ученик Н. В. Тимофеев-Ресовского. Автор многих научных работ в области морфологии млекопитающих, эволюционной биологии, популяционной генетики, а также научно-популярных книг о дельфинах и охране природы. Монографии: *Изменчивость млекопитающих*. М., «Наука», 1966; *Краткий очерк теории эволюции*. М., «Наука», 1970 (совместно с Н. В. Тимофеевым-Ресовским и Н. Н. Воронцовым) и др. Член редакционной коллегии журнала «Природа».*

В результате бурного развития сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии и биогеографии во второй половине XIX в. и начале XX в. стали ясными в общих чертах как основные пути исторического развития отдельных крупных групп животных и растений, так и особенности развития отдельных органов и структур в процессе эволюции. Это выразилось в формулировке так называемых «правил» эволюции групп (правило необратимости эволюции Л. Долло, правило происхождения от неспециализированных предков Э. Копа, правило прогрессивной специализации Ш. Депере). Было выяснено существование двух главных путей эволюционного процесса (развитие группы как бы в одной плоскости по пути адаптивной радиации, или аллогенеза, и развитие группы с выходом в новую адаптивную зону благодаря приобретению каких-то принципиальных особенностей строения — развитие по пути арогенеза). Наконец, это привело к выяснению возможных путей эволюции органов и функций (так называемые модусы филэмбриогенеза, обобщенные А. Н. Северцовым и др.).

Вероятно, успехи в разработке эволюционной теории привели к распространению взглядов, что в эволюционной теории все выяснено и определено и это — раздел биологии лишь с блестящим прошлым. Такое мнение глубоко ошибочно. Эволюционная теория — наиболее крупное общетеоретическое обобщение в области наук, исследующих живую природу, постоянно развивается. Это развитие ставит новые задачи, выдвигает новые проблемы, для решения которых требуется разработка новых подходов.

Одному из таких новых подходов к решению современных задач эволюционной теории и посвящена настоящая статья.

Генетический подход — путь к пониманию механизма эволюции

В 20—30-е годы XX в. развитием эволюционной теории была поставлена проблема глубокого изучения механизма эволюционного процесса, основная движущая сила которого — естественный отбор — была вскрыта еще Ч. Дарвином в 1859 г. Решение этой проблемы оказалось возможным лишь на путях синтеза классического дарвинизма и экспериментальной генетики и привело — начиная с работы С. С. Четверикова¹ — к созданию в конце 30-х годов учения о микроэволюции. Выделение в эволюционном процессе элементарной структуры, элементарного явления, элементарного материала и элементарных действующих факторов оказалось не только значительным шагом вперед в понимании особенностей эволюционного процесса, но и создало условия для превращения этой части эволюционной биологии в точную науку. Микроэволюционные процессы, текущие внутри вида и ведущие к видообразованию, лежат в основе процесса эволюции любого масштаба и определяют в конце концов как возникновение новых родов, семейств, отрядов, классов и типов живых организмов, так и в качестве необходимого и важнейшего компонента входят в эволюцию отдельных биогеоценозов, ландшафтов, целых флор и фаун. Понятия микро- и макроэволюции отражают лишь разные подходы к анализу единого эволюционного процесса: все макроэволюционные процессы основаны и осуществляются посредством микроэволюционных процессов².

Выяснение и изучение элементарно-

го эволюционного материала, факторов и событий стало возможным лишь благодаря проникновению генетических подходов и методов, генетического «стиля мышления» в эволюционную теорию. Только генетические подходы (с принципом дискретности наследственного материала, пониманием той или иной степени участия наследственных факторов в реализации любого видимого признака и свойства организмов и т. д.) оказались способными вскрыть текущие в чреде поколений внутри популяции процессы, составляющие основу эволюции всякой группы.

Одно время некоторым исследователям казалось, что все проблемы, стоящие перед изучением микроэволюции, могут быть решены на путях анализа экспериментальных ситуаций и математических моделей. Но разнообразие природных ситуаций заведомо выше, чем может быть проанализировано в генетических экспериментах. Это показывает анализ пока сравнительно немногочисленных успешных эволюционных исследований в природных популяциях. Упомянем тут лишь анализ явлений индустриального меланизма бабочек¹, серповидноклеточной анемии человека², встречаемости разных цветовых форм двуточечной бойкой коровки (рис. 1), показавшие примеры действия отбора в природе, а также анализ полиморфизма по инверсиям среди ряда видов североамериканских дрозофил, давший ряд примеров роли мутационного процесса в эволюции популяции³.

Во всех этих случаях полученные в природе материалы давали новую и чрезвычайно интересную информацию относительно форм, величин и давлений ряда эволюционных факторов, различных во всех изученных случаях. В результате этих работ вы-

яснилось, что изучение даже нескольких видов не в состоянии дать достаточно полного представления о реальном многообразии микроэволюционных ситуаций: говорить о познании текущих процессов, изучив лишь ничтожную часть вариантов протекания таких процессов в природе, невозможно.

С другой стороны, стало ясно, что лишь очень небольшое число видов животных и растений может быть объектами детального генетического исследования. Заниматься генетикой словов теоретически, может быть, и можно, но продолжительность поколения, трудность разведения в неволе и анализа массового материала практически исключают такую возможность для исследователя. Удобные генетические объекты должны легко разводиться, иметь достаточно многочисленное потомство, среди которого легко можно было бы анализировать результаты скрещиваний, обладать сравнительно незначительной продолжительностью жизни (иначе экспериментатор рискует в течение всей жизни не получить ответа на поставленный в каком-либо скрещивании вопрос), быть, с одной стороны, сравнительно мелкими, а с другой — достаточно крупными, чтобы с ними удобно было работать, и т. д. Большинству этих требований удовлетворяют сравнительно небольшое (по сравнению с общим существующим числом видов живых организмов) число видов. Особенно важно то, что лишь немногие из интересных, с точки зрения биогеографии, экологии и систематики, видов оказываются удобными для генетического анализа. А только такие виды доступны для популяционно-генетического подхода. Но это значит, что ни завтра, ни в обозримом будущем человек не сможет изучить популяционную генетику не только большинства, но даже просто сколько-нибудь значительного числа видов.

Итак, создается как-будто безвыходное положение. С одной стороны, ясно, что только генетические подходы способны вскрыть текущие в чреде поколений популяционные процессы, составляющие элементарную основу эволюции. С другой стороны, собственно популяционно-генети-

¹ С. С. Шварц. Популяционная генетика, экология и эволюционное учение. «Природа», 1966, № 7; Г. Штубе, И. Шёнах. Современная генетика и ее значение для человечества. «Природа», 1970, № 7.

² Э. Майр. Биологическое значение видов. «Природа», 1970, № 5.

³ Th. Dobzhansky. *Genetics of the Evolutionary Process*. Columb. Univers. Press, N. Y., 1970.

¹ С. С. Четвериков. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. «Журн. экспер. биол.», серия А2, 1926 (см. также «Бюлл. МОИП. Отд. биол.», т. 70, 1965, № 4).

² J. Huxley (ed.). *The New Systematics*. Oxford Univers. Press, 1940.

ческое исследование большинства видов живых организмов затруднено или невозможно. Выход из такого положения — в идейном объединении генетических и морфофизиологических исследований.

Вероятно, одним из первых на важность такого подхода обратил внимание Н. И. Вавилов. Им, его сотрудниками и учениками, а в дальнейшем и целым рядом других исследователей, было показано, что среди видов, филогенетически достаточно близких к какому-либо генетически хорошо изученному (т. е. такому виду, наследственность и изменчивость которого известна достаточно широко и полно), можно с большой уверенностью выделять признаки, аналогичные элементарным наследственным признакам «основного», хорошо изученного вида. Такая работа была проведена для целого ряда видов культурных растений и их «диких» предков и сородичей, например в семействах злаковых, бобовых, пасленовых, тыквенных, а в дальнейшем зоологами — для некоторых хищных, грызунов и целого ряда других групп животных.

На основании подобных параллелизмов Вавилов сформулировал знаменитый закон гомологических рядов в наследственной изменчивости¹. Этот закон позволяет определять направления возможных поисков существенных в хозяйственном отношении признаков и свойств заранее, до проведения их детального экспериментального исследования.

Сейчас настало время для расширения работ по внедрению генетических идей и подходов в разнообразные зоологические и ботанические исследования на популяционном уровне.

Фен — элементарный признак

В 1909 г. один из основоположников современной генетики В. Иоганнсен вместе с понятиями «ген» и «генотип» ввел понятия «фен» и «фено-

тип»². Под **феном** Иоганнсен понимал **элементарный генетически обусловленный признак**, а под **фенотипом** — совокупность всех внешних и внутренних структур и функций организма, которая может быть описана и изучена морфологическими и физиологическими методами.

Однако вскоре выяснилось, что практически нет ни одного признака, который определялся бы действиями лишь одного гена, равно как нет ни одного гена, действие которого не касалось бы многих признаков (принцип плейотропии гена). Вероятно поэтому предложенное Иоганнсеном понятие фена как элементарного признака не встретило широкого применения.

Благодаря развитию генетического анализа сейчас известно, что проявление одних признаков оказывается в высшей степени строго генетически детерминировано (это касается признаков с узкой «нормой реакции»), тогда как в конкретном фенотипическом выражении других признаков изменения условий среды могут играть более значительную роль (широкая «норма реакции»). Как правило, размерные и весовые признаки оказываются чрезвычайно полигенными и, что может быть прямо связано с их полигенностью, подверженными в своем окончательном выражении колебаниям в разных условиях развития. Пока, видимо, не вполне ясно, всегда ли признаки с узкой нормой реакции связаны с действием лишь немногих генов. Однако правильным оказываются представления Иоганнсена, что среди фенотипических признаков можно выделить сравнительно простые, в известном смысле элементарные признаки, и более сложные признаки, которые можно разложить на ряд простых. Еще в самом начале XIX в. крупнейший английский селекционер и растениевод того времени Т. Найт в результате анализа большого числа различных морфофизиологических признаков у разных сортов культурных растений и гибридов разных поколений и скрещиваний этих сортов установил, что все различия

между сортами и разными группами гибридов определяются разными комбинациями признаков, которые не подразделяются далее среди большого изученного материала. Эти признаки Найт и назвал элементарными (*unit character*). Фены в смысле Иоганнсена в общем соответствуют элементарным признакам Найта.

Анализируя всякий достаточно многочисленный материал по изменчивости конкретных признаков, можно определенно сказать, изменяется ли данный признак качественно и дискретен ли он фенотипически. Выше уже говорилось о работах Н. И. Вавилова по анализу ряда признаков бобовых и злаков. Выбранные Вавиловым признаки дискретны и в известном смысле элементарны, для большинства из них характерна высокая наследственная обусловленность (табл.). На рис. 2 приведен другой пример дискретного признака. В этом случае с расщеплениями пальцев в кисти дельфина белухи (*Delphinapterus leucas*) также есть некоторые данные о четкой наследуемости этого признака¹.

Дискретный характер носит также пара альтернативных признаков чувствительности — нечувствительности крыс к действию одного из самых сильных ядов — варфарину. Крысы с признаком нечувствительности к варфарину в 1968 г. были обнаружены в нескольких районах Англии (рис. 3).

Число примеров такого рода легко увеличить. Важно то, что выделение подобных, часто альтернативных, дискретных, элементарных и, по-видимому, всегда наследственных признаков позволяет исследователю подходить к анализу природных совокупностей особей как бы с генетических позиций: говорить о концентрации того или иного признака в данной совокупности особей, границах географического распространения его, колебаниях во встречаемости этого признака в разных поколениях и у разных половых групп, связывать его встречаемость с действием отдельных эволюционных факторов и т. п.

¹ W. Johannsen. *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*. Jena, 1909.
² В. Иоганнсен. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности. М., Сельхозгиз, 1933.

¹ А. В. Яблоков, В. М. Белькович, В. И. Борисов. Киты и дельфины. М., «Наука», 1972.

¹ Н. И. Вавилов. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избранные труды, т. V, 1965.

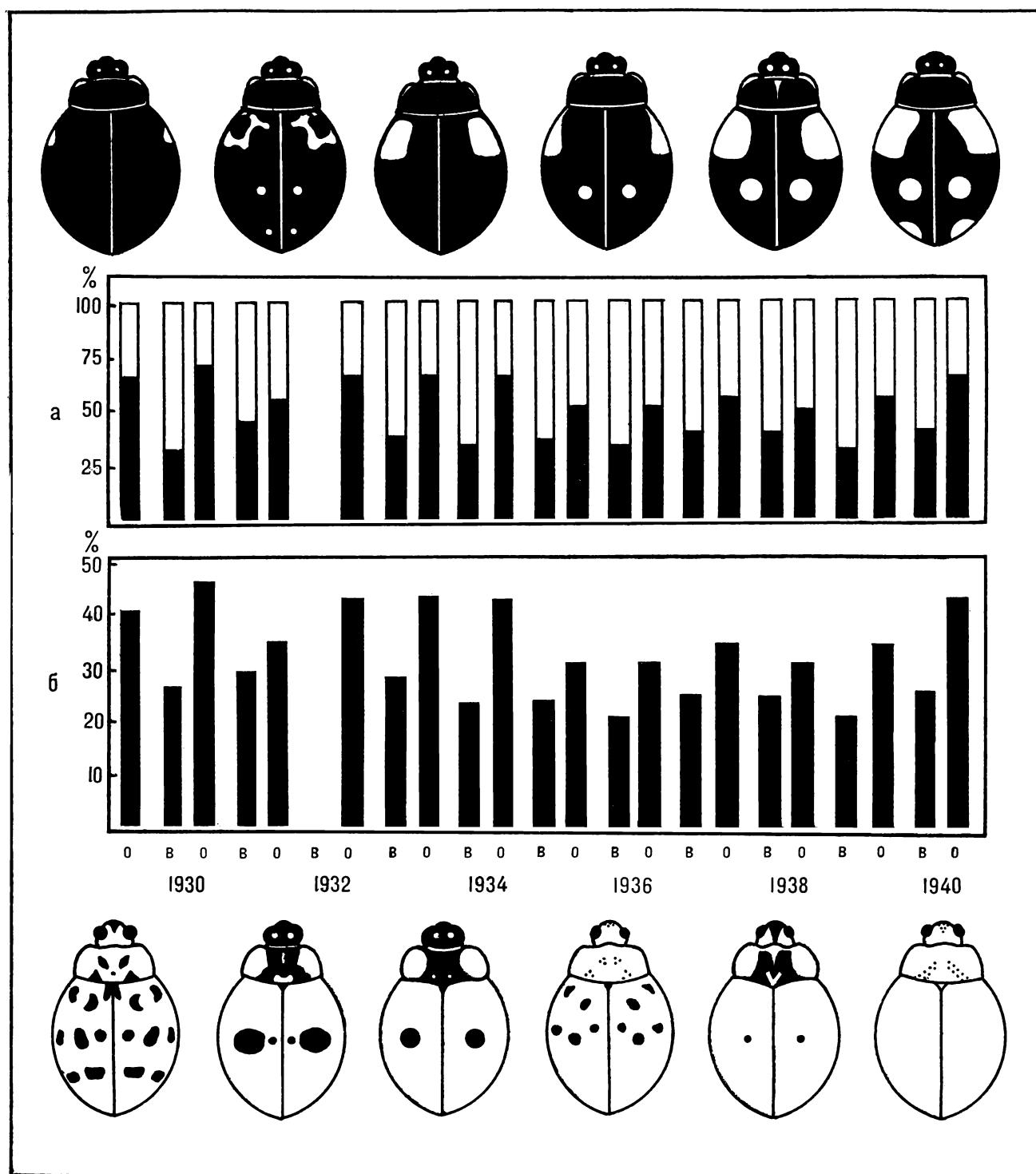


Рис. 1. Один из примеров успешного генетико-эволюционного исследования природной популяции: встречаемость красной и темной форм двуточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*) весной (в), при выходе с зимовки, и осенью (о), перед зимовкой, в одной и той же популяции на протяжении 11 лет. а — процентное содержание красной и темной форм; б — расчетная частота доминантного гена черной окраски. Внутрипопуляционный полиморфизм определяется разнонаправленным давлением отбора: более «морозоустойчивыми» (следовательно, лучше переносящими зимовку) оказываются красные жуки, а успешнее размножающиеся летом — черные жуки. (По Н. В. Тимофееву-Ресовскому, 1940; индивидуальная изменчивость окраски жуков дана по Я. Я. Лусу, 1932.)

Таблица

Схема изменчивости видов сем. Gramineae (по Бавилову, 1922, с сокращениями)

Варьирующие признаки	Виды								
	Secale cereale	Triticum sativum	Hordeum sativum	Avena fatua	Panicum milaceum	Andropogon sorghum	Zea mays	Oryza sativa	Aegypti- rum tepe
колосовой стержень: ломкий неломкий	+	+	+	+	+	+	+	+	+
зерно: плеччатое голов	+	+	+	+	+	+	+	—	—
колоски: остистые безостые	+	+	+	+	—	+	—	+	+
ости: грубые мягкие азубранные гладкие	—	+	+	+	—	+	—	+	—
цвет колосковых и цветковых чешуй: белый красный бурый черный (серый) фиолетовый (антрациановый)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
чешуи: опушенные голые с восковым налетом без воскового налета	+	+	+	+	—	+	—	+	+

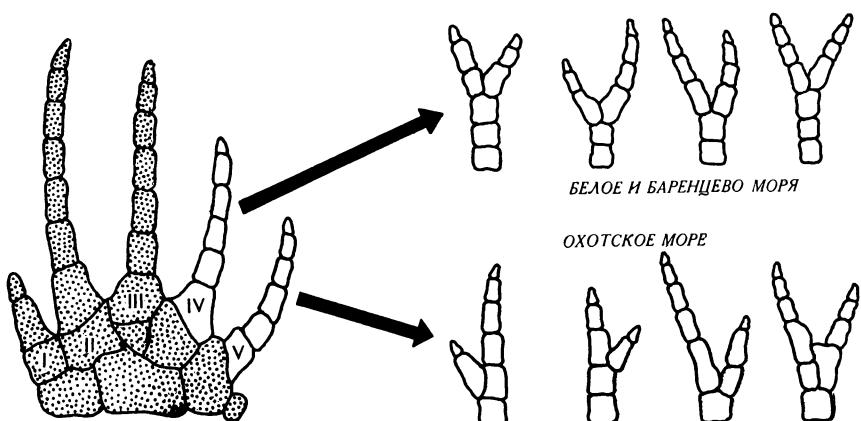


Рис. 2. Фены расщепления пальцев в кисти белухи (*Delphinapterus leucas*). В Белом и Баренцевом морях встречается фен расщепления четвертого пальца, в Охотском море — пятого пальца. Судя по строению кисти у взрослых белух и их детенышей (или крупных эмбрионов), фен расщепления пятого пальца — наследственный, доминантный признак.

Такие элементарные признаки или свойства, которые на всем доступном (и обязательно достаточно многочисленном) материале дискретны и альтернативны и суть фены. Основным свойством фена является, таким образом, его дискретность, неделимость (при наследственной передаче) во всем изученном материале. При этом иногда такой неделимый фен может представлять собою коррелятивно тесно сцепленную группу признаков, подобно тому как действие генов часто бывает плейотропным. Пока что подавляющее большинство признаков, исследуемых в ботанике, зоологии, физиологии, не является фенами.

Выделяемые фены по своей генетической природе могут быть, конечно, различными. Одни из них могут оказаться и генетически «элементарными», другие могут образоваться в результате сочетаний действия нескольких генов (сохраняя при этом дискретный характер проявления как элементарного фенотипического признака). Пример такого генетически сложного фена — нечувствительность крыс к варфарину.

Выделение в общей морфофизиологической изменчивости элементарных признаков — фенов — вносит в такие исследования принцип дискретности. В генетике принцип дискретности утвердился еще с классических работ Г. Менделя и в значительной степени он определяет то обстоятельство, что генетика выделяется точностью и методологическим совершенством среди других биологических наук. Если вспомнить, что дискретность является одним из наиболее общих признаков жизни на нашей планете, то можно думать, что использование понятия «фен» в морфофизиологии с общеметодологических позиций существенно сблизит морфофизиологические и генетические исследования.

От фена — к фенетике

Рассматривая элементарную единицу эволюционного процесса — популяцию — с генетической, морфофизиологической, эволюционно-систематической и биогеоценотической то-

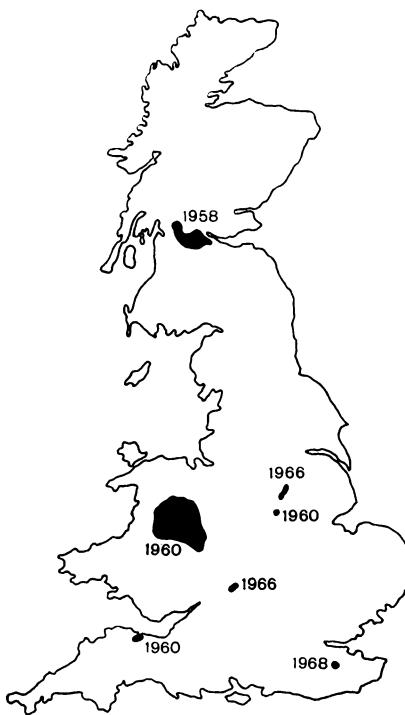


Рис. 3. Распространение фена нечувствительности к варфарину среди популяций серой крысы (*Rattus norvegicus*) в Великобритании (по Drittmund, 1970). Эксперименты показали, что существует разный характер нечувствительности к варфарину: одни группы крыс гибнут после разового приема яда, другие — лишь после 6-дневного приема яда, третьи — нечувствительны к яду совсем. Различается и генетическая основа возникающей в разных популяциях крыс нечувствительности к варфарину (разные аллеи?). Самая большая из отмеченных на карте зон распространения этого фена первоначально была локализована в одной точке в 5 км к юго-западу от Велшпула (графство Шропшир); на протяжении следующих лет границы этой зоны расширялись со скоростью 4,6 км в год (эта скорость совпадает с зарегистрированной скоростью колонизации крысами новых, ранее не заселенных территорий). К 1972 г. фен нечувствительности к варфарину распространился по всей Великобритании.

чек зрения¹, мы пришли к выводу о необходимости выделения фенетики как направления исследований, связанных с распространением генетических подходов и методов на виды, собственно генетическое (т. е. с обязательным анализом характера наследственности) изучение которых затруднено или невозможно.

Несколько слов необходимо сказать о слове и термине «фенетика». На протяжении последнего десятилетия в англо-американской литературе все чаще встречается выражение типа «фенетический признак», «фенетические исследования» (*phenetic characters*, *phenetics investigation*). Во всех этих случаях авторами подчеркивается, что исследование велось посредством учета признаков фенотипа. Часто такие «фенетики» отвечают требованиям, которые выше определены по отношению к понятию фена, в других случаях — касаются типичных количественных признаков, явно не носящих дискретного, элементарного характера. Насколько нам известно, никто из этих современных авторов не связывает рассматриваемые фенотипические признаки с дискретными, элементарными признаками в первоначальном смысле термина «фен» Иоганнсена. Последовательное применение понятия «фен» именно в этом смысле характерно лишь для работ известных генетиков, ботаников Г. Штуббе и О. Густаффсона, а «фенетика» в качестве обозначения определенного раздела или рабочего направления не существует пока ни в зарубежной, ни в отечественной литературе.

Предметом фенетики является внутривидовая изменчивость, основанная на рассмотрении фенов; методы фенетики заключаются в выделении фенов и количественном изучении такой изменчивости в популяциях и географически различных частях видовых ареалов; цель фенетики — применение полученных данных по точной инвентаризации изменчивости признаков и свойств для решения как теоретических проблем микроэволюции,

так и тесно связанных с ними решениями ряда чисто практических задач в области прикладной биологии (биотехники в широком смысле слова).

Говоря о фенетике, мы не претендуем на создание какой-то новой науки. Мы считаем лишь, что настало время в общем широком потоке исследований, касающихся изучения популяций, более четко выделить работы, авторы которых заинтересованы в применении идей генетики и современного эволюционного учения в областях, где собственно генетические (и в частности популяционно-генетические) исследования затруднены или невозможны. Подчеркнем еще раз, что фенетика — это зоологические и ботанические, морфо-физиологические в широком смысле слова исследования, в трактовке результатов которых первостепенную роль играет генетический «стиль мышления». Поэтому, с одной стороны, фенетика является частью генетики, а с другой — частью общего морфофизиологического направления в зоологии и ботанике.

Как это ни странно может прозвучать для биологов, близко не знакомых с существующим состоянием изучения популяций животных и растений, даже у хорошо изученных видов сравнительно мало известно об их популяциях. Почти ничего не известно о действительных размерах популяций разных видов живых организмов, еще меньше известно о характере популяционных границ и их динамике в пространстве и времени, до обидного мало работ в области изучения точной внутрипопуляционной структуры, степени изоляции соседних популяций и т. п.

В выяснении только что перечисленных вопросов популяционной биологии применение ряда феноаналитических методов может оказаться очень полезным. Сегодня можно говорить о нескольких крупных направлениях в феноанализе. Это — популяционная морфофизиология, феногеография и изучение фенофонда.

Популяционная морфофизиология

Популяционной морфофизиологией мы называем раздел фенетики, зани-

¹ Результат этой работы — небольшая книга «Очерки учения о популяции» Н. В. Тимофеева-Ресовского, А. В. Яблокова, Н. В. Глотова находится в печати в Изд-ве «Наука».

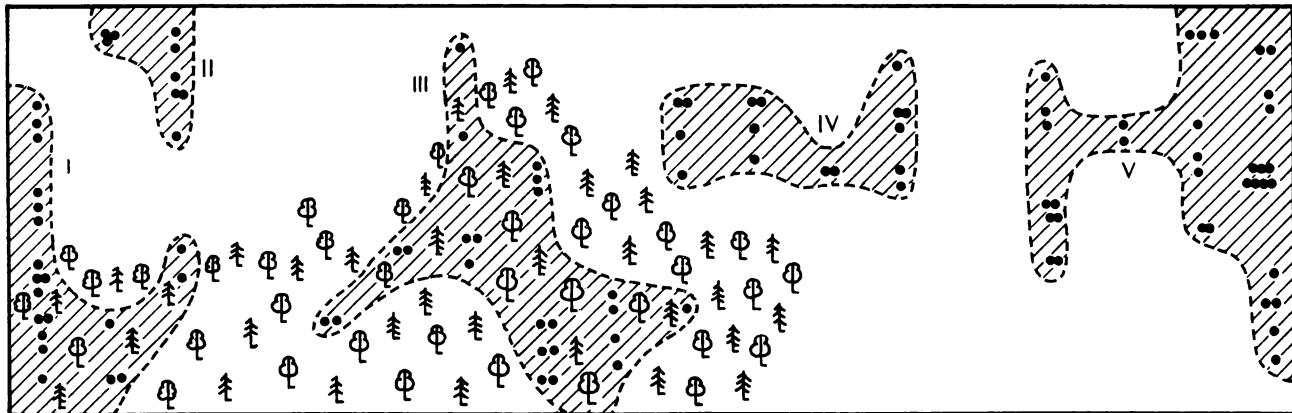


Рис. 4. Пример изучения пространственной структуры популяции методами популяционной морфологии: распределение рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) на территории березово-елового молодняка и смешанного высокоствольного леса, занимающего площадь 850×250 м в окрестностях Чашниковской биостанции МГУ (Московская обл.). Точками обозначены места вылова отдельных животных, пунктиром — границы демов. Демы I+II отличаются от IV+V по ряду признаков строения черепа (по Д. Г. Крылову и А. В. Яблокову, 1972).

мающийся изучением популяций разных видов живых организмов посредством использования любых морфо-физиологических признаков (при максимально возможном приближении этих признаков к понятию фенов).

Рассмотрим несколько подходов, иллюстрирующих возможности фенетических популяционных морфофизиологических исследований.

Популяционная морфофизиология посредством анализа встречаемости отдельных фенов позволяет выяснить динамику популяционных процессов, обычно скрытую от глаз исследователя. Выше уже упоминался анализ явления адаптационного полиморфизма двухточечной бойльской коровки¹. На основании встречаемости фенов красного и черного цвета в окраске элитр на протяжении нескольких лет в одной и той же популяции удалось проанализировать действие естественного отбора. Анализ встречаемости фена левозакрученности в популяциях одного из видов наземных моллюсков позволил установить динамику популяционного ареала на протяжении нескольких десятков лет.

Популяционная морфофизиология,

вероятно, в ближайшем будущем сможет способствовать изучению пространственной и возрастно-половой структуры популяций. Так, проведенные морфологические исследования особенностей морфологии черепа рыжей полевки (изучены характер расположения ряда дополнительных отверстий в черепе для кровеносных сосудов и нервов) показали, что мелкие, в основном, видимо, семейные группировки у этого вида на непрерывном участке его обитания в подмосковном лесу хорошо различаются между собой (рис. 4). Известны наблюдения особенностей окраски кашалотов¹, приведшие к выводу о существовании в стаде кашалотов мелких групп, связанных генетическим родством. Анализ этого материала был проведен без выделения фенов по окраске, лишь по комплексу черт распределения черного пигмента на брюшной поверхности животных. Несомненно, выделение элементарных особенностей в окраске позволило бы значительно уточнить такой анализ, а возможно, и вовлечь в него более широкий материал. Анализ встречаемости внутри популяции белух Охотского моря уже упоминавшегося фена расщепления пальцев позволил по-

лучить доказательства существования в природе семейной организации внутри стад у этого вида зубатых китообразных и формировании семейных групп вокруг старых самок.

Видимо, стоит еще раз подчеркнуть, что и сейчас весьма широко проводятся популяционные морфо-физиологические исследования. Однако они ведутся как на признаках элементарных (фенах), так и на более сложных признаках (что бывает значительно чаще). Мы уверены, что премущественное вовлечение в популяционный анализ фенов способно определить значительный прогресс в подобных популяционных исследованиях.

Во всех выше описанных случаях популяционно-морфологическое исследование позволило говорить о реальном существовании внутри популяционного населения демов — немногочисленных, временных, семейных (но всегда тесно связанных генетическим родством) группировок особей. Вероятно, анализ уже накопленного зоологического материала с позиций популяционной морфофизиологии вскроет немало фенов, а анализ этих фенов окажется интересным для более глубокого изучения особенностей строения и взаимоотношения как отдельных популяций и их групп, так и комплекса близких видов.

¹ Н. В. Тимофеев-Ресовский, Ю. М. Свиридов. Об адаптационном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L. В. сб.: Проблемы кибернетики, вып. 16, М., «Наука», 1966.

¹ Г. М. Вейнгер. О чем говорит окраска кашалотов. «Природа», 1969, № 4.

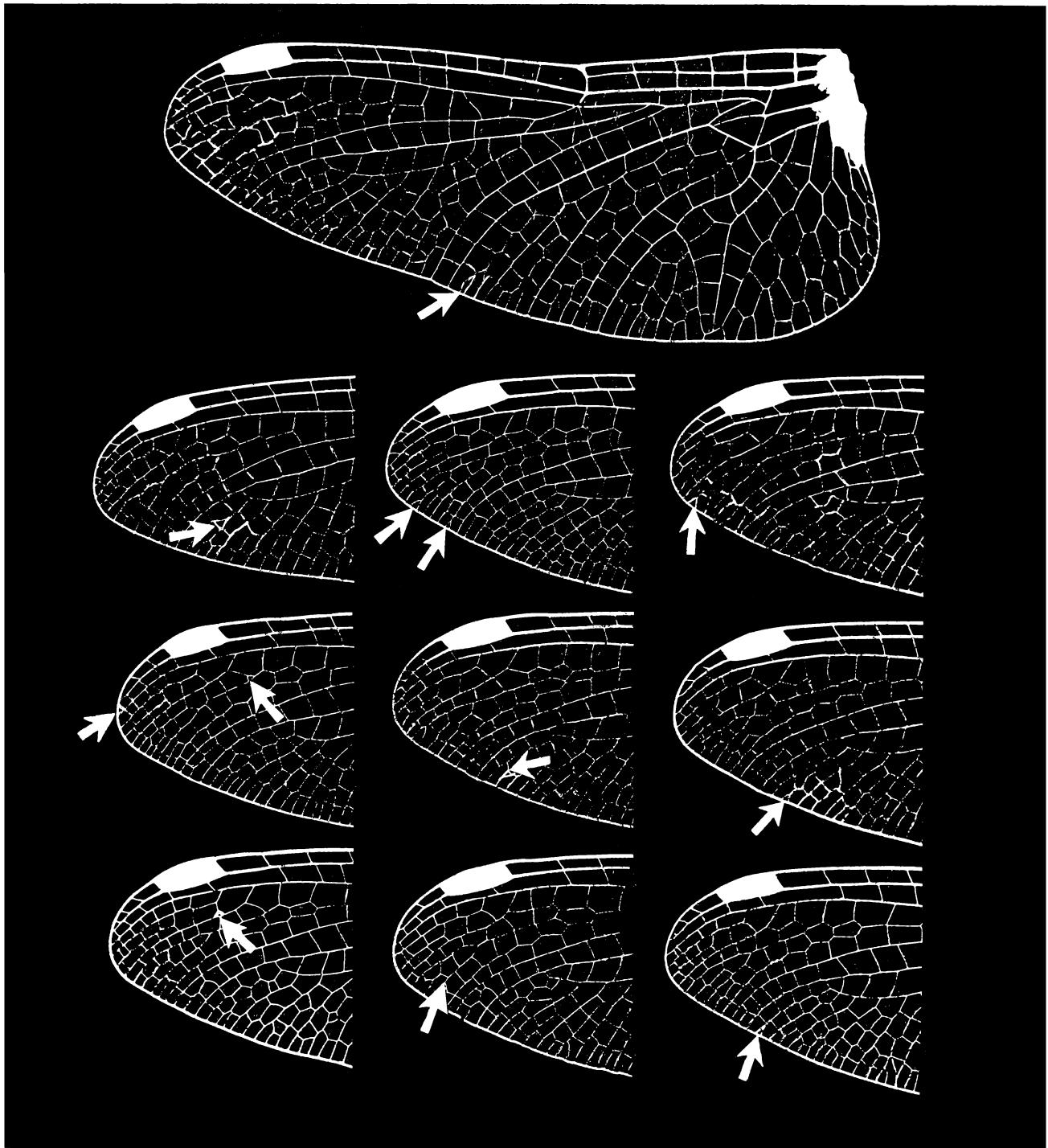


Рис. 5. Пример выделения фенов по характеру жилкования крыла стрекозы (*Sympetrum danae*) в популяции, обитающей на одном из озер в окрестностях Орехова-Зуева. Фенами в данном примере является необычная форма ячей и характер ветвления жилок (показаны стрелками). Приведены лишь немногие варианты из многих сотен особей, просмотренных за ряд лет (сборы В. Я. Этина). Анализ встречаемости таких особенностей жилкования крыла в популяции стрекоз на протяжении ряда поколений, с одной стороны, и внутри одного поколения у разных возрастных групп — с другой, позволил подойти к анализу микроэволюционных процессов в этих популяциях (по А. В. Яблокову, 1970).

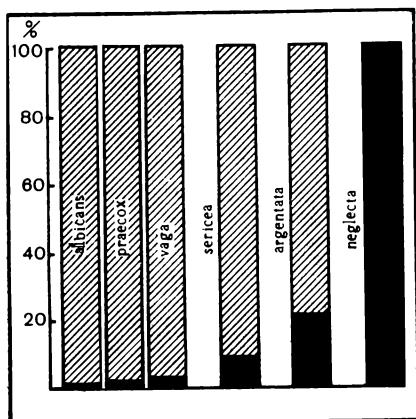


Рис. 6. Частота встречаемости (%) фена двойной второй кубитальной жилки в крыле у самцов шести видов земляных ос рода *Andrena* (по K. Zimmerman, 1933).

Таким образом, одним из важнейших направлений популяционной морфофизиологии является выделение фенов на подлежащем изучению популяционном материале. В зависимости от цели и направления фенетического исследования можно выделять разное число фенов, выделять фены, касающиеся самых разных особенностей строения и функционирования индивидуумов. Тут непочатый край работы, и исследователей, несомненно, ждут интересные находки. В качестве одного из примеров выделения фенов можно привести путь выделения фенов по характеру жилкования крыла в одной из популяций стрекоз вида *Sympetrum danae* (рис. 5). Одни и те же фены могут играть совершенно разную роль при решении микроэволюционных проблем у разных видов. На рис. 6 показана встречаемость фена двойной кубитальной жилки в крыле разных видов ос рода *Andrena*, у трех видов этого рода (*A. albicans*, *A. praecox*, *A. vaga*) этот признак встречается в качестве крайне редкой аберрации, у двух других видов (*A. sericea* и *A. argentea*) — в качестве относительно частых аберраций, а у одного вида (*A. neglecta*) этот признак видовой и встречается у всех особей. Совершенно ясно, что у последнего вида, все 100% особей кото-

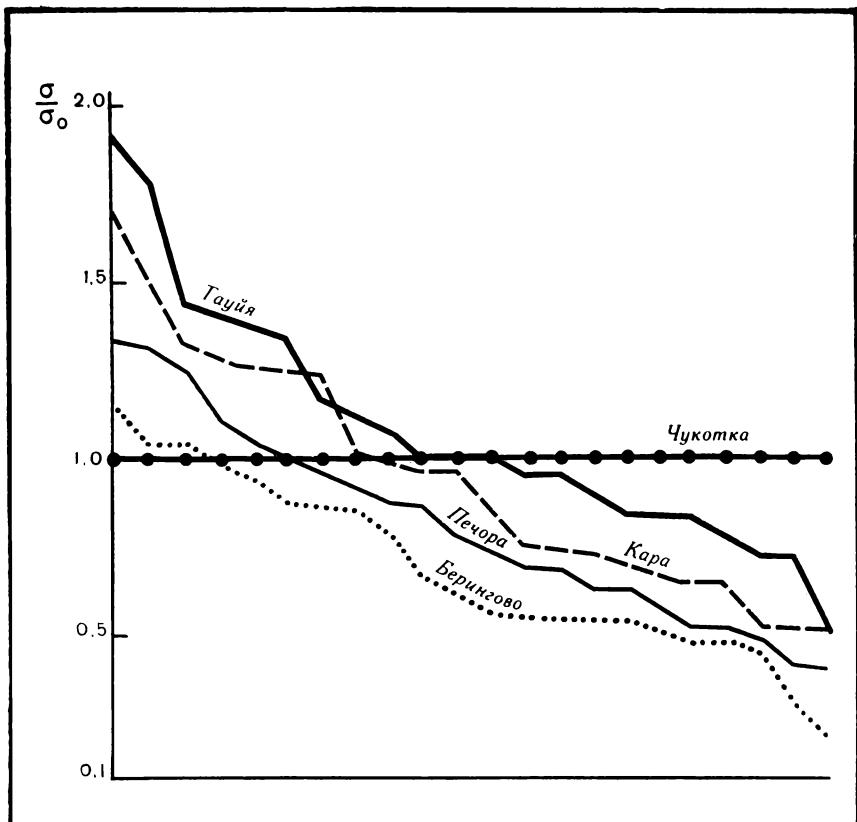


Рис. 7. Установление степени сходства и различия между отдельными популяциями с помощью биометрических профилей. Показаны биометрические профили для 22 промеров черепа самок кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) в пяти северных и дальневосточных популяциях (даны их условные названия). По оси ординат — относительное значение среднего квадратичного отклонения σ/σ_0 (за основу — σ_0 — взято значение признаков Чукотской популяции нерпы); признаки для каждой популяции расположены (по оси абсцисс) в порядке убывания этого относительного значения (по А. В. Яблокову, 1966). По характеру профилей у нерпы выявляется большее сходство одних и меньшее — других популяций и подвидов.

рого обладают двойной кубитальной жилкой, изучение встречаемости этого фена в отдельных популяциях ничего не даст для анализа микроэволюционных процессов внутри вида. Интересен вопрос о выделении фенов среди количественных признаков. Возможны случаи, когда весь размах наблюдаемой изменчивости по какому-либо количественному признаку распадается на две (или более) четко выраженных и не перекрывающихся между собой группы вариантов. Генетический анализ подобных случаев, наверное, покажет действие внутри каждой такой группы «своего» глав-

ного гена. Пример фенов «короткостебельности» и «длинностебельности», проанализированные генетически Менделем на цветном горошке, убедительно говорит о широких возможностях поисков и анализов фенов такого типа.

В качестве еще одного направления популяционной морфофизиологии назовем установление степени сходства и различия между отдельными популяциями. Эта задача встает и перед исследователем-систематиком и при решении многих практических проблем, связанных с тем или иным «использованием» популяции (в меди-

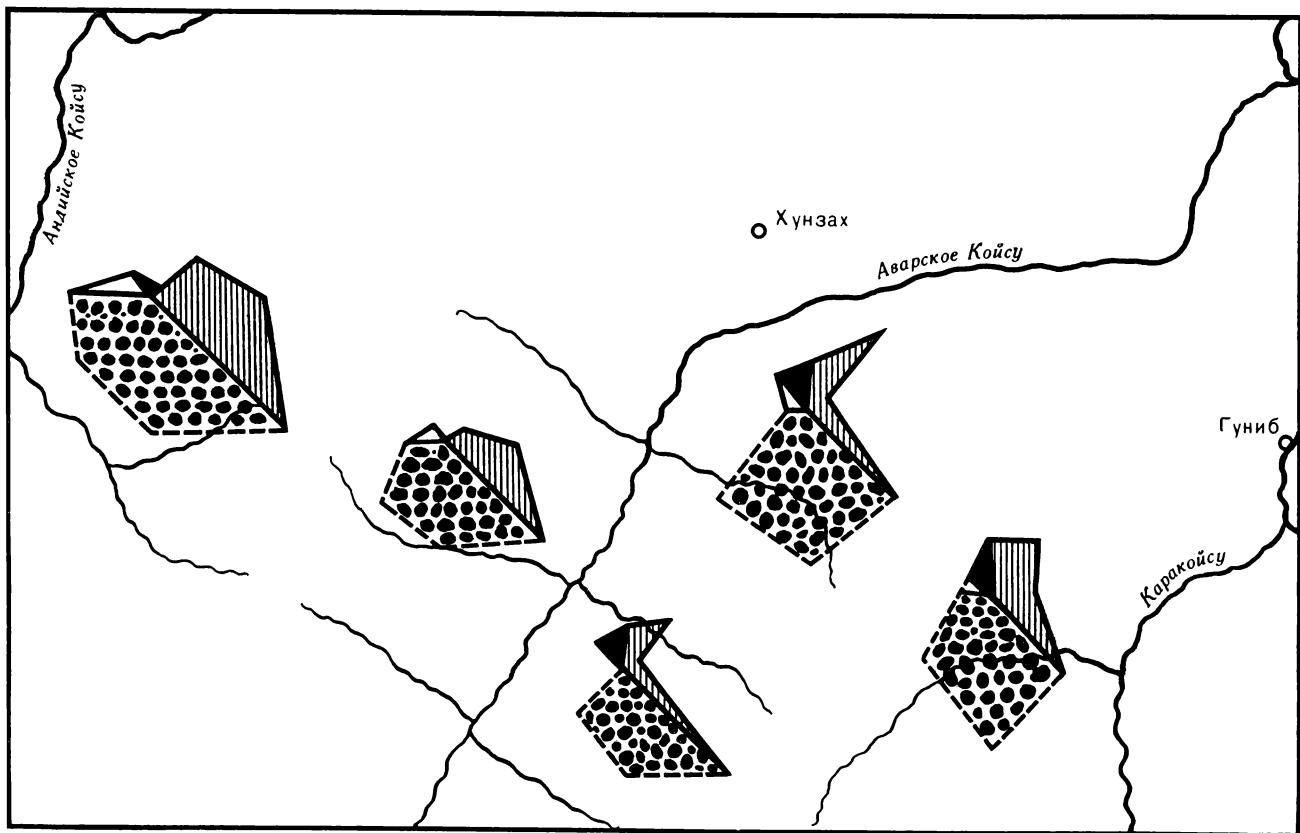


Рис. 8. Геногеография кур Северного Дагестана. Принцип построения графика следующий: концентрация определенного гена обозначается вектором, направление которого заранее принято, а величина зависит от концентрации данного гена в популяции. В приведенных графиках использованы фены формы гребня, серебристой, «плиумутровской» и «ситцевой» окрасок, альбинизма, меланизма. Сходство полученной формы фигур отражает сходство генофондов популяций. Река Аварское Койсу разделяет два типа гено(фено)фондов: аварский на востоке и андийский на западе (по А. С. Серебровскому, 1970). Говоря об изучении генофонда в природе, А. С. Серебровский в данном примере шел по пути анализа генетически изученных фенов. Аналогичные графики можно строить и для генетически неизученных фенов.

ко-зоологических работах, при рациональной организации промысла пушных зверей, птиц, рыб и т. д.). Уже сейчас при популяционно-морфологическом подходе, используя принцип Г. Хайнке (сумма отклонений по всем признакам от своей расы стремится быть минимальной) и развитый на его основе С. Р. Царапкиным¹ метод биометрических профилей и коэффициентов конвергенции и

дивергенции, становится возможным объективно подойти к оценке степени различий между сравниваемыми популяциями (рис. 7).

Таковы некоторые важные направления популяционной морфофизиологии. Нам остается рассмотреть еще одно крупное направление фенетических исследований — феногеографию и изучение фенофондов.

Феногеография И Изучение фенофонда

В 20-е годы в отечественной генетике было сформулировано понятие «генофонд», под которым понима-

лось и понимается все многообразие элементарных наследственных признаков (аллелей) в пределах какой-либо совокупности особей. Вероятно, нет нужды специально и подробно останавливаться на доказательстве того положения, что исследование генофондов имеет огромное значение как для систематики, так и для успешной целенаправленной селекции, для осуществления любых научно обоснованных вмешательств в процессы, затрагивающие существование природных популяций (то, что Вавилов в свое время называл «управляемой эволюцией»).

¹ С. Р. Царапкин. Анализ дивергенции признаков между двумя географическими расами и двумя видами. В сб.: Применение математических методов в биологии. Изд-во ЛГУ, 1960.

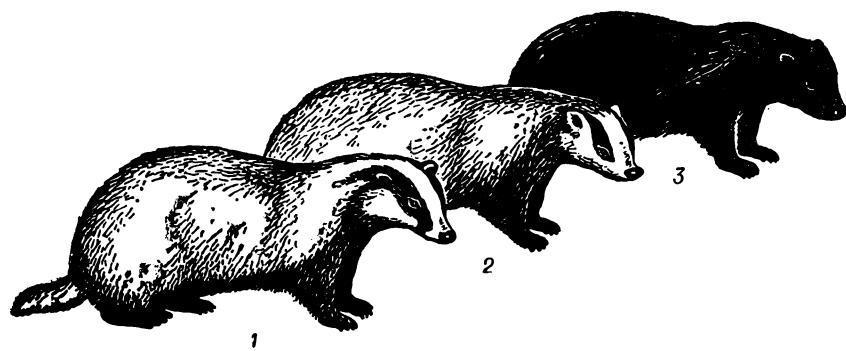
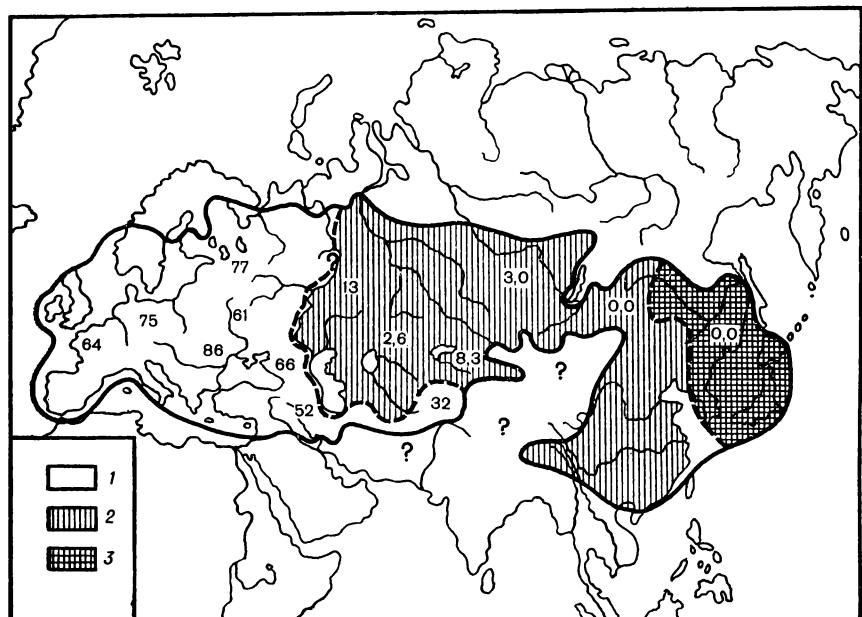


Рис. 9. Феногеография барсука (*Meles meles*). 1 — распространение фена темной полосы на голове, захватывающей все ухо; 2 — распространение фена узкой темной полосы, проходящей выше уха; 3 — распространение фена темно-буровой окраски головы, со слабо выраженным полосами. Цифрами обозначены проценты встреч в разных точках ареалов фена присутствия первого предкоренного зуба (по В. Г. Гептнеру, 1968). Это пример иллюстрирует прерывистое (окраска) и клинальное (число зубов) распределения фенов в пределах ареала вида.

Практически неосуществимое широкое изучение генофондов в природе становится в какой-то степени возможным на путях исследования фенофонда. Фенофонд — это все многообразие элементарных признаков (фенов) в пределах изучаемой совокупности особей.

Такие исследования не представляют, впрочем, чего-то совершенно

нового: есть немало примеров изучения популяций и внутривидовой изменчивости в целом в природе на основе предварительно проанализированных с генетической точки зрения признаков. Новым в описываемом подходе является сознательный выбор в качестве основных признаков для такого анализа фенов.

Изучение гено- и фенофонда неиз-

бежно перерастает в изучение фено- и геногеографии. Конкретное представление о процессах, текущих внутри данного вида, возможно лишь после сопоставления географических карт распространения возможно большего числа элементарных признаков в пределах ареала вида. Одним из пионеров в исследованиях такого рода был А. С. Серебровский, предложивший в 1927 г. сам термин «геногеография»¹ (рис. 8).

Еще до этого Вавилов с сотрудниками проводил обширные исследования, приведшие к выяснению центров происхождения культурных растений. Этот результат был получен в конечном счете путем сопоставления геногеографических (в основном феногеографических) карт ряда видов культурных растений и последующей их увязкой с очагами древнего земледелия².

На рис. 9 и 10 приведены несколько примеров феногеографических исследований. При чтении таких феногеографических карт вырисовываются два возможных направления исследования: изучение путей возникновения ареалов того или иного фена внутри общего видового ареала и выяснение особенностей концентрации разных фенов в разных частях ареала вида. Оба эти направления исследований ведут к выяснению связей между популяциями в разных частях ареала вида, вскрытию влияния изоляции как элементарного эволюционного фактора, выяснению направлений и давлений естественного отбора.

Велико также чисто практическое значение феногеографии. В случае акклиматизации или реакклиматизации каких-либо форм всегда предпочтительнее использовать высококачественный (в отношении хозяйствственно ценных признаков) исходный материал. Выяснение мест концентрации такого исходного материала — задача чисто феногеографическая.

¹ А. С. Серебровский. Генетический анализ популяций домашних кур горцев Дагестана (к проблеме геногеографии). «Журн. экспер. биол.», 1927, № 3.

² Подробнее см. П. М. Жуковский. Успехи в селекции растений на генетических основах. «Природа», 1970, № 7.

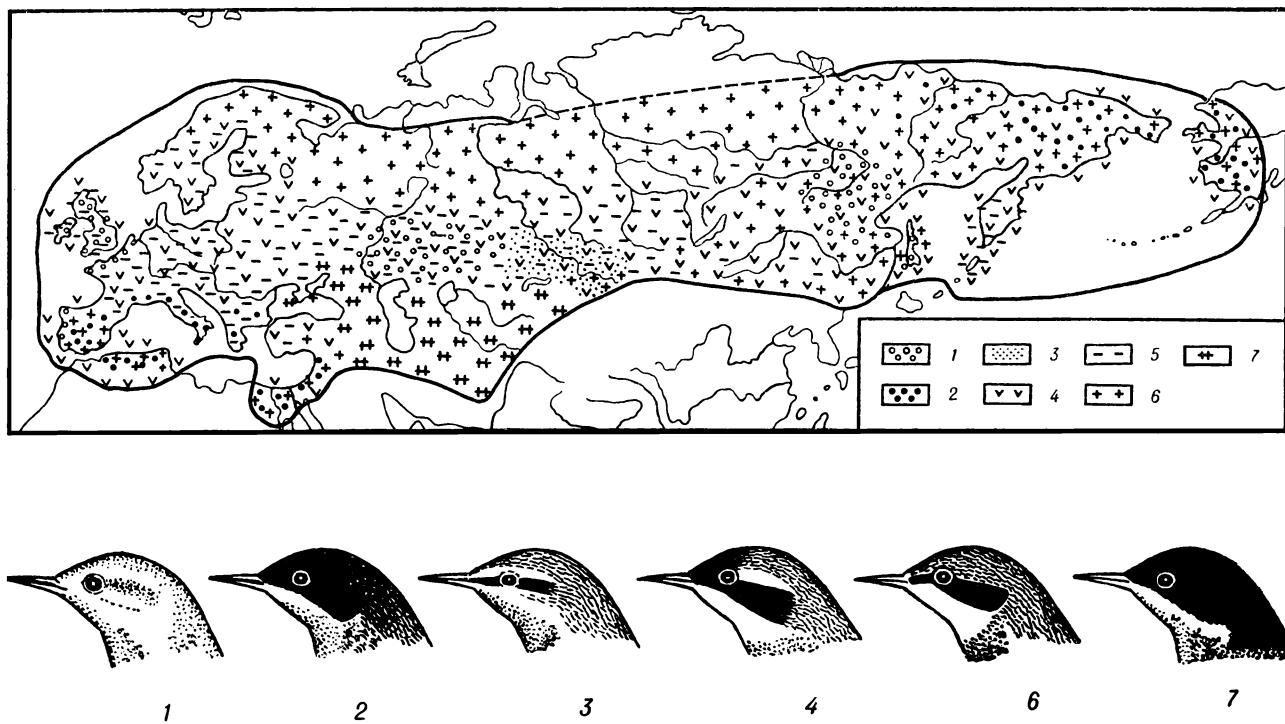


Рис. 10. Феногеография желтых трясогузок (*Motacilla flava*). 1 — фен желтого пигмента в оперении головы; 2 — фен оливково-бурового оттенка в оперении головы; 3 — фен голубоватого оттенка в сером оперении головы; 4 — фен белой полосы («брови») над глазом; 5 — фены голубовато-серой и пепельно-серой окраски верха головы; 6 — фен свинцово-серой окраски верха головы; 7 — фен черной окраски верха головы (схема В. Е. Берегового). Особенности географического распространения фенов позволяют строить обоснованные гипотезы, касающиеся истории формирования ареала вида, а также характера генетико-таксономических взаимоотношений разных частей вида.

Одним из широко известных примеров, который можно проанализировать в свете феногеографических подходов,— создание знаменитой пшеницы сорта «Безостая-1». При создании этого сорта П. П. Лукьяненко исключительно удачно сочетал наследственные особенности средиземноморских, американских и отечественных пшениц.

В целом, всякое детальное изучение любого вида в природе в идеальном случае должно привести к установлению его генофонда, и единственным путем для этого является изучение фенофонда отдельных популяций, интегрируемое затем в изучении феногеографии вида.

*

Нами были кратко охарактеризованы некоторые общие подходы и направления фенетических исследований

иий. Естественно, что мы могли упомянуть далеко не все из возможных интересных направлений исследований в этой области, но это и не было нашей задачей. Этой статьей мы хотим привлечь внимание широких кругов зоологов и ботаников к исследованиям, лежащим в граничной области между генетикой и морфофизиологией при изучении популяции в природе.

Генетика, как это было определено в начале статьи, представляет собой распространение генетических подходов и принципов на виды, собственно-генетическое изучение которых затруднено или невозможно. Таким образом, феноанализ может рассматриваться как некий «проводник» генетических подходов к самым различным морфофизиологическим исследованиям в ботанике и зоологии. Важно еще раз подчеркнуть первостепенное

методологическое значение привнесения в морфофизиологические исследования принципа дискретности, вытекающего из использования понятия «фен» как элементарного признака.

Развитие фенетических исследований должно благотворно сказаться на решении многих проблем современного эволюционного учения, практической и теоретической систематики, биотехники в широком смысле слова. Широкое распространение фенетического подхода, несомненно, приведет к заметному увеличению значимости морфофизиологических исследований в зоологии и ботанике.

УДК 591.150