

А В ЯБЛОКОВ  
ФЕНЕТИКА



ИЗДАТЕЛЬСТВО НАУКА

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
Серия «Человек и окружающая среда»

А. В. ЯБЛОКОВ

## ФЕНЕТИКА

ЭВОЛЮЦИЯ, ПОПУЛЯЦИЯ,  
ПРИЗНАК



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1980

Книга лауреата премии им. А. Н. Северцова АН СССР доктора биологических наук А. В. Яблокова посвящена фенетике — новому пограничному направлению генетики, изучающему характерные для разных популяций животных и растений дискретные признаки, или фены. Рассказывается о том, как с помощью этих признаков можно изучать состав и динамику популяций. Показано значение полученных фенетикой данных для науки и практики: для изучения эволюции, организации рационального использования промысловых видов и охраны животных и растений.

20.1.1.

Ответственный редактор  
доктор биологических наук  
Л. П. ПОЗНАНИН

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта книга — рассказ об одном из новых направлений исследований природных популяций животных и растений. В наши дни в изучении популяций в природе сходятся интересы ботаников и зоологов, экологов и генетиков, морфологов и физиологов. Изучение популяций оказывается важным для сельского и промыслового хозяйства, медицины, охраны живой природы, а также для архитекторов, социологов и многих других специалистов, еще недавно стоявших далеко от биологических проблем вообще.

Будет ли будущее человечество ютиться под прозрачными колпаками мегаполисов в окружении промышленных пустошей, или будет гармонично сосуществовать с разнообразной и богатой живой природой, дающей людям все необходимое для жизни и постоянно обогащающейся под контролем и в интересах развивающегося общества? Ответ на этот вопрос в значительной степени зависит и от того, удастся ли решить проблему управляемой эволюции. Решение же проблемы немислимо без знания закономерностей изменения популяций в природе.

Фундаментальные принципы эволюции были вскрыты сначала Ч. Дарвином, а затем — в результате синтеза генетики и дарвинизма — углублены и развернуты в учении о микроэволюции, сформулированном в конце 30-х годов. Однако знания одних лишь принципов эволюции недостаточно для перехода к управляемой эволюции. Чтобы не разрушить сложные, возникшие в течение миллионов лет живые природные системы, нужно хорошо представлять, что можно, а что нельзя делать с природными популяциями, предвидеть результаты воздействия на них различных эволюционных факторов, знать, как находить популяции в природе, и эффективно их изучать. Все эти и многие другие вопросы популяционной биологии должны решаться с эколого-эволюционных позиций в основном в понятиях изменения частоты встречаемости разных признаков. Трудности генетического изучения существую-

щих видов животных в природе заставляют ученых искать для этой цели специальные пути. Так возникла фенетика — генетический подход, распространенный на изучение любых природных популяций. Это подход, основанный на выделении и учете дискретных альтернативных, наследственно обусловленных признаков — фенотипов. С одной стороны, фенетика является частью генетики, а с другой — частью зоологии и ботаники, экологии и морфологии, физиологии, этологии и биологии развития.

Идеи, послужившие основой для настоящей книги, были сформулированы в 1969—1970 гг. при создании «Очерка учения о популяции» Н. В. Тимофеевым-Ресовским, А. В. Яблоковым и Н. В. Глотовым, 1973.

Многие положения, развиваемые в этой книге, сформулированы в 1974—1978 гг. в процессе оживленных обсуждений и дискуссий в лаборатории постнатального онтогенеза Института биологии развития им. Н. К. Колцова АН СССР, на семинарах и обсуждениях в Палеонтологическом институте, Институте эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова, Институте экологии растений и животных АН СССР, в Киевском, Кабардино-Балкарском и Киргизском университетах, а также во время работы автора в Институте изучения млекопитающих Польской академии наук в Беловеже, Институте изучения моря им. К. Хаббса в Сан-Диего (США) и в дискуссиях в Ягеллонском (Краков), Варшавском и Калифорнийском (Сан-Диего) университетах. В структуре книги отражен процесс, вызвавший к жизни фенетический метод. Первая глава посвящена краткому изложению современной концепции микроэволюции и тем проблемам эволюционной биологии, для решения которых необходим фенетический подход. Во второй, исторической главе книги показаны истоки этого подхода в генетике, ботанике, зоологии и палеонтологии. В последующих трех главах изложение содержания фенетики, включающее рассказ о фенофонде и феногеографии, предваряется подробным анализом понятия «фен».

Главная стратегическая задача биологии как научной дисциплины — познание закономерностей развития жизни для управления ими в интересах человека. Еще в 20-х годах Н. И. Вавилов поставил перед учеными проблему перехода к управляемой эволюции — кардинальную проблему биологии. Управляемая эволюция означает и конструирование по желанию человека организмов с заданными признаками и свойствами, и создание таких биогеоценозов, которые по богатству и разнообразию не будут уступать естественным, и таких высокопродуктивных агроценозов, которые обеспечат необходимое количество пищи для человечества, и т. д.

Конечно, биология всегда была основой для решения множества практических задач, связанных с сельским, промышленным и лесным хозяйством, а также задач медицины. Но если в прошлом перед биологией стояли последовательно вопросы, связанные с завоеванием человеком места в биосфере, с упрочением его положения в ней и затем с полным подчинением биосферы, то сегодня задача формулируется несколько иначе. Освоив биосферу, человек не должен допустить ее оскудения, уничтожения даже отдельных ее компонентов (будь то виды с уникальным генофондом или биогеоценозы с уникальными наборами популяций сотен и тысяч разных видов, приспособленных друг к другу в процессе миллионов лет и образующих подвижную и в то же время стабильную систему).

Заметное обеднение биологического компонента ноосферы (сферы разумного воздействия человека на природу) неизбежно отрицательно отразится на существовании человечества на Земле. Люди — существа биосоциальные, продукт биологической эволюции и неотъемлемая часть биосферы. Биология человека требует сохранения и поддержания качественного многообразия живого в природе.

Поэтому теоретические вопросы биологии в обозримом будущем тесно смыкаются с главной проблемой развивающегося человечества — охраной окружающей среды.

Переходя от общих рассуждений к задачам текущих биологических исследований, попробуем определить, что известно сегодня о проблеме органической эволюции. Для управления эволюционным процессом — получения новых признаков и свойств, создания отдельных новых форм организмов — необходимо знать те взаимодействующие явления и процессы, которые позволят в будущем перейти к управлению эволюцией биологических объектов.

### ПОПУЛЯЦИЯ — ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ЭВОЛЮЦИИ

Где в природе протекают элементарные эволюционные процессы? Раньше думали, что ареной этих процессов является вид в целом. Начиная со знаменитой работы С. С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926) и последующих работ целой плеяды генетиков и эволюционистов в разных странах — в первую очередь Р. Фишера, С. Райта, Дж. Холдейна, стало понятным фундаментальное значение подразделенности вида на отдельные группы особей. Выяснилось, что вид имеет достаточно сложную структуру, распадаясь на множество подвидов в одних случаях или обнаруживая достаточно сложные постепенные изменения признаков и свойств на больших пространствах. (Это не позволяет провести резкие подвидовые границы, но указывает на неоднородность вида в целом.)

Исследователи в области популяционной генетики первыми поняли фундаментальное значение сравнительно мелких объединений особей, на которые распадается население любого вида. Именно внутри этих мелких групп происходят все процессы первичного обмена генетическим материалом, идут процессы отбора и все другие невидимые эволюционные изменения живой природы, которые впоследствии, в 1938—1939 гг., были названы Н. В. Тимофеевым-Ресовским процессом микроэволюции.

Нет ни одного вида живых организмов, население которого было бы распределено в пространстве совершенно равномерно. Неизбежная мозаичность внешних условий определяет, например, повышенную концентрацию лягу-

шек в болотах, а соловьев и славков — в местах с хорошо развитым подлеском. Как правило, такие центры плотности видовой населяются сохраняются на протяжении жизни многих поколений особей, и именно внутри них в основном и происходит свободное скрещивание. Подобные группы особей называются популяциями. Популяция — это достаточно многочисленная совокупность особей определенного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенный участок географического пространства, внутри которого практически осуществляется та или иная степень случайного свободного скрещивания, панмиксии, и нет заметных изоляционных барьеров. Она отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной преградой, препятствующей свободному скрещиванию.

Для понимания основных механизмов эволюционного процесса исключительно важно точное, непротиворечивое и достаточно полное определение популяции, поэтому рассмотрим основные положения приведенного выше определения более подробно.

Далеко не все группы особей могут быть названы популяциями. Популяции — это длительно существующие группы особей, устойчиво сохраняющиеся на протяжении жизни множества поколений. По границам ареала вида время от времени могут возникать недолговечные группировки особей. Примером такого рода может служить залет стай саджи, или копыток (*Syrhaptes paradoxus*), небольших птиц из отряда рябков, обитающих в зоне азиатских пустынь и полупустынь от низовьев Волги до Забайкалья и Монголии, далеко за пределы этой области. Эти птицы многократно наблюдались в Европе, а в Дании, Голландии и на Украине они гнездились на протяжении нескольких лет (рис. 1). Но везде эти небольшие группы в конце концов погибали, будучи не в состоянии приспособиться к иным, чем на родине, условиям. Конечно, такие группы птиц не могут быть названы популяциями.

Важный критерий популяции — степень свободного скрещивания, которое внутри популяции должно быть обязательно выше, чем между соседними популяциями. У разных видов степень скрещивания в популяциях может значительно колебаться. У одних видов особи обра-

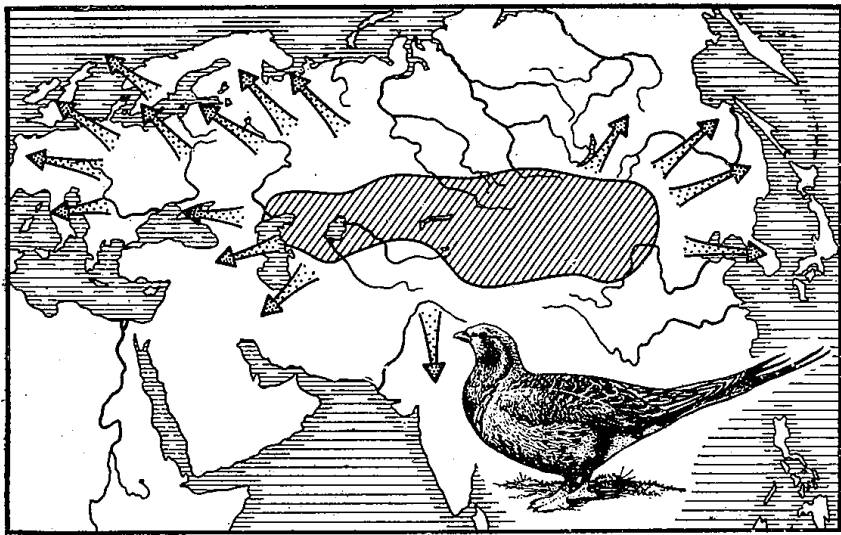


Рис. 1  
Районы залетов отдельных стай саджи за пределы видового ареала

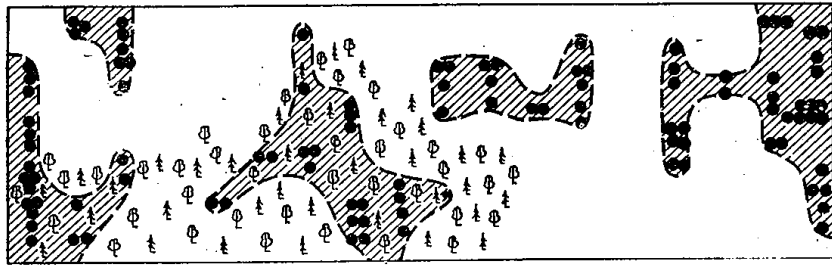


Рис. 2  
Население рыжих полевок в подмосковном лесу

I—IV — четкие группировки животных, выделяемые пространственно и фенетически; точками обозначены места вылова отдельных животных, изображением деревьев — территория старого леса

зуют пары на всю жизнь (например, лебеди); у других — только на сезон размножения (например, многие утки); у третьих самки оплодотворяются только один раз на протяжении всей жизни (многие насекомые, паукообразные). Наконец, есть виды с наружным оплодотворением (большинство водных обитателей, например рыбы, амфибии). У рыб при наличии массовых нерестилищ оплодотворение группы яйцеклеток может осуществляться смесью сперматозоидов от разных особей. Все эти типы скрещиваний и способы оплодотворения влияют на степень сво-

бодного скрещивания, присущего популяциям данного вида.

Необходимо, однако, подчеркнуть, что высокая степень случайного скрещивания недостаточна для признания группы особей популяцией. Так, в последние годы выяснилось, что у многих видов внутри популяции население тоже распадается в каждый данный момент на небольшие и сравнительно изолированные группы особей — демы (от греч. *demos* — народ) (рис. 2), степень панмиксии в которых оказывается несколько выше, чем во всей популяции в целом. Эти мелкие внутрипопуляционные группы не могут рассматриваться как самостоятельные образования. Они существуют лишь незначительное время — обычно одно-два поколения. Такие эфемерные группы особей не могут считаться самостоятельными эволюционными единицами.

Популяции внутри одного или разных видов могут занимать различное пространство — ареал. К сожалению, точных данных по размерам популяционных ареалов весьма немного. В общей форме можно утверждать, что у видов с более подвижными особями ареалы популяций будут сравнительно большими, а у видов с особями менее подвижными — меньшими. Но и тут, конечно, возможны исключения. Так, на одном из участков паркового леса площадью около 10 га обитало четыре-пять небольших по площади и далеко друг от друга отстоящих популяций одного вида дрозофилы (*Drosophila melanogaster*) и только две смежные популяции другого вида (*D. obscura*). Одна популяция прыткой ящерицы может обитать на территории всего в 0,1 га, а другая — на территории в несколько десятков гектаров.

Важная характеристика каждой популяции — численность составляющих ее особей, которая также может быть очень различной. Например, популяции некоторых насекомых включают сотни тысяч особей (то же касается и некоторых мелких растений). С другой стороны, популяции крупных позвоночных могут включать лишь несколько сотен особей (популяция беломорского стада гренландского тюленя составляет около миллиона особей, а популяция нерпы в Ладожском озере не более 10 тыс. особей).

Внутри каждого вида бывают и мелкие, и крупные популяции. Так, прыткие ящерицы в одних случаях об-



разуют популяции, состоящие из нескольких сотен, а в других — из многих тысяч особей.

За редчайшими исключениями (касающимися, видимо, лишь самых начальных или конечных стадий существования видов — их зарождения или вымирания) все виды состоят из многих популяций, иногда из очень большого их количества. Редкие виды состоят из немногих или даже из одной единственной популяции, например некоторые виды-эндемики, реликтовые и островные виды. Белый медведь в Арктике, байкальская перга — примеры видов крупных млекопитающих, состоящих, видимо, из одной или немногих популяций.

Отсутствие внутри популяции заметных изоляционных барьеров, с одной стороны, и изоляция соседних популяций — с другой, обычно связаны со степенью индивидуальной активности особей, составляющих популяцию. Подвижность особей животных может быть наглядно выражена в виде так называемых радиусов индивидуальной активности (имеется в виду то расстояние, которое реально преодолевает на протяжении жизни одна особь). В среднем радиус индивидуальной активности чирка-свистунка составляет сотни километров, домового воробья и кролика — около 3 км, зайца-русака — 5 км, а ондатры — всего 400 м. Ясно, что популяции ондатры будут занимать сравнительно небольшое пространство, а популяции чирка — огромные территории.

У растений радиус индивидуальной активности оценивается расстояниями, на которые разносится пыльца, разрастаются вегетативные части (черенки, почки, побеги, клубни и т. п.) или рассеиваются семена (ветром, водой, животными). К сожалению, точных данных такого рода весьма немного. Известно, например, что пыльца от одного дуба в пределах леса распространяется лишь на несколько сотен метров.

Исследования разных видов в природных условиях показали, что популяции всегда являются смесями различных генотипов. Еще сильнее выражены генотипические различия разных популяций. Существование и взаимодействие разнообразных по генотипическому составу популяций обуславливают сложную популяционную структуру вида, которая, вероятно, является основой его относительной стабильности в эволюции (чем сложнее биологическая система, тем она обычно более устойчива).

Почему именно популяция, а не вид (как считалось ранее) или отдельная особь (что также иногда предполагалось) является элементарной эволюционной единицей? Отдельная особь не может считаться единицей эволюции потому, что она не обладает собственной эволюционной судьбой. Это значит, что отдельная особь не может существовать сколько-нибудь долго в масштабах эволюционного процесса, продолжающегося тысячи и миллионы лет. По этой же причине не могут быть элементарными эволюционными единицами такие кратковременные объединения особей, как, например, семья, стадо, стая. Вид как целое обладает собственной эволюционной судьбой и поэтому может рассматриваться как эволюционная единица. Но всякий вид, как правило, состоит из популяций, каждая из которых способна существовать на протяжении неограниченного времени. Поэтому роль элементарной эволюционной единицы играет не вид, а популяция. Значение вида в эволюции этим ни в коей мере не уменьшается: вид служит узловым моментом в эволюционном процессе, качественным этапом эволюции.

Всякий новый вид при своем возникновении проходит стадию, когда он является лишь популяцией (или группой популяций) родительского вида, но это вовсе не значит, что каждая популяция в будущем превратится в новый вид. Потенциально это, конечно, возможно, залог чему — эволюционная самостоятельность всякой популяции, возможность саморазвития ее в конкретных условиях существования. Но эти условия далеко не всегда находятся в оптимальном соответствии с особенностями каждой образовавшейся популяции, далеко не всегда возникают необходимые изоляционные барьеры. Поэтому лишь немногие из популяций развиваются в самостоятельный вид.

#### НАИМЕНЬШЕЕ ЭВОЛЮЦИОННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ

Вывод о возможности и необходимости выделения популяции в качестве элементарной эволюционной единицы связывает эволюционный процесс с происходящими в ней изменениями. Как свидетельствуют данные генетики, эти изменения должны затрагивать относительную распространенность различных генотипов. (В результате ги-

бели отдельных особей может уменьшиться концентрация определенных форм (аллелей) разных генов и измениться соотношение разных генотипов.) При относительном постоянстве внешних условий генотипический состав популяции, несколько меняясь, может оставаться в среднем неизменным в течение более или менее длительного периода. Если влияние (давление) эволюционных сил на популяцию (под влиянием следует понимать интенсивность воздействия этих сил) будет достаточно большим или достаточно длительным, то генотипический состав популяции изменится на продолжительное время. Произойдет эволюционно значимое изменение популяции, т. е. элементарное эволюционное явление.

Таким образом, элементарное эволюционное явление — длительное (сказывающееся на протяжении жизни ряда поколений) и направленное изменение генотипического состава популяции. Без такого изменения невозможно осуществление какого-либо эволюционного процесса в популяции. При этом само по себе изменение генотипического состава популяции еще не может быть названо эволюционным процессом. Такое изменение популяции как элементарной эволюционной структуры — совершенно необходимая и обязательная предпосылка любого эволюционного изменения, и без него невозможен процесс эволюции. Для того чтобы произошло даже минимальное эволюционное изменение популяции, необходимо действие эволюционных факторов на элементарный эволюционный материал.

### ЭВОЛЮЦИОННЫЙ МАТЕРИАЛ

Из сказанного выше уже ясно, что в качестве элементарного эволюционного материала выступают изменения, стойко меняющие характеристику всей популяции, т. е. наследственные изменения признаков. Единственными известными элементарными наследственными изменениями являются мутации.

Что мы знаем о свойствах мутаций как элементарном эволюционном материале? Известно, что мутации возникают у всех без исключения изученных организмов, причем частота их возникновения довольно высокая: от нескольких процентов (у бактерий, одноклеточных водорослей) до 20—25% гамет (у дрозофилы) на одно поколе-

ние несут различные мутации. Мутации могут затрагивать любые морфологические, физиологические и этологические признаки организмов (даже такие сложные, как относительная жизнеспособность). Изучены примеры мутации, которые, возникая в одной популяции, как бы выходят на эволюционную арену и затем распространяются по соседним популяциям. Есть случаи, когда близкие между собой популяции отличаются друг от друга пространственностью, или частотой встречаемости, лишь одной или нескольких мутаций.

Закономерности распространения мутаций в популяциях изучает популяционная генетика.

### МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС — ПЕРВЫЙ ПОСТАВЩИК ЭВОЛЮЦИОННОГО МАТЕРИАЛА

Элементарные эволюционные факторы выделяют на основе характера и природы их воздействия на популяции, а также по результатам оказываемого ими давления на популяции. При этом необходимым и достаточным оказывается выделение четырех основных элементарных эволюционных факторов. Первым рассмотрим мутационный процесс.

Единицы наследственной изменчивости, мутации, образуют элементарный эволюционный материал. Но сам процесс возникновения мутаций — это элементарный эволюционный фактор, оказывающий определенное давление на генетическую структуру популяции. Что определяет степень возможного давления этого фактора на популяцию?

Частота возникновения отдельных мутаций всегда относительно очень низка —  $10^{-4}$ — $10^{-6}$  на поколение. Но в связи с большим числом генов общая частота возникающих мутаций у живых организмов относительно высокая. Она колеблется, как говорилось, в пределах от единиц до нескольких десятков процентов на поколение.

Следовательно, мутационный процесс оказывает вполне ощутимое давление на популяцию. Мутационный процесс изменяет исходные признаки и свойства в различных направлениях, осуществляя в классической форме «неопределенную изменчивость». Эта ненаправленность мутационного процесса исключает возможность его направляющего влияния на ход эволюционных изменений. Сво-



бодное накопление мутаций в популяции может привести лишь к разрушению тех сложнейших систем, которыми являются и особь, и популяция, и вид в целом. Под воздействием мутаций исходная организация особи постоянно разрушается. В разрушении старого, отслужившего свой век — одна сторона и огромное эволюционное значение мутационного процесса; в непрерывной поставке материала для все новых и новых изменений популяции — другая его сторона, его важнейшая роль как поставщика элементарного эволюционного материала в процессе исторического развития.

### КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ — ВТОРОЙ ПОСТАВЩИК МАТЕРИАЛА ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ

Один из важнейших эволюционных факторов — периодические изменения численности особей, популяционные волны. В данном случае речь идет о колебаниях в положительную и отрицательную сторону, сменяющих друг друга более или менее регулярно, а не о постоянном, направленном процессе увеличения или сокращения численности популяции.

В природе нет ни одного вида животных или растений, у которого численность особей из года в год, из поколения в поколение оставалась бы постоянной. Во всех популяциях происходят изменения численности, резкие в одних случаях или менее заметные в других. Масштаб таких изменений может быть огромен. Например, в разные годы численность вылетающих майских жуков может колебаться в несколько миллионов раз. Аналогичные колебания численности известны у таких массовых видов животных, как поденки, комары, мышевидные грызуны (так называемые годы мышиной напасти).

Механизм изменения численности в одних случаях известен и объясним, в других — менее изучен. Иногда снижение численности оказывается связанным с наступлением условий, препятствующих выживанию (например, период холодов в нашем климате для насекомых, амфибий, рептилий). В других случаях существенное значение в периодическом изменении численности имеют хищники.

Каков бы ни был механизм колебания численности, ясно, что на число особей популяции могут влиять многие факторы. Они неизбежно приводят к периодическим

или непериодическим, сезонным или суточным, годовым или многолетним изменениям численности репродуктивной (вступающей в размножение) части особей любого из известных видов животных и растений на Земле.

Значение таких популяционных волн, или «волн жизни», для эволюции очень велико. Впервые это подчеркнул С. С. Четвериков (1905), который и ввел в науку этот термин. Четвериков обратил внимание на то, что при изменении численности особей в популяции меняется интенсивность естественного отбора. Впрочем, оказалось, что это только одно из эволюционных последствий «волн жизни». Другое, более важное последствие — возможность резкого изменения генотипической структуры популяции и выведение редких прежде мутаций в иную среду. Это является своего рода апробацией для редких генотипов, определением степени их жизнеспособности.

Популяционные волны, как и мутационный процесс, — фактор-поставщик эволюционного материала, выводящий ряд генотипов случайно и ненаправленно на эволюционную арену. Давление этого фактора может быть весьма различно и, вероятно, обычно превышает таковое мутационного процесса.

### ИЗОЛЯЦИЯ — ФАКТОР-УСИЛИТЕЛЬ РАЗЛИЧИЙ В ЭВОЛЮЦИИ

Важный элементарный эволюционный фактор — изоляция, возникновение барьеров, нарушающих свободное скрещивание — панмиксию. Изоляция, нарушая панмиксию, закрепляет возникшие случайно (в результате работы мутационного процесса и «волн жизни») и под влиянием отбора различия в наборах генотипов в разных частях популяции. Иначе говоря, изоляция — фактор ускорения и закрепления возникающих дифференцировок. В результате действия изоляции из одной исходной популяции образуются две и более генотипически отличающихся друг от друга популяций.

В природе можно обнаружить множество различных случаев и форм изоляции. Они поддаются достаточно четкой классификации. Прежде всего можно отметить два основных типа изоляции: территориально-механическую (пространственную, географическую), при которой популяция разделяется на две или несколько частей барьера-

ми, лежащими вне ее—(т. е. не связанными с биологическими различиями между входящими в ее состав индивидами), и биологическую, при которой та или иная степень изоляции в пределах популяции основывается на возникновении соответствующих биологических различий. Биологическую же изоляцию можно достаточно ясно и точно подразделить на три основные формы: эколого-этологическую, морфофизиологическую и собственно генетическую.

По результату действия все формы изоляции принципиально сходны: они вызывают и закрепляют групповые различия в результате нарушения панмиксии (всегда ведущей к сглаживанию различий путем скрещивания). Изоляция, конечно, сама по себе не может создать новые формы. Для этого необходимо наличие генетической разноразличности. Иными словами, изоляция, осуществляя начальные стадии и усиливая дивергенцию, всегда взаимодействует с факторами-поставщиками элементарного эволюционного материала (мутационным процессом и популяционными волнами). Изоляцию нельзя считать, несмотря на длительность ее действия, направляющим фактором эволюции; она только способствует расчленению исходной популяции и усиливает ее.

Значение изоляционных барьеров может быть любым — от очень малого до приводящего к стопроцентной изоляции. Воздействие изоляции в большинстве случаев, так же как и большинства популяционных волн, по-видимому, превышает давление мутационного процесса.

#### **ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР — ЕДИНСТВЕННЫЙ НАПРАВЛЕННЫЙ ФАКТОР ЭВОЛЮЦИИ**

Несомненно, важнейшим эволюционным фактором является естественный отбор. При определении естественного отбора Ч. Дарвин использовал понятие «выживание наиболее приспособленного». При этом имелось, конечно, в виду не просто выживание, а выживание и дальнейшее размножение; именно в этом состоит основное значение выживания особи для эволюции.

Естественный отбор — процесс, направленный к повышению (или понижению) вероятности оставления потомства одной формой организмов по сравнению с другими. В основе отбора лежит суммарная относительная

жизнеспособность индивидов определенного генотипа на всех стадиях жизни, определяющая достижение репродукционного возраста и возможность оставления потомства. Отбор прежде всего действует в пределах каждой популяции, отбирая (или отменяя) те или иные входящие в ее состав генотипы. Объекты отбора — определенные индивиды или группы индивидов — носители определенных признаков или свойств.

Каждая природная популяция всегда представляет собой некую смесь разных генотипов. Различные генотипы в популяции обычно представлены в разных концентрациях и могут отличаться друг от друга морфофизиологически. При относительной стабильности внешних условий преобладающие генотипы все время будут сохранять свое доминирующее положение. Напротив, все отклонения от этой группы будут уничтожаться. Такая форма отбора названа «центростремительным», или «стабилизирующим», отбором. Большой вклад в изучение этой формы внес наш соотечественник, один из крупнейших эволюционистов И. И. Шмальгаузен.

Однако при изменении условий существования может протекать отбор, ведущий к изменению среднего типа популяции — к замене одних количественно преобладающих генотипов другими. Эта форма отбора названа «движущей», или «ведущей», и составляет существо классического, дарвинского понимания отбора.

Нужно подчеркнуть, что отбором всегда как подхватывается, так и отменяется определенная группа генотипов — носителей основного отбираемого признака или свойства. При этом может автоматически образоваться группа так называемых генов-модификаторов, т. е. генов, изменяющих селективное значение отбираемого признака: усиливающих или ослабляющих действие основного гена.

Надо заметить, что этот шлейф автоматически отбираемых генов (при достаточно сильном влиянии отбора на главный признак) может вызвать распространение в популяции признаков и свойств, коррелятивно связанных с главным отбираемым признаком. Разнообразие складывающихся в природе ситуаций настолько велико, что рано или поздно и эти второстепенные признаки могут стать главными объектами отбора.

Эффективность отбора зависит в первую очередь от его давления и от длительности действия в определенном направлении. Давлением отбора называется степень различия в относительной жизнеспособности конкурирующих форм, которую можно выразить количественно, например в процентах. Под направлением отбора понимают положительный (или отрицательный) отбор определенных генотипов.

Давление отбора теоретически может варьировать от нуля до стопроцентного преимущества отбираемой формы за поколение. Но в действительности отсутствие отбора (его давление равно нулю) невозможно ни в природе, ни в эксперименте: какие-то генотипы всегда будут несколько отличаться по вероятности оставления потомства.

В природных популяциях, где всегда разнородная смесь индивидов и где одновременно идут процессы отбора в разных направлениях и с разным давлением, часто наблюдаются случаи отбора не одного определенного генотипа, а нескольких отличающихся друг от друга различных генотипов. Кроме того, не следует забывать, что в каждый данный момент отбором оценивается не генотип сам по себе, а его внешнее выражение в данных конкретных условиях — фенотип. Однако, когда речь идет о направлении отбора, подразумевается не одно поколение, а целая их череда; при этом механизм изменения фенотипов может быть понят лишь как следствие соответствующих изменений определяющих их систем — генотипов.

В природе давление отбора обычно перекрывает давление мутационного процесса популяционных волн. Давление изоляции лишь усиливает эффективность отбора.

Естественный отбор — единственный (и достаточный) направляющий эволюцию элементарный фактор; его действие всегда направлено складывающимися условиями существования.

#### **ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ СИЛ — МЕХАНИЗМ ЭВОЛЮЦИИ**

Пусковой механизм эволюции функционирует в результате совместного действия эволюционных факторов в пределах популяции как эволюционной единицы. Всякая популяция у любого вида подвержена тому или иному давлению всех элементарных эволюционных факторов.

Действительно, у всех организмов постоянно идет мутационный процесс. Во всех популяциях происходят колебания численности особей. Определенное давление изоляции входит в определение понятия «популяция», всегда присутствует в природе и естественный отбор. Влияние всех этих факторов может меняться независимо друг от друга, часто очень резко.

Давление мутационного процесса, вероятно, менялось на протяжении различных геологических эр и периодов и, несомненно, может меняться в наше время в связи с резкими местными повышениями фона химических и физических мутагенов (например, в связи с радиоактивным загрязнением районов, использованием сильнодействующих химических препаратов и т. д.). В истории каждого вида, несомненно, изменялся диапазон колебаний численности, возникали резкие изоляционные барьеры или снижалось значение прежде существовавших барьеров. Наконец, постоянно меняется в зависимости от меняющихся сочетаний различных условий значение естественного отбора: он может менять направление, а его интенсивность может повышаться или резко падать.

В результате действия эволюционных сил в каждой популяции тысячекратно возникали элементарные эволюционные изменения. Со временем некоторые из них суммируются и ведут к возникновению новых приспособлений, что и лежит в начале видообразования.

#### **ВАЖНОСТЬ ИЗУЧЕНИЯ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ**

В предыдущем разделе были кратко изложены основы современного учения о микроэволюции. Сам факт создания этого учения знаменует собой выдающееся достижение эволюционной мысли первой половины XX в. Но нужно отметить, что это учение все же находится на уровне теоретического описания происходящих событий и формулировок исходных определений.

Начиная с фундаментальных работ Н. В. Тимофеева-Ресовского (1938—1940), Ф. Г. Добржанского (1937) и ряда других исследователей, создавших современное учение о микроэволюции, в течение последующих 25—30 лет принципиально новых крупных открытий в этой области сделано не было. Конечно, наука в своем движении не останавливалась — вскрыт целый ряд фактов, имеющих

важное значение для развития отдельных глав учения о микроэволюции и популяционной генетики. Так, важнейшим достижением стало исследование особенностей белкового полиморфизма, приведшее к выяснению степени генетического разнообразия природных популяций. Оказалось, что для достаточно широкого круга изученных видов — от дрозофилы до человека — характерен очень близкий уровень генетического разнообразия в популяциях: в среднем около  $1/3$  всех генов имеют несколько форм (аллелей), т. е. они полиморфны, а каждая особь гетерозиготна (несет разные наследственные зачатки) по примерно 10—20% мест расположения определенных генов в хромосоме (локусам). Этот вывод в общей форме подтвердил аналогичные результаты, полученные еще в 30—40-х годах на основании анализа распространенности отдельных мутаций в природных популяциях прекрасно изученного в этом отношении семейства плодовых мушек дрозофил.

Интересными оказались многочисленные работы последних десятилетий по внутривидовой систематике разных групп животных, показавшие существование удивительно большого числа видов-двойников в, казалось бы, детально изученных прежде группах. По оценке Н. Н. Воронцова, число видов млекопитающих в фауне СССР занижено примерно на 20% в результате объединения морфологически сходных, но генетически и эволюционно различных форм под одним видовым названием. Крайне обычный и населяющий значительную часть территории СССР вид «обыкновенная полевка» в результате детальных исследований разделен на три самостоятельных вида. Считавшийся последние столетия одним видом «малырийный комар» оказался комплексом видов, содержащим (по разным оценкам) от 7 до 15 различных эволюционно-генетических форм (некоторые из этих видов внешне различаются лишь по микроструктуре поверхности яиц, видимой в сканирующем микроскопе).

Неожиданное богатство разных групп такими скрытыми видами было выявлено в основном благодаря широкому внедрению в практику исследований кариологического анализа — учета числа, характера и общего строения хромосом. Но и эти замечательные сами по себе исследования также не внесли ничего принципиально нового в учение о микроэволюции.

Можно было бы назвать еще несколько крупных и важных работ, связанных с изучением внутривидовых особенностей в разных группах растений и животных (изучение роли полиплоидии в видообразовании у растений, вскрытие гибридогенного характера некоторых видов, показавшее более широкое, чем это предполагалось в 30-х годах, распространение явлений так называемой ретикулярной, или сетчатой, эволюции и т. п.), но общий вывод о теоретическом застое в области познания микроэволюционного процесса и теории популяционной генетики от этого не изменится. Это обстоятельство на первый взгляд вызывает удивление. Ведь одновременно с развитием и формулировкой учения о микроэволюции шло интенсивнейшее развитие популяционной биологии в различных ее аспектах. Казалось бы, многочисленные данные по изучению природных популяций должны были бы дать новый интересный материал для развития эволюционно-генетических представлений. Но этого не случилось. В настоящее время, по-видимому, можно вскрыть причины этого кажущегося противоречия.

В наши дни вряд ли у кого-нибудь вызывает сомнение, что генетико-эволюционная трактовка в конечном итоге помогает понять механизмы и пути развития как отдельных популяций, так и целых видов и видовых комплексов в природе. Более того, вне генетической трактовки понять процесс эволюции невозможно.

В то же время вне эволюционного освещения изучение популяционной экологии, популяционной физиологии или этологии оказывается обедненным и теряет общепрофессиональный смысл. А как раз эволюционное содержание и не вкладывалось долгое время в большинство исследований в этих областях популяционной биологии. Таким образом, в 30—40-х годах произошел как бы разрыв между эволюционно-генетическим и эколого-физиологическим направлениями популяционной биологии.

Сейчас имеются все основания говорить о необходимости «нового синтеза» — синтеза учения о микроэволюции (или вообще генетико-эволюционного направления в популяционной биологии) с широким фронтом популяционных исследований в экологии, морфологии, физиологии, ботанике, зоологии и других биологических науках, связанных с изучением популяций. Необходимость такого синтеза ощущается как со стороны учения о микроэволю-

ции, так и со стороны «негенетической» популяционной биологии.

Выше уже говорилось о заметном застое в учении о микроэволюции за последние десятилетия. Однако одна из главных причин этого (если не самая главная) — недостаточное количество данных об особенностях протекания в природе процесса микроэволюции. В самом деле, на каком материале построено современное учение о микроэволюции? В основном на данных по хорошо изученным генетически видам животных и растений. Таких изученных генетически видов сравнительно немного. Это в первую очередь 8—10 видов из рода дрозофила — идеального объекта для популяционно-генетических исследований и вообще лучше всего генетически изученной группы видов среди всех остальных организмов, населяющих нашу планету.

В этой группе генетически изучено, т. е. изучено с точки зрения наследования разных признаков при скрещивании, видимо, не меньше миллиарда особей. Относительно других беспозвоночных есть данные по генетике нескольких видов моллюсков, одного вида тараканов, шелковичного червя, непарного шелкопряда, мучнистой и мельничной огневки, мучного хрущака, медоносной пчелы и некоторых ос, нескольких видов комаров, мух, хищных и растительноядных божьих коровок. У простейших изучена генетика только некоторых инфузорий; из низших позвоночных — ряда видов разводимых рыб и двух-трех видов бесхвостых амфибий; среди птиц — домашней курицы, индейки, кряковой утки и (в меньшей степени) фазанов, голубей, перепелов, попугайчиков и канареек. Среди млекопитающих самым генетически изученным видом надо считать домовую мышь (известно более 500 генов), а затем идут черная крыса, кролик, морская свинка, мышевидный и сирийский хомячки. Сравнительно хорошо изучена генетика домашних млекопитающих: крупного рогатого скота, овцы, козы, лошади, кошки, собаки, а также пушных зверей, разводимых в неволе: лисицы, норки, песца, нутрии, соболя. Есть довольно много данных по генетике человека и двух-трех видов обезьян, в последнее время разводимых в неволе.

В общей сложности не будет преуменьшением сказать, что с генетической точки зрения изученными оказываются, видимо, не более 50—60 видов животных, при этом

глубоко изученными, с анализом нескольких сотен генов, можно считать лишь три-четыре вида.

Аналогичное положение и с генетическим изучением растений. Лучше генетически изучены культурные растения (прежде всего кукуруза, горох, фасоль, томаты, ячмень, пшеница, овес, рожь, рис, клевер, турнепс, сахарная свекла, брюква, капуста, горчица, редька, картофель, сахарный тростник, подсолнечник, огурцы, дыни, тыква и некоторые другие). Генетически изучен также ряд видов растений, удобных для экспериментов по разным причинам, и среди них — львиный зев, хризантемы, табак, душистый горошек, примулы, ослинник, чернушка, фиалки, анютины глазки и некоторые другие декоративные растения. В последнее время генетика нашла свою «ботаническую дрозофилу» — очень удобное для генетических исследований крестоцветное *Arabidopsis thaliana*. Однако в целом и для растений опять-таки будет справедлив вывод, что генетика растений основана на изучении всего лишь нескольких десятков видов.

Из всего огромного царства бактерий изучена генетика в основном только кишечной палочки, бактерии мышиного тифа, ряда пневмококков и стрептококков, нескольких видов рода *Nemophilus*. Из четвертого царства современных организмов — грибов — генетически изучено всего несколько видов актиномицетов, дрожжей, а также *Aspergillus*, *Ophistoma*, *Penicillium*, *Micrococcus*. Подавляющее же большинство видов живых организмов (а их остается не менее полутора миллионов) оказывается генетически неизученным. В одних случаях так получается потому, что для ряда видов это невозможно технически (пока нельзя разводить в неволе, скажем, моржей или китов), в других — из-за длительности смены поколений и растягивания экспериментов по скрещиванию на десятилетия (многие древесные растения, рептилии и др.).

Складывается своеобразное положение. Для вскрытия общих закономерностей микроэволюции надо получить данные о сходстве и различии процесса микроэволюции у представителей всех крупных групп организмов, хотя бы, например, у нескольких процентов всех живых организмов. Но пока известны некоторые основные генетические особенности не более чем у 250—350 видов. Популяционная генетика в сколько-нибудь заметной степени изучена, видимо, менее чем для сотни видов. Генетически изучен-

## КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ФЕНЕТИКИ

ные виды составляют не более 0,02% общего числа существующих видов (соответственно популяционно-генетически изученных видов в первом приближении около 0,007%!). Ясно, что такая ничтожная выборка из общего числа видов может оказаться весьма непредставительной.

Таким образом, установление всеобщности явлений, вскрытых на немногих генетически изученных видах, формулирование эволюционных закономерностей оказываются невозможными без многократного увеличения наших знаний в области генетико-эволюционных событий. Даже при самом оптимистическом подходе и при желании изучить генетику ученые не смогут многократно увеличить спектр генетически изученных видов. Можно в ближайшие десятилетия увеличить число изученных генетиками видов вдвое, втрое, наконец, в пять раз, но не в сто или не в тысячу раз! Однако именно тысячекратное увеличение знаний требуется для подлинного выяснения закономерностей микроэволюции.

Но выход из этого положения есть: негенетическим разделам популяционной биологии необходимо «надеть генетические очки». Такие очки существуют, это — фенетика природных популяций.

Всякое новое есть хорошо забытое старое — гласит известная поговорка. В значительной степени поэтому история науки является не архивом или кладбищем умерших идей, а скорее собранием недостроенных архитектурных ансамблей. И часто здания в этих ансамблях были недостроены не из-за ошибочности замысла, а из-за нехватки строительного материала. Нечто подобное, по моему мнению, сложилось и в той области биологии, которая связана с изучением природных популяций и микроэволюции: оружие — научный метод для решения, казалось бы, неразрешимого противоречия между необходимостью изучения генетических процессов, текущих в природных популяциях, и невозможностью (ни сейчас, ни в обозримом будущем!) изучить генетику хотя бы нескольких процентов от всех существующих видов живых организмов — уже было выковано нашими предшественниками. Поэтому — немного истории.

## ПРИНЦИП ОТДЕЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ

У Г. Менделя был один удивительный предшественник, почти вскрывший основные закономерности наследования признаков за 35 лет до работ Менделя. Это О. Сажре — французский растениевод (1763—1851), автор замечательных работ по гибридизации тыквенных, создатель новых сортов груш и ряда плодовых (семечковых и косточковых) деревьев. Впервые в истории изучения наследственности он стал учитывать отдельные признаки скрещивающихся растений.

Один из главных экспериментов Сажре — скрещивание дыни сорта шатэ с сетчатой дыней канталупа. Для этих дынь характерны следующие признаки.



Канталупа  
мякоть желтая  
зерна желтые  
кожура сетчатая  
ребра резко выражены  
вкус приятный

Шатэ  
мякоть белая  
зерна белые  
кожура гладкая  
ребра слабо выражены  
вкус сладкий, очень кислый

«Предполагаемое гибридное потомство должно было иметь в качестве среднего: 1) мякоть бледно-желтую; 2) зерна бледно-желтые; 3) сетку легкую и редкую; 4) ребра маловыраженные; 5) вкус одновременно сладкий и кислый... — пишет Сажре в своей единственной статье о гибридах «Соображения об образовании гибридов, вариантов и разновидностей», опубликованной в 1825 г. — Однако все совсем наоборот»<sup>1</sup>.

Действительно, полученные гибриды имели следующие признаки.

Первый гибрид	Второй гибрид
мякоть желтая	мякоть желтоватая
зерна белые	зерна белые
кожура сетчатая	кожура гладкая
ребра вполне выражены	ребер нет
вкус кислый	вкус приятный

«Наблюдается гораздо более выраженное распределение различных признаков, без всякого смешения между собой»<sup>2</sup>. Так был впервые установлен принцип единичных признаков.

Годом раньше работы Сажре в Англии была опубликована большая статья «Некоторые замечания о предполагаемом влиянии пыльцы в скрещивании на окраску кожуры растений и качество их плодов» Т. Найта (1759—1838) — выдающегося растениевода, создателя Лондонского общества садоводства, первого его президента. Найт экспериментировал на разновидностях гороха, совершенно сознательно — как впоследствии и Мендель — выбрав этот вид для исследований. Найт наблюдал за изменением цвета кожуры семян и окраски цветов у разных гибридов в процессе скрещиваний. Он обнаружил их постоянство, неизменность, т. е. по существу подошел к пониманию яв-

<sup>1</sup> См. в кн.: Грегор Мендель, Шарль Нодэн, Огюстен Сажре. Избранные работы, М.: Медицина, 1968, с. 64.  
<sup>2</sup> Там же.

ления доминирования, в основе которого лежит дискретность, прерывистость отдельных признаков.

Естественным продолжением и завершением этих и целого ряда других попыток проникнуть в существо наследственности посредством гибридизации стали гениальные работы Г. Менделя, которые он проводил на протяжении 8 лет и завершил в 1863 г.

Вот признаки, которые учитывал Мендель при скрещивании разных форм гороха:

кожура семян гладкая или морщинистая;  
окраска эндосперма желтая, оранжевая или зеленая;  
семенная кожура белая, серая, коричнево-серая, темно-коричневая с лиловыми точками или без них;  
окраска цветов белая или пурпурная;  
форма боба выпуклая или с перехватом;  
окраска незрелого боба зеленая или желтая;  
расположение цветов пазушное или верхушечное;  
длина стебля нормальная или в 7—8 раз меньше.

В результате скрещивания Мендель показал, что эти («константно различающиеся», по его терминологии) признаки наследуются как обособленные единицы, комбинируются в разных сочетаниях, они дискретны, устойчивы и связаны с какими-то передающимися через половые клетки материальными структурами. Тем самым Г. Мендель вскрыл самое существо наследственности, одновременно показав единственный методологически верный путь ее изучения — путь, связанный с выделением и учетом дискретных альтернативных особенностей.

Обычно при изложении истории генетики вслед за рассказом о работах Менделя говорится о последующем забвении его работ и независимом переоткрытии закономерностей наследственности в 1900 г. Г. де Фризом, Э. Чермаком и К. Корренсом. Это не вполне справедливо по существу, так как затушевывает ту объективно шедшую научную работу, которой были наполнены три последних десятилетия XIX в., в области изучения наследственности и изменчивости животных и растений.

Прошло только четыре года после публикации в Брюнне (ныне Брно, ЧССР) трудов общества естествоиспытателей со статьей Г. Менделя. В 1869 г. выходит в свет монография немецкого палеонтолога В. Ваагена (1841—1900) «Формообразование у Ammonites subradiatus». Рассматривая возникновение новых форм аммонитов в юр-

ских отложениях, Вааген вводит в науку новое понятие — «мутация». Мутация Ваагена обозначает скачкообразный переход от одной систематической формы к другой, это как бы резкое изменение во времени.

Однако главной теоретической находкой Ваагена было выделение в филогенезе «единичного филетического признака». На палеонтологическом материале, считал Вааген, можно проследить как бы движение этого «единичного признака» во времени.

В начале 1884 г. после тяжелой болезни умирает в монастыре в Брюнне прелат Грегор Мендель, давно отошедший от науки и занявшийся общественно-политической деятельностью. Он умирает, не дождавшись признания своего открытия, а через несколько месяцев после его смерти в Мюнхене выходит в свет объемистая книга К. Нэгли (1817—1891) «Механико-физиологическая теория эволюции», в которой проводятся мысли, как ныне считают историки науки, навеянные многочисленными — для тогдашнего неторопливого времени привычно обстоятельными — многостраничными письмами Г. Менделя с изложением результатов его опытов: «Каждый видимый признак находится в идиоплазме в виде задатка; имеется поэтому столько же родов идиоплазмы, сколько бывает комбинаций признаков»<sup>1</sup>.

В этом высказывании важно то, что речь идет о наследственных задатках как представителях отдельных признаков особи, а не клеток, органов или частей тела, как широко принималось в то время большинством исследователей (в том числе Ч. Дарвином и А. Вейсманом). Большинство, но не всеми. Голландский ботаник Г. де Фриз (1848—1935), который давно интересовался проблемой наследственности в видообразовании, идет тем же путем, что и К. Нэгли: наследственность осуществляют отдельные наследственные единицы — «пангены», каждый из которых отвечает за определенные элементарные, антагонистические признаки в организме. Изучение проблемы появления и исчезновения отдельных, дискретных признаков способно, по мнению Г. де Фриза, пролить свет на проблему происхождения и развития видов. Эти теоретические взгляды автор будущей мутационной теории про-

<sup>1</sup> Цит. по: Гайсинович А. Е. Зарождение генетики, М.: Наука, 1967, с. 100.

исхождения видов подкрепляет широкими экспериментами по скрещиванию близких видов и форм растений, хорошо различающихся по антагонистическим признакам (окраска, опушенность, шиповатость и т. п.).

Таким образом, хотя работа Г. Менделя и осталась похороненной в нескольких сотнях экземпляров трудов любительского общества Брюнна, но обусловленное ею движение биологической мысли, которое было начато трудами О. Сажре и К. Найта, непрерывно продолжалось.

## ОТ ОТДЕЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ ДО ФЕНА

Английский биолог В. Бэтсон был одним из тех, кто формулировал целые научные направления, прозорливо отличал «существенное от несущественного». Он предложил термин «генетика» в 1906 г. и был организатором первых конференций, по гибридизации, от которых ведется счет международным генетическим конгрессам (первая конференция состоялась в 1899 г. в Лондоне). Это тот Вильям Бэтсон, которого Н. И. Вавилов называл «мой учитель».

В 1894 г. В. Бэтсон публикует фундаментальную сводку (640 страниц убористого текста с 209 рисунками) под названием «Материалы по изучению изменчивости, специально относящиеся к прерывистости в происхождении видов». Жизнь по своей сущности прерывиста; дискретна, и в основе этого лежит дискретность наследственности. Естественный отбор, действующий, как предполагал Дарвин, на основе мельчайших отклонений, непрерывной изменчивости, каким-то образом приводит к дискретности видов. Решение загадки может прийти не через изучение адаптаций (что всегда будет оставаться увлекательной частью естественной истории), а через изучение «прерывистых вариаций». Итак, заключал Бэтсон, основные трудности дарвинизма в объяснении видообразования заключаются в переходе непрерывной изменчивости в прерывистость видов. Для решения этой загадки надо попробовать отойти от традиционного взгляда на изменчивость как на непрерывный феномен: изменчивость может быть дискретной. Предлагаемая Бэтсоном грандиозная сводка данных о прерывистой изменчивости признаков в природе не содержит какой-то новой доктрины, она, по его мнению, лишь «сводит вместе материалы, которые помогут другим в будущем продолжить решение этой проблемы».

Этой книгой В. Бэтсон обессмертил свое имя как провозвестник мутационной теории. А через пять лет после выхода книги, выступая на конференции по гибридизации, которая потом будет названа Первым Международным конгрессом по генетике, в докладе «Гибридизация и скрещивание как методы научного исследования» он одним из первых в современной литературе ставит вопрос о важности и необходимости учета «отдельных признаков»: «В настоящее время мы не нуждаемся более в общих идеях об эволюции. Мы нуждаемся в детальном знании эволюции отдельных форм»<sup>1</sup>.

После того как законы Г. Менделя были вновь открыты в 1900 г. и на протяжении следующих нескольких лет формулируются основы той науки, которую сегодня мы называем генетикой. Но пока — до 1906 г., когда с легкой руки В. Бэтсона появилось слово «генетика», — это еще не самостоятельная дисциплина, а ветвь экспериментальной биологии, имеющая дело с изучением наследственной изменчивости.

Для обозначения дискретных признаков чуть ли не каждый исследователь предлагает собственное название: Г. де Фриз — мутационные признаки, мутации; Т. Г. Морган — отдельные признаки, наименьшие признаки, альтернативные или элементарные вариации; К. Корренс — самостоятельные, независимые признаки; В. Бэтсон — аллеломорфы, парные признаки; В. Кастл — видимые менделирующие признаки, менделевские отдельные признаки; Г. Осборн — биологические признаки и т. д.

Если добавить к этому перечню «единичные изменения» Ч. Дарвина, «константные признаки» Г. Менделя, «антагонистические признаки» Г. де Фриза, «прерывистые вариации» В. Бэтсона, то становится ясно, что совершенно необходимо было провести какую-то унификацию этих многочисленных, но по существу очень близких или однородных понятий. Такую попытку делает американский генетик Г. Дж. Шелл, специально рассматривая проблему употребления различных генетических терминов в английском языке. Он так определяет «отдельный признак»: «Альтернативные различия любого рода, которые или присутствуют, или отсутствуют как целое у каждого ин-

дивидуума и которые обладают возможностью сочетаться в новых комбинациях с другими признаками»<sup>1</sup>.

Это точное и емкое определение осталось без должного внимания. В те годы в генетике распространяется новая терминология, новые точки зрения и начинают развиваться новые, все дальше уходящие от классических направления исследований. Основу их заложил знаменитый датский генетик В. Йоганнсен, опубликовав в 1909 г. свою книгу «Элементы точного учения о наследственности», в которой в науку вводятся давно ожидаемые термины «ген», «генотип», «фенотип», «аллель».

Ген, по Йоганнсону, реально существующая, независимая, комбинирующаяся и расщепляющаяся при скрещиваниях единица наследственности, самостоятельно наследующийся наследственный фактор; их совокупность составляет генотип. Фенотип — совокупность всех внешних и внутренних признаков, «он является выражением очень сложных взаимоотношений»<sup>2</sup>. Аллели — формы состояния гена, вызывающие фенотипические различия, локализованы на гомологичных участках парных хромосом.

Казалось бы, налицо полный спектр всех нужных генетикам терминов. Но как же быть с обозначением отдельных признаков фенотипа, явно выражающих дискретность наследственного материала? И тут на помощь пришел жаргонный вариант уже предложенных терминов.

Использование жаргона в научной терминологии всегда существовало и, наверное, будет существовать. Мутация, по определению, — прерывистое наследственное изменение, определенным образом влияющее на фенотип, а в научном обиходе мутация это и особь, несущая мутантный признак, т. е. мутант, и сам мутантный признак, возникший в результате мутации. Аллель — форма состояния гена, а в научном обиходе — и альтернативный наследственный признак, и особь, несущая такой признак. Число подобных примеров можно легко увеличить.

Такое широко распространенное до сих пор жаргонное употребление точных генетических терминов, имеющих отношение к дискретным наследственным признакам фенотипа, было допустимо, когда популяционная генетика

<sup>1</sup> Цит. по: Гайсинович А. Е. Зарождение генетики, с. 127.

<sup>1</sup> Shull H. G. Genetic definitions in the New Standard Dictionary. — Amer. Natur., 1915, vol. 49, N 577, p. 59.

<sup>2</sup> Цит. по: Гайсинович А. Е. Зарождение генетики, с. 142.

изучала сотые доли процента от всех видов, населяющих нашу планету. Сейчас, в преддверии получения популяционно-генетических данных от несравненно большего числа (на несколько порядков) форм, надо подумать об уточнении научной терминологии, тем более что нужное слово уже произнесено, и это слово — «фен».

До сих пор мало кто знает, что в своей работе 1909 г. наряду с другими терминами Иоганнсен предлагает и термин «фен» (phene) для обозначения «простого» признака. Тут же Иоганнсен добавляет, что не следует понимать термин «фен» в том смысле, что фенотип составлен из фенов, так же как генотип — из генов. Фен — это просто генетически обусловленный признак. Но получилось так, что понятие фена (мимоходом и с критическим оттенком упомянутое Иоганнсенем) не привлекло внимания. Да в нем генетики и не особенно нуждались: все их помыслы были направлены на анализ генотипа. Анализ же фенотипа на этом этапе лишь затруднял вскрытие тех глубинных процессов, которые характеризуют генотип. Еще некоторое время в генетической литературе продержались перечисленные на предыдущей странице термины, но скоро они были вытеснены жаргонным употреблением терминов «аллель», «ген», «мутация».

Интересно сравнить судьбу двух понятий: «фен» и «ген». Понятие «ген» все более распространялось и стало едва ли не основным понятием современной генетики. Это произошло потому, что шаг за шагом подтверждался материалистический характер гена, изучалась его структура, особенности локализации в хромосоме и т. п.

С понятием же «фен» произошло обратное. По мере изучения проявлений гена выяснялась все большая сложность отношений между генотипом и фенотипом. Путь от «гена к фену», область «наследственного осуществления» до сих пор остается одной из самых неразработанных областей современной биологии. Исследования показали, что каждый ген в процессе развития организма оказывает влияние на множество различных фенотипических признаков. С другой стороны, на один и тот же признак влияют многие гены.

Эта неясность и сложность генетического определения отдельных признаков была, несомненно, главной причиной того, что понимание фена как наследственно обусловленного признака организма не нашло широкого распростра-

нения. Ген оказался на магистральной линии развития биологии, фен же был оставлен в стороне. Но оставлен временно, да и то скорее как термин, а не как принцип учета дискретных наследственных признаков. Движение, начатое Сажре, Найтом и Менделем и получившее новую силу в трудах генетиков-классиков — Бэтсона, де Фриза, Иоганнсена и др., — неуклонно продолжалось.

В 1913—1914 гг. наш соотечественник Николай Иванович Вавилов, ставший впоследствии одним из крупнейших генетиков современности, работал в Мертоне (Англия) в Институте садоводства, который возглавлял, по его словам, «первый апостол нового учения» (генетики) В. Бэтсон. Вернувшись из этой «Мекки и Медины генетического мира», Вавилов принялся на свой, вавиловский лад творить генетику. Результаты этого творчества хорошо известны биологам во всем мире: закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, теория происхождения культурных растений, теория географического распределения геноцентров, создание ботанико-географических основ селекции растений — вот перечень только крупнейших его открытий. Пожалуй, во всем мире еще не было биолога, который так успешно сочетал бы в своем творчестве фундаментальные открытия с разработкой практических путей их применения.

Н. И. Вавилову — члену ЦИК СССР, создателю и президенту Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук, директору Всесоюзного института растениеводства (ВИР) и, добавим к этому, видимо, самому активному среди ученых мира путешественнику по земному шару в XX в. — просто некогда было заниматься чисто теоретическими исследованиями.

Вавилову хотелось — это удалось — заставить теоретическую генетику работать на практику, служить людям не в будущем, а в настоящем. Здесь-то он и столкнулся с трудностью, которая встала на пути всех популяционных биологов: невозможностью ни сегодня, ни завтра, ни в обозримом будущем получить достаточное число данных по генетике всех интересующих его организмов. С фантастической энергией он организовал широкую сеть генетических станций по всему Советскому Союзу, на которых сотни исследователей целенаправленно изучали генетику разных видов и форм культурных растений. Но даже если бы он увеличил число этих станций в десять

раз, он не смог бы генетически исследовать то разнообразие форм только культурных растений, не говоря уже об их ближайших диких сородичах, знание которых было обязательно для понимания процесса формообразования, для движения по пути к «управляемой эволюции».

Вот что говорит сам Вавилов о генетической изученности пшениц — злаков, которым посвящено, наверное, самое большое число его личных специальных генетических и селекционных исследований: «Обычно все генетические исследования проводятся... без учета всего огромного эколого-географического разнообразия, которым фактически представлены виды пшениц... Огромный материал из таких стран первичной культуры пшеницы, как Абиссиния, Афганистан, Индия, Средиземноморские страны, как правило, отсутствовал в работе генетиков и селекционеров, поэтому все установления современной генетики пшениц приходится принимать пока только как первое приближение. Сравнительная генетика видов пшеницы почти не разработана»<sup>1</sup>. В заключительном разделе этой монографической сводки он отмечает: «Генетическая природа признаков для большинства видов совершенно не разработана»<sup>2</sup>, хотя в том же труде пишет, что «ни по одному растению не сделано численно так много работ, как по генетике пшениц»<sup>3</sup>. Действительно, только выборочная библиография основной мировой литературы по селекции и генетике пшениц, завершающая этот труд Вавилова, содержит около 600 названий!

Как же Вавилов выходит из противоречия между недостаточной генетической изученностью большинства видов и необходимостью уже сегодня вести селекционную работу не вслепую, а на прочном генетическом фундаменте? «Систематическое изучение видов пшеницы со специфическими особенностями видов обнаружило поразительные параллелизмы (курсив мой.— А. Я.) в признаках видов, отграниченных генетически и географически»<sup>4</sup>. Генетическое изучение одной формы позволяет Вавилову, учитывая этот «поразительный параллелизм», переносить полученные данные и на другие, генетически не изучав-

<sup>1</sup> Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшениц.— Избр. произв. Л.: Наука, 1967, т. 2, с. 86—87.

<sup>2</sup> Там же, с. 228.

<sup>3</sup> Там же, с. 75.

<sup>4</sup> Там же, с. 41.

Таблица 1

Некоторые из признаков, использованных Н. И. Вавиловым при анализе природной изменчивости ячменя, пшеницы, овса, пырея, ржи, кукурузы, проса и других злаков

Группа признаков	Отдельные признаки
Соцветие	Колосовой стержень: ломкий — неломкий, простой — ветвистый; колоски: остистые — безостые; ости: грубые — мягкие, зазубренные — гладкие; цветки: одноцветковые — многоцветковые; чешуи: опушенные — голые
Зерно	Окраска: белая — красная — зеленая — черная — фиолетовая; поверхность: пленчатое — голое; форма: округлое — удлиненное; состояние: стекловидное — мучнистое — восковидное
Вегетативные части	Лист: с язычком — без язычка; голый — опушенный; темно-зеленый — светло-зеленый; соломина: полая — выполненная; желтая — фиолетовая; всходы: фиолетовые — зеленые, с белыми полосами — без полос; стебель: голый — опушенный; восковой налет на стебле: есть — нет; альбинизм: есть — нет
Биологические свойства	Образ жизни: озимый — яровой — полуюзимый; характер цветения: открытый — закрытый; восприимчивость к головне, ржавчине и другим паразитическим грибам: есть — нет

шиеся формы. При этом «качественные признаки являются более показательными» (курсив мой.— А. Я.)<sup>1</sup> Включенные в работу таблицы наглядно показывают, о каких именно качественных признаках идет речь (табл. 1, 2).

Раскроем один из главных теоретических трудов Н. И. Вавилова — «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости». Вот как формулирует «закон» сам автор:

«1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически

<sup>1</sup> Там же.

Таблица 2

Некоторые из признаков, использованных Н. И. Вавиловым при анализе природной изменчивости вики, гороха, люцерны, чечевицы, фасоли, конских бобов, лугового клевера, душистого горошка и других растений семейства мотыльковых

Группа признаков	Отдельные признаки
Цветок	Окраска: белая — розовая — красная — фиолетово-синяя — желтая — пестрая
Плод (боб)	Стенка: с пергаментным слоем — без пергаментного слоя; форма: линейно-ромбическая — серповидная — мечевидная — четковидная; окраска незрелого: желтая — зеленая — фиолетово-бурая; окраска зрелого: желто-зеленая — черная — пятнистая; поверхность: опушенная — голая гладкая — бугристая, выпуклая — плоская
Семя	Форма: шаровидная — овальная — вальковатая — дисковидная — угловатая — почковидная; поверхность: гладкая — морщинистая; рисунок: мраморный — точечный — пятнистый; окраска семядолей: зеленая — желтая — красная; окраска рубчика: белая — бурая — черная
Вегетативные части	Лист: с усиками — без усиков, опушенный — голый, цельнокрайний — зубчатый, линейный — клиновидный — овальный, желтый — зеленый; прилистники: зеленые — с антоцианом; стебель: прямой — выющийся, цилиндрический — четырехгранный — фасцированный; куст: прямостоящий — лежачий

расположены в общей системе роды и линнеоны (виды. — А. Я.), тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство»<sup>1</sup>.

Этот «закон» (возможно, лучше называть его «правилом») — одно из самых крупных теоретических обобщений в популяционной и общей генетике XX в. Он служит теоретической основой методологически смелого и новаторского приема — *трактовки изменчивости генетически не изучавшихся форм в понятиях и терминах популяционной и эволюционной генетики*. Методически же этот прием подкреплен (а точнее сказать — основан) анализом в первую очередь качественных, альтернативных при-

<sup>1</sup> Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Избр. произв. Л.: Наука, 1967, т. 1, с. 37—38.

знаков — тех самых, которые традиционно использовались для генетического исследования.

Можно просмотреть все работы Вавилова и везде обнаружить эти универсальные примеры: учет изменчивости качественных, альтернативных признаков, ведущий к выяснению «общей схемы наследственной изменчивости», и смелое, широкое сопоставление крайне немногочисленных и плохо генетически изученных форм с формами, совершенно генетически неизученными. Это мы видим и в работе «Линнеевский вид как система», и в замечательной работе «Центры происхождения культурных растений» и в других.

Вавилов нигде не упоминает о фенах, он очень мало и вскользь говорит об отдельных признаках, но весь его фактический материал, обширные таблицы и сопоставления сделаны по большей части на основе сравнения легко выделяемых, наследственно обусловленных дискретных признаков особи. Оружие, выкованное поколениями генетиков и состоящее в учете дискретных, альтернативных признаков, попало в верные руки. Точнее будет сказать, что гений Вавилова нашел это оружие в переполненном уже и тогда складе генетических идей и методов.

Изучая фенотипы особей в природных популяциях, Вавилов подходил к ним с единственно правильной генетической меркой. Такой меркой была дискретность, альтернативность, качественный характер признаков плюс уверенность, что если остистость колоска, зазубренность ости, ломкость колосового стержня наследуются у одного вида по менделевским законам, то они должны вести себя так же и у всех других близких (и не особенно близких) видов.

В те годы, когда Н. И. Вавилов пишет свои выдающиеся работы «Центры происхождения культурных растений» (1926) и «Географические закономерности в распределении генов культурных растений» (1927), в Москве работает другой крупный и очень интересный генетик — А. С. Серебровский. Изучая встречаемость разных наследственных признаков у домашних животных (крупного и мелкого рогатого скота и кур) на больших территориях нашей страны, он выдвигает представление о генофонде и геногеографии. «Окидывая оком весь наш Союз, мы видим, например, замечательное зональное распределение окрасок крупного рогатого скота: черно-пестрого, черного,



рыжего, серого, украинского. Такое же зональное распределение мы видим в овечьих хвостах — коротких, длинных, тощих, жирных, прямых и кривых — и в целом ряде других признаков»<sup>1</sup>.

В этой книге еще неоднократно придется возвращаться к понятиям генофонда и геногеографии. Здесь же нужно подчеркнуть принципиальное сходство работ Вавилова по распределению дискретных наследственных признаков у растений и работ Серебровского по распределению таких же признаков (Серебровский называл их «генами», хотя собственно генетического анализа для подавляющего большинства форм не проводилось) у сельскохозяйственных животных.

А. С. Серебровский впервые предлагает оригинальные методы векторных диаграмм для графического сравнения разных популяций по комплексу признаков на примере фенотипической географии кур (*Gallus domestica*) Дагестана.

Вавилов и Серебровский были не одиноки в своих попытках анализа изменчивости признаков в природных популяциях с генетических позиций. Представители знаменитой впоследствии кольцовой школы биологов, ученики и последователи С. С. Четверикова, собирают и анализируют огромный материал из природных популяций дрозофил. «Фенотипическим параллелизмом» называет Н. В. Тимофеев-Ресовский явление совпадения фенотипической изменчивости в сравнительно немногих, определенных и общих для родственных видов направлениях. Работа Н. В. Тимофеева-Ресовского, опубликованная в 1927 г., оказалась стартом для целого ряда исследований как в нашей стране, так и за рубежом, приведшим — на основе изучения не только дрозофил, но и целого ряда других животных — к формулировке С. Р. Царапкиным в начале 40-х годов целого направления фенотипического анализа.

## ИСТОРИЯ ФЕНЕТИКИ

Всерьез о фенах как наследственно обусловленных признаках фенотипа заговорили сравнительно недавно. Первым к этому понятию вернулся А. С. Серебровский в философском анализе проблем эволюционной генетики в

<sup>1</sup> *Серебровский А. С.* Проблемы и методы геногеографии. — Тр. Всесоюз. съезда по генетике, 1929, т. II, с. 72.

1939—1941 гг. в книге «Некоторые проблемы органической эволюции» (1973). Он также использовал этот термин, рассматривая соотношение гена и признака, в 1948 г. в книге «Генетический анализ» (1970). Начиная с 50-х годов понятие «фен» неоднократно использовал в своих работах крупный шведский ботаник и генетик А. Густафссон.

Однако так обстояло дело лишь формально. Фактически же дискретные признаки фенотипа исследовались с разных генетико-эволюционных и таксономических позиций все более интенсивно. Особенного успеха здесь добились антропологи, изучая распределение в популяциях человека наследственно обусловленных вариантов строения волос, зубов, пальцевых и ладонных узоров и целого ряда других признаков. Кажется, антропологи вообще первыми догадались использовать дискретные признаки фенотипа для характеристик отдельных группировок особей. К. Чембеллен, изучив вариации шовных костей черепа человека, в 1883 г. предложил учитывать их частоту как специфический популяционный признак. Уже в 1900 г. появилась первая сводка антропологических данных по дискретным вариациям черепа. В последующих работах антропологов (Ле Дабля, Вуд-Джонсона, Логлина, Брозвелла и многих других) этот подход нашел дальнейшее развитие и в наше время завершился серией прекрасных работ английских ученых А. и Р. Берри, показавших широкие возможности использования фенетических методов для выяснения происхождения отдельных этнических групп и популяций и определения скорости эволюции некоторых признаков (работа выполнена на большом числе черепов древних египтян).

К необходимости выделения и учета фенов на ископаемом материале пришли и палеонтологи. Еще в 1912—1917 гг. крупнейший американский палеонтолог Г. Ф. Осборн неоднократно выступал со страстными призывами заняться изучением «отдельных признаков». В связи с этим выдающийся современный отечественный палеонтолог-эволюционист А. А. Борисяк писал: «Рассмотрение каждого признака отдельно, его поведения в ряде изменяющихся форм скорее привело бы к пониманию его значения в истории организма... Сказанное, естественно, не означает возвращения к мозаичной теории, а лишь имеет целью использование метода *отдельных признаков* (курсив мой. — А. Я.), оправдавшего себя на практике гене-

тики и других наук»<sup>1</sup>. Эти призывы оказались пророческими. Ныне палеонтологи получили в руки в сотни раз более разнообразный и обильный материал, особенно по беспозвоночным, важным для определения точного геологического возраста ископаемых образцов (и тем самым — для стратиграфии и практической геологии). Для осмысления и глубокого анализа этого материала палеонтологи были вынуждены заняться учетом отдельных признаков.

Одновременно с перечисленными выше работами и в популяционной генетике шло накопление данных по дискретным признакам в природных популяциях. Встречаемость и распространение отдельных мутаций в природных популяциях всегда служили основой популяционной генетики. Здесь были выполнены сотни интереснейших работ, основанных на учете встречаемости фенотипов, их часто называли «мутациями». По существу генетического анализа таких «мутаций» не производится. Их относят к мутациям лишь по аналогии с изученными в лаборатории фенотипически сходными признаками.

Созданная в 50-х годах английским генетиком Е. Фордом «экологическая генетика» оказалась важным шагом на пути проникновения генетического подхода в зоологию и ботанику, экологию и биогеографию. Развитие микроэволюционного учения сделало такое проникновение неизбежным. Разработка в конце 50-х годов школой крупного английского генетика Г. Грюнеберга учения о так называемом эпигенетическом полиморфизме вплотную подвела генетиков к союзу с полевыми популяционными биологами. Однако только в 1973 г. была предложена формулировка предмета, цели и методы фенетики как нового направления биологии, лежащего на стыке генетики, с одной стороны, и классической зоологии и ботаники — с другой<sup>2</sup>.

В 1976 г. в том городе, где в 1920 г. с трибуны III Всероссийского селекционного съезда Н. И. Вавилов впервые обнародовал «Закон гомологических рядов в на-

следственной изменчивости», состоялась Первая Всесоюзная конференция по фенетике популяций, организованная Саратовским университетом, Научным советом АН СССР по проблеме генетики и селекции и Институтом биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР. В 1978 г. в Чехословакии, в городе Брно, в нескольких сотнях метров от монастырского садика, в котором Г. Мендель более 100 лет назад ставил свои замечательные опыты с горохом, во время работы Второго Международного конгресса по изучению млекопитающих был организован Первый Международный симпозиум по фенетике. Наконец, в 1979 г. в Москве организовано II Всесоюзное совещание по фенетике популяций.

\* \* \*

Итак, в арсенале биологии уже имеются достаточно разработанные и апробированные методы такого изучения природных популяций самых различных видов животных и растений, при котором исследователь как бы надевает «генетические очки». Фенетический подход позволяет разрешить противоречие между настоятельной необходимостью генетического исследования огромного числа видов, не затронутых таким изучением, и невозможностью ни сейчас, ни в обозримом будущем провести собственно генетическое изучение этих форм.

<sup>1</sup> Борисьяк А. А. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 73.

<sup>2</sup> Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология. — Природа, 1973, № 5, с. 40—51; Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глогов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973, с. 278.

## ЧТО ТАКОЕ ФЕН?

Выше уже говорилось, что фенетика — это распространение генетических подходов и принципов на виды и формы, генетическое изучение которых затруднено или невозможно. Предмет фенетики — внутривидовая изменчивость, доводимая в конечном итоге до рассмотрения дискретных альтернативных признаков особи — фенов. Методы фенетики заключаются в вычлениении различных фенов, характерных для изменчивости изучаемых форм, количественное и качественное изучение фенов в популяциях и других внутри-, а также и межвидовых группах особей. Цель фенетики — разработка вопросов микроэволюции, теоретической систематики, практической биотехники и других проблем, связанных с популяционным исследованием видов в природе.

Для первого знакомства и для стимулирования дальнейшей разработки этого нового направления популяционной биологии рассмотрим последовательно лишь основные проблемы, возникающие при изучении фенов, фенонда и фенгеографии — трех основных разделов фенетики. Начнем с описания фенов.

## КАК ВЫГЛЯДИТ ФЕН

Фен — отдельный дискретный (резко отделенный от других), наследственно обусловленный признак индивида. Эта формулировка понятия фена не полная — более полная будет приведена несколько далее, после рассмотрения ряда примеров.

Фенами следует считать все те «мутантные признаки», «мутации», которые изучаются генетиками. Выбранные Менделем для анализа отдельные признаки гороха — гладкая и морщинистая форма семян, желтые и зеленые семядоли, серо-коричневая и белая окраска семенной кожуры, выпуклая и с перетяжками форма боба, желтая и

зеленая окраска зрелого боба, пазушное и верхушечное расположение цветков — дискретны, наследственны, альтернативны. Присутствие этих признаков служит основанием для выделения того или иного генотипа — эти признаки фенотипически обособляют его от других особей, а если рассматривать какую-либо совокупность генотипов (в случае гороха — сорт, подвид), то по частоте присутствия этих признаков можно отличать и отдельные группы особей.

Рассмотрим некоторые из многих сотен известных наследственных дискретных вариаций строения тела у дрозофилы. Много признаков связано с формой крыла. У нормальной по строению мухи крыло всегда плоское. Среди изученных и генетически проанализированных особей встречались мухи-мутанты с крыльями, изогнутыми в виде арки, закрученными кверху или книзу и с целым рядом других нарушений формы крыла. Часто встречаются мухи с вырезками на заднем крае крыла, с обрезанным задним краем крыла, с резко уменьшенными или вообще зачаточными крыльями. Есть мутантные мухи, вообще лишённые крыльев.

Множество наследственных вариаций у дрозофилы проявляется в особенностях жилкования крыльев: исчезновении отдельных продольных или поперечных жилок, разветвлении, утолщении и появлении добавочных жилок и т. д. (рис. 3).

Немало наследственных вариаций касается особенностей щетинок (макрохет), расположение которых является важным таксономическим признаком для большинства мелких насекомых. В результате мутаций отдельные щетинки исчезают вообще, другие удваиваются; возникают резко укороченные или вильчатые щетинки и т. п. Из других наследственных вариаций у дрозофил, бросающихся в глаза при внешнем осмотре, выделяют много при-

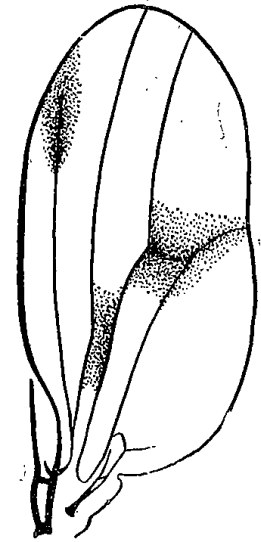


Рис. 3  
Схема строения крыла дрозофилы  
Точками показаны участки, наиболее подверженные изменчивости

знаков, связанных с окраской тела, видоизменением усиков, ног, брюшных сегментов, глаз.

Гены, ответственные за появление того или другого признака (в изученных нескольких сотнях мутаций), располагаются в определенных хромосомах, а внутри хромосомы — в определенных ее участках. Естественно, что признаки, закодированные в гомологичных хромосомах, чаще встречаются вместе (так называемые генетические группы сцепления) и признаки, которые встречаются в половых хромосомах, оказываются «сцепленными» с полом.

Проявление в фенотипе разных аллелей<sup>1</sup> одного гена делает возможным учет тех признаков фенотипа, которые можно называть фенами. Рассмотрим несколько других примеров фенов, наследственный характер которых изучен достаточно хорошо.

Красная и черная окраска двуточечной божьей коровки является парой хорошо заметных фенов. В то же время тщательные генетические исследования на одном из видов растительноядных божьих коровок показали, что здесь феном должен считаться угол наклона длинной оси пятен на покровных крыльях. Интересно, что генетический анализ тысяч особей не позволил выделить в фенотипе какие-либо дискретные признаки, связанные с формой или величиной пятен у этого вида.

У млекопитающих множество фенов можно выделить на основании изучения скелета. Мелкие изменения формы отдельных костей, формы отростков, отверстий для кровеносных сосудов и нервов, наличие отдельных дополнительных так называемых брегматических костей в черепе — все это наследственно обусловленные дискретные признаки, которые можно назвать фенами.

Издавна для человека известны отклонения от нормального строения стопы или кисти, выражающиеся в уменьшении или увеличении числа пальцев. Появление шестого пальца руки связано с одной мутацией, сцепленной с полом. В некоторых семьях этот признак прослеживается на протяжении многих поколений.

Неизвестен наследственный характер расщепления четвертого или пятого пальца у дельфина белухи. Однако с

<sup>1</sup> Аллели — формы состояния гена, вызывающие фенотипические различия и располагающиеся в одинаковых участках гомологических (парных) хромосом.

большой степенью вероятности можно предположить, что это выражение особенностей генотипа. Исследования показали, что дальневосточные и северные популяции белухи отличаются друг от друга по частоте встречаемости этого фена.

Без сомнения, любой внимательный человек вспомнит множество примеров наследственных признаков, характерных для семей своих близких или родных. Такими признаками могут быть родинки на определенных местах тела, форма бровей, носа, губ. Выпяченная нижняя губа прослеживается в роду королевского дома Габсбургов на протяжении многих поколений.

Все приводимые выше примеры касались неметрических признаков, т. е. тех, которые нельзя измерить. Среди размерных признаков также можно выделить фены. Пример с карликовым и высоким растениями гороха, взятыми Менделем для анализа наследственности, хорошо иллюстрирует этот подход. В случае количественных признаков фенами могут быть такие признаки, которые образуют два или более дискретных, не перекрывающих друг друга варианта, например высота растений от 10 до 15 см, от 17 до 25 см, от 26 до 37 см.

В настоящее время накопилось множество данных, касающихся изучения чистых линий растений и животных. Среди этих данных немало примеров существования дискретных вариаций количественных признаков. Так, например, средний вес надпочечников в линии лабораторных мышей СЗН составляет  $44,0 \pm 5,7$  мг/100 г веса тела, а в линии мышей С57ВL — только  $16,0 \pm 1,2$  мг/100 г.

Не следует думать, что фены могут быть только морфологическими признаками фенотипа. Фены могут касаться любых других признаков — и физиологических, и поведенческих. Один из интересных примеров физиологического фена — нечувствительность крыс к сильнейшему яду — антикоагулянту варфарину.

Этот фен был обнаружен в 50-х годах после успешного истребления крыс в ряде стран Западной Европы в результате массового использования варфарина. Действительно, крысы в первое время практически исчезли в большинстве районов, где применялся варфарин. Но уже через несколько лет началось распространение крыс, нечувствительных к варфарину. Оказалось, что кое-где в силу естественной генетической изменчивости в природ-

ных популяциях выжили отдельные группы особей, нечувствительные к варфарину. Подобная нечувствительность, как показали исследования, имеет разную генетическую природу и определяется по крайней мере действием трех генов. Однако эти три гена проявляются как один фен «нечувствительности к варфарину». В настоящее время крысы, нечувствительные к варфарину, широко распространены по всей Западной Европе. Это наглядный пример распространения нового адаптивного свойства под действием отбора в ответ на воздействие человека.

Описанные выше примеры касаются фенотипов животных. Но приведенные в предыдущей главе таблицы признаков, по которым вел свои исследования Н. И. Вавилов, восполняют этот пробел. Подавляющее большинство признаков у исследованных видов растений представляют собой типичные фены.

После такого предварительного обзора некоторых примеров фенотипов можно попытаться сформулировать более развернутое определение понятия «фен».

## ГЕН И ФЕН

Из приведенных примеров ясно, что можно называть феном: это дискретный, альтернативный признак, отражающий наследственные (генотипические) особенности особи.

Чтобы быть точным и последовательным, следует прежде всего сказать о самом понятии «признак». Как это бывает, самые простые, часто используемые понятия точно определить довольно сложно. В логике признаком называют «все то, в чем предметы, явления сходны друг с другом или в чем отличаются друг от друга...»<sup>1</sup>. Главное отличие фена от остальных признаков — его диагностическая ценность: по присутствию того или иного фена можно составить представление о генотипе.

Однако положение с определением фена сложнее, чем может показаться на первый взгляд. В общей форме совершенно ясно, что любой признак имеет в той или иной степени наследственную обусловленность: нет таких особенностей фенотипа, возможность появления которых не была бы запрограммирована в генотипе. Таким образом, наследственно обусловлены не только альтернативные,

<sup>1</sup> Кондаков Н. И. Логический словарь-справочник, М.: Наука, 1975, с. 477.

дискретные признаки, но и вес, и длина, и пропорции отдельных частей тела.

Однако совершенно ясно, что наследственная обусловленность размера тела чем-то существенным отличается от наследственной обусловленности цвета глаз. Генетическая обусловленность размера тела свиньи включает возможность формирования при хороших условиях борового веса в 200 кг, а при плохих условиях — весом всего в 50 кг. Этот диапазон возможных вариантов при одном и том же генотипе показывает широту нормы реакции. В ее пределах изменчивость признака контролируется условиями развития. Можно сказать, что наследуются не признаки, а норма реакции — способность к формированию тех или иных признаков при определенных условиях развития.

Тут мы подходим к интереснейшей и малоразработанной проблеме взаимоотношения гена и признака, к самой большой Terra incognita в современной биологии — проблеме наследственного осуществления.

Конечно, сложность реализации наследственной информации, работы генетического кода настолько велика, что трудно было бы ожидать однозначных и исключительно постоянных соотношений между геном и фенотипом. Иногда оказывается, что под внешне однородным фенотипом скрывается действие разных генов. Известно, например, что фенотипическое проявление мутации black и мутации ebony у дрозофилы практически одинаково — появляются мухи с черным телом. Только генетический анализ позволяет различить эти мутации, локализованные в разных хромосомах. Несколько разных мутаций могут вызывать бесхвостость домовых мышей. При внешнем анализе фенотипа исследователь сможет отметить лишь один фен бесхвостости. Эту возможность маскировки разных генов одним и тем же фенотипом всегда нужно учитывать.

Принципы полимерии (на каждый признак влияют несколько генов) и плейотропии (каждый ген влияет на несколько признаков) были известны с начала века. Это — феноменология всего процесса, наблюдаемый конечный результат. На рис. 4 схематически изображено действие этих принципов в развитии особи. Таких схем даже для не особенно полно изученных генетически видов животных и растений уже столетия тому назад можно было составить довольно много, а в наше время — сотни.

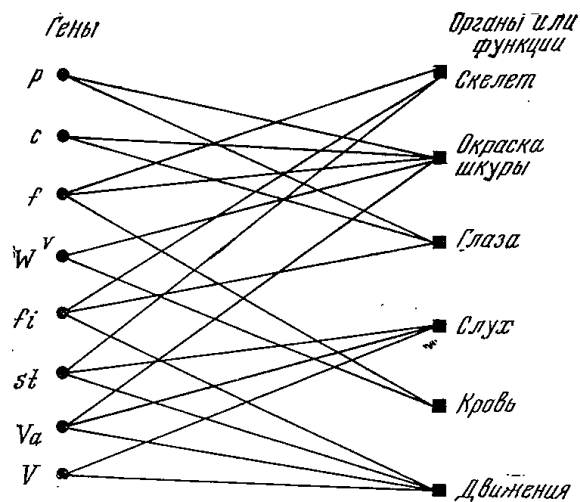


Рис. 4  
 Схема соотношения генов и признаков у домашней мыши  
*r* — красный цвет,  
*c* — альбинизм,  
*f* — согнутый хвост,  
*W<sup>v</sup>* — доминантная пятнистость,  
*fi* — беспокойное поведение,  
*st* — трясучесть,  
*V<sub>a</sub>* — переваливающаяся походка,  
*V* — вальсирующее передвижение

Подробно рассмотрим только один пример плейотропии, связанный с геном карликовости у мышей. Это рецессивный ген, определяющий развитие животных, в два-три раза меньше нормальных размеров; он возник в одном из питомников белых мышей в 1929 г. Еще до остановки роста мышей-карликов можно отличить по целому ряду признаков: тупым мордочкам, коротким ушам и хвостикам, вялости, робости, чувствительности к колебаниям температуры и другим признакам. Продолжительность жизни карликовых мышей короче: и самцы и самки стерильны.

Этот яркий пример плейотропии в действии гена интересен одной особенностью. Оказалось, что карликовых мышей можно превратить в нормальных, если хирургически вживлять в их тело (под кожу) кусочки гипофиза крысы. (Гипофиз — небольшая железа внутренней секреции, расположенная в основании мозга и регулирующая выделение практически всех гормонов.) После ряда таких операций карликовые животные преобразовались: они достигали нормальных размеров и начинали вести себя как нормальные мыши (правда, самки оставались стерильными).

Этот пример показывает, как наследственно определенные признаки могут резко измениться под влиянием среды, внешних условий. Значит, если выразиться точнее, не аллель карликовости ведет к стерильности, ранней ос-

тановке роста, стойкости к голоду и повышенной чувствительности к холоду, а действие аллеля карликовости ведет к такому изменению нормы реакции, при котором в обычных условиях развивается стерильность, рано прекращается рост, повышается стойкость к голоду и чувствительность к изменениям температуры.

Рассмотренный пример показывает также, что действие внешних по отношению к генотипу агентов способно замаскировать то или иное проявление гена. Эту возможную маскировку фенотипа, так же как и противоположный случай — возникновение псевдофенов — дискретных признаков в результате каких-то внешних вмешательств в развитие (например, травматические изменения), нужно постоянно иметь в виду. Такая всегда существующая неопределенность в выделении фенотипа — та цена, которую исследователю приходится платить природе при отказе от изучения каждого признака генетически, с применением методов скрещиваний в чреде поколений. Однако преувеличивать значение этой неопределенности для фенетического анализа не следует. Далее будет рассказано о приемах, позволяющих ослабить ее влияние при анализе конкретных данных.

Пока нет сколько-нибудь надежного сравнительного материала, позволяющего количественно оценить маскировку разных генов проявлением одного и того же фена. Однако, поскольку число признаков фенотипа практически бесконечно, а число генов у каждого вида имеет конечный характер, в будущем, при развитии фенетических методов анализа фенотипа, всегда можно найти фены, маркирующие ген либо непосредственно и однозначно, либо посредством сочетания. Но это — дело будущего.

Важнейшее значение для понимания природы фенотипа имеют работы английского генетика Г. Грюнеберга, проведенные в 50—60-х годах. Ученый сравнивал разные линии мышей (максимально однородные генетически в результате близкородственного разведения) по встречаемости мельчайших вариантов в строении скелета. Этими вариантами было развитие какого-либо отростка на костях, прохождение группы кровеносных сосудов в данном месте скелета через одно большое или несколько малых отверстий, расположение определенных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервных стволов, различные аномалии зубной системы и т. п.



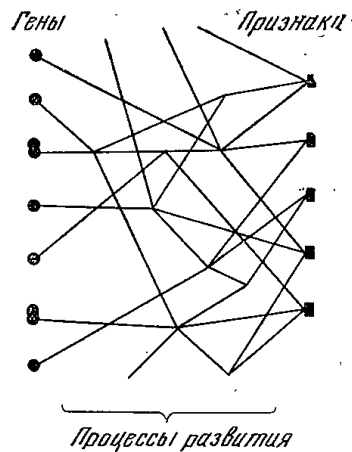


Рис. 5  
Уточненная схема взаимоотношений гена и фена

Оказалось, что все варианты относились к числу пороговых: как только в процессе эмбрионального развития тот или иной зачаток будущей структуры достигал определенной величины, осуществлялось формирование будущей структуры — возникал отросток на кости, большое отверстие разделялось перегородкой надвое и т. п. Если же зачаток структуры в эмбриогенезе не достигал этой величины, подобные признаки не появлялись у взрослого организма. Хотя на величину зачатка оказывали влияние многочисленные взаимодействующие гены и внешние факторы, решающей причиной в конце концов приходилось считать генетическую. Изученные линии мышей хорошо различались по частотам таких фенотипов, и эти различия передавались по наследству.

Теперь, после более подробного рассмотрения связи гена и фена становится ясно, что изображенная на рис. 4 схема соотношения между генами и признаками нуждается в уточнении. Эти соотношения оказываются более сложными: плейотропия и полимерия представляют собой не свойство самих генов, а являются итогом различных реакций (от простейших биохимических до сложнейших морфогенетических), управляемых генами (рис. 5). Фены представляют собой видимые, улавливаемые наблюдателем звенья таких реакций.

Обычно в качестве фенотипов описываются конечные звенья морфогенетических цепей — «конечные продукты действия генов», по выражению австрийских исследователей Бергеля и Наса (1976). Однако дискретными признаками характеризуются и отдельные этапы в процессе индивидуального развития организма. Такой подход применим к фенотипам у растений, как показано недавно работами по фенетике растений дагестанского исследователя М. Магомедмирзаева (1976—1977), который в изменчивости травянистых растений и деревьев выделяет элементарные, дискретные процессы, так называемые кванты морфогенеза.

После всего сказанного выше можно дать более полную формулировку понятия «фен». Феном называются любые дискретные альтернативные вариации признаков и свойств живых организмов, которые на всем имеющемся материале (обязательно многочисленном) далее неподразделимы без потери качества. Фены всегда отражают определенные черты генетической конституции данной особи, а своей частотой — генетическую структуру популяции и других (как более, так и менее крупных) групп особей данного вида.

### КАК НАЙТИ ФЕНЫ?

В генетике для анализа того или иного признака достаточно скрестить пару особей и по характеру распределения признаков в потомстве (на протяжении ряда поколений) точно определить особенности любого признака или свойства. Для фенетического анализа необходимо значительное число особей. Без них исследователь не сможет составить достаточно полное представление о существующих в природе дискретных вариациях, среди которых и приходится искать фены.

Опыт, накопленный при исследовании фенотипов в разных группах животных и растений, позволяет предложить следующие пути выделения фенотипов на материале природных популяций.

1. Сопоставление наблюдаемой изменчивости по отдельным комплексам признаков или свойствам (окраске, рисунку, форме отдельных частей тела, вариантам строения отдельных органов и систем и т. п.).

2. Выделение признаков, подверженных возрастным и половым изменениям. Для первичного анализа они сложны, хотя среди них тоже можно найти фены, но это — более специальная задача. Обычно такие признаки не включаются в фенетическое исследование на животных, хотя, как упоминалось выше, могут быть с большим успехом использованы у растений.

3. Выделение в общей изменчивости признаков и свойств дискретных характеристик, их анализ на дальнейшую делимость (дробимость, подразделяемость).

Предположим, что изучаются такие особенности окраски, как рисунок и цвет. Дискретность в изменчивости нужно искать именно в цветовой гамме, а не в микро-

скопически определяемых характеристиках пигмента или микроструктуре поверхности органа, вызывающего цветовые эффекты (как у чешуекрылых). Равным образом было бы неправильно свести рисунок окраски (полосы, пятна на отдельных участках тела и т. п.) к изучению, например, гистологии кожного покрова. И в том и в другом случае исследователь потеряет качество изучаемой группы признаков и перейдет к изучению совсем другой группы признаков и свойств (среди которых тоже можно искать качественные альтернативные дискретные признаки).

4. Анализ данных по генетике филогенетически близких генетически изучаемых форм. Чтобы проанализировать окраску рыжей полевки, нужно познакомиться с работами по генетике окраски других грызунов (домовая мышь, крысы и др.). Зная закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, можно считать, что общие закономерности окраски млекопитающих будут в чем-то существенном общими. За цвет покровов у млекопитающих несут ответственность шесть основных, сходных у разных видов млекопитающих генов, а за рисунок — еще несколько таких же генов. Конечно, у каждого вида несколько основных генов могут дополняться другими, их действие может в разной степени модифицироваться, но сам факт наличия гомологичных генетических основ позволяет уверенно вести фенетический анализ окраски практически всех млекопитающих.

5. Анализ косвенных данных о характере наследования отдельных признаков у данного вида (выражение признаков у родителей и потомков и т. п.).

6. Проверка правильности выделения фенотипов на природном материале. Обычно правильно выделенные фенотипы на достаточно разнообразном материале из природных популяций обязательно покажут или определенные тенденции в распространении их в пределах ареала вида, или изменение во времени (на палеонтологическом материале).

Теперь рассмотрим описанный порядок выделения фенотипов на конкретных примерах.

*Пример 1.* Цель исследования — анализ внутривидовой изменчивости окраски (цвета) покрова прыткой ящерицы для выяснения особенностей процесса микроэволюции на уровне отдельной популяции, групп популяций и всего вида в целом. Таким образом, представляли инте-

рес признаки от самого мелкого до самого крупного масштаба.

1. Изучение вариантов окраски по цвету покровов из нескольких природных популяций показало присутствие широкого спектра серо-зеленых и желто-коричневых тонов в окраске спины, бело-голубовато-зеленых в окраске брюха, бело-желтых в окраске горла.

2. Сопоставление окраски молодых и взрослых животных показало, что существуют значительные возрастные изменения окраски — окраска спины молодых однородно коричнево-серая. Кроме того, окраска брюха и горла также изменяется с возрастом. Поэтому для дальнейшего анализа использовались лишь половозрелые особи, легко выделяемые по размерам тела.

Исследование окраски самцов и самок показало сложную картину: в одних популяциях половой диморфизм в окраске спины выражался резко (самцы зеленые, самки коричневые), в других — и среди самцов и среди самок встречались коричневые и зеленые особи. Сложным оказался и признак окраски горла: как правило, самцы имели более ярко окрашенное горло (ярко-желтое или даже зеленое), но нередко встречались и самки с желтым горлом. Окраска брюха у самцов более зеленая, чем у самок, но варьировала и у того и у другого пола весьма значительно.

3. Очень широкий спектр цветовых вариаций включал первоначально восемь цветовых оттенков для окраски спины (темно-зеленый, ярко-зеленый, светло-зеленый, желтый, светло-коричневый, красноватый, коричневый, темно-коричневый) и по два-три оттенка окраски брюха и горла. Для проверки правильности отнесения той или иной особи к определенной группе окраски были составлены специальные цветовые таблицы. Однако практика применения таблиц показала субъективность восприятия разными наблюдателями выделенной первоначально цветовой гаммы. Безусловно совпадающим у всех исследователей оказалось лишь выделение зеленого и коричневого цветов в окраске спины (впоследствии в качестве очень редких вариантов были найдены «красные» — кирпичного цвета — и черные особи). В качестве дискретных признаков были выделены зеленые и коричневые тона в окраске спины, и пришлось полностью отказаться от точного учета окраски брюха и горла.

4. Имеющиеся в литературе данные по наследованию окраски у прыткой ящерицы касались менделевского характера наследования кирпично-красной окраски спины. Данные по генетике окраски ящериц другого рода (американских *Sceloporus graciosus*) показали высокую наследственную обусловленность песчано-красной окраски спины.

5. Косвенные данные по наследованию окраски в природе и эксперименте практически отсутствовали из-за значительного возрастного полиморфизма в окраске и несравнимости окраски взрослых и неполовозрелых особей. Известны наблюдения единичных черноокрашенных и молодых и взрослых особей в одних и тех же местообитаниях (это позволило предполагать их близкое родство).

6. Анализ частоты встречаемости зеленого и коричневого цвета в окраске спины у самцов и самок показал в целом определенную закономерность: на севере и самцы и самки были окрашены в коричневый цвет, на юге практически все самцы имели зеленую окраску, тогда как среди самок встречались и коричневые и зеленые особи. Иными словами, и для самцов и для самок было установлено закономерное изменение частоты встречаемости зеленой и коричневой окраски с юга на север, причем характер этой закономерности у самцов и самок отличался. Таким образом, фены окраски показали различие в масштабе крупных частей ареала вида. При анализе же внутри отдельных популяций эти признаки не дали каких-либо определенных результатов — их распределение было хаотично.

*Пример II.* Этот пример касается анализа изменчивости швов черепа гренландского тюленя. Была поставлена задача найти доказательства популяционной самостоятельности трех группировок этого вида в Северной Атлантике. Имевшийся материал включал черепа животных разного возраста (от 2 до 36 лет), добытых во всех трех предполагаемых популяциях.

1. Сопоставление всей наблюдаемой изменчивости показало, что швы бывают полностью заросшими, без каких-либо следов соединения костей, бывают хорошо заметными и разной формы (рис. 6). Кроме того, встречались черепа, у которых на правой половине швы были хорошо развиты, а на левой отсутствовали.

2. Сравнение черепов разновозрастных особей пока-

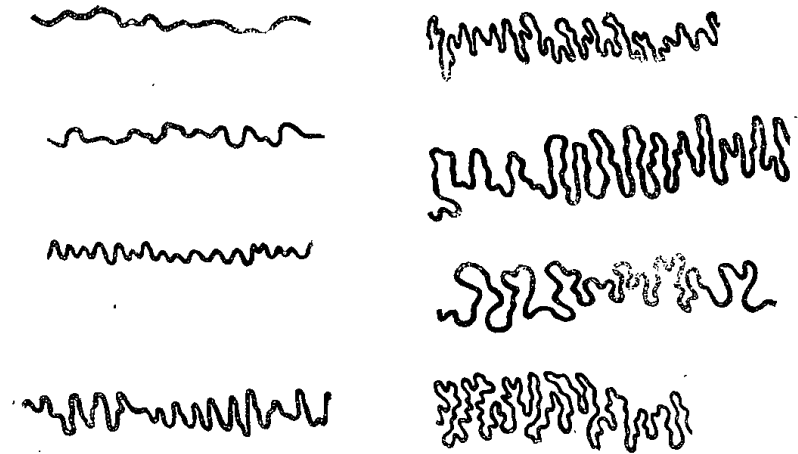


Рис. 6  
Разная форма швов в черепе млекопитающих

зало, что заращение швов не имеет прямой связи с возрастом: у самых старых животных были найдены хорошо выраженные швы, тогда как у молодых в некоторых случаях швы зарастали полностью. Половой диморфизм в развитии швов не обнаружен. Все это позволило оставить для дальнейшего анализа все первоначально выделенные признаки присутствия или отсутствия швов хотя бы на одной стороне и их формы.

3. Присутствие швов оказалось дискретным признаком: не было найдено животных с их частичным присутствием.

4. Анализ данных по генетике показал, что некоторые линии домовых мышей различались по степени заращения швов к моменту достижения половой зрелости (у всех мелких млекопитающих с возрастом швы зарастают). Из антропологии известны случаи наследственного сохранения несросшимися швов черепа в течение всей жизни. В литературе имеются данные о нахождении незаросших швов черепа у старых особей самых разных видов млекопитающих, в том числе у многих хищных — отряда, филогенетически близкого к ластоногим.

5. Данные по сравнению характера швов черепа у родителей и потомков из природных популяций отсутствовали.

6. Анализ частоты встречаемости разного типа швов в трех популяциях гренландского тюленя показал существование различий между популяцией о-ва Ньюфаундленд,

с одной стороны, и Гренландского и Белого морей — с другой. Эти различия выявлены при сравнении встречаемости незаросших швов, а не форм швов. Фен присутствия швов оказался маркером, позволяющим подтвердить самостоятельность одной из изученных популяций.

Кратко охарактеризованный путь выделения фенов на зоологическом материале применим и для работы с растениями. При выделении фенов важно обратить внимание на их достаточную многочисленность.

Для решения каких-то сравнительно простых вопросов популяционного исследования иногда бывает достаточно одного фена. Например, в тех случаях, когда фен в одной популяции присутствует в высокой концентрации, а в другой — отсутствует или присутствует в ничтожных концентрациях. В этих случаях уже можно сделать обоснованное предположение о существовании границ между исследованными совокупностями особей.

Однако опыт работы Н. И. Вавилова с разными видами растений, наш опыт работы с ящерицами, анализ наиболее успешных случаев использования фенетических методов на других видах показывает, что для надежной и полной характеристики всего диапазона пространственной изменчивости (от выделения отдельных семей до выделения подвидов) надо учитывать многие десятки (а то и несколько сотен) признаков. Тогда есть полная уверенность, что любая задача популяционного анализа будет успешно решена.

Не надо бояться потерять много времени на выделение фенов. Дело в том, что все сказанное относится именно к исследованиям какой-либо группы, ранее не изучавшейся с целью выделения признаков, которые могут быть приняты как фены. В группах, где проведены такие исследования, ситуация складывается скорее обратная. Если по какому-либо виду уже собран фенетический материал (другими исследователями, в других районах и в другое время), то каждая последующая работа оказывается способной привести ко всё более интересным и глубоким выводам. Возникает полная аналогия с выкладыванием картины из мозаики: после добавления одного-двух элементов прежде казавшиеся рассыпанными в беспорядке частицы складываются в общую осмысленную картину, проявляются сложные узоры и рисунки.

Приведем только один пример, касающийся исследо-

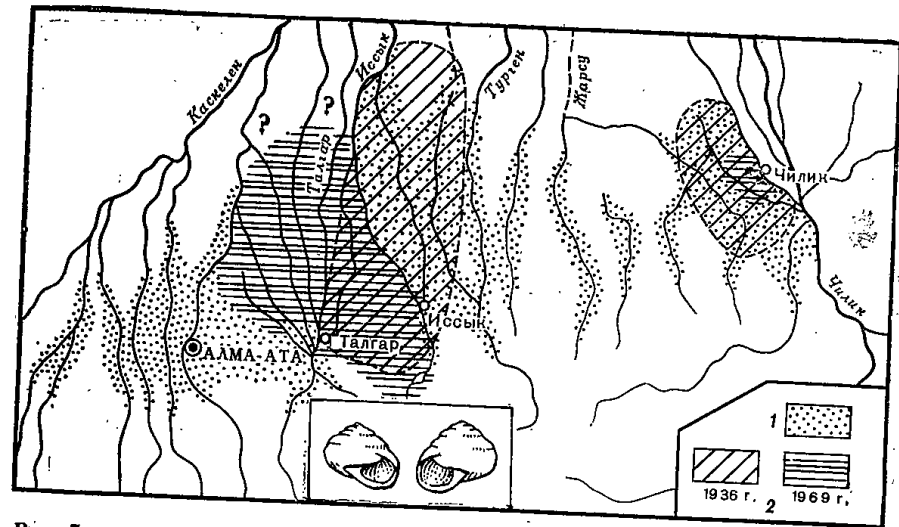


Рис. 7

Распространение право- и левозакрученных форм наземного моллюска и изменение ареала левозакрученных форм в Зайлийском Алатау на протяжении 30 лет (с 1936 по 1969 г.)

1 — правозакрученные моллюски, 2 — левозакрученные

ваний фена — левозакрученности раковин у наземных легочных моллюсков (*Fruticicola lantzi*) в предгорьях Зайлийского Алатау. Левозакрученность — типичный фен, имеющий у всех изученных других видов моллюсков моногенную основу. Распространенность этого фена в популяциях Средней Азии первоначально изучена в конце 30-х годов, повторно — в конце 60-годов. Оказалось, что в одной группе популяций территория, занятая особями с этим феном, во много раз сократилась, а в другой — сдвинулась на несколько десятков километров (рис. 7). Каждое новое исследование этого интересного природного эксперимента будет все более простым и в то же время информативным, позволяя выяснять динамику генетического состава популяций.

#### МАСШТАБ ФЕНОВ

Фены могут быть разного масштаба. Есть фены, своим присутствием маркирующие отдельные особи и самые мелкие из возможных естественных группировок — потомство одной пары родительских особей. Такими «семейными» фенами были и выпяченная губа Габсбургов, и ненормальный палец на руке у герцогов Шрюсбери.

На сравнительно небольшой площади в несколько квадратных километров было просмотрено несколько тысяч особей прыткой ящерицы. При этом отмечались все встречавшиеся особенности окраски (рисунка), а также форма и расположение шитков на голове и других участках тела. Всего учитывалось в полевых условиях несколько десятков признаков, среди которых, как мы предполагали, могли быть и фены. Среди значительного числа просмотренных особей только у трех был найден наданальный шиток в виде пятигранника особой формы. И все эти три особи были пойманы на расстоянии нескольких метров друг от друга. Единственное возможное объяснение этого — предположение, что наданальный шиток оказался признаком семейного масштаба.

По сочетанию и форме отдельных пятен на голове, горле и брюхе зоологи научились «узнавать в лицо» отдельных ласок. Недавно выяснилось, что по расположению вибрисс на морде можно даже издали узнавать львов в природе.

Один из замечательных примеров семейных фенов описан у кашалотов. Среди более чем 5 тыс. просмотренных особей были добыты две самки с совершенно одинаковым рисунком, ни до того, ни после того не встреченным, — резкая поперечная белая полоса на боку тела (рис. 8). Эти самки были добыты вместе, из одной группы. У одной из самок оказался эмбрион с точно таким же характером окраски. Эта замечательная находка сразу же дала возможность решить задачу по биологии кашалотов, до того времени остававшуюся предметом жарких споров среди специалистов. Она показала, что самки, входящие в гарем — группу из 10—30 самок с двумя-тремя крупными самцами, могут быть родственниками, а весь гарем — семейным объединением. Находка же матери и детеныша с одинаковым редким рисунком, указывающим на наследственную природу этого признака, позволила говорить о нем как о настоящем фене.

Итак, самые мелкие, индивидуально специфические, редкие вариации каких-либо признаков дают в руки исследователя фены семейного порядка.

В любом достаточно обширном исследовании можно обнаружить и фены большего масштаба. У животных это будут фены, маркирующие думы, — группы, состоящие из нескольких семейных группировок (или еще более круп-

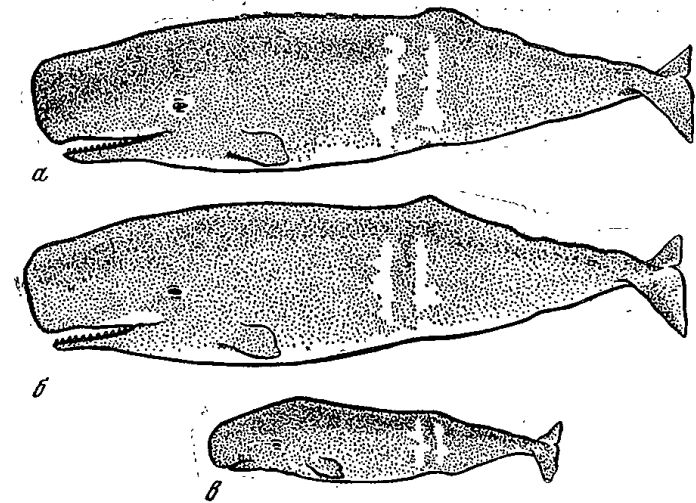


Рис. 8

Пример фенов окраски семейного масштаба у кашалотов, добытых из одной группы (гарема)

а, б — две взрослые самки, в — предродовой эмбрион

ные и сложные), занимающие определенное пространство внутри популяции, сохраняющие относительную самостоятельность на протяжении жизни немногих поколений. Такие группировки были найдены у прыткой ящерицы на Алтае: несколько из учитываемых фенов показали различную концентрацию в разных долинах между соседними холмами. В других случаях исследователи находили статистически достоверные различия по распространенности разных фенов для групп особей внутри популяций у ряда мышевидных грызунов и других видов животных.

В следующей главе мы проанализируем примеры выделения отдельных популяций и групп популяций по частоте распространенности разных фенов. Крайние случаи такого рода — фены видового и более крупного масштаба.

Можно заметить, что редкие фены позволяют, с одной стороны, различать какие-то очень мелкие группы особей внутри популяции, а с другой стороны — достаточно крупные группы. Например, фен совершенно черной окраски тела (полный меланизм) встречен у прыткой ящерицы на Калбинском Алтае и в окрестностях Барнаула. Этот фен одновременно позволяет различать думы и всю большую группу алтайских популяций вида.

Фены, встречающиеся со средней или высокой концентрацией, видимо, пригодны лишь для сравнения достаточно большого числа групп особей.

Итак, фены бывают разного масштаба — от индивидуальных и семейных до видовых. Возможно, они объединяют и несколько видов: в палеонтологическом материале, где фены могут характеризовать отдельные небольшие ветви древа жизни.

### НЕСКОЛЬКО ПОДРОБНЕЕ О ФЕНАХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Все сказанное выше относилось к общим принципам выделения фенов. Теперь же посмотрим с фенетической точки зрения только на одну-единственную группу животных — на млекопитающих. В недалеком будущем, несомненно, атласы фенов по разным группам животных и растений окажутся необходимой принадлежностью многих лабораторий. Пока таких атласов нет, и приводимый ниже перечень вероятных (или уже обнаруженных) фенов в разных системах органов млекопитающих позволит составить более полное представление о возможностях фенетического подхода.

Ниже перечисляются группы признаков, наследственная обусловленность которых подтверждена либо экспериментально в генетических исследованиях, либо косвенно — данными о маркировании ими различных групп особей внутри вида.

*Форма и размер тела.* Главные дискретные вариации — карликовость и гигантизм, укороченные конечности (пример со знаменитой анконской овцой, приводимый в «Происхождении видов» Ч. Дарвином), «повернутый нос», резкое укорочение и удлинение морды, головы, короткохвостость и бесхвостость, потеря отдельных пальцев, слияние пальцев на передних и задних конечностях, добавочные пальцы. По форме тела сейчас можно выделить несколько десятков фенов.

*Окраска.* Шесть главных и много дополнительных генов влияют на цвет покровов млекопитающих, определяя появление многих десятков дискретных признаков по цвету. Не менее 10 генов связаны с пятнистостью и полосатостью. В целом на хорошо генетически изученных объектах (мышь, крыса, кролик) показано наличие нескольких сотен дискретных признаков окраски, которые

могут считаться фенами (рис. 9). Среди них пятна разного цвета, оттенка, формы и размера: светлые на темном фоне, темные на светлом фоне, с резкими границами, расплывчатые, с цветной границей, мелкие и крупные, округлые и угловатые, сложной формы (крестообразные, сердцевидные, лирообразные, звездочки, кольца, розетки и т. п.); окраска головы: черная, белая, светлый верх — темный низ («барсучий тип»), темный верх — светлый низ (есть порода овец, у которых сочетание двух последних типов окраски при скрещивании дает черноголовость), окраска типа маски («очки»); уши: темные, светлые, темные или светлые на кончиках; темная макушка, темные и белые пятна на щеках; белый клочок волос на лбу; темные пятна около ушей, «звездочка» на лбу; поседение волос до наступления зрелости и т. д.

Строение волосяного покрова: локоны на спине, завитки шерсти на плечах и бедрах, отсутствие волос на определенных участках тела; очень длинные волосы, пучки волос на ушах, длинные волосы пучками по всему телу, «плюшевый» волосяной покров без остевых волос, волнистость, закрученные и изогнутые вибриссы — вот лишь некоторые из дискретных признаков, касающихся волосяного покрова черной крысы. Можно предположить, что по особенностям строения волосяного покрова у разных млекопитающих можно выделить около сотни фенов.

*Производные кожного покрова.* В и б р и с с ы. По особенностям расположения и встречаемости вибрисс известны десятки вариантов у каждого из изученных в этом отношении видов. У крупных хищных расположение вибрисс — один из удобных признаков для индивидуальной идентификации.

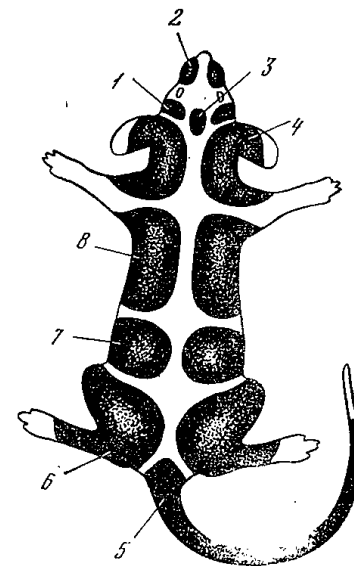


Рис. 9  
Зоны действия отдельных генов и групп генов (1—8), определяющих появление разных вариантов окраски покровов млекопитающих



**Млечные железы.** Известно много дискретных вариантов расположения и числа сосков млечных желез у млекопитающих, чешуйчатости хвоста у грызунов, папиллярных узоров у человека и приматов; варианты в расположении подошвенных бугорков и в папиллярных узорах носового зеркала у копытных.

В целом среди особенностей кожного покрова можно выделить наверное 500—700 фенотипов.

**Скелет.** Среди особенностей скелета можно найти немало фенотипов: множество мелких вариаций черепа (сотни вариантов на достаточно крупных черепах), зубной системы, которую условно рассматриваем в этом разделе (в частности, у человека — пока наиболее изученной, хотя и не наиболее сложной — выделяется около 400 вариаций, множество из которых, видимо, является фенотипами; особенности строения зубов грызунов позволяют выделить десятки фенотипов), скелет переднего и заднего поясов конечностей, осевого скелета. Во всех участках скелета уже выделены сотни наследственных изменений. В целом среди наследственных особенностей скелета можно выделить не меньше нескольких сот фенотипов.

**Пищеварительная система.** Форма, число и расположение разного типа вкусовых сосочков на языке дают десятки вариантов. Дискретна изменчивость формы долей печени, поджелудочной железы, желчного пузыря и желчных протоков (вплоть до отсутствия пузыря — признак, обычный для внутривидовой изменчивости у многих видов). Варьируют граница между роговым и железистым эпителием передней и задней кишки, форма складчатости железистого эпителия на разных участках кишечной трубки и т. п. Пищеварительная система сравнительно мало изучена с фенотипической точки зрения, но можно предполагать возможность выделения 100—150 фенотипов.

**Мышечная система.** Внутривидовая изменчивость мышечной системы практически не изучена, однако все без исключения исследования на достаточно большом материале показали удивительное разнообразие в строении и топографии даже самых обычных и хорошо развитых мышц. В будущем возможно выделение многих десятков фенотипов.

**Дыхательная система.** Дольчатость легких (на примере популяции котиков показано, что эти фенотипы пригодны для межпопуляционного уровня), ветвление бронхиального дерева, легочного артериального дерева, строение

дивертикулов гортани и носовых проходов показывают наличие дискретных вариаций. В дальнейшем возможно выделение многих десятков фенотипов.

**Мочеполовая система.** Дискретные варианты топографии почек и надпочечников (в случае дольчатых почек для особенностей объединения отдельных долек), впадения мочеточников, рисунка эпителия, выстилающего мочевого пузыря, формы и расположения os penis и os clitoridis, складчатости влагалища, формы семенников и яичников. В этой системе можно выделить многие десятки фенотипов.

**Нервная система и органы чувств.** Известны дискретные варианты окраски и аномалии строения глаз (не менее 20—25 различных фенотипов), строения ушной раковины (десятки фенотипов только у человека); варианты топографии отдельных нервных стволов и сплетений (все без исключения исследованные серии показывают огромную изменчивость). Нервная система мало изучена фенотипически, и пока возможно выделение нескольких десятков фенотипов.

**Кровеносная система.** Известно огромное число наследственных вариантов топографии крупных и мелких кровеносных стволов (артерий и вен) в разных частях тела; изменчива форма и топография селезенки. Кровеносная система наряду с системами органов кожного покрова и скелета — одна из наиболее перспективных с позиции фенотипического исследования и потенциально содержит сотни сравнительно легко обнаруживаемых фенотипов.

**Карิโอтип.** Большое число вариантов известно для строения хромосомных наборов: внутривидовой хромосомный полиморфизм характерен, как показывают многочисленные исследования, видимо, для всех без исключения видов млекопитающих.

В общей сложности у млекопитающих сейчас известно не менее двух-трех тысяч наследственно детерминированных морфологических дискретных признаков — фенотипов. Несомненно, с развитием фенотипического подхода число этих признаков будет стремительно расти и может составить тысячи для каждой системы органов.

О реальной возможности такого резкого увеличения числа фенотипических признаков говорит ситуация, сложившаяся с биохимическими признаками («биохимическим фенотипом»), как все чаще совершенно точно называются

картины, получаемые при биохимическом исследовании методами электрофореза, иммунологическими и другими). Еще 30—40 лет назад были известны единичные биохимические признаки, подверженные внутривидовой изменчивости, сегодня известны многие сотни таких признаков у многих видов.

Большое число фенотипов должно быть обнаружено при популяционно-физиологических исследованиях. Вот несколько из множества подобных примеров. В результате направленной селекции получены линии крыс с высоким и низким кровяным давлением; эти различия связаны с вариациями одного гена, контролирующего синтез кортикостерона. Известны дискретные генетические вариации в содержании гормонов роста, гонадотропинов, инсулина, вазопрессина, катехоламина, простагландина и многих других гормонов у целого ряда видов млекопитающих. Сейчас такие исследования ведутся все шире, и, по-видимому, в области физиологии можно в ближайшие годы ожидать выделения нескольких десятков, а может быть, и сотен фенотипов.

Значительно больше фенотипов уже сегодня выделяется в поведении млекопитающих. Развитие этологии показало такое разнообразие мельчайших наследственных вариантов поведения, о котором еще сто лет назад даже трудно было предполагать. (Впрочем, всем хорошо известны врожденные мельчайшие особенности человека, передающиеся из поколения в поколение, — походка, характер жестов и т. п.). Все больше накапливается данных по фенотипам голоса млекопитающих.

Итак, если к упомянутым выше группам морфологических фенотипов добавить биохимические, физиологические и этологические фенотипы, окажется, что сегодня в распоряжении исследователей имеются тысячи точных признаков. Выбор нескольких десятков из них для конкретного популяционного исследования сейчас возможен практически для любого из видов млекопитающих.

#### АДАПТИВЕН ЛИ ФЕН?

В той или иной форме этот вопрос, вынесенный в заголовок раздела, встает почти всегда при рассказе о работах в области фенетики. Выше уже шла речь о фенотипе левозакрученности у одного из видов наземных моллю-

сков. Оказалось, что особи, несущие этот фенотип, отличаются по характеру потребления энергетических запасов. Это говорит о том, что левозакрученность — не нейтральный признак и находится под контролем естественного отбора. Недавно свердловские зоологи показали, что различия между бесполосыми и полосатыми формами у других видов того же рода четко соответствуют различиям по интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  при дыхании.

Работ подобно рода можно привести много, и все они позволяют прийти к общему заключению: во всех специально исследованных случаях особи — обладатели разных фенотипов всегда обнаруживали те или иные адаптивные различия. Фенотип красной окраски у двуточечной божьей коровки каким-то образом связан со способностью лучше переносить холод во время зимовки, а фенотип черной окраски — с более интенсивным размножением летом. Фенотип желтой окраски у калифорнийской полевки связан с лучшей выживаемостью при низкой температуре, а также с лучшим размножением при питании зеленым кормом (а не семенами), чем у особей с типичной серой окраской. Фенотип серой окраски у американской лягушки-сверчка связан с устойчивостью организма к потере влаги и лучшей сопротивляемостью некоторым инфекциям и т. д.

Принцип плейотропии — действие одного гена на многие признаки — означает, что между особями, несущими разные фенотипы, должны существовать многочисленные различия в биологических признаках и свойствах. Наверное, некоторые фенотипы могут иметь и непосредственное адаптивное значение. В других случаях фенотипы имеют косвенное адаптивное значение, будучи связанными в развитии организма с какими-то важными биологическими признаками и свойствами.

Косвенным, но достаточно определенным подтверждением адаптивного характера фенотипов являются данные по сочетаниям различных дискретных вариантов структуры жевательной поверхности зубов рыжей полевки. Пять вариантов строения третьего верхнего и четыре варианта строения первого нижнего коренных зубов этого вида, выделенные саратовскими зоологами, теоретически могли бы дать 400 сочетаний. Однако в большой серии изученных особей было найдено немногим более 10% от этого числа. Если бы выделенные варианты строения были без-

различны для организма, то можно было бы ожидать самых разных сочетаний. Но это не так, и, видимо, большая часть сочетаний оказывается неблагоприятной для организма.

Другой важный показатель адаптивной «небезразличности» фенотипов — удивительное постоянство их частоты в природных популяциях. Сравнение частоты некоторых фенотипов рисунка спины у прыткой ящерицы в сборах, произведенных в одном и том же месте, но с промежутком в 70 лет, показало ее стабильность. Есть много других примеров сохранения постоянной частоты фенотипов (линейных различий) на протяжении десятков поколений у многих видов дрозофил, лабораторных мышей, кроликов, крыс и практически любых лабораторных животных и других животных, разводимых в неволе, равно как среди культурных растений и домашних животных. Если бы фенотипы, характеризующие все эти генетически более или менее однородные совокупности особей, не имели адаптивного значения, то трудно было бы представить себе их поддержание в стабильном состоянии даже на протяжении немногих поколений.

Важно подчеркнуть, что незнание конкретного адаптивного значения данного фенотипа не может служить препятствием для его использования в качестве признака — маркера природных группировок особей. Этот вывод методически важен, так как позволяет не отвлекаться на изучение конкретных адаптаций, которые, кстати говоря, никогда не могут быть изучены полностью. Этот вывод, звучащий, может быть, несколько неожиданно, неизбежно следует из ограниченности нашего познания в любой данный момент времени. Ограничусь только одним примером.

Долгое время считалось, что крылья летучих мышей являются только органом полета. Но вот точные наблюдения в природе показали важную роль крыльев у летучих мышей как сачка во время ловли добычи. Вскоре выяснилась огромная роль крыльев летучей мыши в терморегуляции: это единственные большие не покрытые мехом участки тела и они значительно охлаждаются во время полета. С другой стороны, животное может таким образом складывать крылья во время отдыха, что образуется как бы дополнительный кожистый термоизоляционный покров. Итак, у крыльев летучей мыши есть функ-

ция полета, сачка, разнообразные функции терморегуляции. Казалось бы, и все. Но физиологи напомнили, что кожа млекопитающих — это орган, в котором происходит синтез витамина D, и этот процесс идет лишь под влиянием солнечного света. Может быть, большие крылья с их огромной поверхностью кожи в какой-то степени компенсируют летучим мышам недостаточную выработку витамина D, ведь солнечный свет обычно не попадает на них, поскольку все эти животные сумеречные или ночные. В будущем наверняка выяснятся еще какие-то функции их крыльев. И этот процесс углубления познания будет идти бесконечно, параллельно нарастанию суммы знаний о строении и функционировании всего живого вообще.

Ситуация, описанная в примере с летучими мышами, иллюстрирует принцип мультифункциональности любого органа или структуры — заведомого наличия множества функций у каждого органа или части тела в организме любого существа. Но раз это множество никогда не будет исчерпано нашим познанием, не ошибочным ли (точнее, нужным ли) является требование предварительно выяснить адаптивное значение того или иного фенотипа и лишь после этого использовать такой признак в исследованиях?

Для изучения природных совокупностей особей с помощью дискретных признаков-фенотипов нам достаточно общего знания того, что любой признак организма — и фенотип в том числе — должен иметь то или иное непосредственное или опосредованное адаптивное значение.

\* \* \*

Теперь, когда читатель знаком и с примерами фенотипов, и с основными свойствами фенотипов как дискретных, наследственно обусловленных признаков, и с особенностями выделения фенотипов, нужно, наконец, рассказать о том, что же можно выяснить в природе с помощью фенотипов.

## ПУТИ ИЗУЧЕНИЯ ФЕНОФОНДА

Понятие «фенофонд» родилось в нашей стране. В московской школе генетиков, возглавляемой Н. К. Кольцовым, и в ленинградской школе, возглавляемой Ю. А. Филипченко, в 20-х годах интенсивно шло обсуждение популяционно-генетических вопросов. В этих группах генетиков, как вспоминает Н. В. Тимофеев-Ресовский, и появилось впервые слово «фенофонд». Возможно, что решающую роль в этом сыграл А. С. Серебровский, который в 1927 г. ввел понятие «генофонд».

Фенофонд — сумма фенотипов какой-либо совокупности особей. Число аллелей — конечная величина, она зависит от числа генов, число же признаков практически бесконечно (всегда можно увеличить это число — оно зависит от желания и настойчивости исследователя). Поэтому всякое изучение фенофонда будет всегда лишь приближением к установлению аллелофонда как суммы всех аллелей.

В этой главе будут рассмотрены способы выражения фенофонда и два главных направления фенофонда: изучение пространственной структуры и динамики генетического состава популяции. Другими словами, речь пойдет об изучении элементарной эволюционной структуры и действия различных элементарных эволюционных факторов. В заключение будет сказано о различных способах описания фенофонда.

## ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ

Выше неоднократно подчеркивалась важность точной характеристики элементарной эволюционной единицы — популяции. Одна из самых важных популяционных характеристик — пространственная структура популяции. От того, на какие группы особей делится все популяционное

население, в каких отношениях находятся между собой эти группы особей, зависит в значительной степени распространение генетической информации в пределах всей популяции, скорость эволюционных изменений и все остальные микроэволюционные события.

До появления фенетического подхода о структуре популяции судили в основном по экологическим наблюдениям — характеру распределения особей в пространстве. (Он определялся либо мечением и отловом меченых животных, либо длительным наблюдением за определенными животными, либо совсем уж косвенными методами вроде анализа содержимого желудков особей, добытых в разных биотопах.) Фенетика путем использования признаков-маркеров генотипического состава позволяет выяснить структуру популяции с неизмеримо большей точностью при, как правило, значительно меньшей затрате усилий. Рассмотрим несколько характерных примеров.

Изучение строения кисти белух позволило автору этих строк описать несколько десятков вариантов расположения запястных косточек. Некоторые варианты были очень похожими, другие — резко отличались. Совершенно случайно, просматривая свои зарисовки в полевом дневнике, я обнаружил, что у белух, пойманных в одном стаде, строение кисти имеет гораздо больше сходных черт, чем у особей из разных стад. Специальный анализ подтвердил это наблюдение: небольшие стада белух, включавшие в основном самок и молодежь всех возрастов с одиночными взрослыми самцами, оказались удивительно сходными по этому признаку группировками. Строение запястья белухи с фенетической точки зрения не менее точно, чем, например, сросшийся палец, передающийся по наследству. Нет никакого сомнения, что все основные варианты строения запястья строго генетически детерминированы. Значит, группа белух со сходным строением кисти представляет собой что-то вроде семейного объединения. Только так можно понять выявленное фенетическое сходство. Изучение кисти белух стало первой в мире работой по китообразным, показавшей семейный характер организации стад дельфинов. В такую большую семью входят все дочери одной старой самки и их дети. С наступлением половой зрелости самцы уходят из семьи и объединяются в отдельные самцовые косяки, большую часть года держащиеся отдельно от семейных

стад. Самцы приходят в такую семью только на период размножения. Семья, видимо, возглавляется старой самкой, так что у этого вида дельфинов существует настоящий матриархат.

Хотя выделенные морфологические типы строения кисти, конечно же, не могут быть названы фенами (это сложные признаки), но фенетический подход здесь проявился в полной мере и дал возможность сделать выводы, которые были бы невозможны с применением любых других методов (разве что длительное мечение и наблюдения за этими животными на протяжении десятков лет дало бы такой же результат).

Другой пример описан американским биологом Р. Силандером в 1970 г. и связан с обыкновенными домовыми мышами. На старой птичьей ферме в Техасе в большом сарае размером 20×60 м, заваленном птичьим пометом, живет более 3000 мышей. С помощью электрофореза исследовалось наличие в крови каждой из 826 пойманных особей наследственных вариантов четырех различных белков (энзимов). Надо сказать, что изучалось около 30 энзимов, но большая часть не показала каких-либо различий внутри популяции этого сарая (хотя многие из них при сравнении популяций мышей из разных районов США обнаружили согласованную географическую изменчивость).

В результате исследования выяснилось, что все мышье население в помещении одного сарая, где, казалось бы, животные должны свободно перемещаться, совершенно четко подразделяется на ряд фенетических группировок. Выделенные фенетические группы указывают на генетическую неоднородность населения мышей всего сарая и генетическое родство мышей внутри выделенных мелких групп. Эти мелкие однородные группы обладают сходными генетическими особенностями, и внутри них осуществляется высокая степень панмиксии. В каждой такой группе оказалось от 6 до 80 особей мышей.

В работах саратовского исследователя Н. И. Лариной показано, что по концентрации и наборам фенов черепа различается население полевков двух стоящих рядом на поле стогов. Видимо, это тоже группировки, состоящие из немногих вместе обитающих родственных семей.

Сейчас подобных работ появилось уже немало. По

концентрации фенов черепа различаются группы рыжих полевок, живущие в сплошном лесу на расстоянии в несколько десятков метров друг от друга. По такому же признаку различаются группы мышей, живущие в разных частях больших зданий; группы черных крыс из соседних домов в некоторых городах Индии хорошо различались по частоте встреч пятнистых особей и т. д.

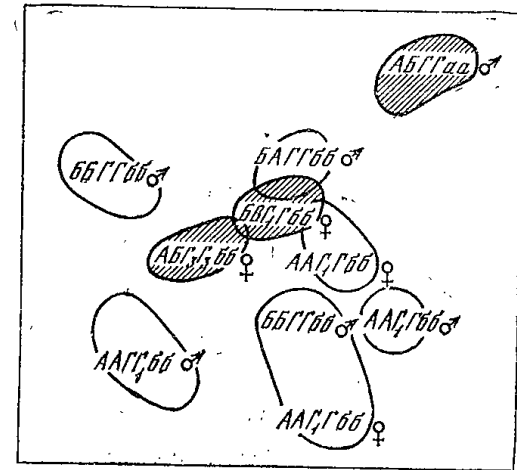


Рис. 10  
Индивидуальные участки десяти желтогорлых мышей с разными фенетическими формулами в горном буковом лесу в окрестностях г. Дилижана (полевение в тексте)

Можно сказать, что у всех изученных млекопитающих в состав популяции входят сравнительно немногочисленные группы особей, состоящие из немногих вместе обитающих родственных «семей», объединенные генетическим родством. Для таких групп у разных видов предлагались самые различные названия, но чаще используется термин «дем».

На этих примерах видно, что фенетика позволяет раскрыть генетическую структуру популяции, показывает, на какие группы делится все население.

В некоторых случаях фенетическое исследование позволяет спуститься еще ниже по иерархической лестнице внутрипопуляционных объединений и уловить характеристики типа «брат — сестра» или «родители — дети». Одно из таких исследований проведено Н. И. Лариной. На рис. 10 показано положение в момент поимки в ловушки десяти желтогорлых мышей, живущих на участке горного букового леса в окрестностях Дилижана (Армения) и фенетические формулы (фенокомплексы) зубной системы. По характеру индивидуальных фенокомплексов можно выде-

лить среди этих животных группу из семи зверьков, с большой степенью вероятности представляющих собой семью — родителей и детей.

Яркий пример выяснения генетических отношений близких «родственников» в природных популяциях приведен в предыдущей главе. Он касается фенотипов окраски кашалотов, что позволило выделить двух сестер в одном «гареме» (см. рис. 8). В других главах этой книги читатель найдет ряд примеров такой структуры популяции с помощью выделения и описания отдельных фенотипов и фенотипических комплексов.

Возможности для индивидуального фенотипического опознавания животных гораздо шире, чем это принято думать. В Слимбридже (Англия) — центре по изучению водоплавающих птиц — по рисункам на клюве удается различать «в лицо» более тысячи малых лебедей, собирающихся здесь на зимовку! Благодаря такому опознаванию удалось выяснить, что на небольшой территории этого заповедника обитает не менее семи родственных групп зимующих птиц.

Изучая более крупные, чем демоны, объединения особей, фенотипика позволяет выявлять генетически связанные между собой группы демонов, вплоть до выделения популяции. В Институте биологии развития им. Н. К. Кольцова получен материал по фенотипике прыткой ящерицы, представляющий собой пока еще редкий пример проведенного с самого начала последовательного фенотипического исследования, направленного на изучение типичных микроэволюционных ситуаций в природе. В одной из популяций на Западном Алтае нами было просмотрено по 40 фенотипам окраски несколько тысяч ящериц (с точной привязкой каждого животного к определенному месту поимки). Были найдены фенотипы, распространенность которых характеризовала две-три соседние норки (видимо, объединения типа «брат—сестра»). Были найдены фенотипы, характеризующие отдельные небольшие ложбинки с населением в несколько десятков или немного сотен особей (видимо, демоны), и фенотипы, позволившие выделить три-четыре таких дема.

Все эти примеры показывают, о какой структуре популяции позволяет говорить фенотипический подход: он выявляет ее пространственно-генетическую структуру. Принципиально важно и то, что фенотипика дает уникаль-

ную возможность исследования генетической структуры природных популяций (в дополнение к давно и успешно исследуемой экологами пространственной структуре).

Однако было бы неправильно как-либо разрывать экологию и фенетику в изучении структуры популяции: одно лишь фенотипическое исследование не даст достаточно полного представления о популяционной структуре. Так, например, экология показывает, что выделяемые фенотипически демоны у мелких позвоночных существуют одно-два поколения — до сезона массового осеннего размножения в наших широтах. Затем волна молодых мигрирующих особей заполняет всю территорию популяции, и формируются новые демоны, которые будут существовать до следующей волны численности. В изучении структуры популяции фенотипика идет рука об руку с экологией.

Тем не менее не надо забывать, что конечная цель такого исследования — понимание генетических процессов в природных группировках особей, выяснение тех реальных потоков генов, которые соединяют разные генофонды отдельных групп в единый, устойчивый на протяжении множества поколений популяционный генофонд — главный объект микроэволюционных изменений.

#### ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ

В начале этой книги подчеркивалось, что одна из важнейших задач современного популяционного исследования — получение материалов по самым разнообразным эволюционным ситуациям в природных популяциях, в частности, данных по действию и взаимодействию элементарных эволюционных факторов. При выявлении особенности и интенсивности действия этих факторов фенотипика может быть очень полезной.

Первый путь — выяснение действия естественного отбора методом сравнения концентрации каких-то фенотипов в разные моменты жизни одного и того же поколения. Если особь родится с каким-то признаком, который далее в течение онтогенеза не меняется (число и расположение чешуй, жилкование крыльев у насекомых, кожный узор у приматов и т. п.), то можно сравнивать распределение этого признака у различных особей на разных стадиях онтогенеза (например, у взрослых и новорожденных). В ряде случаев удается уловить заметный сдвиг в частоте встречаемости этого признака.



Несколько лет назад свердловский зоолог В. Г. Ищенко изучал частоту встреч разного рода отверстий для выхода кровеносных сосудов и нервов в черепе песцов, добытых на п-ове Ямал. Из изученных десяти фенотипов у трех (касающихся вариантов расположения предглазничного отверстия) обнаружены статистически значимые изменения частоты разных фенотипов между сеголетками и годовалыми песцами внутри одного поколения. Сходные возрастные изменения в ряде других признаков черепа найдены тем же исследователем и у горностая.

По таким сдвигам можно уловить естественный отбор. В самом деле, как мог возникнуть такой сдвиг? Только в результате устранения части особей, которые могли быть уничтожены врагами, погибнуть от болезней и т. д. Если бы число погибших было относительно одинаково у всех особей с разными характеристиками, никакого сдвига в частоте признаков не обнаружилось бы. Сдвиг же указывает на действие естественного отбора. (Хотя, конечно, он не может выявить конкретную причину гибели тех или иных особей.) Этот пример — как раз такое уравнение с одним неизвестным, о котором должен мечтать каждый биолог-исследователь в своей работе, когда из множества фактов и действий можно вычленить единственное объяснение<sup>1</sup>.

Приведенный выше пример с изменением встречаемости фенотипов на протяжении жизни одного поколения не единичен. Интересен анализ различий в частоте фенотипов полосатости и пятнистости в одном и том же поколении остромордых лягушек. Этот анализ, проведенный несколько лет назад в Институте экологии растений и животных АН СССР под руководством С. С. Шварца, показал на

<sup>1</sup> Отступая от хода изложения, следует сказать, что самая обычная методическая ошибка в любом творческом процессе состоит в том, что исследователи размышляют над «уравнением со многими неизвестными». Такие уравнения не имеют однозначных решений, поэтому попытки их точного решения бессмысленны. В любом исследовании надо стараться составить уравнение с одним или двумя неизвестными (уравнение с двумя неизвестными имеет ограниченное число решений, и над этим ограниченным числом решений иногда интересно подумать). Практический вывод из этого рассуждения прост: если в наших биологических конструкциях и гипотезах получается более чем два неизвестных, их необходимо упрощать и делать более строгими, доводя число неизвестных до одного-двух. Иначе вся работа будет напрасна и определенный ответ получить будет невозможно.

существование дифференцированной смертности особей — носителей разных фенотипов. Экологический анализ необычной природной обстановки на протяжении двух лет исследования позволил определить направление естественного отбора — создание скорости развития и понижения чувствительности к заморам.

Таков один из путей изучения естественного отбора фенетическими методами: сопоставление фенетических характеристик разных фаз онтогенеза внутри одного поколения.

Один из возможных путей изучения действия естественного отбора открывается при условии выяснения определенного адаптивного значения того или иного фенотипа. Конечно, полностью все адаптации даже одной структуры нам никогда не станут известны, но в ряде случаев можно уверенно предполагать, что мы знаем главные адаптивные значения органа или структуры.

Примером такого анализа отбора может служить исследование, выполненное на одном из видов североамериканских мышевидных хомячков *Peromyscus*. Эти животные являются в Северной Америке экологическим аналогом наших полевков. Изучение полиморфизма покровов показало, что есть коричневые и палевые особи. Из генетического эксперимента следовало, что фенотип палевой окраски — рецессивный признак и он не должен бы присутствовать в природных популяциях в таких высоких концентрациях, в которых он встречается. Было выяснено, что фенотип палевой окраски связан с большей продолжительностью жизни и более успешным размножением. Поэтому, несмотря на то что фенотип палевой окраски рецессивный признак, он поддерживается в высокой концентрации естественным отбором. Зверьки, живущие на темной поверхности почвы, лучше защищены темной, покровительственной окраской, и светлые, палевые формы истребляются хищниками сильнее. Но светлые зверьки обладают большей продолжительностью жизни и поэтому оставляют больше потомства; поддерживается их концентрация на высоком уровне.

Еще более наглядным примером фенетического исследования действия отбора в природе является полуэкспериментальное исследование американского биолога Л. Брауна, проведенное на домашних мышах зернового склада в американском штате Миссури, результаты кото-

рого были опубликованы в 1965 г. Ученый обнаружил редкую мутацию — «желтая окраска + красные глаза» в удивительно высокой концентрации — до 30%. Генетические исследования показали, что эти признаки характеризуют гомозиготное состояние одного из рецессивных генов. Затем на протяжении трех месяцев в это хранилище было запущено несколько кошек: они выловили всех до единой желтых мышей (такие светлые мыши были более заметными и скорее попадались к ним в лапы). Однако уже через семь месяцев после удаления кошек в популяции вновь были найдены желтые мыши. Без постоянного истребления светлых особей кошками рецессивные гомозиготы вновь выщепились из гетерозиготных серых особей. Это примеры того, как изучение лишь немногих фенотипов дало возможность сделать интересные заключения относительно направления естественного отбора.

Другой путь изучения действия отбора — сопоставление фенотипа разных поколений. При этом желанное уравнение с немногими неизвестными может возникнуть лишь в том случае, если удастся выделить признаки, меняющиеся в каком-либо определенном направлении на протяжении многих поколений. В самом деле, поскольку отбор единственный направленный эволюционный фактор, то любое направленное изменение в эволюции может показать действие отбора<sup>1</sup>.

Зубы мелких мышевидных грызунов (рисунок эмалевых петель) представляют очень удобный материал для различных фенетических исследований. В серии работ, опубликованных в 1975—1978 гг. свердловской исследовательницей А. Г. Малеевой, удалось сопоставить строение третьего верхнего коренного зуба водяной полевки, живущей на территории Южного Зауралья (Курганская обл.), начиная с позднего плейстоцена до наших

<sup>1</sup> Это ясное в общих чертах положение может осложниться одним обстоятельством: в направленности можно уловить действие не современного отбора, а проявление результатов отбора, действовавшего много-много поколений назад и сформировавшего определенные черты строения организмов. Эти черты неизбежно определяют некоторые возможные направления дальнейшего процесса отбора. Интенсивная разработка проблемы направленности эволюции показывает, что такое «последствие» отбора, зафиксированного в строении каждого живого существа, — одно из широко распространенных эволюционных явлений.

дней. Это сравнение показывает определенное изменение в характеристиках встречаемых комплексов фенотипов: исчезновение одних типичных фенотипов и появление новых.

Сравнение фенотипа разных поколений в масштабах всего лишь нескольких поколений представлено в работах целого ряда исследователей на разных насекомых, в первую очередь на дрозофиле. Классические работы американских ученых школы Ф. Г. Добржанского показали, что за 30 лет (около сотни поколений дрозофил) частота встречаемости главных фенотипов и генотипов не изменилась, тогда как концентрация редких фенотипов резко колебалась. Об этом же говорят данные по пенницам, опубликованные в 1970—1976 гг. в серии работ В. Е. Берегового. Концентрация главных морфотипов, или морф (комплексов фенотипов), в одной и той же популяции на северной окраине Свердловска на протяжении четырех лет колебалась незначительно (95—84%), а концентрация редких фенотипов падала до нуля и изменялась в несколько раз.

При исследовании многочисленных музейных серий долгоживущих крупных животных возникает возможность сравнить фенотипы разных генераций (при условии точного знания возраста каждой особи, что теперь вполне осуществимо по шлифам костей с точностью до 0,5 года). Такое сравнение обычно показывает различие между генерациями по концентрации разных редких фенотипов.

Колебание концентрации редких фенотипов и устойчивость концентрации массовых фенотипов указывает на существование стабилизирующего отбора по главным признакам и свойствам. Устойчивость направлений отбора в ряде изученных примеров огромна. Так, за 20 тыс. лет частота фенотипов в некоторых популяциях виноградной улитки в Англии не изменилась. Это удалось выяснить, анализируя послойные четвертичные отложения, содержащие раковины.

Конечно, не во всех случаях исследователь сталкивается с постоянством фенотипа на протяжении нескольких поколений. Бывает и так, что частота почти всех фенотипов резко колеблется (например, в некоторых популяциях златоглазок, обыкновенной полевки, домашней мыши и др.). При более подробном изучении оказывалось, что в руки исследователей в этих случаях попадали не случайные выборки из популяций, а выборки из отдельных

демов. В демах же стабильность концентрации фенотипов, как правило, резко нарушается от поколения к поколению, поскольку демы существуют сравнительно небольшой срок; всего несколько поколений. Часто исследователь, получая материал территориально из одного и того же места, фактически имеет дело уже с другими демами. Из этого факта (изменения частоты фенотипов в демах) можно сделать вывод: если при сравнении популяционных выборок обнаруживаются резкие различия, то необходимо проверить, не имеем ли мы дело с разными демами, т. е. достаточно ли представительна данная выборка для характеристики всей популяции.

Другим объяснением столь значительных колебаний в частоте встречаемости фенотипов в смежных поколениях может быть слабое давление отбора на изученные признаки. Установить, с каким именно случаем сталкивается исследователь (слабый отбор или непредставительная выборка), можно только после дополнительного анализа.

Таковы некоторые возможные пути изучения действия естественного отбора на популяционный фенотип. Другой элементарный эволюционный фактор, влияние которого можно выяснить посредством изучения фенотипа, — изоляция.

Перепады в концентрации отдельных фенотипов позволяют предполагать действие одной из форм изоляции, которых в природе достаточно много. Какая из них встретится в конкретном исследовании при выяснении различия в частоте фенотипов — нельзя сказать без специального анализа. (Это может быть и территориально-механическая, и экологическая, и этологическая, и фенотипическая, и любая другая форма изоляции.) Выделить изоляционные барьеры в амбаре, населенном мышами, с помощью фенетики мы можем, но сказать, чем именно определяется эта изоляция, сумеем только привлекая данные этологии, экологии и т. д.

Выше речь часто шла о фенотипах-маркерах, которые характеризуют группу особей разного масштаба. Минимальный маркер — индивидуальный. Развитие техники звукозаписи дало возможность широко использовать характеристики звуков, издаваемых животными, для выделения отдельных особей в природе. Тут нет ничего удивительного: мы хорошо различаем голоса знакомых людей и редко их путаем; значит, они чем-то существенно отлич-

чаются, маркируются. То же позволяет сделать в отношении птиц современная техника.

Американские орнитологи провели интересную работу, получив индивидуальные характеристики пения (набор фенотипов и их сочетаний) некоторых птиц, они проследили миграции этих птиц от мест размножения на Аляске до мест зимовок в Калифорнии. Без кольцевания, без мечения, по фенотипам песни можно найти птицу среди сотен других на местах зимовки!

Рассмотрим возможности изучения путем анализа фенотипа другого элементарного эволюционного фактора — «волн жизни».

Эволюционный смысл «волн жизни» — резкое изменение концентрации редких мутаций, включение редких мутаций и их сочетаний в действие отбора непосредственно, а не в шлейфе автоматически соотбираемых генов. В результате «волн жизни» концентрация редких мутаций может увеличиться под действием новых направлений отбора либо, напротив, резко снизиться — вплоть до исчезновения из фенотипа популяции. Популяций без волн численности не бывает, и любое достаточно продолжительное популяционное исследование неизбежно сталкивается с этим ярким, хотя и очень по-разному выраженным феноменом жизни.

К сожалению, до сих пор имеется очень мало точных наблюдений по изменению фенотипа популяций на разных стадиях проявления таких волн. Вот некоторые из известных примеров. При изучении окраски опяды в районе Нижней Тунгуски А. В. Комаров за период с 1964 по 1972 г. отметил депрессию численности (1968—1969 гг.) и период высокой численности (1971—1972 гг.). В годы депрессии среди взрослых особей в большом числе встречались животные с рыжими тонами в окраске, а в период подъема численности — животные серой окраски.

Английские исследователи — супруги Х. Д. и Е. Б. Форд — в конце 30-х годов впервые начали детальное изучение колебаний наследственно обусловленных дискретных признаков в природных популяциях некоторых бабочек. Ими и последующими исследователями были получены очень интересные, хотя до конца и по сей день не объясненные результаты: в одних случаях изменение числа пятен на крыльях бабочек менялось соответственно

резким изменениям численности, в других такой корреляции не наблюдалось. Никакими другими приемами, кроме фенетических, уловить изменения генотипического состава природных популяций на разных стадиях «волн жизни» невозможно.

Таким образом, изучение фенофона дает в руки исследователя интересные, а порой и уникальные возможности исследования трех элементарных эволюционных факторов: естественного отбора, изоляции и «волн жизни».

### КАК ОПИСАТЬ ФЕНОФОНД

Чтобы изучить фенофонд популяции (или другой группы особей), необходимо учесть присутствие тех или иных фенов и определить частоту, с которой они встречаются в данной совокупности особей.

При изучении фенофона исследователь должен рассмотреть одновременно много фенов. Простейший прием — простое перечисление, например «в столбик», как в таблицах Н. И. Вавилова. Однако такая запись неэкономна: приходится повторять название каждого фена всякий раз, когда о нем заходит речь. Можно закодировать каждый фен буквами, цифрами или какими-то другими условными знаками. Так обычно и делают: каждый исследователь так или иначе кодирует фены, часто бессознательно. Знаменитый герой Мольера месье Журден говорил прозой, тоже не зная об этом. Но у научной прозы есть свои правила, и, чтобы говорить грамотно, надо знать эти «правила грамматики».

Запись признаков (кодирование) может быть позиционная и непозиционная. Позиционная — это запись, в которой каждый признак занимает строго определенное место. Классическим примером позиционной записи является зубная формула человека (*Homo sapiens*):

$$\frac{2-1-2-3}{2-1-2-3} 2=32.$$

Эта формула расшифровывается так: резцов — 2, клыков — один, предкоренных — 2, коренных — 3. Над чертой — зубы верхней челюсти, под чертой — нижней. Зубная формула ежей рода *Epinaceus* (в том числе и нашего

обыкновенного европейского ежа):

$$\frac{3-1-2-1-3}{2-1-1-1-3} 2=36.$$

Кроме общего числа зубов, зубная формула ежей отличается от зубной формулы человека наличием второй группы предкоренных.

Изменить расположение цифр в записи зубной формулы нельзя: не будет понятно, к какому типу зубов относится та или другая цифра.

Но часто бывает так, что приходится иметь дело с отдельными зубами, а не со всей серией зубов в верхней или нижней челюсти. Тогда используется полупозиционная запись: каждый зуб называется первой буквой его латинского названия, а пахождение его на верхней или нижней челюсти кодируется положением цифры (сверху или снизу) у буквы:  $M^3$  — коренной (*molars*) верхний третий;  $PM_2$  — предкоренной (*praemolars*) нижний второй и т. д.

Пример непозиционного кодирования встречается в серии работ Н. И. Лариной, изучавшей фенетику черепа мышевидных грызунов. Отдельные признаки обозначены следующим образом.

Вариации предзубного отверстия, расположенного на нижней челюсти впереди коренных зубов: А — одно большое отверстие; В — одно большое и одно маленькое; В — несколько мелких отверстий, расположенных на одной линии;  $B_1$  — три-четыре отверстия средних размеров;  $B_2$  — три отверстия, расположенные треугольником; Г — одно большое отверстие в области глазницы;  $\Gamma_{1-6}$  — различные варианты расположения лобного отверстия.

В данной системе записи ничего не изменится, если расположить условные обозначения в любом порядке. С равным успехом можно использовать не буквы, а какие-либо цифры или вообще любые условные знаки. В принципе ничего не изменится, если для любой мелкой вариации лобного отверстия дать обозначение отдельной буквой, а не так, как предложено, — цифрами у буквы. Однако выбран именно такой — двойной (цифрами и буквами) — код признаков. Сделано это совершенно правильно, потому что существуют объективные особенности человеческого восприятия разных символов, которые диктуют определенные правила научной «грамматики».

Почему выделяем именно семь цветов в многоцветной радуге? Почему выделяем именно семь нот в многообразной музыкальной гамме? Оказывается, это совсем не случайно: психология человеческого восприятия такова, что границы оптимального быстрого восприятия составляют пять и девять различных символов, событий, элементов, а средним числом устойчиво воспринимаемых элементов является как раз семь. Поэтому когда мы кодируем какие-либо фены при описании фенофонда, целесообразно группировать эти фены по группам, не превышающим девять элементов (цифр, букв и т. п.).

Для более подробной характеристики каждой особи Н. И. Ларина предложила характеризовать фенотип по сочетанию фенов правой и левой стороны. Тогда запись отдельного фена для особи будет двойной: АА, АБ, Г<sub>1</sub>, Г<sub>2</sub> и т. п. Запись же всего фенооблика особи представит в символическом изображении строку парных символов, например ААГ<sub>2</sub>Г<sub>3</sub>аа или АБГГ<sub>1</sub>ав и т. д. (рис. 10). Терминология здесь еще не вполне разработана, но, видимо, можно будет обозначить ситуацию совпадения фенов правой и левой стороны тела как гомофенность, а несовпадения — как гетерофенность (по аналогии с гомо- и гетерогенностью).

Надо сказать, что проблема асимметрии (антисимметрии, диссимметрии и т. д.) выражения фенов заслуживает самого серьезного внимания. Конечно, было бы наивным связывать выражение фенов с каждой стороной тела с действием одной из параллельных нитей ДНК генетического кода. Такой прямой связи нет. Однако факт разного проявления и появления фенов на разных сторонах тела может быть использован для очень интересных направлений популяционного и онтогенетического анализа. Проблемы биологической симметрии с генетических позиций недавно вновь подняты в работах Б. Л. Астаурова (1976, 1978), а с позиций фенетики — в работах В. М. Захарова (1976, 1978).

Итак, первая возможность описать какой-либо фенофонд — это дать символическое обозначение каждого фена, указав, в какой концентрации он встречается в данной совокупности особей (иногда можно использовать лишь крайние варианты концентрации — присутствие или отсутствие его в данной группе).

Кроме описанной символической записи, существует

целый ряд способов графического описания фенофонда. Символами можно характеризовать в основном качественный набор фенов в группе. Количественную же характеристику фенов — концентрацию каждого из них — приходится давать в таблицах или, что значительно нагляднее, на разного рода графиках.

Первым и самым простым графиком, изображающим фенофонд, будет обычная гистограмма. На ней можно показать распространенность каждого фена. При этом опять-таки возможен позиционный и непозиционный подход: каждый фен может получить определенное место на гистограмме и при последующих сравнениях с другими гистограммами, содержащими тот же набор фенов; сравнение изменения концентрации фенов в разных группах особей, добытых из популяции (выборках), достаточно просто.

Можно пойти и другим путем. Если обозначить каждый столбик на гистограмме определенной штриховкой, то взаиморасположение столбиков будет несущественно и главным символом фена станет та или иная штриховка. Обычно комбинируют два способа: часть фенов, на которые надо обратить особое внимание читателя, выделяют штриховкой, одновременно сохраняя позиционное положение всех фенов.

При сравнении гистограмм можно использовать следующий удобный прием. Одна из выборок берется за исходную и концентрации фенов в ней распределяются в порядке сокращения величины. Поскольку расположение столбиков в гистограмме фенофонда совершенно произвольно, то можно производить любые перемещения и комбинировать их любым способом. Расположение же фенов в других выборках должно точно соответствовать расположению их в первой выборке. При сравнении таких совокупностей особей легко заметить и черты сходства, и черты различия.

Интересный способ графического изображения фенофонда — различные секториальные графики. В типичном варианте такого графика площадь круга делится на число секторов по числу фенов. Размер сектора соответствует доле каждого фена. Можно использовать не только круг, но и практически любую геометрическую фигуру, внутри которой удобно наглядно выделить нужную долю площади (квадрат, параллелепипед). Важным ограничением

при использовании секториального графика является необходимость сравнения фенотипов одной какой-то группы признаков, которые в сумме дадут концентрацию в 100%. На таком графике можно изобразить встречаемость 30% черных, 30% красных и 40% неокрашенных особей, но нельзя показать встречаемость 90% красных и 40% с пятном на спине.

Для графического выражения признаков, относящихся к самым разным группам фенотипов, можно применять вариант секториального графика, называемого «розой ветров». Этот метод заключается в следующем. Окружность разбивается на столько одинаковых секторов, сколько фенотипов. Концентрация каждого фенотипа в процентах откладывается по оси сектора (вся ось — 100%). Соединив затем все отложенные на осях точки, получаем геометрическую фигуру, общая конфигурация которой и дает наглядную характеристику фенотипа. Этот способ интересен тем, что дает обобщенную характеристику фенотипа для быстрого сравнения, одновременно допуская последующий анализ распространенности (концентрации) отдельных фенотипов. Ограничение способа состоит лишь в числе сопоставимых фенотипов: если их число больше восьми — десяти — отдельные выступы на «розе ветров» становятся слишком мелкими и малозаметными.

Третий вариант секториального графика — окружность, разделяемая по числу фенотипов на совершенно одинаковые (по дуге) части. Концентрация фенотипа в этом случае обозначается не величиной самого сектора, а величиной его оси. Такое изображение представляет нечто среднее между обычным секториальным графиком первого типа и «розой ветров».

Нам известны пока не все способы описания фенотипа: здесь еще предстоит немало работы. Например, уже пробуются способы машинного анализа фенотипов. Но все это — дело будущего. Однако и сегодня в распоряжении исследователя имеется целый комплекс методов описания фенотипов, с помощью которых можно успешно решать разнообразные фенетические задачи.

## КАК СРАВНИВАТЬ ФЕНОФОНДЫ

Точное сравнение фенотипов — одна из самых распространенных в фенетике проблем. При изучении фенотипов надо как-то их сопоставить у разных популяций, разных групп популяций, разных внутривидовых групп и, наконец, фенотипы в одной популяции во времени. При таком сопоставлении прежде всего необходимо выяснить, различаются ли сравниваемые фенотипы. Если различаются, то в чем и насколько. Или наоборот — в чем сходство различных фенотипов. В общем можно сказать, что качественное сравнение — присутствие или отсутствие отдельных фенотипов или их комплексов, тенденции изменения фенотипов на больших пространствах и т. п. — проще проводить при графическом сравнении: на картах, условных графиках и т. п. (много примеров таких сравнений приведено в следующей главе). Иногда достаточно прямого сопоставления на графике, на карте, в таблице — получаемый при этом вывод не требует каких-либо специальных математических подтверждений. Однако часто задача заключается в том, чтобы сравнить ряды цифр (концентрацию фенотипов) и сделать вывод о том, могут ли эти ряды цифр относиться к одной генеральной совокупности. В общем, это достаточно простая статистическая задача, и существует целый ряд способов ее решения.

Поскольку эта книга преследует цель ознакомления широкого круга читателей с большими возможностями фенетического направления исследования, ограничимся лишь указанием на некоторые существующие способы статистических решений поставленных задач без их подробного описания. (Эти способы легко найдет каждый заинтересовавшийся в учебниках статистики.) Первым рассмотрим способ  $\chi^2$  (хи-квадрат). Этот способ по вычислениям проще, чем обычное сравнение средних арифметических значений с оценкой по широко известному критерию  $t$  Стьюдента.

В способе  $\chi^2$  оцениваются квадраты отклонений наблюдаемых величин от ожидаемых (П. Ф. Рокицкий, 1974, и другие руководства по биологической статистике). Для сравнения различных «столбиков цифр» есть довольно



широко распространенные критерии ( $\lambda$  Колмогорова — Смирнова и целый ряд других так называемых непараметрических критериев).

При анализе фенотипов в популяциях и других группах особей мы можем использовать классический генетический путь исследования — сопоставление распределения признака, найденного в природе, с описываемым уравнением Харди — Вайнберга.

Основатели математической генетики английский математик Г. Харди и немецкий врач В. Вайнберг одновременно и независимо друг от друга в 1908 г. показали, что без давления каких-либо внешних факторов частота генов в бесконечно большой, полностью панмиктической<sup>1</sup> популяции стабилизируется уже после одной смены поколений. Таких популяций — бесконечно больших, панмиктических, без давления внешних факторов, правда, не существует в природе. Но как модель идеального газа дает возможность физикам разобраться в том, что происходит в реальных газах, так и представление об идеальной равновесной популяции Харди — Вайнберга находит широкое применение в современной генетике для общих оценок концентрации отдельных генов и гетерозигот в природных популяциях. В фенетике формулу Харди — Вайнберга можно с успехом использовать для определения встречаемости двух альтернативных фенотипов посредством сравнения эмпирического распределения с теоретически ожидаемым.

Это можно сделать в том случае, если в материале удастся выделить крайние (предположительно — гомозиготные) варианты и один промежуточный (предположительно — гетерозиготный) класс особей. По равновесию Харди — Вайнберга частота аллелей должна распределиться по формуле бинома Ньютона, и отсюда можно вычислить частоту фенотипов и частоту генотипов.

Рассмотрим конкретный пример из исследования популяции домовых мышей, пойманных на шести близко расположенных фермах в штате Мичиган (по данным М. Петраса, 1967) (табл. 3).

При сравнении полученных данных с теоретически ожидаемыми видно заметное преобладание гетерозиготного

<sup>1</sup> От слова «панмиксия» — свободное скрещивание особей в пределах популяции (или другой группы).

Таблица 3

Сравнение числа наблюдаемых у мышей фенотипов эстераз с теоретически ожидаемым

Группа	Количество особей	Частота проявления фена					
		Фенотип I		Фенотип II		Фенотип III	
		наблюдаемая	предполагаемая	наблюдаемая	предполагаемая	наблюдаемая	предполагаемая
I	76	38	36,96	30	32,08	8	6,96
II	109	62	57,98	35	43,03	12	7,98
III	40	18	17,56	17	17,89	5	4,56
IV	24	12	10,67	8	10,67	4	2,67
V	26	12	9,24	7	12,52	7	4,24
VI	24	14	12,96	5	7,07	2	0,69
Всего	296	156	144,76	102	124,48	38	26,76

фенотипа II. Рассмотрение ряда возможных объяснений преобладания гетерозигот привело автора к заключению, что оно связано с нарушением панмиксии. Рассмотренные группы особей относятся не к единой панмиктической популяции, а к отдельным, в более высокой степени инбредным (размножающимся «в себе») группам. Дальнейшие расчеты и экологические данные подтвердили правильность этого предположения и позволили даже определить величину демов — панмиктических единиц. В данном исследовании она колебалась от 6 до 80 особей.

При использовании приема сопоставления эмпирических величин с данными, рассчитанными на основе предположения о равновесии типа Харди — Вайнберга в популяциях, не стоит увлекаться видимой точностью математических выкладок.

Иногда говорят, что в биологии надо как можно шире использовать математику. Это положение в общей форме неправильно. Иногда мы получаем цифры вроде бы точные, а за ними скрывается неточность биологических посылок — эти цифры ничего по существу не выражают. С какой бы изумительной точностью ни велись расчеты, при неточных посылаках точность исследования не увеличится. Результаты такого исследования обычно ставят перед ученым уравнение со многими неизвестными. Пра-

вильно его решить поможет только внимательный биологический анализ природного материала. Но вопрос о преобладании каких-либо из наблюдаемых форм можно поставить только опираясь на формулу Харди — Вайнберга.

Есть способы обобщенного сравнения фенофондов. Главный из них — балльное сравнение. Этот способ использован, в частности, в целой серии интересных работ по фенетике воробьев — домового и полевого в Средиземноморье, выполненных немецким исследователем В. Майзе в 1936 г., и в одновременно опубликованных работах по фенетике традесканций американского биолога Е. Андерсона. Существо метода состоит в следующем. Вариации отдельного признака (можно использовать как дискретные, так и непрерывные вариации) обозначаются определенным числом баллов. Сумма баллов по всем изученным признакам дает суммарную характеристику особи, а среднее число баллов для группы особей — характеристику всей группы. Особенно удачным применение обобщенной характеристики оказывается при выделении гибридных форм в природных популяциях и при описании клинальной изменчивости (см. далее). Так, типичной промежуточной, гибридной формой между полевым и домовым воробьями оказался итальянский воробей, который был даже выделен в отдельный вид.

Использование суммарной характеристики какого-либо фенетического признака (или группы признаков) связано с явлением потери части информации. При изучении структуры популяции рыжей полевки в Подмосковье особи сравнивались по среднему числу отверстий в верхней части глазницы, по альвеолам коренных зубов на нижней челюсти, по числу предзубных отверстий, т. е. сравнение велось фактически по обобщенным показателям. Изучая фенетику того же вида в пойме р. Урала, В. Н. Большаков и А. Г. Васильев показали, что на исследованном ими материале группы особей, не различавшиеся по среднему числу этих отверстий, хорошо отличались при сравнении частоты отдельных вариантов. Видимо, такое сравнение может дать более детальную характеристику, чем сравнение по обобщенным суммарным показателям.

Выбор приема исследования зависит от цели — иногда приходится сознательно идти на потерю частной информации, чтобы получить возможность уловить общие закономерности.

\* \* \*

Изучая фенофонд, нужно стараться использовать достаточно большое число фенотипов. Важной задачей является выбор оптимальных для конкретного исследования фенотипов (по масштабу, разрешающей способности, имеющемуся опыту и склонностям исследователя, по применяемым методам изучения изменчивости). Часто оказывается, что предварительно выявленные фенотипы не позволяют на имеющемся материале выделять внутрипопуляционные единицы или действие эволюционных факторов. Это не значит, что фенотипы выделены неправильно; может оказаться, что эти фенотипы выявляются в другом масштабе, более мелком или более крупном, чем тот, в котором проводится исследование.

На современном, фактически начальном этапе развития фенетики изучение фенофонда выступает как одно из главных направлений исследований отдельных популяций. Особенно продуктивным такое исследование может быть при достаточно длительном (на протяжении ряда поколений) изучении природных группировок. При этом открываются возможности еще далеко не оцененные. Изучение твердых массовых остатков организмов позволяет (для многих групп мелких млекопитающих, наземных моллюсков, самых разных групп растений и ряда других организмов) охватить исследованием четвертичный период и плейстоцен, используя фенетические методы для анализа палеонтологического материала.

Большой интерес представляет получение достаточно точных популяционных фенетических характеристик как бы «в запас» — для последующего сравнения через несколько лет или передачи научной эстафеты следующему поколению исследователей. Естественно, что в таких случаях изучение должно вестись на видах, которые в обозримом будущем не окажутся крайне редкими или вымирающими.

Хочется еще раз подчеркнуть одну опасность в организации длительного изучения фенофонда — опасность получения характеристик на слишком малом и недостаточно представительном материале, который покажет не частоту фенотипов в популяциях, а лишь эфемерные вариации фенотипов в демах. Выделение фенотипов, резко флуктуирующих по частоте концентрации, с одной стороны, и учет достаточно большого числа особей — с другой, поможет избежать этой опасности.

## ФЕНОГЕОГРАФИЯ

Феногеография — изучение географического распределения отдельных признаков (как правило, фенотипов и их комплексов) в пределах ареала вида, проводимое для изучения проблем микроэволюции, внутривидовой систематики и разработки биотехнических мероприятий. Феногеография — это в известном смысле квинтэссенция фенетики: значительная часть фенетических работ направлена на получение феногеографических данных.

Еще в 20-х годах в Москве и Петрограде неоднократно обсуждался вопрос о необходимости изучения генофондов тех видов, которые представляют практический интерес для человека (домашние животные, культурные растения, охотничье-промысловые звери, птицы и рыбы, многие лесные породы, полевые растения дикой флоры и т. д.). Путем к установлению видовых генофондов в то время представлялось изучение географического распределения возможно большего числа различных простых наследственных признаков. Так возникло, с одной стороны, изучение географических центров морфофизиологического многообразия у ряда культурных растений, положенное затем Н. И. Вавиловым в основу теории центров многообразия и происхождения культурных растений (1926). С другой же стороны, родилась первая формулировка нового направления — «геногеографии», которую дал в 1928 г. А. С. Серебровский.

Цель геногеографии — «географически взвешенное» описание генофонда наследственных вариаций в пределах видовых ареалов: составление географических карт распределения частоты встреч возможно большего числа наследственных признаков в пределах ареала вида. В 20-х годах из домашних животных генетически лучше других были изучены домашние куры, в меньшей степени — крупный рогатый скот и лошади, а среди расте-

ний — некоторые культурные злаки и бобовые. Именно эти группы и послужили первыми объектами феногеографических исследований.

Н. И. Вавилов с сотрудниками начал грандиозное по масштабам исследование географического распространения различных признаков у злаков и бобовых, а А. С. Серебровский с сотрудниками — изучение геногеографии домашних кур. В то же время под руководством Н. И. Вавилова, Ю. А. Филипченко, Н. К. Кольцова и А. С. Серебровского был организован сбор материала по геногеографии местных пород крупного рогатого скота и лошадей. Работа была частично выполнена в Казахстане при участии Ф. Г. Добржанского.

Потом интерес к этому направлению исследований ослабел (главная причина, видимо, заключалась в том, что нерешенные проблемы генетики отвлекли исследователей от широкого изучения популяций в природе), и в 30—40-х годах появились лишь отдельные работы, касающиеся «распределения мутаций» в природных популяциях. Некоторые из этих работ не потеряли своего значения до настоящего времени, как, например, ставшие классическими работы немецкого биолога К. Циммермана (1935—1939) по распределению мутации *simplex* на коренных зубах обыкновенной полевки в Европе. На рис. 11 видно закономерное понижение концентрации этого признака от некоего центра, расположенного на севере Средней Европы.

Интерес к феногеографическим работам вспыхнул вновь в последние 15—20 лет, после разработки теории популяционной генетики, в результате развития биохимических методов исследования и лавинообразного нарастания числа работ по изучению неметрических вариаций в природных популяциях.

Несмотря на весьма значительное теперь число работ в этой области за рубежом, наиболее последовательно концепция феногеографии развивается в нашей стране, особенно в работах ученика академика С. С. Шварца В. И. Берегового (1965—1976), выполненных на мелких воробьиных птицах (в основном на роде трясогузок — *Motacilla*), а также на некоторых рептилиях и насекомых.

Феногеографические методы позволяют решать наиболее сложные задачи при изучении внутривидовой изменчивости — выделение популяций и групп популяций, оп-

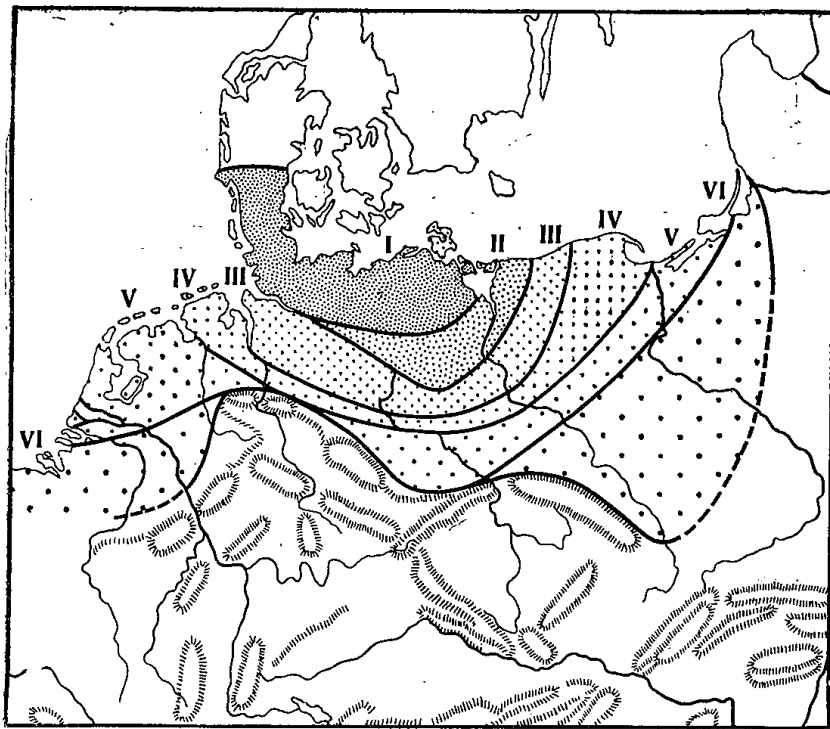


Рис. 11  
Распространение и концентрация одного из фенов строения зубов обыкновенной полевки на территории Центральной Европы  
I — 90%, II — 70%, III — 50%, IV — 30%, V — 15%, VI — менее 15%

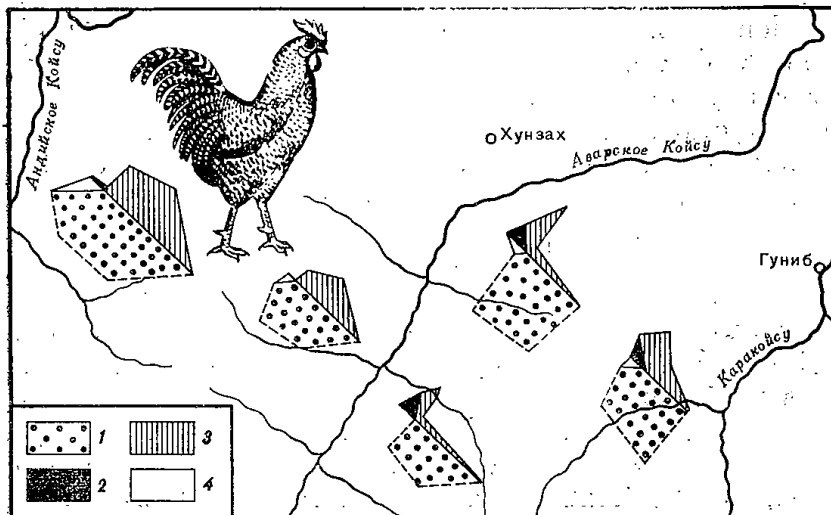


Рис. 12  
Феногеография кур Горного Дагестана  
1—4 — фены окраски оперения и формы гребня

ределение популяционных границ. Другая важная задача феногеографии — изучение действия естественного отбора и других эволюционных факторов (прежде всего — изоляции). Интересными задачами феногеографии являются выявление центров видовой многообразия внутри вида и реконструкция исторического развития отдельных частей видового населения и вида в целом (микрофилогенеза). Кроме решения таких эволюционно-теоретических вопросов, феногеография служит важным инструментом при изучении внутривидовой систематики и дает материал для правильной организации ряда промысловых и биотехнических мероприятий. Рассмотрим все эти направления феногеографических исследований.

### КАК НАЙТИ ГРАНИЦЫ ПОПУЛЯЦИЙ?

Популяции внутри любого вида отличаются друг от друга по частоте проявления разных аллелей, что внешне должно выражаться в различной концентрации разных фенов. Поэтому, если при исследовании видового населения в природе мы обнаруживаем резкий перепад в частоте каких-либо фенов, можно делать обоснованное предположение о существовании здесь популяционной границы.

Рассмотрим несколько характерных примеров.

На рис. 12 приведен пример первой целенаправленной феногеографической работы: показана концентрация фенов в популяциях кур в одном из районов Дагестана, изученная А. С. Серебровским. Здесь в период исследования куры вокруг аулов жили в полудиком состоянии, гнездились в кустарниках, поэтому их можно было рассматривать как модели настоящих природных популяций. Поскольку генетика основных признаков кур в то время уже была известна, А. С. Серебровский использовал результаты генетических исследований и перенес их на природные наблюдения, выделяя фены.

Исследование велось в окрестностях р. Аварское Койсу. Дагестан — страна горных ущелий, иногда в сотни метров глубиной. Аварское Койсу течет в одном из таких ущелий. Ширина ущелья несколько сот метров, но перелететь его куры не могут. Это — серьезный изоляционный барьер. Изоляция между другими изученными группами кур менее значительна. Группировки кур, обитаю-



ральным районам Ленинграда — на протяжении нескольких сот метров.

Последними из этой серии примеров выделения фенетическими методами популяционных границ в природе приведем два случая, связанные с характером песни у птиц. Сейчас в связи с широким распространением портативных и эффективных способов записи песен число работ в этой области очень велико. Параболические рефлекторы позволяют с высокой точностью записывать голоса отдельных птиц на расстоянии до сотен метров. К югу от г. Аккра на побережье Гвинейского залива резкая граница между группами блестящих нектарниц с резко различными песнями проходила на площади шириной всего в 50 м и оставалась стабильной на протяжении нескольких лет.

Другое популяционное исследование песни касается дроздов-белобровиков в окрестностях г. Осло. На территории в 85 км обитало семь разных групп дроздов с характерными диалектами песни, устойчиво сохраняющимися на протяжении всего периода изучения в течение двух-трех поколений. Выборочное исследование территории в 250 км<sup>2</sup> показало, что группы в 10—12 диалектов составляют «супердиалект» — большую группу родственных диалектов, по всей вероятности являющуюся настоящей популяцией.

В природе при определении популяционных границ можно встретить две принципиально разные ситуации. Границы между популяциями могут быть чрезвычайно резкими, легко определяемыми или нечеткими, размытыми, причем популяции связаны целой гаммой постепенных переходов по концентрации отдельных фенов. В последнем случае фенгеографические методы помогают выделить только популяционные центры. При этом подходе можно сравнивать произвольно взятые выборки из разных районов и определять, относятся ли они к одной общей популяции (по частоте фенов). Приведу несколько характерных примеров, связанных с изучением окраски.

На спине взрослых самцов гренландских тюленей всегда присутствует яркий черно-белый рисунок, издавна напоминающий крылья (отсюда поморское название этих животных — крыланы). Рисунок всегда различается в деталях. Наши исследования показали, что по частоте проявлений основных типов рисунка (рис. 14) группа

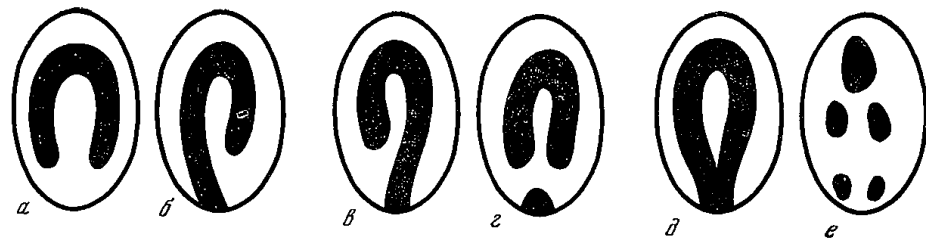


Рис. 14  
Различные типы окраски (а — е) самцов гренландского тюленя, по концентрации которых обнаружены резкие различия между популяциями

гренландских тюленей (*Pagophilus groenlandicus*), обитающих в водах о-ва Ньюфаундленд, отличается от тех, которые размножаются в водах Гренландского моря (район о-ва Ян-Майен) и в Белом море. Такие статистически достоверные различия в частоте разных типов окраски послужили одним из аргументов в пользу генетической самостоятельности изученных группировок, их различной популяционной принадлежности (что впоследствии хорошо подтвердилось мечением). Другой пример. По частоте белого пятна на груди среди просмотренных 1183 кошек на улицах Парижа выяснено, что здесь живут в диком состоянии по крайней мере три популяции кошек (генетическая обусловленность этого признака окраски давно известна). Подобного рода примеров немало.

Нет другого существа, так хорошо изученного по форме тела, как человек. В этнической антропологии есть буквально сотни, если не тысячи примеров различий отдельных популяций людей по разным, генетически простым признакам (фенам).

В табл. 4 приведены три таких примера, касающиеся фенов, изучение которых в мире животных пока практически невозможно: способности ощущать вкус фенилтиомочевины (одни люди не ощущают его вообще, другие считают горьким как хинин); цветовой слепоты, при которой люди (дальтоники) не различают красный и зеленый цвета; частоты рождения dizygotic близнецов (по Дж. Харрисону и др., 1968).

Два следующих примера из этой серии относятся к изучению поведения. Индивидуальная изменчивость пения птиц, о которой уже говорилось выше, была известна натуралистам и любителям очень давно. Давно известны и географические различия в пении птиц. Различаются



Таблица 4

Фонетическая характеристика (частота признака в %) некоторых популяций человека

Популяция	Ощущение вкуса фенилтиомочевины	Популяция	Цветовая слепота	Популяция	Число диготных двоен на 1000 родов
Хинди	33,7	Бельгийцы	8,6	Негры (Нигерия)	39,9
Датчане	32,7	Хинди	8,1	Негры (Заир)	18,7
Англичане	31,5	Норвежцы	8,0	Греки	10,9
Испанцы	25,6	Норвежцы	8,0	Англичане	8,9
Малайцы	16,0	Шотландцы	7,8	Шведы	8,6
Японцы	7,1	Немцы	7,5	Итальянцы	8,6
Лопари	6,4	Китайцы	6,2	Французы	7,1
Китайцы	2,0	Мексиканцы	2,3	Испанцы	5,9
Индейцы (Бразилия)	1,2	Индейцы (США)	2,0	Японцы	2,7
		Негры (Заир)	1,7		

курские и киевские соловьи, тюрингенские и франкфуртские овсянки, многие другие примеры широко известны еще с XVIII—XIX вв.

В средней полосе нашей страны для таких исследований удобен зяблик с его сравнительно простой песней. В одной из работ известный зоолог А. Н. Промптов сравнивал песни зябликов из двух мест Московской области и из Западного Урала. На основании анализа нескольких тысяч песен он установил, что под Звенигородом (70 км от Москвы) чаще встречаются особи с двух- и четырехколенными песнями, тогда как певцы с трехколенными песнями чаще живут вблизи Москвы. На Западном Урале четырехколенные певцы вообще отсутствуют. Зато на Урале значительно чаще, чем в Московской области, во втором колене песни встречаются свистовые варианты; под Москвой в этом колене преобладают трескучие звуки. Наконец, на Урале обнаружены одноколенные варианты песни, никогда не встречавшиеся в Подмоскowie. В таком исследовании привлекает чрезвычайная простота: нет необходимости в сложных звукозаписывающих и расшифровывающих установках, достаточно записной книжки и ка-

рандаша. Сейчас практически для всех птиц Европы и Северной Америки получены данные по географической изменчивости элементов песни. Существенное преимущество описанных приемов в том, что не надо убивать животных для получения данных по фонду и фенотипу географии.

Итак, все эти примеры показывают два главных пути выделения популяций в природе: либо посредством поиска резких границ, маркируемых заметными перепадами распространенности (концентрации) фенотипов, либо путем сопоставления фонетических характеристик отдельных групп особей (чтобы проверить, не относятся ли они к различным генетическим группировкам). Естественно, что для детального исследования вполне возможно и сочетание этих двух подходов: сначала в общей форме, чтобы выделить популяции по сравнению групп особей, а затем попытаться найти более резкую природную границу между ними.

#### ГДЕ ВИД РАЗНООБРАЗНЕЕ: В ЦЕНТРЕ ИЛИ НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА?

Для некоторых достаточно хорошо изученных фонетически видов можно выявить центры видового многообразия тех участков ареала, где представлено большинство изученных фенотипов. В неоднократно упоминавшихся работах Н. И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений выделялись центры внутривидового многообразия. Такие центры определяли район наиболее перспективных поисков новых форм для селекции. Исходя из общих эволюционно-генетических представлений, можно нарисовать гипотетическую схему разнообразия вида в пределах ареала.

Как правило, центр разнообразия фенотипов соответствует зоне оптимума вида. Эта зона характеризуется сравнительно стабильными по численности и значительными по размеру популяциями. Здесь поддерживается и проявляется разнообразие фенотипов, характерное для всего вида. По мере удаления от центра набор оптимальных условий существования уменьшается. Популяции на периферии видового ареала обычно более мелкие, подвержены более значительным колебаниям численности, в большей степени изолированы друг от друга; тут должны резко колебаться

векторы отбора. В результате у таких периферических популяций будет обедняться фенотип (гомозиготизация аллелофонда). У каждой периферической популяции фенотип будет беднее, чем у любой из центральных популяций. В таких краевых популяциях чаще будут выплываться редкие фены (скрытые в гетерозиготном состоянии в зоне оптимума). Поэтому сумма фенотипов периферических популяций может оказаться разнообразнее, чем у центральных популяций. Однако каждая из краевых популяций в отдельности должна быть менее разнообразной фенетически, чем центральная.

Если описанная схема верна, то можно сделать такой вывод: когда исследователь встречается в природе сравнительно малочисленную популяцию с резкими колебаниями численности, где фенетическое разнообразие сравнительно мало, но встречаются редкие фены (по отношению к другим популяциям), можно предполагать, что перед ним периферическая популяция. Именно такими (с пониженной гетерозиготностью по хорошо учитываемым фенам окраски раковины) оказались изолированные колонии виноградной улитки на самой северной границе ареала вида — в Шотландии. Некоторые из этих популяций были вообще мономорфными по отдельным фенам.

Об этом же по существу говорят данные обстоятельной работы новосибирского зоолога Б. А. Юдина по строению зубов у сибирского крота. В горных районах юга Сибири — наиболее древних участках ареала вида — отклонения от типичного числа зубов встречаются только у 15,1—25,0% особей, тогда как на периферии ареала изменчивость резко повышена (Томская область до 61,4%, Забайкалье до 100%). Следует подчеркнуть, что в полном соответствии с приведенной выше схемой видового разнообразия редчайшие отклонения в строении зубной системы встречены не в центре, а на периферии ареала.

Конечно, приведенная выше схема не охватывает всего природного разнообразия явлений. Зона экологического оптимума вида может не совпадать с географическим центром ареала. Особенно сложная картина возникает в горных районах, где «экологическая периферия» может отстоять от оптимальной зоны всего на несколько сот метров. В подобных условиях резко выраженное разнообразие физико-географических условий и связанная с этим изоляция мелких популяций может приводить к обедне-

нию фенотипа (к сильной гомозиготизации) даже в сравнительно благоприятных условиях существования.

Теоретически ясно, что фенетическое разнообразие популяций связано с разнообразием тех природных условий, в которых существует популяция. Но в ряде случаев на имеющихся наборах фенотипов невозможно выделить какой-то один центр многообразия. Именно это мы наблюдали на обширном материале при изучении прыткой ящерицы. У этого вида в пределах ареала выделяется, по-видимому, несколько центров фенетического многообразия, и в этом случае приходится говорить о полицентризме вида.

Для хозяйственно-важных видов выяснение вопроса о центрах многообразия имеет и практическое значение, теоретически же этот вопрос интересен с точки зрения выяснения основных путей возникновения и развития видов — выяснения путей микрофилогенеза.

#### РЕКОНСТРУКЦИЯ МИКРОФИЛОГЕНЕЗА

Феногеография позволяет не только определять границы популяций и выделять популяционные центры, но и воссоздавать филогенез вида (по отношению к видовому масштабу филогенез точнее называть микрофилогенезом). Ключами для воссоздания микрофилогенеза служат расшифровка «напластований» отдельных фенотипов и их групп, выделение путей возможной миграции, маркируемых опять-таки либо отдельными фенами, либо (чаще) их комплексами.

Рассмотрение серии примеров, иллюстрирующих фенетический подход для восстановления микрофилогенеза, начнем с антропологических примеров, в которых фенетические данные находят несомненное историческое подтверждение.

Существует четкая граница в Евразии между популяциями с разным (большим и небольшим) числом лопатообразных резцов. Это — граница между монголоидным (большой процент лопатообразных резцов) и негроидно-европеоидным стволами развития вида *Homo sapiens*. Она маркирует исторические процессы давностью не менее нескольких десятков тысяч лет.

Интересны и «исключения» из общего правила: встречи европеоидного типа соотношения резцов в глубине ареала монголоидной расы. В Восточной Сибири, как показа-

ли обширные исследования А. А. Зубова, эти исключения касаются коренного населения Олекминска, Киренска и Витима — первых поселений русских, возникших в процессе освоения этого региона в XVI в. Если же к частоте лопатообразных резцов добавить еще некоторые фены строения зубов (такие, например, как бугорок Корабелли и др.), можно даже установить, из какой губернии Центральной России были родом первые русские переселенцы, основавшие эти города в Сибири!

Аналогичным образом по фенам, маркирующим поток мигрантов, можно восстановить, откуда произошла колония евреев в Индии или колония японцев, живущих уже столетие на Амазонке.

Материалы по концентрации лопатообразных резцов показывают, что не везде и не всегда данные по концентрации фенов расшифровываются достаточно надежно. Пестрота фенетического состава по лопатообразным резцам в Океании требует специального изучения: произошла ли здесь по каким-то генетическим причинам дестабилизация и этот признак утратил свой масштаб расового признака, либо здесь было в древности мощное смешение разных расовых миграционных потоков?

Среди этнографов и антропологов нет единого мнения, как произошло заселение Океании: одни утверждают, что с американского континента, тогда как другие отстаивают точку зрения азиатского происхождения. Частота лопатообразных резцов свидетельствует, что споры идут не напрасно и однозначного решения, видимо, не будет. В данном случае фенетический подход хорош тем, что дает беспристрастное свидетельство эволюционно-генетических процессов, расшифровать которые — дело исследователя.

Следующий пример будет интересен любителям кошек. Генетика кошек изучена сравнительно хорошо, и известно по крайней мере 19 различных аллелей, маркируемых четкими, издали различными фенами, в том числе 15 аллелей цвета и пятнистости, два аллеля качества шерсти (длинношерстность и короткошерстность) и два аллеля длины хвоста. В десятках различных мест установлена концентрация этих фенов (аллелей). Расселение домашних кошек по Земле в период великих географических открытий шло в основном из Европы. Будучи великолепно приспособленными к полудикому существованию рядом с человеком (в «тени человека»), кошки сравни-

тельно мало подвержены отбору, и, как показывают наблюдения, частота фенов (аллелей) в их популяциях сохраняется весьма стабильной и может служить хорошим маркером потоков генов. Так, например, установлена зависимость сходства в частоте отмеченных фенотипов между популяциями кошек в Чикаго, Сан-Луисе и Лауренсе от направления главной дороги первых английских поселенцев в конце XVII — начале XVIII в., шедших на «дикий Запад» Северной Америки вдоль знаменитой тропы Санта-Фе. Частота фенов популяции кошек в городах штата Техас демонстрирует слияние двух различных по происхождению фенотипов кошек: с севера — английских колонистов, а с юга — испанских завоевателей, шедших из Центральной Америки.

Фенетика и фенгеография кошек помогает воссоздать и пути экспансии викингов. Недавно увлеченный исследователь фенетики и генетики кошек американский биолог Э. Тодд показал на основании изучения частоты фенов аборигенных популяций кошек, что викинги осваивали острова при движении на запад в такой последовательности: Шетлендские острова — Оркнейские острова — Внешние Гебриды — о-ва Мэн; затем, несколько позднее, — Фарерские острова и Исландия. На эти территории викинги, как свидетельствуют фены кошек, попадали также и непосредственно из Скандинавии.

В еще более глубокую древность позволяет заглянуть исследование уже упоминавшегося английского генетика Р. Берри, касающееся строения черепа обыкновенной полевки, живущей на Оркнейских островах. Встреча этой полевки на Оркнейских островах сама по себе удивительна: вся Британия заселена другим близким видом — пашенной полевкой. В то же время остатки обыкновенных полевок найдены уже в самых ранних слоях при раскопках поселений каменного века, которым не менее 6—7 тыс. лет. Из общих зоогеографических рассуждений следовало, что на Оркней обыкновенная полевка должна была бы попасть с ближайших заселенных полевыми территориями — с Шетлендских островов, куда эти полевки попали вместе с викингами из Скандинавии. Однако сопоставление по нескольким десяткам фенов черепа оркнейских полевок со скандинавскими показало их значительное различие. Большое сходство неожиданно выявилось с полевыми по бережья Адриатического моря. Это

открытие обрадовало археологов, давно подозревавших о существовании прямых связей между культурами каменного века Северной Британии и строителями мегалитических сооружений Восточного Средиземноморья. Значит, еще в те далекие времена человек вместе с набором попутчиков вроде полевков мог путешествовать по всему морскому пространству Ойкумены.

Два следующих примера также связаны с продвижением человека.

Первый касается географического распространения некоторых признаков улитки *Succinea nemoralis* в Северной Америке. Этот вид попал в Новый Свет из Европы только в XIX в. и ныне встречается здесь на огромных территориях вплоть до побережья Тихого океана. Изучение феногеографии (полосатости, цвета раковин и трех биохимических фенов) показало, что все североамериканские популяции можно разделить на две неравные группы: меньшую, которая включает популяции этого вида из штата Виргиния, и большую, включающую все остальные популяции. Сочетание изученных фенов позволило предположить, что виргинские популяции виноградной улитки происходят от итальянских, тогда как все остальное население этого вида в Северной Америке берет начало от североевропейских популяций.

Второй пример тоже касается одного из вселенцев в Северную Америку — кукурузного мотылька, местами сильно вредящего сельскохозяйственным культурам. Один из способов борьбы — привлечение этой бабочки в ловушки с помощью феромонов. Для двух изомеров сильнейшего феромона II-тетрадецилацетата обнаружили два «феромонных фенотипа»: одни насекомые в популяции были подвержены действию одного изомера, вторые — совершенно не реагировали на этот изомер, но реагировали на другой. По этому признаку было изучено 28 европейских и 14 американских популяций. У популяций из американских штатов Нью-Йорк и Пенсильвания оказались точно такие же феромонные характеристики — по существу физиологические феноны, — как у популяции около Болоньи (Италия) и Вагенингена (Нидерланды). Оказывается, в 1909—1914 гг. как раз из этих европейских городов доставляли в Северную Америку большие партии зерна, с которыми и мог попасть туда кукурузный мотылек, стойко сохранивший за прошедшие 70 лет свой фенотип.

Примеры расшифровки посредством феногеографии исторических событий важны как показатели огромных возможностей феногеографического анализа вообще.

Можно также привести примеры, не связанные с деятельностью человека, — естественных эволюционных процессов и их феногеографической расшифровки.

Финские исследователи изучали распространение четырех фенов сочетания предлобных щитков у живородящей ящерицы (рис. 15). По частоте проявлений разных фенов выяснилось следующее: финские популяции сходны с карельскими и восточноевропейскими, а шведские — с центрально- и западноевропейскими. Такая феногеографическая картина легко расшифровывается в свете сравнительно недавних исторических событий: около 11 тыс. лет назад вся Фенноскандия была под сплошным покровом ледника. По мере таяния ледника и потепления происходило заселение этой территории ящерицами. Фены показывают, что заселение шло из двух разных источников: первого — из Западной и Центральной Европы через существовавший тогда сухопутный перешеек на месте балтийских проливов, а второго — из каких-то центров на юго-востоке Европы, где сохранился этот вид.

Следующий пример значительно меньшего масштаба и касается сопоставления по четырем биохимическим фенонам нескольких популяций мышевидных хомячков. Изученные популяции обитают на островах Мексиканского залива и на прилежащих частях материка. На островах фенотип оказался очень однородным — здесь встречается только один фен из четырех, характерных для этой части ареала. На основании этих данных можно сделать два предположения. Первое предположение говорит о том, что все четыре популяции близки генетически между собой, они все происходят от одного «корня» — небольшой группы, когда-то попавшей на острова.

Откуда могли попасть эти исходные формы на острова? По сходству генофонда хомячков можно сделать вывод, что заселение островов шло не со стороны ближайших прибрежных популяций, а с довольно далеко отстоящей ныне от берега группы популяций, для которых характерно преобладание того же фена. Это — один из возможных ответов. Есть и другой. Набор фенов, или фенотип, островных популяций и ближайших популяций, от которых они произошли, может отличаться потому, что среди не-

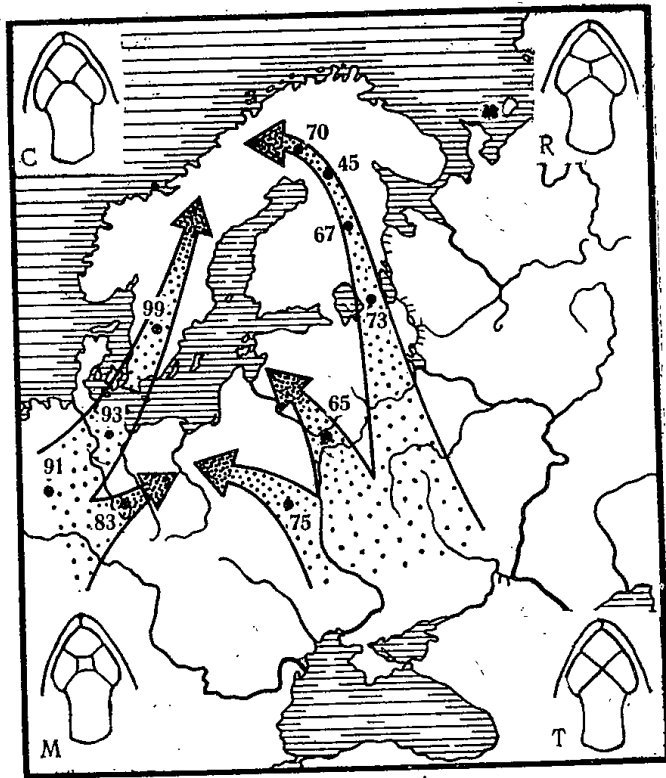


Рис. 15  
Различные сочетания (С, R, M, T) предлобных щитков у живородящей ящерицы и концентрация формы «М» в европейских популяциях этого вида

Стрелками показаны предполагаемые пути заселения, цифрами — концентрация формы «М» в %

многих особей (основателей островной популяции) случайно не оказалось представителей, несущих остальные три признака.

Второе предположение основано на том, что своеобразный фенооблик островных популяций может быть обусловлен естественным отбором, направленным против носителей иных биохимических аллелей, кроме одного-единственного, обладающего повышенной жизнеспособностью в данных условиях.

Все эти предположения доступны дальнейшей проверке. Надо дополнительно сравнить популяции по другим фенам. Совпадение по одному-двум фенам может быть случайным, но вероятность совпадения по нескольким

фенам ничтожно мала и ею можно пренебречь. Другой путь проверки — сравнение условий существования островных популяций как с отдаленной от берега популяцией, сходной по биохимической характеристике, так и с какими-либо другими популяциями на этих и других островах, где сходное направление естественного отбора. Так можно из уравнения с несколькими неизвестными постепенно прийти к желанному уравнению с одним-двумя неизвестными.

Интересный пример касается гавайских дрозофил. (Научная статья американского генетика Х. Карсона, посвященная их описанию, называется «Хромосомные следы происхождения видов».) Исследовались частота и характер расположения поперечных дисков (темных участков) в пяти хромосомах 69 видов гавайских дрозофил. Эти типичные дискретные признаки, касающиеся тонкой морфологии хромосом, можно считать морфологическими фенами. Их преимущество в том, что на пути от гена к признаку они находятся «близко» к генам. Все исследованные виды по исчерченности хромосом распределились на три группы, каждая из них включала филогенетически близкие формы. Эти группы, судя по фенетике, происходят от предковых форм, обитавших на о-ве Мауи. Поскольку геологическая история отдельных островов изучена достаточно хорошо, можно в данном случае как бы восстановить ход эволюционного процесса на протяжении нескольких сот тысяч лет. Примененный автором способ сравнения позволил высказать предположение, что несколько видов дрозофил, ныне обитающих на Гавайях, происходят от единственной самки: об этом говорит повторяющееся у всех уникальное сочетание дисков, которое не могло возникнуть независимо у разных особей.

Исследования гавайских дрозофил выполнены, несомненно, под влиянием классических работ по североамериканским дрозофилам, проведенных Ф. Г. Добржанским и А. Стертевантом в 30-х годах. В них показано, что, зная порядок генов в одной из хромосом, можно восстановить порядок и последовательность возникновения серии последовательных инверсий (поворотов на 180° участков внутри хромосомы), каждая из которых характерна для отдельных популяций и групп популяций. Эта работа остается лучшей в мировой литературе по точности и однозначности результатов. Она была выполнена не на

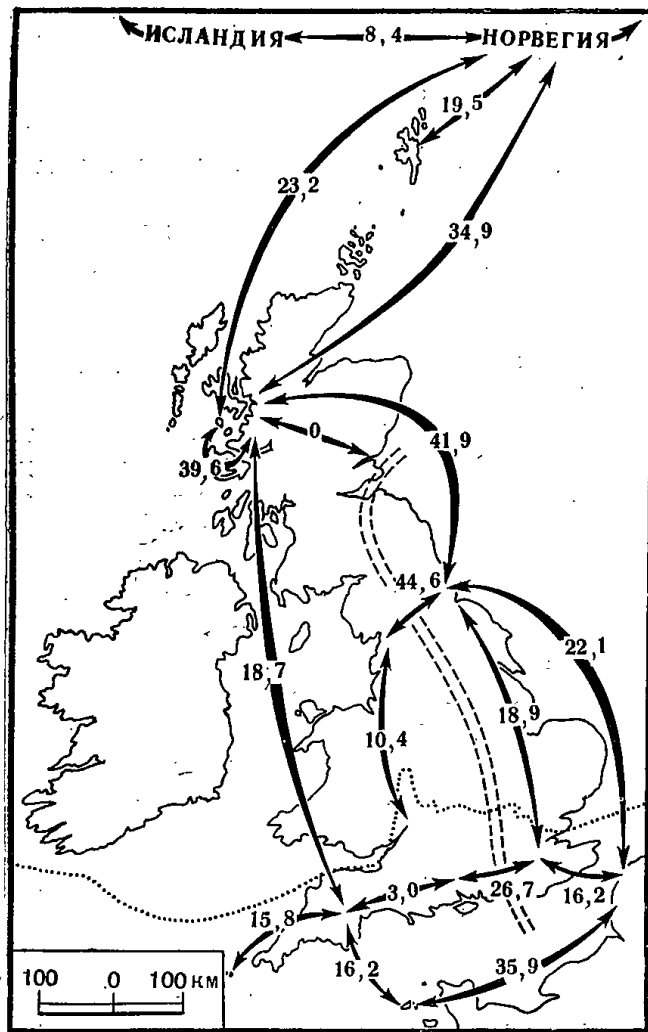


Рис. 16  
Фенетические дистанции между популяциями лесных мышей разных районов Великобритании и соседних стран (в условных единицах).  
Пунктиром обозначена граница максимального оледенения, двойным пунктиром — современный ареал доледниковых популяций

фенетическом, а на генетическом уровне — все этапы ее подтверждались многочисленными экспериментами по скрещиванию дрозофил разных популяций.

Фенетические данные (не столь надежные порознь, как генетические) в совокупности позволяют прийти к хорошо обоснованным микроэволюционным выводам.

Последним из серии примеров, иллюстрирующих фе-

ногеографический подход для расшифровки микрофилогенеза, будет пример исследования популяций лесных мышей в Англии. Это одно из наиболее обстоятельных феногеографических исследований было выполнено генетиком Р. Берри. Он изучал 20 фенотипов черепа у лесных мышей, обитающих в Шотландии и на прилегающих островах. По суммарному коэффициенту сходства была восстановлена история заселения этих островов. История состояла из двух периодов. Первый начался с момента максимального оледенения Европы, когда только самая южная часть современной Англии оставалась свободной ото льда (рис. 16). Именно здесь пережили ледниковое время многочисленные тогда популяции мышей. По мере отступления ледника на север они стали распространяться к северу, но заняли только юго-восточную часть Англии.

Позднее, через несколько тысяч лет после этих событий, начался второй период истории. На север Шотландии уже в VIII в. приплыли викинги из Норвегии (их путь можно проследить по частоте фенотипов в популяции кошек), с ними сюда попали и норвежские лесные мыши. Постоянным центром активности викингов стал небольшой островок Эйгг среди Внутренних Гебридских островов. Так показывают и археологические исследования, и фенетические сравнения. Отсюда впоследствии и распространились лесные мыши во всей северной части Англии. Сейчас на большей части страны живут лесные мыши, происходящие из Норвегии; лишь на юго-востоке обитают потомки коренных доледниковых популяций.

Реконструкция микрофилогенезов большого числа видов позволит получить много интересных данных по особенностям протекания процесса микроэволюции и откроет новые возможности для глубокого понимания особенностей тех или иных видов. Конечно, такая реконструкция будет особенно убедительна при учете достаточно большой совокупности фенотипов.

#### ФЕНОГЕОГРАФИЯ, СТРУКТУРА ВИДА И СИСТЕМАТИКА

Феногеография, несомненно, поможет и в решении некоторых проблем внутривидовой таксономии.

Формально подвид выделяется в том случае, если не менее чем 75% особей данной группы отличаются по каким-либо признакам от остального состава вида. Подвиды



чаще всего выделяются по количественным признакам — интенсивности окраски, размерам и пропорциям, различиям в каких-либо эколого-физиологических процессах (срокам размножения, например), связанным с географической локализацией. Преимущество, конечно, остается за морфологическими признаками, так как систематик хочет знать, к какому подвиду относится тот или иной музейный экземпляр, о котором зачастую ничего, кроме его морфологии и места сбора, не известно.

Фенетический подход на определенном этапе споров о реальности и принципах выделения подвидов «подлил масла в огонь». Чего стоит, например, известный в нашей литературе по описанию Э. Майра (1972) знаменитый пример с саламандрой *Plethodon jordani* в Аппалачах. Выделены ареалы отдельных фенотипов внутри видовой ареала. Причем внутри отдельных ареалов не менее чем 95 особей из 100 обладают одним из указанных признаков. Ареалы дискретных признаков окраски (фенотипов или их комплексов) распределяются внутри ареала вида независимо друг от друга и сочетаются в разных вариантах. Формально по каждому из фенотипов следует выделять отдельный подвид этого вида саламандра. Но в таком случае одна и та же популяция (хотя в ареале каждого фенотипа, конечно же, находятся многие популяции) должна будет относиться к разным подвидам. Более того, поскольку определенное сочетание фенотипов также может рассматриваться как таксономический признак, не следует ли выделять в местах перекрытия двух фенотипов третий подвид, в местах перекрытия трех фенотипов — четвертый и так далее?

Подвиды должны выражать реальные ступеньки эволюционно-генетической дивергенции, которые может проходить вид в процессе эволюции. Фенетика позволит объективно, а не формально выделять такие ступеньки эволюции.

Подвидами должны называться исторически сложившиеся комплексы популяций, объединенные общностью происхождения, общностью приспособления к сравнительно сходным условиям (хотя, конечно, микроусловия существования каждой популяции будут всегда неповторимыми), общностью фенотипа. Подвиды должны отражать один из высших уровней внутривидовой иерархии. Длительность их существования в среднем должна быть более значительной, чем длительность существования от-

дельных популяций, стабильность их характеристик также должна быть выше, чем стабильность характеристик отдельных популяций.

Уже сейчас есть немало примеров, показывающих удивительную стабильность популяционных комплексов. Еще в начале 50-х годов французский исследователь М. Ламонт в фундаментальной работе по изучению фенотипа раковины в природных популяциях лесной улитки показал, что изменчивость максимальна в самых мелких популяциях; в популяционных комплексах изменчивость резко сокращается. Ряд таких примеров собран в работах Ю. Г. Рычкова (1969—1977). Приведу один из них, касающийся главного объекта исследований этого ученого — популяционной структуры и фенотипа коренного монголоидного населения Северной Азии. Ю. Г. Рычков и его коллеги на протяжении многих лет исследовали распределение биохимических фенотипов (группы крови, различные электрофоретические варианты белков сыворотки крови — гаптоглобины, трансферрины), одного физиологического фенотипа (чувствительность к фенилтиокарбамиду: одни люди ощущают его вкус как очень горький, для других он безвкусен) и на несколько меньшем материале — морфологических фенотипов строения черепа.

В общей сложности были получены данные по 15 биохимическим, 12 морфологическим и одному физиологическому фенотипам для 212 популяций. Исследованиями было охвачено до 2% коренного населения Северной Азии и до 88% существующих этнических групп. Неизвестно другое исследование, равное этому по степени охвата видовой популяции на обширной части ареала. Результаты такого исследования имеют важное значение для понимания географической внутривидовой изменчивости. Удалось сравнить все главные современные и предковые (неолитические, обитавшие на той же территории 30—35 тыс. лет назад) популяции аборигенов Северной Азии. Эти группы отделены друг от друга 200—280 поколениями. Несмотря на уникальность каждой отдельной популяции, поражает сходство общего фенотипа неолитических и современных популяционных комплексов. Обработка материала по ряду других видов (моллюскам, рыбам, растениям) позволила показать, что популяции внутри вида образуют сложную систему, тем более стабильную, чем выше уровень иерархии такой системы.

Другой аспект феногеографического анализа структуры вида — более значительное сходство популяций, имеющих общее происхождение (и, как правило, пространственно близких друг к другу). Близкие популяции оказываются сходными по большому числу признаков и различны — по сравнительно редким, немногим.

Положение о более близком филогенетическом родстве пространственно близких популяций не должно приниматься как абсолютное. Процесс эволюции настолько многообразен, что порой территориально близкие группировки особей оказываются ветвями разных микроэволюционных процессов внутри вида (например, описанный выше случай с обыкновенной полевкой у северного побережья Великобритании, попавшей туда с первыми мореплавателями каменного века из Восточного Средиземноморья, а не из более близких территорий).

В популяционной и эволюционной биологии часто приходится обращаться к результатам, полученным на дрозофилах, — генетически наиболее изученной группе из всех живущих на Земле организмов. Можно привести результаты одного из самых обстоятельных исследований сравнительного сходства популяций и популяционных комплексов разного иерархического ранга. Речь идет об исследовании, недавно выполненном под руководством одного из учеников Ф. Г. Добржанского, американского генетика Ф. Дж. Айялы.

В группу *Drosophila willistonii* входят 15 близкородственных видов, эндемиков Южной и Центральной Америки. Были изучены биохимические особенности разных групп дрозофил, определяемые 36 генами. Постоянная проверка на всех этапах работы феноетических данных путем скрещивания разных форм сделала это исследование не феноетическим, как обычно бывает в случае популяционных исследований биохимического фенотипа, а настоящим генетическим. Исследование показало существование по крайней мере пяти иерархических уровней внутри изученной группы видов (популяции — подвиды — «полувиды» — виды-двойники — морфологически несходные виды).

Самый высокий уровень генетического и феноетического сходства (97%) был найден при сопоставлении генетических характеристик отдельных популяций, самый низкий (35%) при сравнении по тем же показателям морфо-

логически различных видов (внутри всей группы близкородственных видов).

Эта работа показала, что подвиды — не выдумка систематиков, а исторически сложившиеся комплексы популяций. Они более стабильны и в пространстве и во времени, чем отдельные составляющие их популяции, и обладают определенным уровнем феноетического (отражающего генетическое) сходства — меньшим, чем у двух близких популяций, но заметно большим, чем сходство даже очень близких видов. Из этого следует, что в природе можно искать и выделять признаки подвидового ранга. Фенетика позволяет это сделать, обнаруживая зоны стабилизации и дестабилизации дискретных признаков.

В одной из первых феногеографических работ В. Е. Березового и Н. Н. Данилова исследовалась окраска глухарей. Оказалось, что на имевшемся материале можно выделить три разные группы глухарей: две на Урале и третью — в европейской части страны. На Урале с юга на север наблюдались постепенные незначительные изменения интенсивности бурой окраски (0,5 балла на 6° широты) до Свердловска. Затем следовала зона крайне быстрого изменения признака (2 балла на 3—4° широты) и начиналась зона его стабильного состояния. Как показал дальнейший анализ, глухари Южного Урала, с одной стороны, и Коми АССР и Северного Урала — с другой, отличались и разной динамикой численности, и размерами тела. Выделенные зоны стабилизации включали не одну, а много популяций глухарей. Быстрая смена фенотипа показывала природную границу между разными комплексами популяций, в данном случае — четкими подвидами. Другой пример использования фенотипов для выделения подвидов касается особенностей строения второго нижнего коренного зуба одного из видов мышевидных хомячков Северной Америки. Этот вид обитает на территории Мексики и южных районов США. По целому ряду традиционных морфологических признаков (размерам и пропорциям тела и черепа) и по кариологическим признакам (числу плеч хромосом) выделялись три сложных популяционных комплекса. Эти комплексы оказались хорошо различимыми по фенотипу строения второго нижнего зуба. Американский зоолог П. Шмидли, описавший в 1965 г. этот случай, замечает, что он мог по одному лишь этому зубу, без учета множества остальных таксономических признаков,

безошибочно выделить любой экземпляр из одного популяционного комплекса и с высокой (но не 100%-ной) степенью достоверности выделять зверьков из других комплексов. По совокупности всех признаков животным из первого комплекса был дан видовой статус, тогда как два других комплекса популяций были выделены как четкие подвиды внутри другого вида.

Конечно, не во всех случаях изучения внутривидовой изменчивости феногеографическими методами можно ожидать выявления четких подвидов — исторически сложившихся и отличающихся от соседних комплексов популяций. Этого трудно ожидать, во-первых, потому, что не у всех видов население эволюционно дифференцировано на подвиды, а во-вторых, потому, что исследователю не всегда попадутся на глаза фены, маркирующие именно группы эволюционно близких популяций. Задача систематика, пользующегося феногеографическими методами, сводится к тому, чтобы найти фены в концентрации, достаточной для отделения данной группы от соседних, и отражающие определенный этап филогенеза, а не возникшие независимо в разных частях ареала вида.

Одна из интересных проблем внутривидовой таксономии — проблема «сетчатого родства». На внутривидовом уровне значительно чаще, чем на видовом, должны встречаться ситуации полифилетического происхождения отдельных групп популяций вплоть до подвидов и «полу-видов». Для исследования таких ситуаций особенно удобны фены, касающиеся строения хромосомного аппарата: они могут точно указать на пути и последовательность перестройки генотипа. Для североамериканского грызуна мешетчатого гофера, 29 подвидов которого населяют штаты Калифорнию, Аризону, Нью-Мехико и мексиканские штаты Сонору и Синалоа, известно более 40 вариантов строения кариотипа. По присутствию разного числа пар различных типов аутосом (не половых хромосом) выделяются как отдельные популяции, так и целые комплексы популяций, иногда совпадающие с подвидами. Интересно, что по сходству хромосомных наборов можно выделить «первичные» и «вторичные» подвиды и выдвинуть обоснованные предположения о полифилетическом происхождении некоторых из них.

Во внутривидовой таксономии существует много проблем, решение которых связано с развитием фенетических

методов популяционного исследования. Сколько уровней внутривидовой иерархии целесообразно выделять между собственно популяционным и видовым уровнями? Есть ли различие в числе таких уровней в разных группах животного и растительного мира? Вопросов такого рода немало, и они могут быть решены только при накоплении данных в области фенетики природных популяций.

#### ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ФЕНОГЕОГРАФИЯ

Изучение естественного отбора — одна из важнейших задач в изучении микроэволюции. Без глубокого понимания действия этого единственного направленного эволюционного фактора ни о каком переходе к управляемой эволюции не может быть и речи. Точных же примеров, вскрывающих действие отбора, известно пока чрезвычайно мало — число их не превышает нескольких десятков.

Феногеография дает в руки исследователя удобное орудие для изучения отбора. Достаточно напомнить вошедший в школьные учебники пример с распространением меланистической формы березовой пяденицы в Англии — явление индустриального меланизма, вскрытое и проанализированное прежде всего на феногеографической основе. Другим классическим примером действия отбора, в котором феногеография сыграла не последнее место, следует считать случай с расщипровкой поддержания высокого уровня заболеваемости серповидно-клеточной анемией в некоторых районах Африки, — как раз в тех районах, где распространена малярия. Ген серповидно-клеточности смертелен в гомозиготном состоянии и, казалось бы, должен стать редким в популяции. Однако в гетерозиготном состоянии этот ген определяет устойчивость к заболеванию малярией — другому страшному бичу многих районов Африки. Отбор поддерживает определенную частоту смертоносного гена серповидно-клеточности в популяциях потому, что тем самым уменьшаются потери популяций от другой смертельной болезни. И серповидно-клеточность, и устойчивость к малярии можно рассматривать как своеобразные физиологические фены.

Приведу некоторые новые примеры выявления действия отбора с помощью феногеографии. Изучение наземной улитки *Cerrea vindobonensis* в горных долинах Югославии, проведенное в конце 60-х годов английским генетиком

Дж. Джонсоном, показало необычное распределение фенов бесполосных и полосатых раковин. Оказалось, что фен бесполосности встречается на хорошо прогреваемых склонах, тогда как улитки с темными раковинами (которые, как показали эксперименты, лучше выживают в холоде и способны лучше утилизировать солнечную энергию) занимают самые холодные склоны (рис. 17).

На другом виде этого же рода — улитке *Succinea nemoralis* были проведены феногеографические исследования,

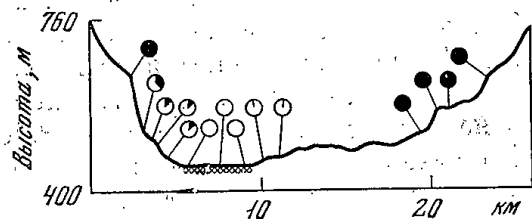


Рис. 17  
Распределение бесполосных и полосатых раковин наземного моллюска в одной из долин Югославия. Черный цвет — встречаемость особей с темными раковинами, обитающих на самых холодных склонах

вскрывшие действие отбора. Когда концентрацию желтых раковин нанесли на карту Европы, оказалось, что существует прямая зависимость между частотой желтых форм и средней летней температурой. В экспериментах было выявлено, что желтые морфы по сравнению с более темными обладают пониженной выживаемостью в холодных условиях.

Из всех хорошо проанализированных работ по изучению связи географической изменчивости с действием отбора следует одно общее заключение: везде, где обнаруживается действие естественного отбора, существуют четкие клинальные изменения по типичным феном — дискретным признакам.

Нутрия, обитающая на п-ове Флорида, обнаруживает четкую клинальную изменчивость по палевой и темной окраске: процент палевых особей в популяциях очень высок на севере района и очень мал на юге. Непосредственная причина такого изменения окраски пока неизвестна, но можно быть уверенным, что главный механизм клинальной изменчивости — направленное действие отбора, связанное с какими-то изменениями градиентов условий существования. Еще более крутую клину<sup>1</sup> описал

<sup>1</sup> Клина — градиент значения какого-либо признака внутри ареала вида.

М. Магомедмирзаев по изменению доли красных и коричневых семян в соцветиях солнцезвезда иволистного на расстоянии 250 км по западному побережью Каспийского моря. Эколого-физиологический анализ показал связь коричневосеменной формы с большей ксерофильностью — приспособленностью к более сухим условиям обитания, что, видимо, и определило картину современного распространения этих двух фенов на данном участке ареала.

Два других примера касаются птиц Северной Атлантики. Большой поморник обитает практически по всем удобным местам побережий Северного, Норвежского, Гренландского и Баренцева морей. У него встречаются два цветовых фена — темная и палевая окраски. Процент палевых птиц очень мал на юге ареала и достигает 100% на севере. Исследование показало, что палевая форма быстрее достигает половой зрелости: обладает повышенной агрессивностью. (Это важно для успешного питания, так как значительную часть своей добычи птицы отнимают у мелких морских чаек, что определило даже латинское название вида — *parasiticus*.) Однако в спаривании темные самцы имеют больше успеха. Наконец, темные самцы более жизнеспособны в условиях умеренного климата, а палевые в условиях арктических морей. Сложное сочетание всех этих преимуществ и определяет возникновение типичного сбалансированного полиморфизма — ни одна из форм не имеет решающего преимущества перед другой на большей части ареала (кроме Гренландии, где полностью отсутствует темная форма).

Другим примером служит распространение фена «очковости» у тонкоклювой кайры (*Uria aagle*). Этот фен выражается в появлении темного кольца вокруг глаз, соединенного через клюв тонкой темной полоской. В самой южной колонии вида — на побережье Португалии — «очковые» кайры не встречаются, но к северу число таких птиц увеличивается и достигает максимума в субарктических районах. Сравнительно мало известно о направлениях отбора, поддерживающих такую клинальную изменчивость. Вскрытие этих конкретных направлений отбора — дело физиологов, экологов, этологов. Феногеография в данном случае выступает в виде компаса, стрелка которого показывает на те ситуации в природе, в которых ясно прослеживается влияние отбора.

Последним из серии примеров, показывающих возможности феноеографии для выявления в природных популяциях процессов естественного отбора, может послужить замечательный пример клинальной изменчивости моли (*Amates glareosa*) на Шетлендских островах, расположенных у северного побережья Англии.

Изучение этой ночной бабочки было проведено английским генетиком Г. Кеттлевелом, который в 50-х годах успешно исследовал индустриальный меланизм насекомых, в частности знаменитую березовую пяденицу. У моли встречаются две формы — серая и темная, меланистическая. На архипелаге, протянувшемся на 136 км, на севере существуют только меланистические популяции, на юге — почти полностью свободные от меланистов. Нанесенные на график изменения частоты меланистов показали резкий перерыв клинальной изменчивости в одном из районов главного острова — там, где проходит небольшая долина. Здесь на протяжении 13 км концентрация меланистической формы изменяется на 35% (что соответствует в среднем 2,7% на каждый километр), по всему остальному архипелагу она меняется в среднем в пять раз медленнее. Так феноеография указала на самое интересное место для дальнейших исследований. Такие исследования были организованы и проведены в окрестностях долины с вересковыми пустошами и редкими полями на известняковых склонах.

На этом можно и заключить описание этого случая, поскольку дальше для расшифровки природной ситуации потребовались не феноеографические, а обстоятельные эколого-генетические исследования. На обеих сторонах долины шириной всего в 1—3 км выпускали меченых бабочек и определяли, как они разлетаются от мест выпуска. Оказалось, что отдельные особи часто улетают на расстояние свыше полутора километров. Всего здесь было помечено и выпущено 1682 бабочки, из них поймано — 65. Несмотря на то что постоянные ветры во время эксперимента дули так, что должны были бы переносить бабочек с одной стороны долины на другую, была найдена только одна бабочка, перелетевшая на противоположную сторону долины.

Эксперимент показал, что долина является реальной преградой в передвижении бабочек. До сих пор непонятно, в чем тут дело. Непонятно и адаптивное значение потем-

нения бабочек на севере архипелага. Есть несколько предположений, в частности, о преимуществе покровительственной окраски темных форм в условиях более длительного северного светового дня. Об этом говорит и тот факт, что в желудках мелких чаек на севере архипелага было найдено 20,7% светлых форм, тогда как в местной природной популяции светлых форм было всего 2,7%. К этому надо добавить, что обнаружилась разница в продолжительности существования в природе особей местного происхождения и привезенных из других мест и выпущенных в данном месте. Так, например, по данным одного эксперимента длительность жизни местных бабочек составила 3,4 дня, а «привозные» — как темные, так и светлые формы — жили почти на день меньше. Известная английская поговорка «East or West, home is best» оправдывается здесь как нельзя лучше!

Исследования этой бабочки показали, что клинальная изменчивость обеспечивается не равномерным потоком мигрантов при наличии градиента природных условий, а каждая клина представляет собой множество мелких, частично изолированных популяционных островков с изменяющимися в зависимости от микроусловий микронаправленными естественного отбора. На больших пространствах микронаправления могут складываться в заметные макрофеноеографические изменения.

В целом феноеография дает широкие возможности для изучения естественного отбора — этого во многом еще таинственного ключевого фактора эволюционного процесса. Главная роль, которую играет при этом феноеография, — роль «указателя» на ситуации, которые перспективны для изучения с целью выявления направления и давления отбора. Возможно, что в ряде случаев феноеография и непосредственно поможет определить направления естественного отбора. Это можно сделать посредством выявления, например, корреляции в распространении какого-либо фена или группы фенов с распространениями каких-либо факторов среды. Эти факторы среды могут быть абиотическими (температура, влажность и т. п.), но могут быть и биотическими — связанными с другими организмами. Например, была обнаружена тесная связь между распространенностью фена семи боковых крупных чешуй у колюшки и наличием в водоеме хищных рыб. Некоторые фены у прыткой ящерицы в своем распростра-

нении совпадают с ареалом рябины в Евразии. Задача дальнейших экологических исследований — выяснить существо этой связи, но само ее существование вскрывается именно фенгеографическим подходом.

### ФЕНОГЕОГРАФИЯ КАК ПУТЬ ВЫЯВЛЕНИЯ ДЕЙСТВИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ

Среди других эволюционных факторов, кроме более подробно рассмотренного выше естественного отбора, фенгеография в ряде случаев позволяет судить о действии волн численности в их ярком частном проявлении — «эффekte основателя».

В Восточной Англии между берегом канала Нью-Бедфорд и идущей вдоль канала автодорогой тянется на протяжении нескольких километров поросший густой травой склон шириной в 20—30 м. Этот биотоп обильно населен виноградной улиткой. Наводнение 1948 г. смыло все старое население моллюсков, но уже через три года моллюски заселили все эти удобные местообитания вновь. Исследование концентрации желтых раковин, проведенное в 1952 г. выборочно, через 200 м, показало пеструю картину: разные, даже близко расположенные группы резко различались по частоте этого фена. Значение желтой окраски раковин явно адаптивно в определенных местообитаниях (покровительственная окраска эффективна при визуальном отборе хищниками), но, видимо, окраска достаточно безразлична в данных условиях.

Пеструю фенгеографическую картину 1952 г. можно объяснить только «эффектом основателя» при заселении свободного биотопа. Интересно, что повторное исследование, проведенное через 19 лет (через три-четыре поколения моллюсков), не показало ни малейших различий в частоте распределения фенов. Сходный случай влияния эффекта основателя проявился и при освоении этим же видом моллюсков совершенно новых территорий, недавно осушенных в датских польдерах у г. Гронингена.

Гораздо труднее выделить с помощью фенгеографии действие изоляции как эволюционного фактора. На первый взгляд это кажется весьма странным: какими же другими, как не географическими, приемами надо выделять действие такого пространственного в первую очередь фактора, как изоляция? Однако не случайно точных

данных по действию изоляции в природных популяциях очень мало: во-первых, весьма трудно вычленить действие изоляции от действия других факторов эволюции, а во-вторых, масштаб действия изоляции обычно несравним с масштабом жизни исследователей: изоляция может действовать непрерывно на протяжении сотен и тысяч поколений, то ослабляясь, то усиливаясь.

Улитка *Succinea nemoralis* — широко распространенный вид, один из наиболее изученных эволюционистами. Она образует четкие популяции, малоподвижна (средний радиус индивидуальной активности не превышает несколько десятков метров), обладает рядом четких, генетически просто детерминированных и легко учитываемых признаков — фенов. Но каково же было удивление ученых, обнаруживших эту крупную и малоподвижную улитку на куполе собора Св. Петра в Риме! Попасты она туда могла либо при сильном порыве ветра, либо была принесена птицами. В том и другом случае радиус индивидуальной активности именно этой особи превышал средние радиусы активности вида в сотни раз. Популяционные же генетические эксперименты, равно как и модели изоляции в генетических процессах, показывают, что даже небольшой обмен генотипами (в общем даже единичные проценты) способен нивелировать генетические различия между первоначально различными популяциями.

Третий эволюционный фактор, действие которого было бы интересно выяснить с применением фенгеографических методов, — мутационный процесс. Методика здесь может быть следующей. Если при распределении фенов будет встречена концентрация редких, необычных фенов в каком-то определенном участке ареала, можно предполагать здесь интенсивный мутационный процесс. Конечно, до точного доказательства еще далеко; можно лишь предполагать, что путь доказательства будет состоять, как и обычно в биологии, в переводе уравнений со многими неизвестными в уравнения со все меньшим и меньшим их числом.

Пока, пожалуй, нет ни одного хорошо проанализированного примера связи мутационного процесса с видимыми фенами, но в принципе такая связь должна существовать, и найти ее в природе — интересная задача будущих исследований. Главное направление таких исследований — поиски центров необычных фенов и дальнейшее



вычленение возможного действия естественного отбора, волн численности, изоляции и результатов объединения одинаковых аллелей в одном генотипе при повышенной вероятности спаривания родственных особей (действие гомозиготизации).

#### МЕТОДЫ ФЕНОГЕОГРАФИИ

Главный метод феногеографии — сопоставление фенотипов. Его можно провести двумя путями — на карте и без нее. В обоих случаях анализ производится двумя способами: по одному фену либо сразу по комплексу фенов. Часто сопоставление по одному фену предшествует последующему анализу комплекса фенов, но порой оно может представлять самостоятельный микроэволюционный интерес.

В случае сопоставления по одному фену на карту наносится либо концентрация данного фена в разных точках исследования, либо просто отмечается факт присутствия данного фена в этой части ареала. В зависимости от задач исследования и то и другое изображение может оказаться одинаково удобным.

На рис. 18 показано изученное Н. В. Тимофеевым-Ресовским распространение фена, определяющего слияние пятен на надкрыльях растительноядной божьей коровки. Видно, что этот фен занимает большую часть внутри ареала вида и обладает как бы собственным ареалом. При таком подходе нас интересует сам факт распространенности фена в пределах ареала вида, а не та или иная его частота. На таких картах можно обнаружить адаптивные границы распространности фенов, найти корреляции в распространении фена с какими-либо факторами среды и т. д.

Примером подобной работы может служить исследование по распределению фена меланизма у хомяков на Украине, выполненное в конце 30-х годов известным советским генетиком С. М. Гершензоном. Ученому удалось выяснить, что распространение меланизма связано с повышенной влажностью местообитаний. Однако чаще, чем факт простого присутствия или отсутствия данного фена в том или ином участке ареала, в исследованиях анализируется распространенность этого фена. Выше упоминался широко известный в мировой литературе случай

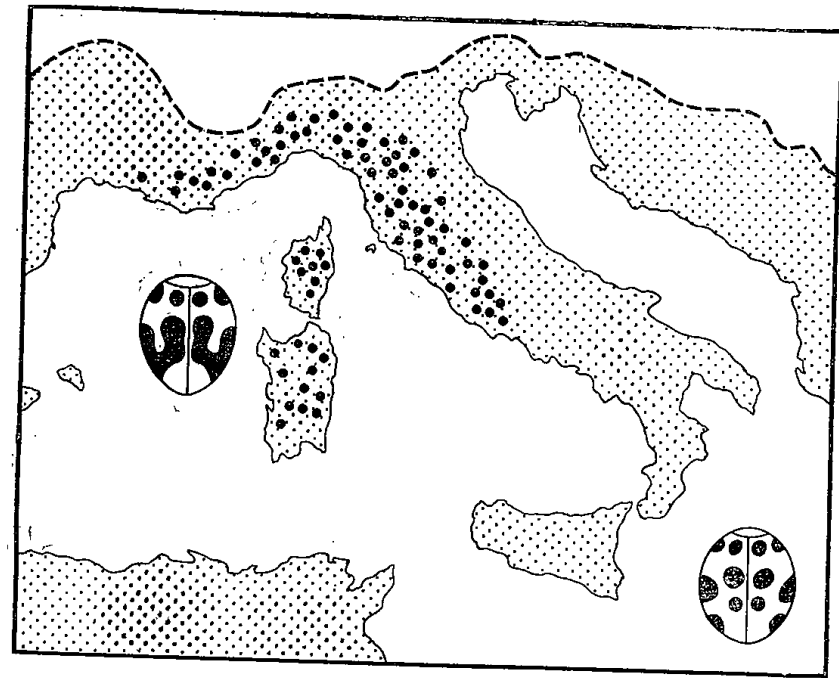


Рис. 18  
Распространение фена слияния пятен на надкрыльях (крупные черные точки) у растительноядной божьей коровки *Eriolachna chrisomelina* в Средиземноморье

распространения мутации (фена) *simplex* в строении зубов обыкновенной полевки в Средней Европе. Из зоны с повышенной концентрацией этого фена в Ютландии во все стороны происходит как бы растекание признаков с постепенно понижающейся концентрацией этого фена. На рис. 19 показано распределение в пределах ареала прыткой ящерицы фена прерывистой полосы по центру спины. Видно, что зоны повышенной концентрации фена довольно четко отделены от зон пониженной концентрации. Проявляются как будто определенные границы его пониженной или повышенной концентрации. На аналогичных картах, составляемых для прыткой ящерицы по другим фенам, есть очень интересные границы: для одних фенов р. Волга, например, является непреодолимой преградой; другие фены в высокой концентрации встречаются на ее западном берегу и в очень низкой концентрации — на восточном. Для некоторых же фенов как будто и не существует такой преграды, как Волга.

Выше не раз подчеркивалось, что не всякий анализ

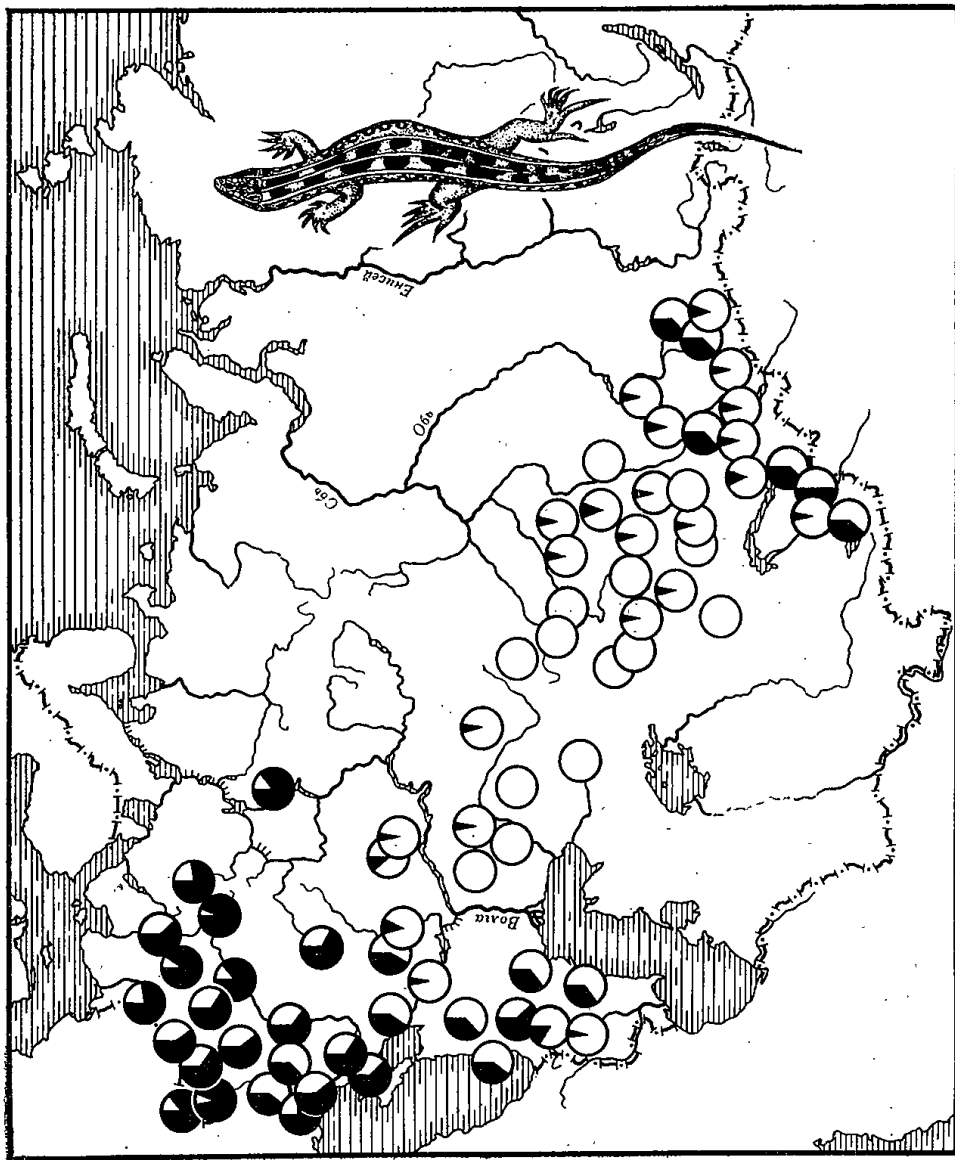


Рис. 19  
 Распределение фенона «спермивная полоса на спине» (черный сектор) на большей части ареала прыткой ящерицы

единственного фенона окажется еодержательным и интересным уже потому, что каждый фенона обладает определенным масштабом, в котором и проявится его закономерное распределение. Наглядным примером служит распределение фенона желтой окраски раковины у виноградной улитки, вскрытое в работах английского генетика Дж. Джонса в 1974—1978 гг. Оказалось, что в масштабе участка протяженностью в пять километров распределение желтых раковин случайно, в масштабе территории площадью 22 500 км<sup>2</sup> также не прослеживается каких-либо закономерностей. Случайным оказывается и распределение фенона в масштабах всей Великобритании. Однако в масштабе Европы распределение фенона желтой окраски оказывается клинальным, т. е. подверженным отбору и явно адаптивным.

Прежде чем рассмотреть пути сопоставления фенофондов по многим фенонам, надо сделать одно отступление в область инженерной психологии. Выше говорилось о том, что оптимальным для одновременного восприятия человеческим глазом является число разнородных знаков, не превышающее девяти. Это обстоятельство надо иметь в виду при нанесении на карту нескольких фенонов одновременно. Лучше всего, если на карте будет не более семи разных значков, иначе карта будет трудно читаема.

Оказывается, что разные методы кодирования признаков также резко различаются по эффективности зрительного восприятия. Отдельные феноны на карте можно обозначить цифрами, буквами или значками разной конфигурации (треугольник, квадрат, ромб, круг и т. д.), но можно, наконец, изображать феноны различным цветом. Эксперименты показали, что для определения места какого-либо фенона на карте эффективнее всего использовать цвет.

При анализе одного или нескольких фенонов их можно наносить на карту без учета степени концентрации, но наиболее распространено изображение нескольких фенонов с учетом их концентрации. Концентрацию можно показать величиной значка, густотой расположения символов на карте или — если наносятся частоты признаков, в сумме составляющие 100%, — вариантами секториальных графиков. Если же требуется дать сопоставление нескольких независимых признаков из разных групп фенонов, несомненно, лучшим является метод изображения «розой ветров».

Последним большим направлением в методике фенографических исследований можно рассматривать вычисление обобщенного фенетического показателя. Наиболее распространено в современных зарубежных работах, пожалуй, сравнение отдельных популяций и групп по так называемым коэффициентам сходства. Полученные данные могут сравниваться непосредственно на карте, в таблицах или служить основанием для построения дендрограмм, изображающих фенетическое сходство исследуемых группировок. Этот метод дает очень хорошие результаты и заслуживает широкого распространения в отечественных работах.

Другой, пока мало распространенный метод сравнения по обобщенному показателю — простой метод балльного сравнения. Он успешно применяется в случаях выявления каких-то промежуточных форм между уже известными двумя или более крайними формами. Характерный результат этого метода — выявление гибридных зон между подвидами, «полувидами» и видами. Сущность метода можно проиллюстрировать на примере обстоятельного исследования двух «полувидов» американской иволги, проведенного американским зоологом Дж. Райзингом.

На Атлантическом побережье Северной Америки обитает балтиморская иволга, на Тихоокеанском — иволга Буллока, по центральной части континента с юга на север проходит широкая гибридная зона между этими «полувидами». Признаки окраски были разбиты на девять отдельных групп (окраска лба, шеи, ушной области, горла и т. д.). В каждую группу входило от трех до пяти дискретных вариантов окраски — фенов, расположенных в порядке увеличения значения условного балла для каждого фена от признаков типичной балтиморской иволги, принимаемых за 0, до признаков, характерных для иволги Буллока. Выявляющаяся изменчивость суммарного балла окраски всех признаков показывает широкую зону гибридизации, носящую характер клинальной изменчивости и коррелирующую с величиной осадков. Аналогичные сопоставления можно делать и без карты, в виде таблицы.

\* \* \*

Не случайно рассказ о феногеографии оказался самым длинным в этой книжке. Феногеография действительно является одним из самых главных разделов фенетики,

так как позволяет ставить и решать наиболее сложные проблемы популяционного исследования, начиная от поиска популяционных границ и кончая восстановлением хода эволюции — изучением микрофилогенеза вида. Важное значение должна иметь феногеография для правильной организации многих промыслов и ряда биотехнических мероприятий. Знание точного распространения хозяйственно важных признаков в пределах ареала вида — надежная основа для планирования биотехнических мероприятий. Хороший пример такого рода — восстановление численности соболя в нашей стране: оно проводилось посредством отлова и выпуска в подходящие местообитания соболей из лучших кражей (популяций и групп популяций, характеризующихся исключительно удачным набором хозяйственно важных признаков — темной окраской, густотой меха, крупными размерами зверьков).

Важное значение имеет феногеография и при решении главного вопроса внутривидовой систематики: целесообразно или нецелесообразно выделять какие-то группы популяций в качестве отдельных подвидов.

Наконец, велико значение феногеографии для развития теории микроэволюции: изучения механизмов формирования, пространственных тенденций в развитии внутривидовой изменчивости, образования центров многообразия, клинальной изменчивости и т. п.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Причиной написания этой книжки послужило быстрое развитие нового направления исследований в области изучения природных популяций — фенетики. В самой общей форме фенетика — это применение генетических идей и методов при любом негенетическом изучении природных популяций (с позиций зоолога и ботаника, эколога и морфолога, физиолога и этолога). С одной стороны, фенетика позволяет ставить и решать популяционные задачи, которые раньше если и ставились, то не могли быть решены на достаточно обширном материале. С другой стороны, она позволяет ставить такие задачи и проблемы, которые раньше вообще не могли быть поставлены из-за отсутствия методов их решения.

Фенетика позволяет разрешить противоречие между практической невозможностью широкого генетического исследования видов и методологической необходимостью получения таких данных. Фенетический подход позволит сравнительно быстро описать и расшифровать в первом приближении сотни и тысячи разнообразных эволюционных ситуаций в природе. Это выяснение реальных путей микроэволюции, видимо, и станет фундаментом теории управления эволюционным процессом.

Нет сомнения, что «надев генетические очки», но не ограничивая себя кругом проблем классической генетики, исследователи большинства разделов полевой биологии, а возможно, и ряда разделов экспериментальной биологии посредством использования фенетических приемов и методов получают новые возможности для решения научных проблем. Все это должно оказаться полезным в продвижении по пути решения кардинальной проблемы современной биологии — управления эволюционным процессом, без которого, как мы уже говорили в начале книги, невозможно представить будущее полноценное существование человечества в биосфере Земли.

Насколько продуктивным окажется фенетический подход в конкретном исследовании, зависит не только от используемых фенетических методов. Фенетика дает ключ к анализу происходящих в природе микроэволюционных событий, скрытых от кратковременных наблюдений с помощью обычных классических методов. Какая дверь будет открыта этим ключом — зависит от самого исследователя.

Широкая междисциплинарная основа фенетики, с одной стороны, и желательность — в связи с катастрофически растущим влиянием цивилизации на живую природу — скорейшего перехода от бесконтрольного вмешательства в ход эволюции живой природы на Земле к управляемой эволюции — с другой, заставляет писать о фенетике не только в трудах научных конференций и узкоспециальных монографиях, но и в издании, обращенном к широкому кругу читателей, заинтересованных в изучении живой природы.

Если эта книга привлечет внимание читателя к тем или иным проблемам эволюционной и популяционной биологии, задача автора будет выполнена наполовину. Если же она пробудит у читателя интерес к изучению дискретных альтернативных признаков в природных популяциях и вызовет желание у негенетиков «надеть генетические очки», а у генетиков — вспомнить подходы и методы, которые столь успешно начал развивать в своих трудах Н. И. Вавилов, и резко расширить круг изучаемых объектов — задача автора будет выполнена полностью.

ЛИТЕРАТУРА \*

- Баранов А. С.* Выделение фенотипов по окраске у рептилий (на примере прыткой ящерицы).— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 68—72.
- Береговой В. Е.* Геноекология и феноекология популяций животных.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 34—41.
- Берзин А. А.* Исследования популяционной морфологии китов.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии: Материалы к Всесоюзному совещанию. М.: Наука, 1979, с. 367—369.
- Большаков В. Н., Васильев А. Г.* Эпигенетический полиморфизм популяций рыжей и красной полевок с разной степенью пространственной изоляции.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 110—116.
- Борисяк А. А.* Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 1—80. См. также: *Борисяк А. А.* Избр. труды. К столетию со дня рождения. М.: Наука, 1973, с. 119—158.
- Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.— В кн.: Докл. III Всерос. съезда селекционеров. Саратов, 1920. См. также: *Вавилов Н. И.* Избр. произв. Л.: Наука, 1967, т. 1, с. 7—61.
- Вавилов Н. И.* Центры происхождения культурных растений.— Тр. по прикл. ботан., генет., селекц., 1926, вып. 3. См. также: *Вавилов Н. И.* Избр. произв. Л.: Наука, 1967, т. 1, с. 62—87.
- Вигоров Ю. Л.* О возможностях анализа неметрической изменчивости разных костей черепа.— В кн.: Применение количественных методов в экологии. Свердловск, 1979, с. 94—100.
- Гайсинович А. Е.* Зарождение генетики. М.: Наука, 1967, с. 196.
- Гладкова Т. Д.* Кожные узоры у низших и высших приматов.— В кн.: Человек. Эволюция и внутривидовая дифференциация. М., 1972, с. 84—100. (Тр. МОИП, т. 43).
- Григорьева А. Д., Грунт Т. А., Сарычева Т. Г.* Палеонтология и фе-

\* В связи с научно-популярным характером настоящего издания этот список литературы нельзя рассматривать как достаточно полный. Он включает некоторые из основополагающих классических работ, на которые есть ссылки в тексте, и ряд работ, дающих примеры направлений фенетических исследований, о которых не удалось сказать в тексте. Достаточно полная библиография работ по фенетике сейчас включает, по-видимому, около 6—7 тыс. названий.

нетика.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 22—29.

- Гусева И. С.* Некоторые особенности проявления генов типологической модели папиллярного узора пальцев рук человека.— Генетика, 1971, т. 7, № 10, с. 103—115.
- Добржанский Ф. Г., Лус Я. Я., Медведев Н. Н.* Домашние животные восточной части Казахстана (Семиречья). Л.: Изд-во АН СССР, 1927, с. 328.
- Захаров В. М.* Основные методы популяционных исследований билатеральных структур животных.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 54—60.
- Зубов А. А.* Одонтология: Методика антропологических исследований. М.: Наука, 1968, с. 200.
- Ищенко В. Г.* Об использовании морфологического полиморфизма в популяционной экологии млекопитающих.— Экология, 1971, № 5, с. 64—70.
- Козманюк Ф. С., Гайдук В. Е.* Изучение структуры и динамики популяций животных методами фенетики.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии: Материалы к Всесоюзному совещанию. М.: Наука, 1979, с. 365—366.
- Крылов Д. Г., Яблоков А. В.* Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки.— Зоол. журн., 1972, т. 51, № 4, с. 576—584.
- Ларина Н. И.* Общие проблемы и методы фенетических исследований.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 12—22.
- Ларина Н. И., Голикова В. Л., Еремич И. В.* О применении некоторых фенетических методов к изучению внутривидовых группировок у мышей и полевок.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1976, вып. 4(6), с. 69—78.
- Магомедмирзаев М. М.* О проблемах морфологического измерения и счета с позиций фенетики растений.— Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 3, с. 331—343.
- Мендель Г.* Опыты над растительными гибридами (1865): Пер. с нем. М.: Наука, 1965, с. 9—48.
- Малеева А. Г., Попова В. Н.* Позднеплейстоценовая водная полевка из состава «смешанных фаун» Среднего и Южного Зауралья.— В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1975, с. 80—102.
- Новоженков Ю. И.* Феноекология стабильного полиморфизма.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 41—47.
- Орлов Л. М.* Жилкование крыла златоглазки как модель микроэволюционных исследований.— Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 6, с. 902—913.
- Промптов А. Н.* Географическая изменчивость песни зяблика в связи с общими вопросами сезонных перелетов птиц.— Рус. зоол. журн., 1930, т. 10, вып. 3, с. 17—40.
- Рычков Ю. Г., Мовсесян А. А.* Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа монголоидов в Сибири в связи с проблемой их происхождения.— В кн.: Человек. Эволю-

- ция и внутривидовая дифференциация. М.: Наука, 1972, с. 114—132. (Тр. МОИП; т. 43).
- Сарычева Т. Г., Яблоков А. В. Палеонтология и микроэволюция.— Журн. общ. биол., 1973, т. 31, № 3, с. 348—359.
- Серебровский А. С. Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных СССР.— Научное слово, 1928, № 9, с. 3—22.
- Серебровский А. С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973, с. 168.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология.— Природа, 1973, № 5, с. 40—51.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глогов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973, с. 278.
- Туругина Л. В., Подмарев В. И. Территориальное распределение фенотипов и выделение генетико-пространственных группировок в популяции прыткой ящерицы.— В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 72—77.
- Юдин Б. С. Индивидуальная и популяционная изменчивость зубной системы сибирского крота.— В кн.: Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 178—199. (Тр. Биол. ин-та; вып. 31).
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966, с. 364.
- Яблоков А. В. Популяционная морфология как новое направление популяционных и эволюционно-морфологических исследований.— Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 5.
- Яблоков А. В. I Всесоюзное совещание по фенетике.— Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 4, с. 626—627.
- Яблоков А. В. Изучение пространственной структуры популяций животных посредством анализа частоты встречаемости дискретных признаков.— В кн.: Тезисы докл. XIV Междунар. генет. конгр. М., 1978, ч. 1, секция 13—20, с. 494.
- Bateson W. Material for the Study of Variations. London, etc., 1896.
- Berry A. C. Factors affecting the incidence of non-metrical skeletal variants.— J. Anat., 1975, 120, p. 519—535.
- Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus*.— Genet. Res., Cambridge, 1963, 4, p. 193—200.
- Berry R. J. Inheritance and Natural History. London, 1977.
- Berry R. J., Searl A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton.— Proc. Zool. Soc. London, 1963, 140, N 4, p. 557—615.
- Dempster E. R., Lerner I. M. Heritability of threshold characters.— Genetics, 1950, vol. 35, p. 212—236.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. New York; London: Columb. Univ. Press, 1937, p. 1—364.
- Grüneberg H. The genetic of the mouse.— Bibl. Genet., 1952, vol. 15, p. 1—650.
- Johannsen W. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena: G. Fischer, 1909.
- Jones J. S., Leith B. H., Rawlings P. Polymorphism in *Cepea*: a problem with too many solutions? — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1977, N 8, p. 109—143.
- Jorgensen J. B., Edelberg L., Krebs C., Singer H. Anthropological Studies in the Hindu Kush and the Punjab.— Folk (Kobenhavn), 1965, vol. 6, p. 37—51.
- Lewontin R. C. The genetic basis of evolutionary change. New York; London: Columb. Univ. Press, 1974, p. 1—351.
- Osborn H. F. Origin of the single characters as observed in fossil and living animals and plants.— Amer. Natur., 1915, vol. 49, N 580, p. 193—239.
- Petras M. L. Studies of natural populations of *Mus*. II. Polymorphism at the T-locus.— Evolution, 1967, vol. 21, N 3, 466—478.
- Pucek Z. Wormian bones (ossicula vormiana) in the skull of some Mammals.— Przegł. zool., 1961, vol. 3, p. 211—217.
- Rychkov Yr. G., Sherepetyeva V. A. The genetic process in the system of ancient human isolates in North Asia.— In: Population Structure and Human Variation/ Ed. G. A. Harrison. London: Cambr. Univ. Press, 1977, vol. 11, p. 47—108.
- Schmidly D. J. Geographic variation and taxonomy of *Peromyscus boylii* from Mexico and the southern United States.— J. Mammal., 1973, vol. 54, N 1, p. 111—130.
- Scott P. The wild swans at Slimbridge.— Wildfowl Trust, Slimbridge, p. 1—14.
- Sjovold T. Non-metrical divergence between skeletal populations.— Ossa, 1977, vol. 4, Suppl. 1, XI+133 p.
- Soule' M. Phenetics of natural populations. III. Variations in insular populations of lizard.— Amer. Natur., 1972, vol. 106, N 950, p. 429—446.
- Todd N. B., Glass G. E., McLure I. Gene frequencies in some cats of South America.— Carnivore Genet. Newsl., 1974, vol. 2, p. 230—235.
- Selander R. R. Behaviour and Genetic Variation in natural populations.— Amer. Zool., 1970, vol. 10, p. 53—66.
- Zarapkin S. R., Timofeeff-Ressovsky H. A. Zur Analyse der Formvariationen. II. Einige Gesetzmäßigkeiten in der Variabilität der Fleckenform bei *Epilachna chrysomelina* F. (Coleop. Coccinellidae).— Naturwissenschaften, 1932, Bd. 20, N 22/24, S. 384—387.
- Zimmermann K. Über Mutationen in wilden Populationen. I. Zur Variabilität des Geaders im Bienenflugel.— Mitt. Zool. Museum Berlin, 1933, Bd. 19, S. 439—452.
- Yablokov A. V., Baranov A. S., Rozanov A. S. Population structure, geographic variation, and microphylogenesis of the Sand Lizard (*Lacerta agilis*).— Evol. Biol., 1980, vol. 12, p. 91—127.



## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	3
<b>Глава I. Механизм эволюции . . . . .</b>	<b>5</b>
Популяция — элементарная единица эволюции . . . . .	6
Наименьшее эволюционное изменение . . . . .	11
Эволюционный материал . . . . .	12
Мутационный процесс — первый поставщик эволюционного материала . . . . .	13
Колебания численности — второй поставщик материала для эволюции . . . . .	14
Изоляция — фактор-усилитель различий в эволюции . . . . .	15
Естественный отбор — единственный направленный фактор эволюции . . . . .	16
Взаимодействие эволюционных сил — механизм эволюции . . . . .	18
Важность изучения природных популяций . . . . .	19
<b>Глава II. Краткая история фенетики . . . . .</b>	<b>25</b>
Принцип отдельных признаков . . . . .	25
От отдельных признаков до фена . . . . .	29
История фенетики . . . . .	38
<b>Глава III. Что такое фен? . . . . .</b>	<b>42</b>
Как выглядит фен . . . . .	42
Ген и фен . . . . .	46
Как найти фены? . . . . .	51
Масштаб фенов . . . . .	57
Несколько подробнее о фенах млекопитающих . . . . .	60
Адаптивен ли фен? . . . . .	64

<b>Глава IV. Пути изучения фенофонда . . . . .</b>	<b>68</b>
Изучение структуры популяции . . . . .	68
Изучение динамики генетического состава популяции . . . . .	73
Как описать фенофонд . . . . .	80
Как сравнивать фенофонды . . . . .	85
<b>Глава V. Феногеография . . . . .</b>	<b>90</b>
Как найти границы популяций? . . . . .	93
Где вид разнообразнее: в центре или на периферии ареала? . . . . .	99
Реконструкция микрофилогенеза . . . . .	101
Феногеография, структура вида и систематика . . . . .	109
Естественный отбор и феногеография . . . . .	115
Феногеография как путь выявления действия эволюционных факторов . . . . .	120
Методы феногеографии . . . . .	122
Заключению . . . . .	128
Литература . . . . .	130

Алексей Владимирович Яблоков

**ФЕНЕТИКА**

Утверждено к печати редколлегией серии  
научно-популярной литературы  
АН СССР

Редактор издательства В. Н. Вяземцева

Художник М. М. Бабенков

Художественный редактор Ю. П. Трапачков

Технический редактор Ю. В. Серебрякова

Корректоры Л. Д. Собко, В. А. Шварцер

ИБ № 15300

Сдано в набор 11.10.79

Подписано к печати 7.03.80

Т-03964. Формат 84×108<sup>1/32</sup>

Бумага № 2

Гарнитура обыкновенная

Печать высокая

Усл. печ. л. 7,14 Уч.-изд. л. 7,3

Тираж 32400 экз. Тип. зак. 2448

Цена 20 к.

Издательство «Наука»

117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»

121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10