

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2008
XVII**



**ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
416
EXPRESS-ISSUE**



Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XVII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2008 № 416

СОДЕРЖАНИЕ

- 675-694 Фенотип и генотип в эволюции.
М. М. КАМШИЛОВ
- 694-696 Новые данные о сроках миграций овсянки-
ремеза *Emberiza rustica* в восточных
и юго-восточных частях Казахстана.
Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ,
Ю. П. ЛЕВИНСКИЙ
- 696-698 Овсянка-крошка *Emberiza pusilla*
на Европейском Севере СССР.
В. Д. КОХАНОВ
- 698-699 Птицы в питании серых крыс *Rattus norvegicus*.
И. Р. МЕРЗЛИКИН
-

Редактор и издатель А. В. Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Санкт-Петербург 199034 Россия

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Published from 1992

Volume XVII

Express-issue

2008 № 416

CONTENTS

- 675-694 Phenotype and genotype in evolution.
M. M. KAMSHILOV
- 694-696 New data on timing of migrations
of the rustic bunting *Emberiza rustica*
in eastern and south-eastern parts of Kazakhstan.
N. N. BEREZOVIKOV,
YU. P. LEVINSKY
- 696-698 The little bunting *Emberiza pusilla*
in the northern part of European Russia.
V. D. KOKHANOV
- 698-699 Birds in ration of the Norway rat
Rattus norvegicus. I. R. MERZLIKIN
-

A. V. Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St. Petersburg University
S. Petersburg 199034 Russia

Фенотип и генотип в эволюции

М.М. Камшилов

Второе издание. Первая публикация в 1972*

Фенотип и генотип

В третьем издании своего классического труда В.Иогансен (Johansen 1926, p. 165-170) следующим образом определил генотип и фенотип:

«Основа всего развития индивидуума даётся, конечно, конституцией обеих гамет, в результате слияния которых возникает организм. Эту конституцию мы обозначаем термином генотип... Генотип, каким он представлен в зиготе, обуславливает все возможности развития особи, возникшей в итоге оплодотворения, и означает, следовательно, норму реакции данного организма... Фенотип особи мы определяем как совокупность доступных непосредственному наблюдению или анализу признаков. Описательно он представляется крайне расчленимым, морфологически – как элементы при постройке, физиологически – как отдельные свойства или функции, химически – в виде отдельных составных частей и пр. Но живой организм нужно понимать как целое, как единую систему не только во взрослом состоянии, но и в течение всего развития. Фенотип не просто сумма признаков, он является выражением очень запутанных взаимоотношений... Часто весьма запутанные взаимоотношения генотипа и среды определяют фактические свойства каждого организма, его фенотип».

Все признаки фенотипа *генотипически обусловлены* и, однако, они, как таковые, не наследственны, как ненаследственны и фенотипы. В.Иогансен (Johansen 1926, p. 708) критикует Г.Сименса (Siemens 1921) за его противопоставление наследственных признаков ненаследственным. «Всё принадлежащее к фенотипу, – пишет он, – т.е. все свойства вообще, наблюдаемые у организма, как таковые, не наследственны. Они всегда являются выражением прямых или не прямых реакций генотипа (идиотипа Сименса) с факторами среды. Термин Сименса «паратип» как бы указывает, что существуют признаки, ничего общего не имеющие с генотипом данного организма, т.е. «чисто фенотипические». Но таких признаков у организма вообще не имеется. Ничто не может быть «чисто фенотипическим», ибо фенотипы являют-

* Камшилов М.М. 1972. Фенотип и генотип в эволюции

// *Проблемы эволюции*. Новосибирск, 2: 28-44. Поступила в редакцию 21 февраля 1967.

ся обязательными реакциями генотипа... например, особые способы заживления ран, реакции на инфекции, на трансплантации и другие внешние воздействия, конечно, обусловлены прямо или косвенно генотипом данного организма, например, через внутреннюю секрецию». Д.Гексли (Huxley 1964) пишет о генотипической обусловленности способности к различным формам обучения. Говоря коротко, фенотип – ненаследуемое – представляет собой форму реализации Генотипа – наследуемого – в конкретных условиях жизни. Все признаки развивающегося организма, включая и различие формы поведения, генотипически обусловлены, но не наследственны. *Наследуемость и генотипическая обусловленность — разные явления.*

Представление о генотипе и фенотипе таким, каким оно было сформулировано в 1926 году Йогансенем, сохранило своё значение и в настоящее время. Пожалуй, можно лишь несколько уточнить содержание понятия генотип, так как сейчас мы знаем о наследственном строении зигот значительно больше, чем в 1926 году. Для нашей цели, однако, вполне достаточно определить генотип как наследственное, т.е. как специфическое строение зиготы, обуславливающее характер индивидуального развития, как наследуемую информацию о развитии. Индивидуальное развитие, или фенотип, с этой точки зрения представляет собой реализацию наследственной информации, заложенной в зиготе, осуществляющуюся с помощью поглощения вещества, энергии и дополнительной информации, поступающих из внешней среды.

Фенотипическая форма наследственной изменчивости

Из представления о генотипе и фенотипе следует, что существуют три основные категории изменчивости: изменчивость *генотипическая*, т.е. поддерживаемая мутационным процессом изменчивость Генотипов; изменчивость *модификационная*, обусловленная неоднородностью условий развития особей одного генотипа, и, наконец, изменчивость *фенотипическая*, представляющая собой изменчивость конкретных признаков развивающихся организмов. В фенотипической изменчивости, таким образом, находят свое выражение и разнообразие генотипов, и неоднородность условий развития.

Чёткость разграничения категорий изменчивости, однако, перестаёт быть таковой при их конкретном анализе. Генотипическая изменчивость проявляется лишь в форме разнообразия признаков фенотипа. Поэтому она неизбежно отражает закономерности формирования конкретных фенотипов.

Основываясь на работах Т.Г.Моргана (Morgan 1929), Н.В.Тимофеева-Ресовского (1925, 1928), А.Н.Промптова (1929), автор настоящей статьи в 1934-1935 гг. сформулировал представление о фенотипической

форме наследственной изменчивости (Камшилов 1934, 1935). У альбиносов выпадает вся гамма изменений окраски, у бескрылых мух невозможно учитывать мутации, затрагивающие форму крыловой пластинки, её жилкование. Появление новых признаков, таких, скажем, как возникновение ножки на месте аристы (мутация *aristopedia*) или преобразование галтеров во вторую пару крыльев (мутация *tetraptera*) у дрозофилы, даёт возможность обнаружиться наследственным изменениям, не проявляющимся на фоне «нормальных признаков». Генотипическая изменчивость проявляется по-разному и при изменении условий развития. Частота мутирования конкретного локуса к тем или иным аллелям также отражает особенности развития органа, на фоне которого изучается процесс мутирования локуса.

Таким образом, *специфика мутационного процесса двойственна по своей природе*. С одной стороны, имеется первичная специфичность, определяемая закономерностями изменчивости половых клеток; с другой стороны, — специфичность вторичная, связанная с тем, что первичная специфичность в различных типах развития реализуется по-разному. Можно говорить *о действительном мутационном процессе и о его фенотипической форме*.

В эволюции органического мира и в практике селекции наследственная изменчивость всегда выступает в своей фенотипической форме. Поэтому данная форма оказывается весьма существенной при определении возможного направления исторических преобразований видов и пород.

Отбор в различных условиях проявления признака

Представление о фенотипической форме наследственной изменчивости неизбежно приводит к выводу: отбор даже по одному и тому же признаку в разных условиях его проявления должен приводить к существенно различным результатам. Этот теоретический вывод был проверен экспериментально путём отбора на максимальное проявление рецессивной мутации *eyeless* (безглазие) у дрозофилы в разных условиях развития (Камшилов 1935, 1939). Мутация *eyeless* характеризуется более сильным проявлением при развитии мух на свежем корме и слабее — на корме, изменённом жизнедеятельностью личинок. Отбор при воспитании на свежем корме повысил проявление признака, однако реакция на старый корм при этом не изменилась. Отбор на проявление безглазия при развитии на старом корме не только привёл к повышению проявления, но и *принципиально изменил норму реагирования*: безглазие на старом корме стало проявляться сильнее, чем на свежем. Ясно, что при отборе на безглазие в условиях старого корма *сохранялись не те наследственные особенности, которые сохранялись при отборе на свежем корме*. Следовательно, «условия, в которых вёл-

ся отбор, материализовались в виде особенности генотипа, в виде специфического характера реакции генотипа на факторы среды» (Камшилов 1935в, с. 1010).

Ч.Дарвин (1939) подразделил изменчивость на неопределённую и определённую. В соответствии с современными генетическими представлениями неопределённая изменчивость – это главным образом изменчивость генотипическая (изменчивость ДНК); на её основе происходят стойкие изменения нормы реакции. Определённая изменчивость охватывает класс изменений фенотипа, возникающих в основном под воздействием каких-либо вполне определённых факторов внешней среды. В только что рассмотренном эксперименте определённым является изменение проявления безглазия при переходе от свежего корма к старому. Изменив форму проявления неопределённой генотипической изменчивости, определённое изменение фенотипа изменило ход и соответственно результат отбора. Поэтому *определённая изменчивость, придавая фенотипическую специфику изменчивости неопределённой, оказывается в ходе эволюции весьма существенной.*

Наследственная изменчивость как изменчивость цистронов ДНК не идёт в направлении отбора. Но, поскольку отбор изменяет конкретные признаки, он тем самым открывает всё новые и новые возможности обнаружения наследственных изменений как раз на фоне изменяющихся признаков. Поэтому *фенотипическая форма наследственной изменчивости всегда будет следовать за изменяющим фенотип отбором.*

Совершенно очевидно практическое значение представления о фенотипической форме наследственной изменчивости. Каждый новый фактор, будь то стимулятор, воздействие каким-либо физическим агентом, новый приём ухода, кормления, тренировки, удобрения, меняя определённым образом признаки и, следовательно, фенотипическую форму неопределённой изменчивости, открывает новые возможности селекции. *Достижения физиологов превращаются в базу плодотворной работы селекционеров.* Но при этом, поскольку «ранги племенной ценности животных в разных условиях среды не совпадают... при разных внешних условиях отбор ведёт к формированию разных в племенном отношении групп животных» (Беляев 1966, с. 49). И в этом случае специфика среды через отбор неизбежно будет превращаться в специфику нормы реагирования, т.е. будет происходить то же самое, что было нами обнаружено в экспериментах с отбором на проявление безглазия в различных условиях.

В природе и в сельскохозяйственной практике нередки случаи проникновения одних видов в среду жизни других, например сорняков в культурные фитоценозы. Согласно Е.Н.Синской (1948), успех длительного сосуществования вселенца и аборигена обеспечивается одним

из двух процессов: или вселенец по своим потребностям начинает всё более отличаться от аборигена (экологическая дифференциация), или, наоборот, постепенно приближается к потребностям аборигена, проникая в его нишу и уподобляясь ему и по внешнему виду, и по физиологическим потребностям, и по жизненному циклу (экологическое уподобление). Рыжик, торичник, горчица, льняная гречишка, дикая редька и другие сорные растения, засоряющие посевы льна, имитируют лён; большой погребок уподобляется ржи и т.п. В дикой природе уподобление одних видов растений другим, по мнению Е.Н.Синской, распространено «пожалуй, ещё шире». Широко известны случаи имитации муравьёв насекомыми различных отрядов и даже пауками, живущими в муравейниках, имитация термитов их сожителями и т.п. Везде действует один принцип: *специфика условий жизни, выраженная в определённой изменчивости фенотипа, через отбор становится частью наследственной специфики*. Сходство условий жизни неизбежно ведет к сходству реакций, крайним выражением которого являются различные случаи конвергенции, в частности, физиологическая и морфологическая имитация. У близких видов подобная имитация может обуславливаться генотипическим сходством, у далёких она создается на различной наследственной основе.

Механизм стабилизации признаков

В.Иогансен (Johansen 1926, p. 708) обратил внимание на то, что «некоторые признаки более непосредственно, чем другие, выявляют свою генотипическую обусловленность, ибо они всегда появляются, если организм вообще может существовать, в то время как другие признаки появляются только при особых условиях среды». Из этого иногда делается вывод о различной степени генотипической обусловленности различных признаков. Более того, наблюдая в природе случаи стабилизации признаков, некоторые исследователи стали говорить о замене в процессе эволюции ненаследственных изменений аналогичными наследственными.

Это роковое заблуждение ведёт начало от примитивных представлений о наследственности как о передаче признаков. В конце XIX в. оно нашло и теоретическое обоснование в работах Ф.Гальтона (Galton 1889), имевшего дело с генотипически неоднородным материалом.

После работ В.Иогансена (Johansen 1926), выступившего с критикой представлений Ф.Гальтона, стало очевидным, что *признаки фенотипа, а также различные формы поведения как таковые не наследуются*, наследуется лишь норма реагирования, обусловленная строением зиготы и прежде всего структурой ДНК. С этой точки зрения гипотеза, постулирующая «замену» ненаследственных изменений аналогичными наследственными, оказывается беспочвенной. *Измене-*

ния нормы реагирования не могут быть аналогичными изменениям одного признака или нескольких признаков, частному проявлению нормы реакции. В эволюции происходит замена одной нормы реагирования другой нормой, а никак не замена признаков нормой реагирования.

Как справедливо отметил В.Йогансен, организмы характеризуются двумя категориями признаков: признаками относительно постоянными в изменчивых условиях среды и признаками изменчивыми. Постоянство некоторых признаков, их относительная независимость от колебаний внешних факторов определяется, однако, не степенью генотипической обусловленности, так как все признаки генотипически обусловлены, а самой приспособительной ценностью постоянства. Организму, скажем, нужен глаз, чтобы видеть. Его приспособительное значение не меняется при изменении условий развития. Поэтому он и будет развиваться как признак с большим пороговым эффектом и в силу этого мало зависеть от колебаний внешних факторов. Стабилизация признака достигается в итоге формирования в онтогенезе сложных коррелятивных зависимостей, удерживающих его развитие в определённых рамках (Шмальгаузен 1946; Камшилов 1940, 1948; Берг 1945, 1966; Беляев 1962). Этим же путём, видимо, достигается «фиксация» различных форм поведения, создавая ложное впечатление о некоем преобразовании «ненаследственных форм поведения» в «наследственные».

Относительная автономность в развитии важных органов, черты дискретности в онтогенезе, на которые одним из первых указал А.А. Малиновский, и которые неизбежно вытекают из кибернетической концепции адаптации (Эшби 1962), создают возможность дивергенции норм реагирования при сохранении постоянства морфологического выражения признака. Нормальные глаза у дрозофилы могут развиваться и на основе нормального генотипа, и на основе генотипа *eyeless*. Размер глаз дрозофилы из различных географических районов весьма сходен. Стоит, однако, ввести в генотип мух разного происхождения четвёртую хромосому с мутацией *eyeless*, как обнаруживаются существенные различия в формировании глаз. С.С.Шварц, Л.Н.Добринский, Л.Я.Топоркова (1965) сравнивали южную и северную популяции остромордой лягушки. По важнейшему таксономическому признаку – относительной длине головы – взрослые особи сравниваемых популяций не различались. Однако они различались в процессе роста. Налицо дивергенция генотипов, дивергенция хода развития признаков при сохранении постоянства конечного выражения. Эта так называемая «охрана нормального фенотипа» – результат стабилизирующей функции естественного отбора (Шмальгаузен 1946).

Стабильность признаков – следствие коррелятивных связей, в известной степени изолирующих стабильные признаки от влияния других формообразовательных механизмов, конечно, генотипически обусловлена, как, впрочем, и лабильность. Поэтому отбором неопределённых изменений можно не только синтезировать новые коррелятивные связи, но и разрывать старые, что и было осуществлено в одном из опытов (Камшилов 1948).

Перестройка корреляций, стабилизированных естественным отбором, в ряде случаев может встретиться с серьёзными трудностями. Стабильный признак устойчив и на его фоне наследственные вариации не обнаруживаются. Часто такой признак оказывается связанным с другим, более лабильным, например, с какой-либо особенностью поведения. В этом случае отбор по лабильному признаку будет постепенно выводить и стабильный признак из-под охраны коррелятивного механизма, что в конце концов сделает возможным проявление наследственных различий и на его фоне. Д.К.Беляев (1962) с большим успехом использует этот метод в селекции пушных зверей.

Возникновение новых признаков

Основатель мутационной теории Г. Де-Фриз полагал (Vries 1901), что каждая мутация ведёт к возникновению нового признака, и эволюция представляет собой накопление мутаций. В действительности мутации лишь поддерживают наследственную гетерогенность эволюирующей группы. Мутационный процесс в основном сводится к изменениям в цистронах, которые сами по себе не связаны непосредственно с признаками развивающегося организма. *Эволюционную значимость мутации приобретают только при изменении тех или иных признаков фенотипа, т.е. в своей фенотипической форме.* Поэтому, изменяя фенотип, можно изменить и роль генов в дифференциации признаков.

Личинки *Drosophila melanogaster* плохо переносят низкие температуры. После суточного воздействия температурой 0°C на четырёхдневных личинок выживает менее трети (28.1%). 15 поколений отбора на холодоустойчивость привели к 100%-ной выживаемости при этой температуре. После 30 поколений отбора на холодоустойчивость личинок двухчасовое воздействие нулевой температурой превратилось в фактор, стимулирующий развитие (Камшилов 1941). Таким образом, отбор на холодоустойчивость изменил отношение к холоду. Фактор, явно вредный, постепенно начал становиться безразличным, а его слабые дозы начали стимулировать развитие. Перед нами процесс превращения вредного фактора в фактор нормального развития, моделирование широко распространённого явления озимости. Новый признак возник не как мутация, а как ответ генотипов гетерогенной в

наследственном отношении популяции на новый фактор среды. В наследственно гетерогенной популяции всегда найдутся генотипы, по-разному проявляющиеся на фоне каждого нового признака. Всё разнообразие генотипов неизбежно разбивается на три категории: нейтральные, усиливающие и ослабляющие признак. На основе этой первоначально *мало специфической дифференциации постепенно создаются специфические взаимоотношения между популяцией и новым фактором среды*. Из элементов шума, каковым по отношению к признакам фенотипа является наследственная гетерогенность, под влиянием отбора постепенно, шаг за шагом, создаются новые определённые реакции, новые приспособительные признаки, происходит обогащение информационного содержания организмов; *условия развития постепенно как бы кристаллизуются в содержании генотипа, определяя его новую норму реагирования*.

Многообразие фенотипических признаков создаёт предпосылки к многообразию путей генотипической дивергенции. Своеобразие фенотипа как формы реализации генотипа в определённых условиях открывает два возможных пути необратимого изменения признаков при изменении условий:

1. Необратимые изменения признаков в результате изменения генотипа, т.е. нормы реагирования.

2. Необратимые изменения признаков как следствие необратимых изменений среды, иначе говоря, изменение признаков в пределах той же нормы реагирования.

Первым путём пойдут признаки, адаптивное значение которых при изменении условий изменяется, вторым – признаки, сохраняющие адаптивное значение в новой среде, или относительно индифферентные. Перестраиваться при этом на основе неопределённой изменчивости будут механизмы развития других признаков, приобретших в новой среде адаптивное значение. Отсюда ясно, что можно говорить о двух путях необратимого изменения отдельных признаков при изменении условий и нельзя говорить о двух путях необратимого изменения целых организмов. Гетерогенные в наследственном отношении популяции на любое изменение среды всегда будут реагировать наследственной дифференциацией. Это было продемонстрировано в наших экспериментах с отбором, что показано С.С.Шварцем (1965), обнаружившим генотипические изменения популяций от сезона к сезону и с возрастом. *Экологическая дифференциация невозможна без дифференциации генотипической*.

Причины преобразования нормы реагирования в природе

Для преобразования нормы реагирования *размножающихся организмов* в том или ином направлении необходимы и достаточны два

условия: *наследственная гетерогенность эволюирующей группы и необратимые изменения среды*. При наличии этих условий естественный отбор будет приспосабливать эволюирующую группу к новой среде. Значение наследственной гетерогенности, поддерживаемой мутационным процессом и скрещиваниями, очевидно (Берг 1941; Гершензон 1941; Дубинин и др. 1934; Дубинин 1940; Оленов, Хармац 1939; Харланд 1937; Четвериков 1926; Шмальгаузен 1939; Baldwin 1902; Baur 1925, 1932; Dobzhansky 1941; Huxley 1942; Summer 1932; Timofeeff-Ressovsky 1940): без наследственного разнообразия отбору делать нечего, Труднее вопрос о необратимых изменениях условий жизни.

Сравнительно просто необратимо изменить среду в эксперименте. В практике хозяйственной деятельности также часто происходят изменения среды, создающие предпосылки к изменению нормы реагирования. Это наблюдается в сельском хозяйстве, при акклиматизации и интродукции, в итоге применения новых приёмов борьбы с вредителями культурных растений, с возбудителями инфекций и эпизоотий, при зарегулировании рек, строительстве каналов, в результате распространения различных отходов промышленности и т.п.

В природе дело обстоит не так просто. Среда жизни отдельных видов может изменяться по крайней мере четырьмя способами:

1. Вековые изменения климата, вызванные космическими причинами и изменениями газового состава атмосферы.
2. Геологические преобразования поверхности Земли. В частности, перераспределение морей и суши в периоды интенсивного горообразования, сопровождающегося вспышками вулканизма, обогащающими атмосферу углекислотой.
3. Изменение среды в результате жизнедеятельности организмов.
4. Человеческая деятельность.

Первый, второй и четвёртый способы изменения среды не нуждаются в особом анализе. Они аналогичны случаям изменения среды в эксперименте. Не все виды переносят подобные изменения, некоторые вымирают. У переживающих могут происходить определённые изменения фенотипов, на фоне которых проявляется неопределённая изменчивость генотипов. В силу наследственной гетерогенности природных популяций любое изменение среды сразу же сопровождается наследственной дифференциацией.

Говоря о факторах преобразования форм живых существ, Ч.Дарвин (1939) основную роль отводил *взаимным отношениям между организмами*. Автор настоящей статьи, основываясь на высказываниях В.И.Вернадского (1940) и А.Лотки (Lotka 1925), пытался далее развивать эту идею Дарвина (Камшилов 1966). Жизнь существует в форме биотического круговорота, основанного на взаимодействии фотосинтетиков и деструкторов. Отдельные виды – звенья круговорота. *Эволюи-*

руют не изолированные виды, а вся макросистема видов, организованная в биотическом круговороте. Поэтому жизненные отправления организмов, объединенных в макросистему, и оказываются столь важными.

В самом деле, в результате жизнедеятельности происходят следующие процессы, изменяющие отношение каждого вида к среде обитания, к факторам биогеоценоза (Сукачѳв 1946), понимая под последним относительно независимую часть биосферы:

1. Флуктуации численности, ведущие к изменениям плотности населения. В.Н.Сукачѳв (1927, 1935) в классической работе с одуванчиком показал, что при изменениях плотности популяции наблюдается переоценка адаптивной ценности отдельных биотопов.

2. Выход за границы ниши как в итоге повышения численности (репродуктивное давление), так и в результате приобретения какой-либо новой особенности данным видом или видом, наиболее тесно с ним связанным. Это процесс проб и ошибок, с помощью которого идет приспособление к новым условиям. В качестве примера можно привести эволюционные преобразования перепончатокрылых насекомых, с таким мастерством описанные С.И.Малышевым (1966).

3. Изменение химизма среды в результате выделения организмами продуктов метаболизма.

4. Изменение физических условий в итоге жизнедеятельности, например затенение, изменение суточного хода температуры и пр.

5. Сукцессия видов вследствие неполной замкнутости циклов биологического продуцирования в пределах биогеоценоза.

6. Изменение условий жизни на всей поверхности планеты в итоге неполной замкнутости биотического круговорота. Например, появление свободного кислорода, изменение содержания углекислоты в атмосфере и океане, образование почвы и т.п.

Иначе говоря, в результате жизнедеятельности происходят медленные, но постоянные перестройки биотических отношений, закономерно изменяется среда жизни каждого вида.

Таким образом, *изменение условий жизни, ведущее к преобразованию нормы реагирования, оказывается неизбежным следствием самой жизни*. Выходит, что организмы с помощью изменчивости и отбора должны преимущественно приспосабливаться к последствиям собственной жизнедеятельности.

Жизнедеятельность организмов оказывается весьма существенной, если не самой главной причиной преобразования нормы реагирования. Это значит, что движущие силы эволюции жизни заключены в основном в самой жизни.

Взаимодействие фенотипов

Живая макросистема – жизнь – существует благодаря слаженному функционированию своих относительно независимых частей: биоценозов, видов, популяций, всегда выступающих *в форме взаимодействия фенотипов*. В основе эволюции лежат взаимные отношения фенотипов, не менее закономерные, чем взаимные отношения частей в развивающемся организме. Животные, скажем, неспособны синтезировать органическое вещество из минеральных элементов с помощью квантов света, однако они «информированы», как и где его можно получить. *Цистроны ДНК, «контролирующие» функции фотосинтетического аппарата зелёных растений, обслуживают не только своих хозяев, но и длинную цепь гетеротрофов*. То же справедливо в отношении витаминов, незаменимых аминокислот и других важных продуктов биосинтеза, а также кислорода, углекислоты, минеральных солей, закономерно поступающих во внешнюю среду в итоге жизнедеятельности различных живых существ. Отсюда ясно, что *полный запас информации, необходимый для жизни и развития фенотипов отдельных видов, заключается не только в чередовании азотистых оснований цепочек ДНК своей зиготы, но и во всём сложном окружении, причём существенная часть информации поступает прямо или косвенно от особей других видов, являясь в какой-то мере функцией их ДНК*. Поэтому в потоке событий, именуемых жизнью, фенотип каждого организма оказывается не только *результатом реализации собственного генотипа, но и производной генотипов, входящих в состав биоценоза, а в какой-то мере и всей живой макросистемы*.

Р.Эшби (1962, с. 334) довольно удачно заметил: «... генотип передаёт часть своего контроля над организмом внешней среде (т.е. фактически другим генотипам – *М.К.*). Например, он не определяет в деталях, как котёнку следует ловить мышь, но даёт ему механизм научения и склонность к игре, так что сама мышь учит котёнка всем тонкостям ловли мышей». Формализуя процесс, можно сказать: гены мышши «учат» кошку ловить мышей!

Взаимодействующие организмы представляют собой части единой системы, и потому их взаимные отношения оказываются значительно интимнее, чем это обычно представляется. Ж.Фабр (1963) обнаружил, что личинка осы-сколии, паразитируя на парализованной личинке жука-бронзовки, начинает питаться жировыми отложениями и лишь под конец роста поедает наиболее жизненно важные ткани, в частности нервную систему. Происходит то, что Фабр очень метко назвал «едой по правилам». Однако что это за правила? Известно, что при голодании животных первыми расходуются запасы жира и лишь в последнюю очередь наиболее важные для поддержания жизни ткани; дольше всего сохраняется нервная система. По-видимому, открытый

Фабром инстинкт «питания по правилам» представляет собой механизм перекачки питательных веществ из личинки бронзовки в растущую личинку сколии, аналогичный механизму траты тканей во время голодания. Личинке сколии не нужно «обучаться» какому-то новому механизму, ей достаточно использовать уже имеющийся механизм. Получается, что личинка бронзовки кормит личинку сколии. Ясно, что подобные отношения могли развиться лишь в течение миллионов лет сопряжённой эволюции сколии и бронзовки. За это время *сколия приобрела способность включаться в ход нормального физиологического процесса, ориентируя его в свою пользу.* Аналогичные явления наблюдаются на молекулярном уровне: нуклеиновая кислота фага, проникая в бактерию, использует ферментативный аппарат и энергетику клетки для репродукции вирусных частиц. В обоих случаях паразит и хозяин на каком-то этапе жизни образуют одну систему, когда они *внутренне соответствуют друг другу как части одного организма.* Два обстоятельства обуславливают возможность подобного соответствия: единство биохимического субстрата всех организмов и длительность сопряжённой эволюции. Как было показано в наших экспериментах с дрозофилой (Камшилов 1935, 1939), *специфичность среды через отбор неизбежно становится частью наследственной специфичности.* Когда мы имеем дело с двумя взаимодействующими организмами, будет происходить взаимный обмен специфичностью, иначе обмен информацией, в результате которого и *осуществляется интимное объединение организмов, приводящее к «взаимному знанию» структур и функций.*

Можно говорить об *экологической передаче генотипической информации* или, что точнее, об экологическом механизме обмена генотипической информацией.

Следовательно, существуют два главных механизма передачи генотипической информации: через половые клетки (наследственность) и через отбор фенотипов в популяциях взаимодействующих видов (экологический механизм передачи генотипической информации).

В явлениях наследственности осуществляется прямая и односторонняя передача генотипической информации от предков потомкам в форме клеточной преемственности. При межвидовом взаимодействии происходит по меньшей мере двусторонний обмен генотипической информацией через отбор фенотипов в наследственно гетерогенных популяциях взаимосвязанных видов. При этом *передается информация не о структуре клетки, а о морфофизиологических особенностях и особенностях поведения развивающихся организмов, т.е. генотипическая информация, перекодированная с помощью поглощения из среды энергии, вещества и дополнительной информации в признаки фенотипа.* Иначе говоря, при межвидовом взаимодействии генотипи-

ческая информация всегда передаётся в фенотипической форме. *Конкретные ненаследуемые признаки приобретают решающее значение.* Становятся понятными механизмы возникновения взаимных приспособлений цветов и опыляющих их насекомых, паразитов и хозяев, хищников и жертв и прочие трудно понимаемые явления.

Источники информации

Говоря о развитии, мы обычно подразумеваем один из двух процессов: *индивидуальное развитие высших организмов и органическую эволюцию.* Оба процесса имеют нечто общее: *относительно простое становится более сложным.* Так как мерой сложности, организованности, по Н.Винеру (1958), является запас информации, он должен возрастать и в индивидуальном развитии, и в эволюции. *Информация не может возникать из ничего. Значит, она поглощается развивающимся организмом или эволюирующей системой из окружающей среды.*

По В.Йогансену (Johansen 1926), фенотип – выражение и результат взаимодействия генотипа и среды. Поэтому в фенотипе заключено большее количество информации, чем в генотипе. Согласно О.Гертвигу (1895), развитие многоклеточного организма из оплодотворённого яйца (или его аналогов при вегетативном размножении) представляет собой эпигенетический процесс, основа которого преформирована в строении зародышевой плазмы исходной клетки (в генотипе). Внешнее, т.е. запасы желтка, пища, соли, вода, газы, источники энергии, температурный режим, различные раздражители, усваиваясь растущим организмом или так или иначе влияя на ход его развития, превращается во внутреннее, «так что итог внутренних причин постоянно возрастает за счёт внешних причин» (Гертвиг 1895, с. 89). Выражаясь современным языком, *генотип представляет собой организацию клетки (в основном структуру ДНК), обуславливающую особенности поглощения специфической информации из окружающей среды.* Генотип – наследственно преформированная информация – определяет эпигенез внешней информации.

По Н.Винеру (1958) и Д.Нейману (1960), достаточно сложная система обладает способностью сама накапливать информацию, становясь ещё более сложной. Организация половой клетки и представляет собой такую сложную систему, способную к поглощению и переработке внешней информации. Происходит то, что Э.Шредингер (1947) очень удачно назвал «*извлечением упорядоченности из внешней среды*». Против концепции Э.Шредингера выступил А.Г.Пасынский (1963, с. 28). По его мнению, «живые организмы извлекают из среды вовсе не запас упорядоченности, а запас свободной энергии». Это якобы доказывается возможностью питания организмов «простой смесью amino-

кислот, сахаров и других низкомолекулярных веществ». А.Г.Пасынский, однако, не учёл два важных обстоятельства. Во-первых, аминокислоты, в особенности незаменимые, не говоря уже о витаминах, не принадлежат к числу «неупорядоченных веществ». Большинство высших организмов не может их синтезировать и вынуждено с помощью сложных приспособлений добывать непосредственно у продуцентов или охотиться за потребителями продуцентов. Да и простые вещества, такие, как, скажем, кислород, также представляют собой результат весьма упорядоченной деятельности фотосинтетиков. Это не просто газ, это продукт сложного физиологического процесса. Поглощая кислород, организмы пользуются упорядоченной деятельностью фотосинтетиков, неизбежно извлекая тем самым упорядоченность из внешней среды. Во-вторых, *кормить животных* набором аминокислот и Сахаров может человек, т.е. «достаточно упорядоченная система».

Для «*извлечения упорядоченности*» совсем не обязательно непосредственное использование сложных органических молекул, *обязательно лишь участие в биотическом круговороте*. Занимая то или иное место на конвейере биотического круговорота, организм, популяция, биоценоз не могут не извлекать информации из окружающей среды, так как всякое взаимодействие связано с передачей информации, с обменом информацией (Quastler 1964).

Дифференциация каст у колониальных насекомых (пчёлы, муравьи, термиты) зависит от различного выкармливания личинок кастой кормилиц (Фриш 1966). Внешний вид и особенности поведения, следовательно, определяются специфической информацией, поглощаемой развивающимися личинками вместе с пищей. Многие насекомые обладают так называемой «личиночной памятью»: взрослое насекомое выбирает субстрат, на котором выросла личинка. Это происходит даже в тех случаях, когда личинка выкармливается на несвойственном данному виду субстрате (Thorpe 1930; Thorpe, Jones 1937). По-видимому, информация о запахе среды каким-то путём запоминается, что и обуславливает поиск субстрата с соответствующим запахом. Обмен пищей и продуктами её переработки (трофалаксис) обеспечивает связь особей колониальных насекомых друг с другом, определяет характер их поведения, взаимоотношение с другими насекомыми, например муравьёв с тлями. Многие животные обладают инстинктом запоминать окружающую обстановку, используя в качестве ориентиров солнце и звёзды (Фриш 1966; Huxley 1964). По-видимому, справедлив тезис, прямо противоположный тезису А.Г.Пасынского: *жизнь и развитие организмов невозможны без постоянного извлечения из окружения и переработки информации*. Конкретные формы переработки внешних источников жизнедеятельности (вещества и энергии, несущих информацию) в вещества тела выражаются в фенотипах. Поэтому *отбор фе-*

нотипов определяет приспособительную ценность тех или иных способов переработки этих источников, т.е. отбор специфических норм реагирования, специфических генотипов. Мы приходим к выводу, сформулированному в начале статьи: в основе эволюции лежит отбор генотипов, осуществляющийся в форме отбора фенотипов – этих конкретных форм взаимодействия наследственного и среды. Через отбор фенотипов происходит преобразование особенностей взаимодействия организмов со средой обитания, способов поглощения внешней информации.

Переработкой внешней информации в информацию структуры организма не исчерпываются все формы поглощения информации. На разных уровнях жизни они существенно различны. В онтогенезе это в основном трансформация веществ, внешних по отношению к организму, в вещества его тела (преформированный эпигенез О.Гертвига); в популяции – преобразование нормы реагирования путём отбора особей, лучше соответствующих условиям жизни в биогеоценозах; у вида в целом – дифференциация подвидов в процессе расселения; наконец, во всей живой макросистеме – завоевание новых мест на земной поверхности, приспособление путём изменчивости и отбора к новым условиям существования, *экспансия живого*. Совершенно очевидно, *источником вещества, энергии и информации всей живой системы служит внешняя неорганическая природа.*

Развитие жизни на Земле отличается замечательным свойством. Это процесс, который не может остановиться. Поглощение энергии, вещества и информации неизбежно ведёт к расширению арены жизни, к усилению её напора на неорганическую среду, к рационализации биотического круговорота. Постоянно возникающее *противоречие между потенциально безграничной способностью к размножению и ограниченными возможностями на каждом историческом этапе использовать новые средства к существованию исторически разрешается на базе изменчивости и отбора путём овладения новыми источниками жизнедеятельности*. В итоге – прогрессирующее взаимодействие между биотическим и абиотическим, постоянные перестройки биотических отношений, выступающие как своеобразная форма перекодирования новой информации, первоначально приобретённой немногими или даже одной формой. Всё время происходят два процесса: *приспособление к принципиально новым условиям путём выработки новых механизмов и иррадиация вновь приобретённых приспособлений на весь органический мир*. Иначе говоря, постоянно приобретается новая информация, которая перекодируется в биотическом круговороте. Не нужно забывать, что *поиск «нового» осуществляется каждой особью, в каждом поколении*. По своим возможностям жизнь

безгранична, также безгранична потенциальная способность к повышению меры организованности – запаса информации живой системы.

Расширение сферы жизни неуклонно ведёт к повышению «стандарта жизни». Сравнивая «стандарт жизни» на материке и на океанических островах, Ч.Дарвин пришёл к выводу, что он более высок на материке. Поэтому материковые формы, как правило, вытесняют формы островные. Так же и в процессе эволюции последующие виды, развившиеся в условиях более интенсивных форм взаимодействия, вытесняют своих предшественников, поскольку их «стандарт жизни» выше, чем у прародительских форм (Комаров 1944; Elton 1958). Всегда нужно иметь в виду, что *генотипы ныне живущих организмов представляют собой своеобразные концентраты способов взаимодействия организма и среды, осуществлявшегося в течение геологической истории их формирования*. «Вид, – пишет В.Л.Комаров, – адекватен не только условиям своего существования в настоящем, но и в прошлом» (Комаров 1944, с. 186). Поэтому *фенотип и обладает способностью приспособительно реагировать на диапазон условий значительно более широкий, чем современный*. Приспособительные возможности современных форм, концентраторов больших запасов информации, в среднем должны быть выше, чем у форм предшествующих. Сложность онтогенетического развития фенотипов многих ныне живущих форм, представляющая собой закономерную смену способов взаимодействия со средой, – лучшее тому доказательство.

Движущие силы и приспособительная форма эволюционного процесса

В истории биологии было много попыток ответить на вопрос об основных движущих факторах эволюции. Для одних исследователей жизнь развивается, повинаясь некоему жизненному порыву, для других – её развитие тождественно росту, третьи в качестве движущих сил называют наследственную изменчивость, отбор и изоляцию, наконец, четвёртые на первое место выдвигают естественный отбор. При этом, к сожалению, не всегда дифференцируются два понятия: движущие силы эволюционного процесса и его приспособительная форма. Вода в реке течёт, подчиняясь силе тяжести, форма реки определяется рельефом местности, обуславливающим конфигурацию её берегов. Без берегов рек не бывает, но не берега движут воду в реке.

Органическую эволюцию движет никогда не затухающее противоречие между безграничной способностью к воспроизведению и ограниченной возможностью на каждом данном историческом этапе использовать материальные ресурсы внешней среды. Активная сторона противоречия – способность к самовоспроизведению, обусловленная синтезом макромолекул протоплазмы, т.е. то, чем живое отличается от тел

неживой природы. Столь различные исследователи, как Ч.Дарвин (1939), В.И.Вернадский (1940), Т.Г.Морган (1936), почти в одних и тех же выражениях говорят о способности к умножению своего рода как о наиболее характерном свойстве живых существ при сопоставлении их с неживой природой. Способность к воспроизведению может, однако, осуществляться лишь в форме приспособительного процесса. Первое условие, которое должно выполняться и фактически выполняется, — это наличие биотического круговорота, основанного на взаимодействии фотосинтетиков и деструкторов. Жизнь с её способностью к воспроизведению могла возникнуть и развиваться лишь в форме круговорота органического вещества (Камшилов 1966). После работ В.И.Вернадского (1940), а также в связи с проникновением в биологию идей кибернетики этот вывод становится всё более и более очевидным.

Способность к воспроизведению приводит к тому, что можно назвать «давлением жизни». В результате «давления жизни» *происходит и происходит захват наследственно гетерогенным живым новых мест*. Захват нового места (нового источника вещества или энергии) неизбежно сопровождается изменениями живого. Если это изменение в новых условиях жизнеспособно, оно сохранится, если нет — погибнет. В случае выживания организм приобретает *информацию о новом способе взаимодействия со средой*. В каждом поколении путём проб и ошибок происходят попытки захвата новых источников жизни. С.И. Малышев (1966) в замечательной книге о становлении перепончатокрылых указывает, в частности, вероятный путь формирования высших групп перепончатокрылых, таких, как современные наездники, осы, муравьи, пчёлы, из сапрофитов и растительноядных форм. При этом исходные формы не все и не всегда полностью утрачиваются. Скажем, растительноядные перепончатокрылые широко представлены и в современной фауне. Но наряду с ними существуют хищники и паразиты, приобретшие различными путями, как это хорошо описано С.И.Малышевым, новую форму и новые инстинкты. *Идёт постоянное выдвижение новых форм путём приспособления к новым условиям жизни*. Так как сохраняется только жизнеспособное новое, отбор закрепляет достигнутое.

Естественный отбор, как об этом неоднократно писал Ч.Дарвин, не может вызывать изменчивость. Однако закрепляя признаки, он придаёт изменчивости определённую фенотипическую форму, тем самым определяя дальнейшие эволюционные возможности.

Обуславливая приспособительную форму эволюционного процесса, естественный отбор выступает как творческий фактор эволюции. Однако двигать эволюцию он не может, как, скажем, берега не могут двигать воду в реке.

Литература

- Берг Р.Л. 1941. Генетический анализ двух природных популяций // *Журн. общ. биол.* **2**, 1.
- Берг Р.Л. 1945. Корреляция между мутабельностью и регуляторной способностью организма и её эволюционное значение // *Изв. АН СССР. Отд. биол. наук.* **3**: 367-376.
- Берг Р.Л. 1966. Проблема целостности живых систем в трудах И.И.Шмальгаузена // *Проблемы кибернетики* **16**: 9-21.
- Беляев Д.К. 1962. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значение для теории эволюции и селекции животных // *Изв. Сиб. отд. АН СССР* **10**.
- Беляев Д.К. 1966. О генотипических признаках в селекции животных // *Материалы и рекомендации Всесоюз. конф. по улучшению племенного дела в животноводстве.* М.
- Вернадский В.И. 1940. *Биогеохимические очерки.* М.
- Винер Н. 1958. *Кибернетика.* М.
- Гертвиг О. 1895. *Современные спорные вопросы биологии. Эволюция или эпигенез?* М.
- Гершензон С.М. 1941. Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости // *Журн. общ. биол.* **2**, 3.
- Дарвин Ч. 1939. *Происхождение видов.* М.; Л.
- Дубинин Н.П. 1940. Дарвинизм и генетика популяций // *Успехи совр. биол.* **13**, 2.
- Дубинин Н.П. и др. 1934. Экспериментальный анализ экогенотипов // *Биол. журн.* **3**.
- Камшилов М. М. 1934. Генотип как целое // *Успехи совр. биол.* **3**, 2.
- Камшилов М.М. 1935а. Является ли плейотропия свойством гена? // *Биол. журн.* **4**, 1.
- Камшилов М.М. 1935б. О фенотипической изменчивости в биотопах и популяциях // *Биол. журн.* **4**, 2.
- Камшилов М.М. 1935в. Отбор в различных условиях проявления признака // *Биол. журн.* **4**, 6.
- Камшилов М.М. 1939. Отбор, как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий // *Докл. АН СССР* **23**, 4.
- Камшилов М.М. 1940. Изменчивость и проявление. Проблема нормального фенотипа // *Докл. АН СССР* **29**, 3.
- Камшилов М.М. 1941. К вопросу об отборе на холодоустойчивость // *Журн. общ. биол.* **2**, 2.
- Камшилов М.М. 1948. Отбор – фактор усложнения организации // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* **3**.
- Камшилов М.М. 1966. Круговорот органического вещества и проблема сущности жизни // *Журн. общ. биол.* **27**, 3.
- Кирпичников В.С. 1935. Роль наследственной изменчивости в процессе естественного отбора // *Биол. журн.* **4**, 5.
- Кирпичников В.С. 1940. Значение приспособительных модификаций в эволюции // *Журн. общ. биол.* **1**, 1.
- Кирпичников В.С. 1944. О гипотезах наследственного закрепления модификаций // *Успехи совр. биол.* **18**, 2.

- Комаров В.Л. 1944. *Учение о виде у растений*. М.; Л.
- Лукин Е.И. 1940. *Дарвинизм и географические закономерности в изменчивости признаков*. М.
- Малиновский А.А. 1939. Роль генетических и фенотипических явлений в эволюции вида. 1. Плейотропия // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 4.
- Малышев С.И. 1966. *Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции*. М.; Л.
- Морган Т.Г. 1936. *Экспериментальные основы эволюции*. М.; Л.
- Нейман Д. 1960. *Общая и логическая теория автоматов в книге А.Тьюринга «Может ли машина мыслить?»* М.
- Оленов Ю.М., Хармац И.С. 1939. Трансформация нормального генотипа в природных популяциях // *Докл. АН СССР* 24, 5.
- Пасынский А.Г. 1963. *Биофизическая химия*. М.
- Промштов А.Н. 1929. Плейотропная геновариация Polymorpha у *D. funebris* // *Журн. эксперим. биол.* 5, 3/4.
- Синская Е.Н. 1948. *Динамика вида*. М.; Л.
- Сукачёв В.Н. 1927. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида // *Юбилейный сборник, посвящённый Бороздину*. Л.
- Сукачёв В.Н. 1935. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование растений // *Тр. Петергоф. биол. ин-та* 15.
- Сукачёв В.Н. 1946. Проблема борьбы за существование в биоценологии // *Вестн. Ленингр. ун-та* 2.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. 1925. О фенотипическом проявлении генотипа // *Журн. эксперим. биол.* 1, 3/4.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. 1928. О фенотипической реализации гена *Venae transversae incompletae* у *D. funebris* // *Журн. эксперим. биол.* 4, 3/4.
- Уоддингтон К.Х. 1944. Канализация развития и наследование приобретённых признаков // *Успехи совр. биол.* 18, 3.
- Фабр Ж.А. 1963. *Жизнь насекомых*. М.
- Фриш К. 1966. *Из жизни пчёл*. М.
- Харланд С.К. 1937. Генотипическая концепция вида // *Успехи совр. биол.* 6, 3.
- Четвериков С.С. 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // *Журн. эксперим. биол.* 2, 1.
- Шварц С.С. 1965. Возрастная структура популяций животных и проблема микроэволюции // *Зоол. журн.* 44, 10.
- Шварц С.С., Добринский Л.Н., Топоркова Л.Я, 1965. Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей животных // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 70, 5.
- Шмальгаузен И.И. 1939. *Пути и закономерности эволюционного процесса*. М.
- Шмальгаузен И.И. 1946. *Факторы эволюции*. М.
- Шредингер Э. 1947. *Что такое жизнь с точки зрения физики?* М.
- Эшби П. 1962. *Конструкция мозга*. М.
- Baldwin J.M. 1902. *Development and Evolution*. New York.
- Baur E. 1925. Die Bedeutung der Mutationen für das Evolutionsproblem // *Ztschr. indukt. Abst. u. Verebr. Lehre* 37.
- Baur E. 1932. Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung Anthirrinum // *Ztschr. indukt. Abst. u. Verebr. Lehre* 63.

- Dobzhansky Th. 1941. *Genetics and Origin of Species*. 2nd ed. New York.
- Elton Ch. 1958. *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*. London.
- Galton F. 1889. *Natural Inheritance*. London.
- Hertwig O. 1922. *Das Werden der Organismen*. Jena.
- Huxley J.S. 1942. *Evolution: The Modern Synthesis*. London.
- Huxley J.S. 1964. *Psychometabolism // Graduate J.* 6, 2.
- Johansen W. 1926. *Elemente der exacten Erblchkeitslehre*. 3. Auflage. Jena.
- Lotka A.Y. 1925. *Elements of Physical Biology*. Baltimore.
- Morgan L. 1896. *Habit and Instinct*. London.
- Morgan T.G. 1929. Variability of eyeless // *Carn. Inst. of Washington Publ.* 399.
- Quastler H. 1964. *The Emergence of Biological Organization*. New Haven; London.
- Summer F.B. 1932. Genetic, distribution and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*) // *Bibl. Genetica* 9.
- Siemens Q. 1921. *Konstitutions und Vererbungspathologie*. Berlin.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. 1940. Mutation and geographical variation // J.Huxley. *The New Systematics*. Oxford.
- Thorpe W.N. 1930. Biological races in insect and allied groups // *Biol. Rev.* 5, 3.
- Thorpe W.N., Jones F.G. 1937. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host-selection // *Proc. Roy. Soc. Lond. (B)* 124, 56.
- Vries H. 1901. *Die Mutationstheorie*. Leipzig.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 416: 694-696

Новые данные о сроках миграций овсянки-ремеза *Emberiza rustica* в восточных и юго-восточных частях Казахстана

Н.Н.Березовиков¹⁾, Ю.П.Левинский²⁾

¹⁾ Лаборатория орнитологии, Институт зоологии Центра биологических исследований
Министерства образования и науки Республики Казахстан, проспект Аль-Фараби, 93,
Академгородок, Алматы, 050060, Казахстан. E-mail: berezovikov_n@mail.ru

²⁾ Алакольский государственный природный заповедник,
г. Ушарал, Алакольский район, Алматинская область, 489430, Казахстан

Поступила в редакцию 6 января 2008

Сезонные миграции овсянки-ремеза *Emberiza rustica* в южных и юго-восточных регионах Казахстана проходят вдоль северного подножия Западного и Северного Тянь-Шаня, Джунгарского Алатау и Тарбагатая, где их изредка регистрировали между 2-25 октября на Чокпакском перевале (Гаврилов, Гисцов 1985), 27 сентября 1899 у Жаркента (Зарудный, Кореев 1906), 29 и 30 ноября 2001 в нижнем течении

Тентека в западной части Алакольской котловины (Березовиков и др. 2004), 22 сентября 1922 в Семипалатинске (Селевин 1930), а в западных предгорьях Алтая – 26 октября 1974 в Усть-Каменогорске и 10 декабря 1972 в селе Берёзовка (Березовиков и др. 2007). При этом в Жаркенте, Алма-Ате и Чимкенте *E. rustica* неоднократно встречали и добывали в декабре-феврале (Кузьмина 1974), что свидетельствует о более или менее постоянной зимовке вида в этой части Казахстана. Примечательно, что практически все опубликованные данные о пролёте *E. rustica* на юге и юго-востоке Казахстана касаются в основном осенне-зимнего периода. Сведения о весенней миграции в литературе отсутствуют, что, вероятнее всего, можно объяснить недостатком ранневесенних наблюдений. Лишь однажды, 4 марта 1932, самец этой овсянки был коллектирован в Чуйской долине, уже в пределах Киргизии (Янушевич и др. 1960).

За период весенних учётов птиц в марте 1999-2007 в дельте Тентека (Алакольский заповедник) овсянка-ремез встречалась нам исключительно редко и только в последние два года. Так, в пойменном лесу реки Тентек в урочище Кокпекты (46°19.474' с.ш., 81°00.152' в.д.) с 14 по 26 марта 2006 овсянок зарегистрировали дважды – 14 и 18 марта (4 и 2 особи). С 12 по 27 марта 2007 их видели 22, 23 и 25 марта (всего 4 группы по 2 особи). Северо-восточнее, на Иртыше у села Берёзовка (60-70 км ниже Усть-Каменогорска), их отмечали 23 марта 1973, 27 марта 1974 и 4 апреля 1976 (Березовиков и др. 2007), а на озере Маркаколь в Южном Алтае – 12 апреля 1980 и 21 апреля 1985 (Березовиков 1989).

Таким образом, в восточной и южной частях Казахстана осенний пролёт овсянки-ремеза проходит в основном в конце сентября – октябре, а весенний – во второй половине марта. Отдельные мигрирующие особи в горах казахстанской части Алтая встречаются ещё в первой половине апреля.

Литература

- Березовиков Н.Н. 1989. *Птицы Маркакольской котловины (Южный Алтай)*. Алма-Ата: 1-200.
- Березовиков Н.Н., Грачёв В.А., Анисимов Е.И., Левинский Ю.П. 2004. Зимняя фауна птиц Алакольской котловины // *Тр. Ин-та зоол.* **48**: 126-150.
- Березовиков Н.Н., Самусев И.Ф., Хроков В.В., Егоров В.А. 2007. Воробьиные птицы поймы Иртыша и предгорий Алтая. Часть 3 // *Рус. орнитол. журн.* **16** (373): 1099-1131.
- Гаврилов Э.И., Гисцов А.П. 1985. *Сезонные перелёты птиц в предгорьях Западного Тянь-Шаня*. Алма-Ата: 1-223.
- Зарудный Н.А., Кореев Б.П. 1906. Орнитологическая фауна Семиреченского края // *Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи*. Отд. зоол. **6**: 146-247.
- Кузьмина М.А. 1974. Семейство Овсянковые – Emberizidae // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **5**: 121-200.

Селевин В.А. 1930. Сводка семилетних (1921-1927 гг.) фенологических наблюдений в окрестностях Семипалатинска // *Вестн. Центр. музея Казахстана* 1: 31-54.

Янушевич А.И., Тюрин П.С., Яковлева И.Д., Кыдыралиев А., Семёнова Н.И. 1960. *Птицы Киргизии*. Фрунзе, 2: 1-272.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 416: 696-698

Овсянка-крошка *Emberiza pusilla* на Европейском Севере СССР

В.Д.Коханов

*Второе издание. Первая публикация в 1988**

По литературным данным, овсянка-крошка *Emberiza pusilla* на Кольском полуострове распространена на север до Хибин, на полуострове Канин – до реки Кии, в то время как восточнее – на Югорском полуострове – она встречается вплоть до побережий Баренцева и Карского морей, а также на острове Вайгач (Иванов 1976).

По нашим материалам, овсянка-крошка на Кольском полуострове и полуострове Канин распространена значительно севернее. В 1968 г. она была обычна на гнездовании в окрестностях г. Колы, а в 1974 г. обнаружена в районе Мурманского аэропорта. В 1979 г. эта овсянка гнездилась в устье реки Поной и севернее у побережья Орловского залива, а в 1978 г. в небольшом числе обнаружена непосредственно на мысе Канин.

Одна из особенностей характера пребывания овсянки-крошки в том или ином районе – нерегулярность её появления и значительные колебания численности. Так, на Терском берегу Белого моря в районе села Чапомы за 3 года наблюдений птицы гнездились лишь в одно лето (табл. 1). На острове Великий в Кандалакшском заливе за 15 лет наблюдений (1972-1986) овсянка-крошка размножалась лишь 5 лет: обычна она была в 1978 и 1986, а в 1972, 1979 и 1981 регистрировались лишь отдельные пары. Однако на Кольском полуострове имеются участки довольно регулярного гнездования *E. pusilla*. Например, у южной оконечности озера Имандра за 6 лет наблюдений эти птицы отсутствовали лишь в одно лето (табл. 1).

* Коханов В.Д. 1988. Овсянка-крошка на Европейском Севере СССР // *Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конф.* Вильнюс: 104-106.

Таблица 1. Изменения численности овсянки-крошки в районах села Чалома (Терский берег Белого моря) и южной оконечности озера Имандра (Кольский полуостров)

Год	Количество пар на 1 га		Биотопы
	Чалома	Имандра	
1971	Нет	Учёт не проводился	Граница тундры с лесотундрой, луг с участками ивняка
1972	Нет	« «	
1973	0.05	« «	
1978	Учёт не проводился	0.10	Заболоченный редкий угнетённый сосновый лес с примесью ели, берёзы и ивы, с участками мохово-осоковых болот
1979	« «	0.05	
1980	« «	0.08	
1982	« «	Нет	
1983	« «	0.01	
1986	« «	0.06	

Таблица 2. Сроки гнездования овсянки-крошки в разных климатических зонах Европейского Севера СССР*

Этапы гнездования	Даты по зонам		
	Тайга	Лесотундра	Тундра
Начало откладки яиц	8-10 июня	12-15 июня	21-29 июня
Начало вылупления птенцов	24-26 июня	28 июня – 2 июля	6-14 июля
Подъём молодых на крыло	6-8 июля	10-14 июля	18-26 июля

* При расчётах, кроме личных наблюдений автора, использованы литературные данные (Спангенберг, Леонович 1960; Малышевский 1962).

В Кандалакшском районе Мурманской области весенний прилёт овсянки-крошки начинается 21 мая – 3 июня, в среднем 28 мая (данные за 6 лет), а завершается 5-12 июня, в среднем 9 июня (5 лет). Осенняя миграция идёт с 26 июля – 9 августа, в среднем с 1 августа (8 лет), а последние особи отмечены 28 августа – 7 сентября, в среднем 1 сентября (5 лет). В 1963 году около Мурманска весенний пролёт овсянки-крошки завершился 6 июня; в устье реки Мезени (Архангельская обл.) массовый прилёт птиц отмечен 1-3 июня 1957 (Спангенберг, Леонович 1960); возле посёлка Амдерма на Югорском полуострове овсянки исчезли к концу августа (Карпович, Коханов 1967).

Сроки гнездования овсянки-крошки в разных природно-климатических зонах различаются: в тайге они начинают гнездиться заметно раньше, чем в тундре (табл. 2).

Литература

- Иванов А.И. 1976. *Каталог птиц Советского Союза*. Л.: 1-276.
 Карпович В.Н., Коханов В.Д. 1967. Фауна птиц острова Вайгач и северо-востока Югорского полуострова // *Тр. Кандалакшского заповедника* 5: 268-338.

Малышевский Р.И. 1962. Летние наблюдения над птицами Терского берега Белого моря // *Орнитология* 5: 13-27.

Спангенберг Е.П., Леонович В.В. 1960. Птицы северо-восточного побережья Белого моря // *Тр. Кандалакшского заповедника* 2: 213-272.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 416: 698-699

Птицы в питании серых крыс *Rattus norvegicus*

И.Р. Мерзликин

Второе издание. Первая публикация в 1991*

Серые крысы *Rattus norvegicus*, обитающие в постройках человека, нередко нападают на птенцов, поедают яйца (Романов 1963; Лялин 1972; Хамаганов 1985; Романова 1986). Известны многочисленные случаи разорения птичьих гнёзд и хищничества на птицах пасюков, круглогодично обитающих в природных биотопах (Кондрашкин 1949; Татаринцов 1954; Тихвинская 1964; Лозан 1971; Сурков 1983, 1986). О роли птиц в питании серых крыс, лишь временно обитающих в природе на протяжении весенне-осеннего периода, данных не имеется.

Наш материал собран в лесостепной части Сумской области в 1983-1986 годах. Исследованы 167 желудков крыс, добытых в природных станциях, 305 проб их экскрементов (всего 1281 экз.) и 2198 поедей, собранных в природе, а также 300 желудков крыс, отловленных в различных постройках человека.

Остатки воробьиных птиц обнаружены в 7.2% желудков крыс, пойманных в природных станциях, что составило 21.8% всех позвоночных животных, съеденных пасюками. Весной птицы встречены в 11.1% проб, летом и осенью – в 7.1 и 6.5% проб. Птиц поедают крысы разного возраста. Остатки птиц найдены в 6.3% желудков 1-2-месячных крысят, в 4.7% – 3-8-месячных зверьков, в 10.3% – 9-16-месячных и в 12.5% желудков пасюков старше 17 мес. В рационе самцов птицы встречены в 2.5 раза чаще, чем у самок. Летом, когда в желудках птиц были найдены остатки птенцов, число их встреч у самцов и самок было почти одинаковым: 6.6 и 5.4%. Весной и осенью птицы найдены только у самцов, причём это были или взрослые особи (весной), или оперившийся и уже летающий молодняк (осенью). Осенью, в сентябре, все птицы

* Мерзликин И.Р. 1991. Птицы в питании серых крыс // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, 2: 70-72.

были обнаружены в желудках пасюков, отловленных среди густых зарослей осок и рогоза на заболоченном ручье.

При анализе экскрементов крыс птицы обнаружены в 6.6% проб: 0.3% составили яйца мелких воробьиных птиц и 6.2% – птенцы разного возраста. Весной птицы встречены в 9.1% проб экскрементов, летом и осенью – в 9.7 и 1.7% проб.

Среди пищевых остатков животного происхождения птицы (7 видов) составили 1.9% (3.6% от числа поедей позвоночных животных). Яйца (водяной курочки *Gallinula chloropus* и береговой ласточки *Riparia riparia* – 2 экз., домашней утки, белой трясогузки *Motacilla alba* и неопределённого вида воробьиных – по 1 экз.) составили 0.9% числа позвоночных, птицы (1 пуховой птенец сизого голубя *Columba livia* и 19 оперившихся береговушек разного возраста) – 2.6%. Береговых ласточек пасюки добывали, проникая в их норы, расположенные в нижней части колоний (Мерзликин 1984, 1986). Осенью отмечено потребление крысой взрослой камышовой овсянки *Emberiza schoeniclus*, добытой и недоеденной ястребом-перепелятником *Accipiter nisus*.

Таким образом, в рационе серых крыс, выселяющихся на тёплый период года в природные станции, птицы составили 6.6% всего количества съеденных позвоночных, из них яйца – 0.9, пуховые птенцы – 2.2, оперившиеся птенцы – 3.5%. У пасюков, обитающих в постройках, птицы встречены в 1.3% желудков: в январе – феврале – в 2.8%, в июне – в 2.4, в июле – в 6.3, в августе – в 10.0%. Зимой добычей серых крыс стал взрослый воробей *Passer domesticus*, летом – 2 пуховичка и оперившийся птенец воробьиных. В рационе самцов птицы встречены в 2.7 раза чаще, чем самок.

