

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАК ПОНЯТИЕ И КАК ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ (ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ) АНТРОПОЛОГИИ. ЧАСТЬ I

Л.К. Гудкова

МГУ имени М.В.Ломоносова, НИИ и Музей антропологии, Москва

Изучение изменчивости и ее закономерностей входит в определение предмета антропологии. Без постижения закономерностей изменчивости невозможно понять эволюцию человека, географические вариации его физического типа, взаимоотношения наследственных и средовых факторов в его формировании, его онтогенетическое развитие и проявления полового диморфизма. Изучение приспособительной изменчивости, то есть изучение физиологической адаптации организма человека к разнообразным условиям окружающей среды на популяционном уровне, является главной целью и основным содержанием работ по физиологической антропологии. В статье, в аспекте физиологической антропологии, обсуждаются понятия изменчивости, нормы реакции, адаптивной нормы; рассмотрены различные классификации явления изменчивости и основные способы ее анализа. Большое внимание уделено коэффициенту вариации, диагностическая ценность которого апробирована работами по изучению адаптированности популяций. Сложность проблемы изучения изменчивости в физиологической антропологии заключается в холистическом подходе. Важное значение приобретает оценка изменчивости признаков как единого целого, поскольку действие популяционных факторов сказывается не на единичных признаках, а на их комплексах.

Ключевые слова: антропология, физиологическая (экологическая) антропология, изменчивость, приспособленность (адаптированность), коэффициент вариации

«Я часто думал, что наука лучше бы развивалась, если бы ученые больше читали. Сколь немногие читают сколько-нибудь длинные и трудные работы!»

Ч. Дарвин
[Дарвин, 1950, с. 179–180]

Изучение изменчивости и ее закономерностей входит в само определение предмета антропологии. В антропологическом словаре наука о человеке конкретизируется как «наука об изменчивости человека во времени и пространстве на всех уровнях организации живой материи: молекулярном, клеточном, тканевом, органном, организменном, или онтогенетическом, популяционном, этническом, расовом и видовом» [Антропологический словарь, 2003, с. 19–20]. Без постижения закономерностей изменчивости невозможно понять эволюцию человека, географические вариации его физического типа, взаимоотношения на-

следственных и средовых факторов в его формировании, его онтогенетическое развитие и проявления полового диморфизма [Рогинский, 1982]. Изучение приспособительной изменчивости, то есть изучение физиологической адаптации организма человека к разнообразным условиям окружающей среды на популяционном уровне, является главной целью и основным содержанием работ по физиологической антропологии [Гудкова, 2013].

Предлагаемая статья состоит из двух частей и продолжает публикации по истории, теории и методологии физиологической, или экологиче-

ской, антропологии [Гудкова, 2010, 2013]. Автор считает нелишним очень кратко в первой части статьи описать «изменчивость» как понятие и как явление; изложить историю вопроса, а также обсудить основные способы анализа индивидуальной изменчивости. Во второй части наибольшее внимание будет уделено непосредственно изучению проблемы изменчивости в рамках физиологической антропологии, конкретнее, в популяционной физиологии человека.

Парадигма изменчивости

Изменчивость настолько общепринятое понятие и настолько присущее всему живому явление, что воспринимается она как общеизвестный факт. Однако изменчивость – очень сложный феномен, который непросто определить и, тем более, изучить. Даже сам термин «изменчивость» неоднозначен в употреблении: «Ничего нет изменчивее значения слова «изменчивость»; некоторые авторы вкладывают в него столь широкий смысл, что прямо непонятно, что именно они имеют при этом в виду» [Vries de, 1901, цит. по: Филиппченко, 2012, с. 7]. Неоднократно предлагалось применять термин «изменчивость» только для обозначения свойства изменяться, а для обозначения разнообразия использовать термин «вариабельность», но к единому мнению сторонники различных точек зрения не пришли. В данной статье при обсуждении явлений изменчивости указанные термины будут употребляться как синонимы.

Ю.А. Филиппченко относит «изменчивость» к числу основных биологических понятий, «под которым следует понимать явление некоторого различия между собой даже близко родственных особей и групп особей» [Филиппченко, 2012, с. 7]. В «Биологическом энциклопедическом словаре» [1986, с. 223] изменчивостью называется «свойство живых организмов существовать в различных формах (вариантах)». Суммируя различные определения понятия, можно сказать, что понятие изменчивости означает свойство живых организмов изменяться, а также явление различия, разнообразия отдельных особей внутри их групп, которое возникает как следствие этого свойства.

Истоки изучения изменчивости. Изменчивость как фактор эволюции. Изменение как «переход из одного качественного определения бытия в качественно другое...» [Философский энциклопедический словарь, 1999, с. 172] уже с античных времен было в центре внимания естествона-

учных изысканий различных философов. Первые натурфилософы Древней Греции (Анаксимандр, Гераклит) объединяли движущееся и изменяющееся и связывали эти явления с противоречивостью мира. Классик античной философии Платон определял чувственно воспринимаемый мир вещей как текучий и изменчивый. Но только Аристотель впервые подошел к познанию изменчивости с научной точки зрения. Подобно предыдущим философам любое изменение или превращение, происходящее с вещами, он включает в понятие движения. Движение «помимо вещей не существует; ведь все меняющееся меняется всегда или в отношении сущности, или в отношении количества, или качества, или места...» [Аристотель, 1981, с. 103–104]. Таким образом, Аристотель насчитывает четыре вида изменения: изменения места, качества, количества, субстанции. С понятием изменения он рассматривает, связанное с ним, понятие непрерывности. Непрерывную изменчивость философ относит к разряду количественной, так как «...утверждать непрерывность качественного изменения – значит сильно противоречить очевидности» [Аристотель, 1981, с. 228–229]. Заметим, что самые строгие определения непрерывности математиками XIX века, «были, по сути дела, лишь уточнением аристотелевского определения...» [Рожанский, 1981, с. 27].

Изучению изменчивости вплоть до сегодняшнего дня посвящается огромное количество трудов. Не имея возможности представить в журнальной статье колоссальный обзор этой литературы, автор считает целесообразным остановиться лишь на тех работах и тех положениях, которые имеют отношение к теме статьи.

С момента выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина (1859) и до настоящего времени изменчивость организмов относится к важнейшей эволюционной проблеме. Изменчивость организмов есть неперенное условие эволюции. В дарвиновской теории естественного отбора «речь идет о соревновании организмов по изменчивости, т.е. об отборе и сохранении успешных в данных условиях внутривидовых изменениях» [Шаталкин, 2009, с. 200]. Создавая свою теорию, Ч. Дарвин «намеревался одним ударом разрешить и проблему происхождения разнообразия, и проблему происхождения адаптированности» [Левонтин, 1981, с. 242]. Именно разнообразие, индивидуальная изменчивость, существующая в популяциях, определяет возможности приспособления, адаптации одних особей и отсеивание других. Что касается физиологической антропологии, то для этой научной дисциплины крайне важен также

совершенный великим натуралистом переход от уровня отдельных особей к уровню, который называется сейчас популяционным. И, тем не менее, «вне эволюционного освещения изучение популяционной экологии, популяционной физиологии или этологии оказывается обедненным и теряет общебиологический смысл» [Яблоков, 1980, с. 21].

Итак, если в кратком обзоре, завершающем пятую главу («Законы изменчивости»), Ч. Дарвин мог написать: «Наше незнание законов изменчивости глубоко» [Дарвин, 1939, с. 390], то за годы, прошедшие после публикации его знаменитой книги в результате достижений в области генетики и молекулярной биологии, ситуация кардинально изменилась. Работы Ч. Дарвина, а также многочисленные, получившие заслуженное признание отечественные и зарубежные труды по теории эволюции обсуждаться не будут. Тем более что в юбилейный год Ч. Дарвину был посвящен специальный номер нашего журнала. Что же касается работ известных эволюционистов «последарвиновского» времени, то для данной статьи имеет смысл остановиться на монографии И.И. Шмальгаузена «Факторы эволюции», которая в концептуальном отношении наиболее близка современной физиологической антропологии [Шмальгаузен, 1968].

Монография И.И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» (1-е издание в 1946 г.) выделяется среди многочисленных трудов по эволюции. Эта книга представляет собой крупнейший вклад в теорию эволюции. В 1949 г. она была переведена в США и в 1986 г. была там переиздана. В 1946 г. ученый опубликовал еще одну книгу – «Проблемы дарвинизма», в третьей главе которой рассматривались вопросы индивидуальной изменчивости [Шмальгаузен, 1969]. После выхода в свет трудов И.И. Шмальгаузена в мировой науке появилось много публикаций, посвященных как общим проблемам эволюции, так и отдельным вопросам эволюционной теории, но монография «Факторы эволюции» по широте охвата проблемы не имеет себе равных [Берг, 1968]. В работе анализируется эволюция изменчивости и нормы реакций. Приспособительный характер изменчивости признаков, «адаптивность модификаций и их устойчивость есть результат эволюции в известных условиях внешней среды» [Шмальгаузен, 1968, с. 25]. И.И. Шмальгаузен называет эволюцией «закономерное изменение структуры популяции соответственно историческим изменениям соотношений с внешней средой» [Шмальгаузен, 1965, с. 196]. Изменчивость признаков организма, его способ-

ность к различным модификациям – «индивидуальным реакциям организма, попадающего в различные условия внешней среды», происходит в пределах нормы реакций [Шмальгаузен, 1968, с. 21]. И.И. Шмальгаузену принадлежит термин «фенотипическая пластичность», который означает все типы фенотипической изменчивости, вызываемой окружающей средой. Ученый первым сформулировал представление о роли пластичности фенотипа в микроэволюции [Северцов, 2009; Шаталкин, 2009]. И.И. Шмальгаузену было предложено и обосновано понятие «адаптивная норма», которое является одним из ключевых в науке, и им же была разработана теория смены адаптивных норм в эволюции. Заметим, что первое сообщение на эту тему [Шмальгаузен, 1940] появилось в «Журнале общей биологии», который в 1940 г. основал и возглавил И.И. Шмальгаузен.

Основные понятия. Приспособленность относится к числу центральных понятий в дарвинизме, однако с точной дефиницией этого понятия существуют трудности. Ч. Дарвином на большом фактическом материале было показано, что эволюция – это процесс, направленный на выработку приспособительных реакций. Индивидуальная приспособляемость организма к окружающей среде имеет целостный характер и «выражается в физиологических и морфологических изменениях, связанных с изменениями в факторах внешней среды» [Шмальгаузен, 1968, с. 298]. Иными словами, приспособленность отдельной особи «определяется фенотипом в целом, т.е. комплексом морфофизиологических особенностей организма» и представляет собой итог всех онтогенетических и физиологических процессов [Животовский, 1991, с. 157]. На популяционном уровне различия особей по этим процессам проявляются «как изменчивость неких свойств, которые можно исследовать как количественные признаки» [Фолкнер, 1985, с. 435]. И, следовательно, приспособленность можно рассматривать в качестве «признака», на который действует естественный отбор и который означает среднее число потомков, произведенных всеми особями данного генотипа [Фолкнер, 1985]. С точки зрения В. Гранта, концепция приспособленности является чисто количественной и операционной: «это количественная мера успеха размножения» [Грант, 1980, с. 74.] Однако такое понимание приспособленности в популяционной генетике оставляет за бортом причины этого явления. И потому правильно разделять приспособленность на две категории. В первую очередь, надо различать «адаптированность, или степень приспособления, особи или популя-

ции к условиям своей среды» чем, собственно, и занимается физиологическая антропология, «и обусловленную этим способность оставлять больше потомков». И уже, во вторую, «успех размножения как таковой» [Грант, 1980, с. 76.]. Что касается популяций человека, то «более адекватной человеческой природе была бы оценка приспособленности, выраженная через дифференциальную заболеваемость, устойчивость к неблагоприятным факторам среды, работоспособность, наконец, способность к социальной адаптации» [Курбатов, 1990, с. 83].

Приспособленность, или адаптированность, отдельных организмов, популяций и видов к меняющимся условиям существования обеспечивается изменчивостью – одним из важнейших факторов эволюции. Дефиниция физиологической антропологии [Антропологический словарь, 2003] включает понятие «приспособительная изменчивость», но по какой-то причине его определения как такового нет ни в антропологическом, ни в биологическом словарях. По всей видимости, это настолько само собой разумеющееся словосочетание, что его значение не нуждается в уточнении [Бунак, 1980; Алексеева, 1986]. И все-таки, трактовка обсуждаемого понятия существует. Экологическая, или приспособительная, изменчивость – это «доля биологической изменчивости, которая может быть ассоциирована с конкретными экологическими причинами, а также имеет значение для выживаемости и успешного существования человека или сообщества людей» [URL: [http://www. imp.rudn.ru/psychology/anthropology/9.html](http://www.imp.rudn.ru/psychology/anthropology/9.html)]. Итак, адаптированность – это «реально существующее явление» [Левонтин, 1981, с. 263] и трудно согласиться с отнесением понятия «приспособленность» всего лишь к области семантической информации по той причине, что «приспособленность не есть ни вещество, ни энергия, ни поле» [Заренков, 1984, с. 49].

Понятие «норма реакции» было введено почти одновременно двумя исследователями Р. Вольтереком [Woltereck, 1909] и Э. Бауром [Baur, 1913], которые определяли его «как интервал модификационной изменчивости данного генотипа» [Goldschmidt, 1961, цит. по: Корольков, Петленко, 1977, с. 183]. Термин «модификация» был предложен в 1865 г. Нэгели для обозначения преходящих ненаследственных изменений, возникающих обычно под влиянием внешних условий [Naegeli, 1865, цит. по: Филиппенко, 2012]. Модификационной, или фенотипической, изменчивостью называются изменения организма, связанные исключительно с изменением фенотипа (генотип при

этом не меняется). Изменения могут быть морфологическими и физиологическими, они зависят от окружающей среды и имеют чаще всего адаптивный характер. Благодаря возникновению модификаций, особи или индивиды лучше приспосабливаются к меняющейся среде. «Способность к определенным приспособительным модификациям есть продукт длительного исторического развития организма в разнообразных, но все же определенных условиях внешней среды» [Шмальгаузен, 1968, с. 14]. Важная особенность модификационной изменчивости – ее групповое проявление. Изменения различных признаков возникают у особей всей популяции, хотя степень их выраженности у отдельных организмов неодинакова, что и определяет внутригрупповую изменчивость признаков. Другая важная особенность модификаций – их обратимость.

Итак, норма реакции – это границы модификационной изменчивости, которые устанавливаются генотипом. Норма реакции генетически детерминирована и наследуется. «Любой генотип характеризуется своей определенной нормой реакций. В состав этой нормы входят и индивидуальные реакции организма, попадающего в различные условия внешней среды, т.е. способность к различным его модификациям» [Шмальгаузен, 1968, с. 21]. Один из авторов понятия объясняет сущность нормы реакции следующим образом. Норма реакции – это изменения фенотипа, которые «подобны непрерывной функции сигналов окружающей среды» [Woltereck, 1909, цит. по: Stearns, 1989, с. 436]. Норма реакции трансформирует средовую изменчивость в фенотипическую. По образному выражению С. Штерна «Норма реакции – это зеркало, которое отражает влияние среды в фенотипах» («A reaction norm is a mirror that reflects environmental effects into phenotypes») [Stearns, 1989, с. 436]. В пределах нормы реакции изменчивость признака контролируется условиями развития.

Понятие «адаптивная норма», как указано выше, было предложено И.И. Шмальгаузенем. Под адаптивной нормой ученый понимал определенную часть общей нормы реакций генотипа. Ту часть, которая включает реально работающие в данных условиях существования реакции. «В случае резко выраженной целостности адаптивных модификаций организма можно говорить об «адаптивных нормах» как частных проявлениях общей нормы реакций» [Шмальгаузен, 1968, с. 21–22]. Адаптивная норма представляет собой целостное образование, выражающее определенное единство количественных и качественных пока-

зателей отдельных особей, составляющих популяцию. Являясь частью нормы реакции, она «характеризуется способностью живой системы к выживанию в данный момент, в данной конкретной обстановке» [Корольков, Петленко, 1977, с. 187]. Таким образом, адаптивная норма уже нормы реакции, она существует как бы внутри последней и эффективно действует в определенное время и в конкретных условиях. Само понятие определяется как «исторически сложившийся комплекс генотипов, который обладает оптимальным диапазоном фенотипической изменчивости, обеспечивающим максимальную приспособленность к конкретным условиям среды» [Алтухов, Курбатова, 1990, с. 594]. Следует заметить, что концепция адаптивной нормы у человека сложна и до настоящего времени не считается достаточно разработанной.

В философии при рассмотрении сущности изменчивости постулируется непрерывное диалектико-противоречивое единство категорий изменчивости и устойчивости [Корецкая, 1981]. В биологии с точки зрения системного подхода устойчивость и изменчивость представляют собой два разнонаправленных, а потому и взаимосвязанных, вектора эволюционного процесса. Устойчивостью называется способность биологических систем длительное время противостоять внешним воздействиям, сохраняя или слегка изменяя структуру и особенности функционирования [Краснощеков, Розенберг, 1992]. Наряду с понятием устойчивость употребляется понятие стабильность. Исследователи, занимающиеся биологическими системами, вкладывают в эти термины разное содержание. Некоторые используют их как синонимы, а другие придают им отличающийся смысл: стабильность системы возникает в результате внутреннего взаимодействия, а устойчивость проявляется по отношению к действию внешних факторов. Стабильность не может быть неустойчивой, а устойчивость не обязательно стабильна [Голубец, Царик, 1992]. В аспекте пространственно-временной устойчивости биосистем изменчивость рассматривается как средство достижения и поддержания устойчивости [Черных, 1986]. Такой подход к изменчивости лежит и в основе монографии И.И. Шмальгаузена «Факторы эволюции». Повышение реактивности организма, увеличение количества связей со средой, усовершенствование как физиологических, так и поведенческих реакций на мельчайшие изменения экологических факторов и само ускорение темпов эволюции И.И. Шмальгаузен трактует с точки зрения прогрессирующей независимости от среды в

результате возрастания устойчивости живых систем [Берг, 1968].

Классификации изменчивости. Всеобъемлющей и логичной классификацией явлений изменчивости признана та, которую осуществил и изложил в своей книге «Изменчивость и методы ее изучения» (1-е издание в 1923 г.) выдающийся биолог и генетик Ю.А. Филипченко. Несмотря на то, что со времени первой публикации книги прошло много лет, «...основы изменчивости, изложенные в ней, остаются теми же, и любой исследователь всегда начинает с того, о чем писал Ю.А. Филипченко» [Рокицкий, 1978, с. 6]. Уже в определении понятия «изменчивость» ученый обращает внимание на два вида изменчивости. «Изменчивость есть явление известного различия отдельных особей или групп особей в пределах вида» [Филипченко, 2012, с. 8]. Для обозначения второго вида им был предложен термин «групповая изменчивость» [Филипченко, 2012, с. 148]. Между прочим, Ю.А. Филипченко замечает, что некоторые различия, например между полами, не следует относить к явлениям изменчивости, так как это «своего рода постоянство в двух формах» [Филипченко, 2012, с. 9]. Ученый предлагает проводить четкое разграничение между статикой и динамикой изменчивости. В первом случае изменчивость рассматривается как состояние, то есть как собственно изменчивость. Однако каждое состояние возникает в результате определенного процесса под влиянием тех или иных причин (например, внешних условий) и поэтому следует выделять изменчивость как процесс, то есть именно изменения, или вариации. Таким образом, изменчивость как состояние – это уже существующие различия между особями (индивидуальная изменчивость) или их группами (групповая). Изменчивость как процесс – это возникновение различий между организмами. Следует заметить, что со второй половины XX в. изменчивость рассматривается не только как свойство и процесс, но и как результат. В этом контексте обращается внимание на различие между понятиями изменчивость и изменение: второе может означать только процесс, где существенное значение имеет принцип преемственности [Корецкая, 1981]. Надо сказать, что здесь в констатации различия между понятиями изменчивость и изменение нет ничего нового. Именно об этом писал Ю.А. Филипченко и, более того, ссылаясь на ряд авторов, применявших до него разграничение этих понятий. «Если мы хотим избежать того нежелательного смешения понятий, которым полны многие работы по изменчивости, то резкое разграничение между изменчивостью

как состоянием и изменчивостью как процессом, иначе между собственно изменчивостью и изменениями, или вариациями, является совершенно необходимым» [Филипченко, 2012, с. 10]. Разумеется, выделяя две категории изменчивости, ученый отдавал себе ясный отчет в том, что статика и динамика тесно связаны между собой и, что динамические процессы изменчивости в итоге приводят ее к статическому состоянию [Рокицкий, 1978].

Ю.А. Филипченко в своей книге дает обзор классификаций явлений изменчивости различными авторами: как процесса, начиная с Нэгели, и как состояния, начиная с Гальтона, который предложил разделить изменчивость на непрерывную и прерывистую [Naegeli, 1865; Galton, 1889, цит. по: Филипченко, 2012]. Интересующийся читатель может получить подробную информацию непосредственно из книги Ю.А. Филипченко.

Итак, с эволюционной точки зрения выделяются два типа биологической изменчивости: индивидуальная изменчивость, приводящая к возникновению различий между особями или индивидами внутри одной популяции, и групповая, определяющая различия между популяциями. На основании критерия наследуемости все внутрипопуляционные проявления изменчивости можно разделить на наследственную (генотипическую) и ненаследственную (негенотипическую, или модификационную) изменчивость. «В общем виде можно сказать, что ненаследственная изменчивость приспособливает индивидуум, а наследственная изменчивость – популяцию. На самом деле это две противоположные стратегии приспособляемости популяции, причем одна из них жертвует индивидуумом, а другая – нет» [Майр, 1968, с. 122]. Групповая изменчивость бывает всегда наследственной, или генотипической, так как ее основной причиной, «в отличие от индивидуальной, являются различия в генотипическом строении, а отнюдь не прямое влияние внешней среды» [Филипченко, 2012, с. 162].

Индивидуальная изменчивость в классическом понимании означает различия, наблюдающиеся между отдельными особями в популяции или индивидами. Эти различия «могут быть практически бесконечными как по своей природе, так и по степени выраженности» [Уильямс, 1960, с. 23]. И так как предметом физиологической антропологии является изучение индивидуальной изменчивости различных признаков [Гудкова, 2008, 2013], в дальнейшем будет обсуждаться только эта изменчивость. Она может называться также внутригрупповой или внутрипопуляционной.

Индивидуальная изменчивость бывает количественной (или рядовой, флюктуирующей, непрерывной) и качественной (или альтернативной, прерывистой). Понятно, что первый тип изменчивости касается количественных признаков. Для исследователя, работающего в области физиологической (экологической) антропологии, крайне важен тот факт, что количественные признаки являются биологическими «индикаторами» среды и что они отражают адаптивное состояние организма. Многие микроэволюционные изменения связаны именно с этими признаками. Поэтому для описания процессов, происходящих в популяциях в аспектах времени (онтогенез, сезонная изменчивость) и пространства (географическая изменчивость, миграции), наибольшее значение имеет количественная изменчивость [Фолкнер, 1985; Животовский, 1991; Филипченко, 2012].

В настоящее время существует несколько систем классификации явлений индивидуальной изменчивости, сделанных, как правило, зоологами [Шварц, 1963; Яблоков, 1966; Майр, 1968]. Если взять за основу, например, схему А.В. Яблокова, который сгруппировал все явления индивидуальной изменчивости в три большие категории (проявление, тип и форма), то относительно характеристики приспособительной изменчивости, изучаемой физиологической антропологией, можно заключить следующее. Во-первых, по проявлению – это непрерывная изменчивость; во-вторых, по типу – морфологическая, физиологическая, биохимическая и психологическая; в-третьих, по форме – это возрастная, половая, временная и географическая изменчивость. Как указывают А.И. Линецкий и О.Н. Линецкая [Линецкий, Линецкая, 1989], схема А.В. Яблокова не лишена недостатков. Возможно, но в принципе это не имеет значения, так как любая схема пока может представлять для нас лишь теоретический интерес. Тем не менее, в одной из предложенных названными авторами категории (интеграция изменчивости), предлагается рассматривать устойчивые зависимости между изменчивостью отдельных частей морфофункциональных систем, что имеет прямое отношение к физиологической антропологии, точнее к популяционной физиологии человека. Эта сторона проблемы обсуждалась неоднократно [Гудкова, 2008, 2010] и поэтому в данной статье она затрагиваться не будет.

Явления изменчивости, включенные в различные схемы, могут делиться в свою очередь на более мелкие иерархические единицы. Так, классифицируя ненаследственную изменчивость, Э. Майр в категории «экологическая изменчивость»

выделяет шесть составляющих [Майр, 1968]. Подразделяется и возрастная изменчивость, и географическая. А.Л. Пурунджан, например, опубликовавший ряд работ по географической изменчивости антропологических признаков, пришел к выводу о чрезвычайно сложной структуре явления географической изменчивости. Предложенная им схема компонентов географической изменчивости отразила всю многофакторность этого феномена [Пурунджан, 1980].

Методы изучения индивидуальной изменчивости

Методам изучения количественной изменчивости посвящена обширная научная и учебная литература. Данная статья не претендует даже на самое краткое изложение методов математической статистики. Но в соответствии с замыслом предлагаемой работы будет, во-первых, обращено внимание на истоки биометрического изучения изменчивости. Во-вторых, будут рассмотрены статистические параметры, наиболее часто анализируемые в работах по экологической антропологии. И, наконец, с привлечением литературных данных будет обоснована актуальность использования коэффициента вариации для трактовки внутрипопуляционной изменчивости различных признаков.

Историческая справка. Основателем биометрического подхода к изучению явлений изменчивости считается бельгийский математик и антрополог XIX века А. Кетле, который признан отцом современной статистики. А. Кетле сформулировал принцип массового наблюдения, в результате чего возникла его концепция «среднего человека». «Учение о среднем типе, о средней величине, лежащей в основе всех подлежащих измерению явлений и прежде всего явления индивидуальной изменчивости организмов, составляет основу всех построений Кетле» [Филипченко, 2012, с. 17]. Установленная А. Кетле закономерность распределения особей в вариационном ряду носит его имя и является основным законом всех явлений индивидуальной изменчивости. В конце XIX века (в 1894 г.) английский математик К. Пирсон для измерения изменчивости предложил способ вычисления мерила изменчивости в вариационных рядах – среднее квадратическое отклонение. Но так как квадратическое отклонение и средняя величина являются именованными числами, что осложняет сравнение изменчивости

различных рядов, К. Пирсон двумя годами позже (в 1896 г.) предлагает при сравнении пользоваться не абсолютной величиной квадратического отклонения, а относительной, выражая ее в процентах соответствующего значения средней. Эта отвлеченная величина, которая является мерилем изменчивости и которая удобна для сопоставления изменчивости в различных рядах, получила название «коэффициент вариации». Кстати, можно вспомнить, что с 1902 г. К. Пирсон стал издавать журнал под заглавием «*Biometrika* – журнал для статистического изучения биологических проблем». Все вышесказанное содержится в книге Ю.А. Филипченко «Изменчивость и методы ее изучения» [Филипченко, 2012]. Уделив большое внимание обсуждению пригодности коэффициента вариации для измерения изменчивости, ученый пишет, что «в громадном большинстве случаев коэффициенты вариации дают совершенно надежный результат, почему ими широко пользуются все работающие по вопросам изменчивости» [Филипченко, 2012, с. 57].

Средняя величина, стандартное отклонение, распределение. Среднее значение изучаемого признака представляет собой некую характеристическую точку, которая в сравнительном аспекте может определять изменчивость как состояние. «Средние показатели огрубляют многообразие существующих явлений; они очень неполно отражают реальные закономерности в той или иной системе» [Корольков, Петленко, 1977, с. 70]. Таким образом, средняя величина играет важную роль в сравнительном анализе, но она не дает никакой информации о разбросе данных. Для его оценки используется среднее квадратическое отклонение (дисперсия), высокие значения которого соответствуют большой гетерогенности популяции по отдельному признаку, а низкие, соответственно, малой [Гиляров, 1990]. Дисперсия любого количественного признака в различной степени отражает изменчивость приспособленности [Фолкнер, 1985]. Оценка диапазона изменчивости минимальными и максимальными значениями признака крайне ненадежна, так как здесь очень велика роль случая [Куршакова, 1982]. Наиболее общей характеристикой внутрипопуляционной изменчивости признака считается его распределение. Для многих количественных признаков оно близко к нормальному. Однако направление и степень нарушения нормальности распределения могут меняться даже для одного и того же признака в одной и той же выборке, повторно обследованной. С таким явлением часто приходится сталкиваться исследователям, работающим в

области физиологической антропологии. Генотипы, имеющие низкую приспособленность, образуют, как правило, левый «хвост» распределения [Животовский, 1991]. Иногда только по одной форме статистического распределения того или иного признака можно судить о степени отягощенности популяции [Алтухов, Курбатова, 1990]. При отклонении распределения от нормального большее значение для его характеристики и причинного понимания имеет вычисление коэффициентов асимметрии и эксцесса.

Коэффициент вариации. Несмотря на определенность коэффициента вариации как меры изменчивости [Филипченко, 2012], диагностическая ценность его являлась долгие годы предметом дискуссий статистиков и биологов (главным образом зоологов). Обсуждалась его величина, связь со средним значением признака и с формообразовательными процессами; возможности его применения для сравнения изменчивости разномерных признаков и т.д. [Шмальгаузен, 1935; Шварц, 1960; Яблоков, 1966; Егоров, 1969]. Не остались в стороне и антропологи. Я.Я. Рогинский анализирует работу К. Пирсона и А. Дэвина относительно больших коэффициентов вариации у малых черепных размеров у человека и работу А. Ярхо относительно размеров человеческого тела [Рогинский, 1959]. В этих работах была установлена обратная связь между величиной признака и его изменчивостью. Изучение этого вопроса, как пишет Я.Я. Рогинский, «позволило распространить указанную закономерность на антропометрические размеры вообще» [Рогинский, 1959, с. 85]. Причину этой обратной связи автор видит в простой математической зависимости, исходящей из формулы коэффициента вариации: с увеличением знаменателя, т.е. средней арифметической, коэффициент вариации должен уменьшаться. Эта зависимость наблюдается только в пределах одной системы органов.

Ю.С. Куршакова, отмечая непригодность среднего квадратического отклонения в качестве оценки вариабельности признака, особенно в сравнительном плане, указывает на коэффициент вариации как на лучшую сравнительную оценку вариабельности [Куршакова, 1965]. Однако в антропологических работах извлечению информации непосредственно из значений коэффициента вариации до настоящего времени уделяется неоправданно мало внимания. Имеется лишь несколько публикаций, где целенаправленно обсуждается эта оценка изменчивости. Так, А.М. Урысон, анализируя изменчивость антропологических признаков, определенных у 7500 детей в возрасте

4–18 лет, приходит к выводу, что в сравнительном аспекте среднее квадратическое отклонение не может служить оценкой вариабельности признака и потому следует применять коэффициент вариации. «Изменения коэффициента вариации, – пишет автор, – тесно связаны не с изменениями абсолютных величин признаков, а с изменением скорости роста» [Урысон, 1972, с. 145]. В итоге А.М. Урысон получила интереснейший результат, обусловленный свойством коэффициента вариации оценивать изменчивость как процесс. Т.М. Пасекова в статье «К анализу изменчивости некоторых признаков полового созревания» на большом по численности материале (5000) рассматривает колебания коэффициента вариации. Самые высокие величины этого показателя отмечены в выборке девочек, относящейся к возрасту появления *Ме* [Пасекова, 1980]. На мой взгляд, опять же получен результат, который указывает на диагностическую ценность коэффициента вариации, на возможность его использования для причинной интерпретации наблюдаемых явлений. В данном случае увеличение изменчивости имеет сугубо биологическую природу. Оно связано с серьезной перестройкой организма девочек, с одним из критических периодов роста и развития детей, когда происходит нарушение гомеостаза развития [Куршакова с соавт., 1994; Гудкова, 2012].

Т.П. Шагурина (Чижикова) отмечает высокие величины коэффициента вариации поверхности тела и весо-поверхностного соотношения у коренного населения пустыни и объясняет эту особенность экстремальностью аридной зоны [Шагурина, 1983]. Трактовка совершенно правильная. Во-первых, экстремальность всегда повышает изменчивость [Сапунов, 1990], а, во-вторых, она проявилась у признаков адаптивно значимых в жарком и сухом климате пустыни. Сохранение внутреннего температурного равновесия – необходимое условие приспособленности человека к жизни в аридной зоне. Теплоотдача зависит от площади испарения выделяющегося пота [Адольф, 1952], которая, в свою очередь, зависит от площади поверхности тела человека. Последним примером, имеющим прямое отношение к приспособительной изменчивости, можно ограничить число примеров, иллюстрирующих значение коэффициента вариации. Тем более, что во второй части соответствующие данные будут привлекаться к обсуждению конкретных результатов.

Подытоживая методический раздел, следует заметить, что перечень способов анализа внутрипопуляционной изменчивости не является исчерпывающим. Индивидуальные различия орга-

низмов представляют собой единство связи и независимости тех свойств, в которых они проявляются [Малиновский, 1948; Шмальгаузен, 1982]. Однако в русле обсуждаемой темы для изложения истории вопроса и методов изучения соизменчивости различных признаков потребовалась бы отдельная статья. И, тем не менее, необходимо акцентировать внимание на сложности проблемы изучения изменчивости в физиологической, или экологической, антропологии, которая заключается в комплексном подходе. Ни один изолированно взятый признак или процесс не может быть достаточным критерием для отнесения популяции к адаптированной или дезадаптированной [Василевский, 1984]. Поэтому важное значение приобретает оценка изменчивости комплекса признаков как единого целого. Многомерным аналогом дисперсии отдельного признака является ковариационная матрица. Для оценки интегративной величины вариабельности наборов признаков используется ее определитель, который называется обобщенной дисперсией. Однако обобщенную дисперсию можно применять для системы признаков, имеющих только одинаковую размерность и распределение близкое к нормальному. Надо иметь в виду также, что в случае коррелированности двух признаков, их обобщенная дисперсия уменьшается тем сильнее, чем выше корреляция. И в таком случае не всегда получается ожидаемо высокая дисперсия: ее занижает взаимная соизменчивость признаков. Важным свойством стандартизованной обобщенной дисперсии является ее полная статистическая аналогия с обычной, одномерной дисперсией. С помощью F-критерия можно оценить и достоверность различий изменчивости комплекса признаков в отдельных выборках. Рассчитав обобщенное среднее значение признаков (как среднее геометрическое), можно вычислить обобщенный коэффициент вариации, что и будет интегративным показателем изменчивости для системы признаков [Животовский, 1991].

Заключение к методическому разделу. Я.Я. Рогинский в статье по проблеме изменчивости, обращает внимание на необходимый для антропологов аспект исследовательской работы. «Количественный метод изучения величины изменчивости имеет важное значение для многих вопросов антропологии, но его применение может быть полезно только при условии качественного анализа биологической природы рассматриваемых явлений, притом лишь в том случае, если оно содействует последнему» [Рогинский, 1959, с. 77]. Хотелось бы также обратить внимание современных

антропологов на один из выводов этой работы: «Степень изменчивости отдельных размеров тела, а равно и величина их взаимных связей приурочены не столько к морфологической характеристике разных частей тела, сколько к функциональному значению и биологической роли различных соотношений между размерами» [Рогинский, 1959, с. 91]. К сожалению, в последнее время биометрические игры зачастую игнорируют общебиологические трактовки. Однако «каким бы изощренным ни был статистический метод, самым важным моментом остается содержательная интерпретация полученной с его помощью картины изменчивости» [Пурунджан, 1982, с. 27].

Библиография

- Адольф Э. Физиология человека в пустыне. М.: Изд-во иностранной литературы, 1952.
- Алексеева Т.И. Адаптивные процессы в популяциях человека. М.: Изд-во МГУ, 1986.
- Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л. Проблемы адаптивной нормы в популяциях человека // Генетика, 1990. Т. 26. № 4. С. 583–598.
- Антропологический словарь. М.: Классик Стиль, 2003.
- Аристотель. Физика // Соч. в 4-х тт. М.: Мысль, 1981. Т. 3. С. 59–262.
- Берг Р.Л. Место теории стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузена в современных эволюционных воззрениях // Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. С. 411–417.
- Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1986.
- Бунак В.В. Род Ното, его возникновение и последующая эволюция. М.: Наука, 1980.
- Василевский Н.Н. Современные тенденции в развитии экологической физиологии человека // Физиология человека, 1984. Т. 10. № 6. С. 883–893.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990.
- Голубец М.А., Царик И.В. Стабильность и устойчивость – важные функциональные особенности // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1992. С. 32–40.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980.
- Гудкова Л.К. Популяционная физиология человека. М.: ЛКИ, 2008.
- Гудкова Л.К. Проблема целостности в физиологической антропологии // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2010. № 3. С. 16–24.
- Гудкова Л.К. Целостный подход к изучению процессов онтогенеза в физиологической антропологии // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2012. № 3. С. 25–37.
- Гудкова Л.К. Физиологическая антропология // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2013. № 1. С. 52–61.

- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора // Соч. в 9-ти томах. Т. 3. М.-Л.: АН СССР, 1939. С. 253–680.
- Дарвин Ч.* Избранные письма. М.: Изд-во Иностранной литературы, 1950.
- Егоров Ю.Е.* Диапазон изменчивости и его связь с абсолютной величиной признака и формообразовательными процессами // Журнал общей биологии, 1967. Т. XXX. № 6. С. 658–663.
- Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991.
- Заренков Н.А.* Некоторые следствия из теории естественного отбора Ч. Дарвина // Журнал общей биологии, 1984. Т. XLV. № 1. С. 49–58.
- Корецкая О.В.* О соотношении категорий преэволюционности и изменчивости в философии и биологии. Автореф. дис. ... канд. философ. наук. Ташкент: Наука. 1981.
- Корольков А.А., Петленко В.П.* Философские проблемы теории нормы в биологии и медицине. М.: Медицина, 1977.
- Краснощечков Г.П., Розенберг Г.С.* Принципы усложнения механизмов устойчивости экологических систем // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1992. С. 40–47.
- Курбатова О.Л.* Проблемы генетической демографии и экологии города в программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера» // Урбозоология. М.: Наука, 1990. С. 77–86.
- Курбатова О.Л., Ботвиньев О.К., Алтухов Ю.П.* Адаптивная норма и стабилизирующий отбор по антропологическим признакам при рождении // Генетика, 1991. Т. 27. № 7. С. 1229–1240.
- Куршакова Ю.С.* О вариабельности размерных признаков и способов ее оценки // Вопр. антропол., 1965. Вып. 21. С. 53–64.
- Куршакова Ю.С.* Исследование изменчивости с помощью статистических показателей разнообразия // Изменчивость морфологических и физиологических признаков у мужчин и женщин. М.: Наука, 1982. С. 6–16.
- Куршакова Ю.С., Дунаевская Т.Н., Смирнова Н.С., Шугаева Г.Ш.* Исследование роли соматической нормы детей от 3-х до 17 лет с целью выявления периодов онтогенеза с повышенной чувствительностью к воздействию среды // Биол. экол. биотехнол. и почвовед. МГУ, 1994.
- Левонтин Р.* Адаптация // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 241–264.
- Линецкий А.Н., Линецкая О.Н.* О классификации явлений индивидуальной изменчивости // Современные подходы к изучению изменчивости. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 6–15.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
- Малиновский А.А.* Элементарные корреляции и изменчивость человеческого организма // Тр. Института цитологии, гистологии и эмбриологии, 1948. Т. 2. Вып. 1. С. 136–198.
- Пасекова Т.М.* К анализу изменчивости некоторых признаков полового созревания // Вопр. антропол., 1980. Вып. 65. С. 81–89.
- Пурунджан А.Л.* Географическая изменчивость соматических признаков на территории СССР и методиче-ские проблемы, связанные с ее изучением. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во Московского ун-та, 1980.
- Пурунджан А.Л.* Анализ географической изменчивости соматических признаков на территории СССР с помощью методов многомерного статистического анализа // Вопр. антропол., 1982. Вып. 70. С. 22–37.
- Рогинский Я.Я.* Величина изменчивости измерительных признаков черепа и некоторые закономерности их корреляции у человека // Ученые записки, 1954. Вып. 166. С. 57–92.
- Рогинский Я.Я.* О некоторых результатах применения количественного метода к изучению морфологической изменчивости // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1959. Т. 36. № 1. С. 83–89.
- Рогинский Я.Я.* Предисловие // Изменчивость морфологических и физиологических признаков у мужчин и женщин. М.: Наука, 1982. С. 3–4.
- Рожанский И.Д.* Естественнаучные сочинения Аристотеля. Аристотель // Соч. в 4-х тт. М.: Мысль, 1981. Т. 3. С. 5–57.
- Рокицкий П.Ф.* Предисловие. Послесловие // Изменчивость и методы ее изучения. М.: Наука, 1978.
- Сапунов В.Б.* Взаимоотношение генетических и физиологических механизмов при адаптации на популяционном уровне. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 1990.
- Северцов А.С.* Популяционная экология и прогрессивная эволюция // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2009. № 4. С. 5–14.
- Уильямс Р.* Биохимическая индивидуальность. Основы генетотрофной концепции. М.: Изд-во Иностранной литературы, 1960.
- Урысон А.М.* Вариабельность размеров тела в разные возрастные периоды // Вопр. антропол., 1972. Вып. 40. С. 134–146.
- Филиппченко Ю.А.* Изменчивость и методы ее изучения. М.: ЛКИ, 2012.
- Философский энциклопедический словарь. М.: ИФРА-М, 1999.
- Фолконер Д.* Введение в генетику количественных признаков. М.: Мир, 1985.
- Черных В.В.* Проблема целостности высших таксонов. Точка зрения палеонтолога. М.: Наука, 1986.
- Шагурина Т.П.* Некоторые особенности морфологии тела коренного населения пустынных зон СССР // Вопр. антропол., 1983. Вып. 72. С. 93–101.
- Шаталкин А.И.* «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2009.
- Шварц С.С.* Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоологический журнал, 1963. Т. 42. Вып. 3. С. 417–433.
- Шварц С.С.* Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных // Проблемы флоры и фауны Урала, 1960. Вып. 14. С. 113–178.
- Шмальгаузен И.И.* Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.-Л.: Биомедгиз, 1935.

Шмальгаузен И.И. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // Журнал общей биологии, 1940. Т. I. № 4. С. 509–528.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968.

Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. М.: Наука, 1969.

Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982.

Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966.

Яблоков А.В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М., 1980.

Stearns S. The evolutionary significance of phenotypic plasticity // Bioscience, 1989. Vol. 39. N 7. P. 436–445.

URL: <http://www.imp.rudn.ru/psychology/anthropology/9.html> (дата обращения 14.03. 2013)

Контактная информация:

Гудкова Людмила Константиновна: e-mail: lkgoodkova@bk.ru.

VARIABILITY AS A CONCEPT AND AS THE MAIN CONTENT OF THE PHYSIOLOGICAL (ECOLOGICAL) ANTHROPOLOGY. PART I

L.K. Goodkova

Lomonosov Moscow State University, Institute and Museum of Anthropology, Moscow

The study of variability and its appropriatenesses is included in the definition of anthropology. Without understanding appropriatenesses of variability it is impossible to understand human evolution, geographic variations of his physical type, the relationship of hereditary and environmental factors in its formation, the ontogenetic development and manifestation of sexual dimorphism. The study of adaptive variability, i.e. the study on the population level of the physiological adaptation of the human organism to a variety of environmental conditions, is the main purpose and the basic principle of physiological anthropology. In the article in the aspect of physiological anthropology are discussed the concepts of variability, a reaction norm, adaptive norm, the various classifications of phenomena of variability and the main methods of its analysis. Great attention is paid to the variation coefficient. Its diagnostic value tested of the works on the adaptive possibilities of populations. The difficulty of study of variability in physiological anthropology lies in the holistic approach. As population factors are affected not only on single characteristics but on their complexes, take on special significance value of the variability of characteristics as a whole.

Keywords: physiological (ecological) anthropology, variability, fitness (adaptation), variation coefficient