

РОЛЬ ПРИСПОСОБЛЯЕМОСТИ В ЕСТЕСТВЕННОМ ОТБОРЕ

Г. Ф. ГАУЗЕ

Из лаборатории экологии Института зоологии Московского государственного университета

(Поступила 4. X. 1939)

Среди тех основных вопросов дарвинизма, которые подлежат компетенции эколога, проблема приспособляемости представляет первостепенный интерес. Экологические исследования обычно вскрывают не только наличие большей или меньшей приспособленности организмов к условиям своего существования, их соответствие той среде, в которой они живут; экологическая работа вскрывает также огромное значение приспособляемости, непрерывных приспособительных перестроек организмов, благодаря которым достигается их соответствие меняющимся условиям жизни.

Роль приспособляемости в эволюционном процессе до сих пор почти не подвергалась конкретному изучению. Может быть отчасти это произошло потому, что приспособительные изменения или, как их еще называют, адаптивные модификации, сами по себе ненаследственны. А если так, то, по мнению большинства биологов, их изучение ничего не может дать для понимания эволюционного процесса.

Такая точка зрения далеко не случайна. Биологическое мышление двадцатого столетия в общем следует тому направлению, которое было создано работами Менделя, Вейсмана и Бэтсона, уделявшими главное внимание врожденному, наследственному элементу во всех биологических процессах. В результате этого эффект условий среды оказался значительно недооцененным биологической мыслью. Во всяком случае, число серьезных работ, посвященных этому вопросу, очень невелико.

ЗНАЧЕНИЕ АДАПТИВНЫХ МОДИФИКАЦИЙ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ

Приспособляемость, способность организмов приспособительно реагировать на изменение условий существования, сама по себе является свойством, исторически сложившимся в процессе естественного отбора. Естественный отбор, создавший тончайшую архитектуру физиологических процессов, неизбежно должен был закрепить все те особенности этой архитектуры, которые обеспечивают возможность приспособительного реагирования. Этому благоприятствовала прежде всего общая установка естественного отбора. Условия природных местообитаний обычно очень изменчивы, и возникающие при этом сочетания экологических факторов весьма разнообразны и неожиданы. Для того чтобы пережить, организм не может быть точно приспособлен к данному случайному сочетанию факторов среды, которое через некоторое время сменится другим сочетанием факторов и для данного организма, может быть, больше никогда уже не повторится. Успешно переживший организм должен быть

хорошо приспособлен к самым разнообразным возможным комбинациям экологических факторов. Иными словами, он должен обладать приспособляемостью.

На таком общем свойстве, как приспособляемость, основано появление разнообразных ненаследственных адаптивных модификаций. Вопрос о роли этих модификаций в эволюции составляет предмет старого спора между дарвинистами и ламаркистами. Очень часто, исходя из ненаследования приобретенных признаков, эволюционисты просто не обращают никакого внимания на адаптивные модификации. Примером такого отношения может служить книжка Добжанского (1937) „Генетика и происхождение видов“. Однако экологу труднее, чем кому бы то ни было, отказаться от обсуждения интереснейших фактов, относящихся к удивительному параллелизму адаптивных модификаций и наследственных различий между близкими формами животных, например, в явлениях географической изменчивости. Такой параллелизм заставлял не одного эколога верить в возможность прямого унаследования модификаций и становиться тем самым на позиции ламаркизма. К такой точке зрения склоняется, например, и Боденгеймер (1938) в своей последней книге „Проблемы экологии животных“.

Однако не все экологи обязательно становятся ламаркистами. Английский эколог Чарлз Элтон еще в 1930 г. сделал следующие осторожные и интересные замечания. По его мнению, приспособительные действия и реакции животного, приобретенные в течение его индивидуальной жизни, не могут остаться без последствий в отношении дальнейшей эволюции. Трудность объяснения переноса таких индивидуальных приобретений на потомство преодолевается, если, например, обратиться к явлениям миграции животных в поисках подходящих местообитаний или с целью избежать неподходящих местообитаний. Явления миграции дают неожиданный выход из затруднения, позволяя приспособительным действиям особей как бы прокладывать путь для дальнейшей эволюции этих особей (Элтон, 1930, стр. 57).

Приведенные выше соображения Элтона оказались прямо пророческими. Чем больше фактов накапливается в области экспериментальной биологии, тем большее число исследователей склоняется к рассуждениям такого рода. В последние годы несколько советских биологов занимались вопросом о „кажущемся унаследовании модификаций“ (Кирпичников, 1935; Лукин, 1936; Шмальгаузен, 1938). В наиболее ясной форме, которая была придана этим рассуждениям Лукиным и Шмальгаузеном, дело сводится к следующему. Приспособительные изменения организмов бывают двух типов. Во-первых, ненаследственные изменения, которые зависят от действия внешних условий на физиологические системы развивающегося организма. Например, под действием низкой температуры в течение онтогенеза животные достигают большей величины, и такие изменения для них полезны (уменьшение поверхности на единицу объема тела). Во-вторых, могут появляться случайные наследственные изменения, без всякого действия пониженной температуры, которые дают тот же эффект, что и ненаследственные приспособительные изменения.

В таком параллелизме наследственных и ненаследственных изменений нет ничего непостижимого, и этот параллелизм может быть вполне удовлетворительно разъяснен физиологией развивающегося организма. В обоих случаях изменения организма обычно наступают вследствие изменений в соотношениях скоростей различных биохимических реакций. Нарушаются ли эти скорости вследствие изменения окружающей температуры или же вследствие изменения в количестве или качестве катализаторов, в свою очередь зависящих от мутаций в наследственном мате-

риале, — внешний эффект этих двух различных причин оказывается тем же самым. Если считать, что ненаследственные модификации при этом как бы копируют генотипические изменения, то вместе с Гольдшмидтом (1938) мы можем называть их „генокопиями“. Можно и перевернуть эту систему обозначений и сказать, что фенотипические изменения могут иногда копироваться генотипическими. Эти последние будут тогда называться „генокопиями“ (Шмальгаузен, 1938).

Если внешний эффект этих различных причин, действительно, одинаков, то как те, так и другие должны быть полезны для естественного отбора в том случае, если они повышают приспособленность организма к условиям его существования. Как раз здесь и делается основное допущение авторов гипотезы о „кажущемся унаследовании модификаций“. Не будут ли случайные генокопии чем-либо особенно выгодны для организма? На первый взгляд, для такой выгоды могут быть два основания: во-первых, интенсификация признака и, во-вторых, автономизация признака (Лукин, 1936). Под интенсификацией признака понимают при этом то, что случайная генокопия может как бы просуммироваться с полезным фенотипическим изменением и дать особенно сильный организм в отношении какого-нибудь свойства. Такой организм будет сохранен естественным отбором. Под автономизацией понимают то, что полезный признак, закрепленный генокопией, развивается независимо, автономно от случайностей воздействия среды в процессе онтогенеза, и тем самым может быть более выгоден, чем обычная адаптивная модификация. Иными словами, естественный отбор может благоприятствовать закреплению в популяциях генокопий, усиливающих и улучшающих внешнее выражение адаптивных модификаций. Если после такого отбора популяция вернется к прежним условиям существования, то модификации будут казаться как бы прямо унаследованными. Согласно этой теории, приспособительные модификации особей как бы прокладывают путь для дальнейшей эволюции этих особей.

Попробуем теперь отнести критически к гипотезе о „кажущемся унаследовании модификаций“. Скажем для начала, что эта гипотеза сделала некоторые априорные допущения, которые, собственно говоря, могут быть серьезно обсуждаемы лишь после большой экспериментальной работы. Однако ценность этой гипотезы как раз и состоит в исключительно ясной постановке вопроса, которая создает стимул для конкретных исследований в этом направлении.

ВЕЛИЧИНА ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОГО СВОЙСТВА

Одним из основных понятий, с которым оперирует гипотеза о „кажущемся унаследовании модификаций“ при приспособлении животных к новым условиям среды, является величина приспособления. Общая величина приспособления — это величина того признака или свойства, которое полезно организму и которое определяет его успех в процессах естественного отбора. Предполагается, что чем больше величина приспособления, тем больше выгод получает обладатель этого приспособления.

Чтобы быть конкретным, можно рассмотреть приспособление водного животного к повышенной солености среды. Когда дело идет о приспособлении животного к действию новых внешних условий, то можно заметить следующее. Какая-то часть величины общего приспособления, общей резистентности к солености, наблюдаемой в новых условиях, представляет собой исходное свойство, глубоко коренящееся в предшествующей истории данного вида. Мы имеем в виду исходное приспособление, исходную резистентность к солености, имевшую место в первоначальных усло-

виях, которая сохранялась бы неизменной в том случае, если бы условия среды оставались прежними. Как раз это исходное, врожденное приспособление может усиливаться или уменьшаться благодаря „генокопиям“ Шмальгаузена. Другая часть общего приспособления, наблюдаемого в новых условиях, представляет собой адаптивную модификацию, является результатом онтогенетической приспособляемости. Эта часть является приспособительным ответом организма на изменившиеся условия существования. В свою очередь эта вторая часть общего приспособления, основанная на приспособляемости, может усиливаться или ослабляться наследственными факторами. Вот как раз поэтому термин „генокопия“ страдает некоторой неопределенностью.

В самом деле, когда говорят, что генокопии обеспечивают независимость выработки полезного признака от случайностей среды, то ясно, что при этом имеют в виду исходную, врожденную часть общего приспособления. Когда утверждают, что повышенное генокопией свойство при возвращении в нормальные условия останется повышенным и в последующих поколениях, то ясно, что дело идет все о том же врожденном приспособлении. Но когда настаивают на общности генокопий с адаптивными модификациями, основанными на явлениях приспособляемости, то при этом переходят уже ко второй части общего приспособления.

Чтобы с самого начала стать на твердую почву, мы должны будем признать, что при действии на животных внешних факторов величина приспособительного признака в случае некоторых признаков и свойств (но, разумеется, далеко не всех признаков) может состоять из двух компонентов — исходного приспособления и приобретаемого приспособления. Как тот, так и другой компоненты могут ослабляться или усиливаться наследственными факторами и действием среды. Для ясности мы можем написать:

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Величина прис-} \\ \text{пособительного} \\ \text{признака} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{Исходное приспос-} \\ \text{ление} \\ \text{до начала действия специ-} \\ \text{фического фактора. Зависит от} \\ \text{предшествующей истории дан-} \\ \text{ной группы особей} \end{array} \right\} + \left\{ \begin{array}{l} \text{Адаптивная} \\ \text{модификация,} \\ \text{приобретаемая под} \\ \text{действием специ-} \\ \text{фического фактора} \\ \text{среды} \end{array} \right\}$$

Тогда гипотеза Лукина может быть сформулирована следующим образом. Случайное повышение исходного приспособления в результате генотипического усиления должно суммироваться с величиной адаптивной модификации и давать большую величину общего приспособления, выгодную организму. Только при таком суммировании приспособлений естественный отбор сможет усиливать адаптивные модификации похожими на них врожденными приспособлениями организмов.

ПОСТОЯНСТВО ОБЩЕЙ ВЕЛИЧИНЫ НЕКОТОРЫХ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ СВОЙСТВ

Мы имеем сейчас дело с достаточно конкретным положением, которое может быть подвергнуто проверке опытным путем. Можно ли, действительно, наблюдать суммирование генотипического усиления исходного приспособления с величиной адаптивной модификации?

Рассмотрим для начала результаты исследований Гаузе и Смарагдовой (1939), которые были предприняты с целью освещения этого вопроса. Материалом для работ служили инфузории, относящиеся к роду парамеций (*Paramcium caudatum*, *P. aurelia* и *P. bursaria*). Эти инфузории живут в пресной воде с различным содержанием солей-электролитов. Некото-

рые из них, как, например, *P. aurelia*, были находимы также и в солоноватых водах и в морской воде. Известно также, что отдаленные предки всех этих парамеций жили в морской воде, так как протисты, вообще говоря, сперва должны были появиться в море.

Гаузе и Смарагдова изучали приспособление пресноводных парамеций к повышенной солености среды. Чтобы получить большое наследственное разнообразие материала, у каждого вида парамеций экспериментально вызывался половой процесс — коньюгация. После коньюгации, как это установили еще Дженнингс и его ученики, у парамеций могут быть изолированы самые разнообразные клоны — сильные, средние и слабые, — которые резко отличаются друг от друга по всем своим особенностям. Клоном, как известно, называют потомство одной изолированной инфузории, и чтобы обеспечить достаточную чистоту клона и избежать рас-

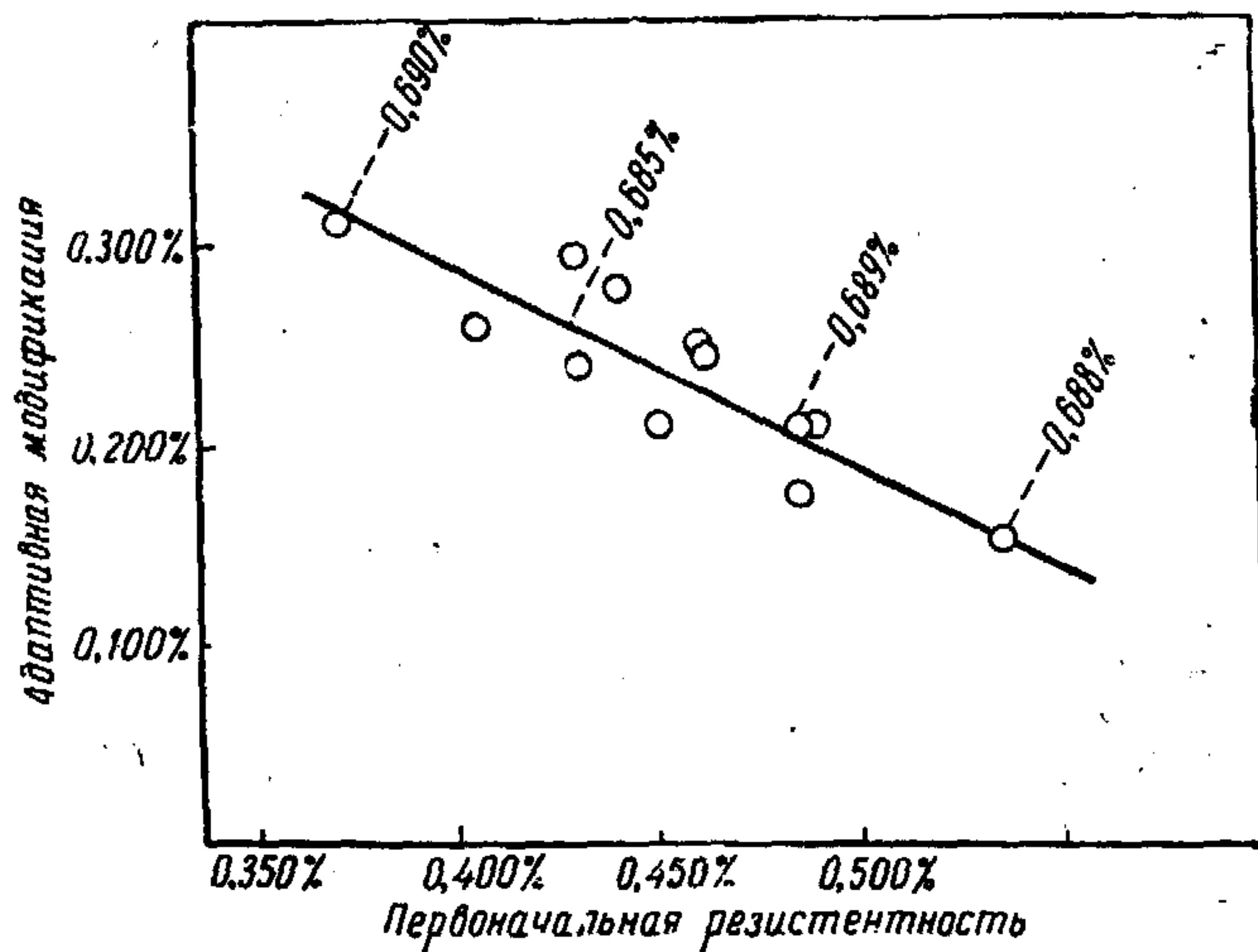


Рис. 1. Связь первоначальной и приобретенной резистентности к солености у отдельных линий *Paramecium caudatum*. По Смарагдовой и Гаузе (1939)

щепления свойств в потомстве, необходимо изоляцию инфузорий производить не раньше чем после первого деления, следующего за расхождением коньюгантов.

Мы изучали приспособление большого числа клонов к постепенно повышаемой солености среды. При этом для каждого клона устанавливалась его исходная стойкость к солености, до начала процесса приспособления к повышенной солености среды, и затем стойкость к солености на различных этапах приспособления, которая, разумеется, по своей величине превосходила исходную стойкость. Разность между последующей стойкостью и исходной давала величину адаптивной модификации. Стойкость парамеций к солености выражалась концентрацией соли, достаточной для того, чтобы убить за сутки 50% особей. Опыты с различными клонами ставились в совершенно идентичных условиях, и поэтому наблюдаемые отличия между ними как по исходной стойкости, так и по величине адаптивной модификации должны были зависеть от внутренних, генотипических причин.

Если концентрация соли в среде повышалась медленно, а затем переставала повышаться, так что физиологическая структура парамеций успевала приблизиться к известному устойчивому состоянию, то нами наблюдалось в опытах явление, которого мы сперва совершенно не ожидали

встретить и которое может быть названо „постоянством общей величины приспособления“. Эта закономерность представлена на рис. 1. На оси абсцисс нанесена величина исходного приспособления, исходная стойкость различных клонов туфельки (*Paramecium caudatum*) к солености среды. На оси ординат нанесена величина адаптивной модификации у тех же самых клонов. Бросается в глаза, что сумма этих двух свойств (исходное приспособление + адаптивная модификация), т. е. величина общего приспособления, является постоянной величиной у самых различных клонов. Это общее приспособление выражается следующим рядом цифр, указывающим на общую стойкость парамеций к солености среды в процентах: 0,688%, 0,689%, 0,685%, 0,690%.

Отсюда можно сделать очень существенный вывод. Оказывается, что генотипическое усиление или ослабление исходного приспособления вовсе не прибавляется автоматически к величине адаптивной модификации. В действительности наблюдается, что клоны парамеций, генотипически слабые вначале, обладают зато повышенной способностью к образованию адаптивной модификации, в то время как клоны, генотипически сильные по исходному свойству, обладают слабой приспособляемостью. В результате этого их исходная сила оказывается как бы аннулированной и ничем не проявляет своих преимуществ с точки зрения общей величины приспособления.

Этот вывод в дальнейшем потребует значительных корректировок. Сейчас мы можем сделать только два замечания.

1. С точки зрения физиолога, сильная отрицательная зависимость между исходным, врожденным приспособлением и адаптивной модификацией указывает на то, что эти два свойства не являются независимыми друг от друга, а основаны на деятельности одной и той же физиологической системы, которая может дать лишь более или менее постоянную общую величину приспособления. Если много материала было затрачено на исходное, врожденное приспособление, то лишь немногого может быть добавлено к этому в порядке адаптивного модифицирования. Разумеется, что общая величина приспособления может меняться при переходе от одной физиологической системы к другой физиологической системе.

2. С точки зрения эволюциониста, генотипическое усиление исходного приспособления не так просто суммируется с величиной адаптивной модификации, как это может показаться на первый взгляд.

Таблица 1

Стойкость *Paramecium bursaria* к повышенной солености среды 0,21%

Стойкость выражена процентом солености, при котором через сутки погибает половина особей. Каждая цифра основана не менее чем на 2 сериях испытаний, по 4 эксперимента в каждой серии. По Смарагдовой (1939)

Номер клона	Стойкость не-приученных инфузорий	Стойкость инфузорий, приученных к повышенной солености среды	Адаптивная модификация
1A	0,267	0,400	+ 0,133
1B	0,266	0,400	+ 0,134
2A	0,293	0,380	+ 0,087
2B	0,278	0,337	+ 0,059

Отрицательная зависимость между первоначальной стойкостью к солености и адаптивной модификацией наблюдается и у другого вида параме-

ций — *P. bursaria*. В табл. 1 приведены результаты исследования Н. П. Смрагдовой.

Можно отметить, что клоны 1А и 1В уступают клонам 2А и 2В в отношении первоначальной стойкости к солености, но превосходят эти последние клоны в отношении способности к образованию адаптивных модификаций. Склонность к образованию адаптивных модификаций у клонов, исходно слабых, настолько велика, что в конце концов по своей окончательной стойкости к солености, т. е. по общей величине приспособления, они даже обгоняют исходно сильные клоны. Отсюда можно заключить, что связь исходного приспособления с адаптивной модификацией, действительно, носит отрицательный характер, но что постоянство общей величины приспособления является лишь весьма приблизительным обобщением. Этот вопрос будет подробно рассмотрен в следующем разделе.

Вопрос о связи исходных приспособлений с адаптивным модифицированием представляет большой принципиальный интерес, и его необходимо осветить не только на примере действия солености на простейших¹, но также и на другом экспериментальном материале. Можно ожидать, что здесь будут обнаружены самые разнообразные системы отношений². В настоящий момент, однако, точные данные по этому вопросу исключительно скучны. Мы можем привести только еще один зоологический пример.

Н. И. Калабухов в лаборатории экологии Института зоологии МГУ изучал приспособления крови у лесных мышей, связанные с горным образом жизни (Калабухов, 1937). В горах, на больших высотах атмосфера более разрежена, и давление кислорода ниже, чем на равнине. Как известно, кровь млекопитающих очень чутко реагирует на понижение атмосферного давления. Кислорода нехватает, и чтобы обеспечить снабжение тканей кислородом, в крови увеличиваются число эритроцитов и содержание гемоглобина. Мы здесь остановимся только³ на числе эритроцитов — красных кровяных телец крови.

Калабухов изучал несколько видов мышей, в том числе лесную мышь *Apodemus sylvaticus*, *A. flavigollis* и *A. agrarius*. Опыты перевоза этих мышей из равнины в горы показали, что после подъема на большие высоты число эритроцитов в крови *Apodemus sylvaticus* значительно возрастает по сравнению с первоначальным числом. Этот вид мыши прекрасно акклиматизируется и хорошо себя чувствует в горах, несмотря на разреженную атмосферу воздуха. Совершенно иначе ведет себя другой вид мыши — *A. agrarius*. При подъеме из равнины в горы число эритроцитов в крови этого вида возрастает в такой ничтожной степени, что совершенно не обеспечивает снабжения тканей кислородом. Слабая способность к адаптивному модифицированию приводит к тому, что этот вид не выдерживает подъема на большие высоты и быстро отмирает. В табл. 2 представлены сравнительные данные об изменении числа эритроцитов у *A. sylvaticus*, *A. agrarius* и *A. flavigollis*.

Бросается в глаза, что в случае большой исходной величины такого признака, как число эритроцитов, этот признак не в состоянии дать сколько-нибудь значительную адаптивную модификацию. Примером этого служит вид *A. agrarius*. При опытах в барокамере число эритроцитов

¹ Образование адаптивной модификации под действием повышенной солености у клона вегетативно размножающихся инфузорий биологически соответствует явлению приспособляемости в течение онтогенеза у многоклеточного животного.

² Теоретически можно представить себе на ряду с наблюдаемой отрицательной связью величины исходного приспособления с адаптивной модификацией еще и два других случая: положительную зависимость между ними, а также и отсутствие всякой связи их друг с другом.

Таблица 2

Число эритроцитов в миллионах в 1 мм³ крови у различных видов мышей на равнине и после подъема в горы (по Калабухову, 1937)

Вид	Исходное число эритроцитов на равнине	Прирост числа эритроцитов (адаптивная модификация)	Окончательное число эритроцитов в горах
I. Подъем в горы			
1. <i>A. sylvaticus</i>	8,6	+ 0,8	9,4
2. <i>A. agrarius</i>	9,3	+ 0,1	9,4
II. Длительное действие разреженной атмосферы			
1. <i>A. sylvaticus</i>	8,4	+ 0,8	9,2
2. <i>A. agrarius</i>	10,6	- 1,6	9,0
3. <i>A. flavigollis</i>	7,5	+ 2,0	9,5

у этого вида дало даже некоторое понижение. Однако при малой исходной величине такого признака, как число эритроцитов, этот признак дает значительную адаптивную модификацию (*A. sylvaticus* и *A. flavigollis*).

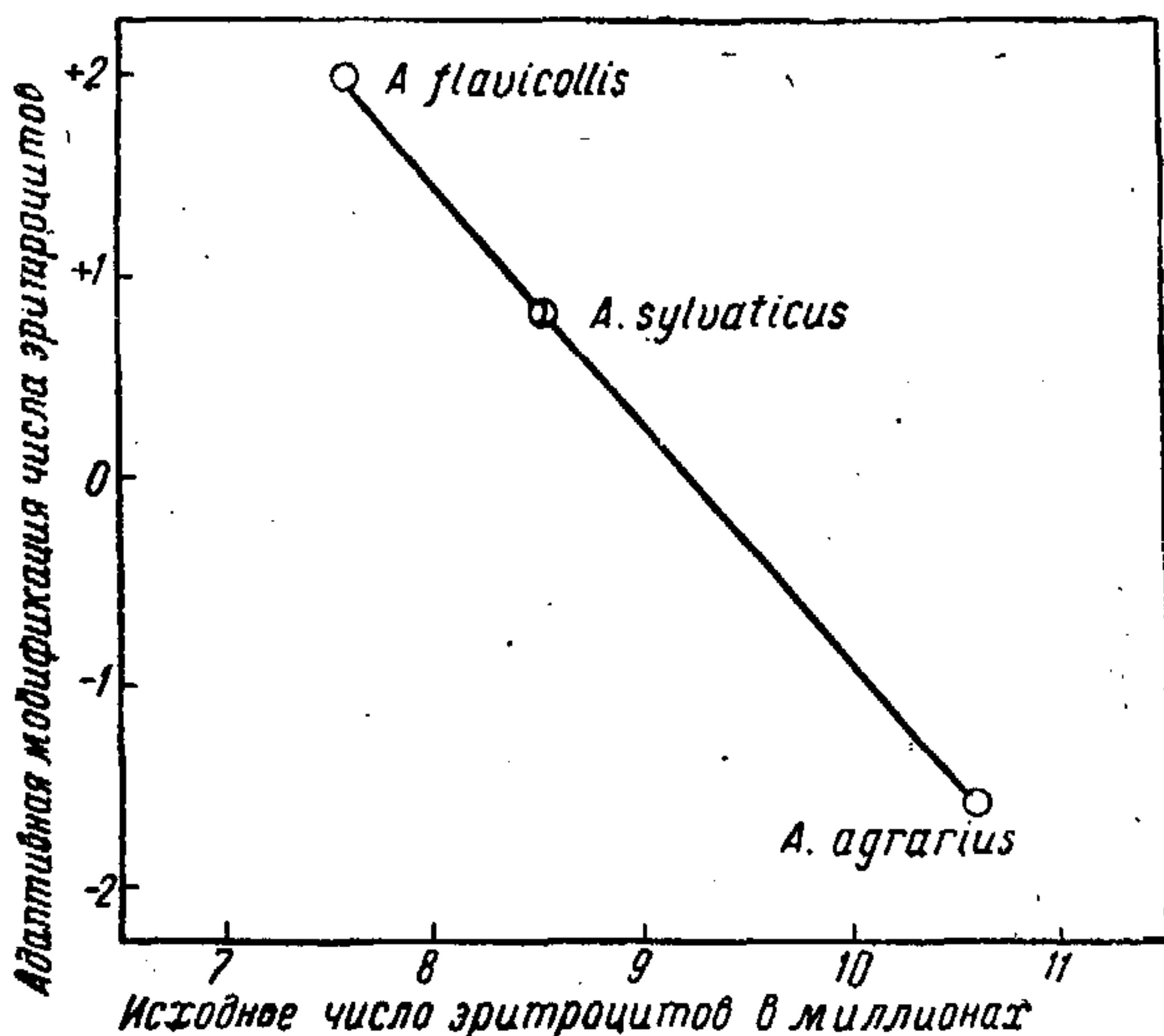


Рис. 2. Связь исходного числа эритроцитов на равнине с адаптивной модификацией числа эритроцитов у различных видов мышей рода *Apodemus*.
По данным Калабухова (1937).

collis). Окончательное число эритроцитов (или общая величина приспособительного свойства) оказывается здесь опять-таки более или менее постоянным в пределах рода *Apodemus*. Мы снова встречаемся с сильной отрицательной зависимостью между величиной исходного приспособления и адаптивной модификацией. В графической форме эта отри-

цательная зависимость представлена на рис. 2. Создается впечатление, что возможно какое-то максимальное число эритроцитов в крови мышей рода *Apodemus*. Вид *A. agrarius* на равнине имеет это максимальное число. При подъеме в горы число эритроцитов некуда повышаться, адаптивной модификации не получается, и этот вид погибает. У *A. sylvaticus* на равнине число эритроцитов еще далеко до максимума. В результате этого возможность для адаптивного модифицирования у этого вида оказывается очень большой.

В заключение необходимо обратить внимание на то, что при естественном отборе в горной местности для млекопитающих существенно не общее число эритроцитов в их крови, т. е. не общая величина приспособительного свойства, а лишь величина той адаптивной модификации, на которую они способны. Без мощной адаптивной модификации числа эритроцитов они не в состоянии удовлетворить возросшую потребность своих тканей в кислороде, несмотря на то, что исходное число эритроцитов у них может быть велико.

НЕПОСТОЯНСТВО ОБЩЕЙ ВЕЛИЧИНЫ НЕКОТОРЫХ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ

Мы уже говорили, что постоянство общей величины приспособления у различных клонов простейших является лишь приблизительным, а не абсолютным. Когда соленость среды некоторое время уже перестала повышаться, процесс приспособления в основном закончился и физио-

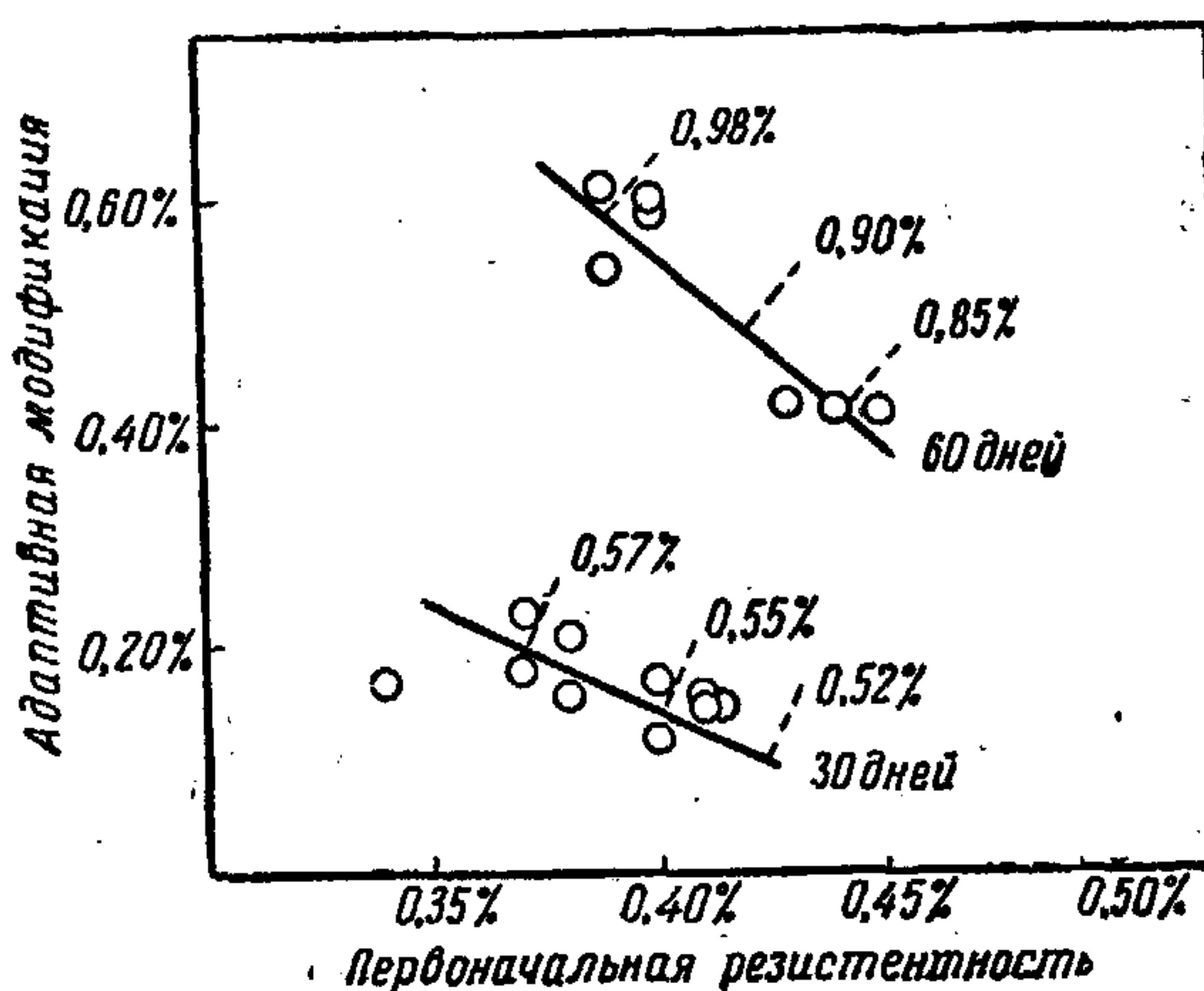


Рис. 3. Связь первоначальной и приобретенной резистентности к солености у отдельных линий *Paramecium caudatum* через 30 и через 60 дней после начала приучения. По Смарагдовой и Гаузе (1939)

логическая структура парамеций приблизилась к известному устойчивому состоянию, то, действительно, общая величина резистентности у различных клонов оказывается более или менее постоянной, как это изображено на рис. 1. Опыт показывает, однако, что в ходе самого процесса приспособления парамеций к повышающейся солености среды наблюдается характерное уклонение от постоянства общей резистентности.

Если при работе с *Paramecium caudatum* медленно повышать соленость среды и довести ее в течение месяца до 0,36%, а затем культивировать инфузорий при этой солености еще в течение 20 дней, то при

последующем испытании можно будет наблюдать приблизительное постоянство резистентности у различных клонов. Если же приучение парамеций к солености вести более быстрым темпом и через месяц после начала приучения испытать парамеций, живущих в солености 0,36%, а еще через месяц в солености 0,60%, то Смарагдовой и Гаузе (1939) наблюдалась картина, представленная на рис. 3. Связь между исходной стойкостью данного клона парамеций к солености среды и величиной адаптивной модификации, приобретаемой этим клоном, попрежнему носит отрицательный характер. Однако сумма этих двух свойств, или, иными словами, общая величина приспособления, больше уже не является даже и „приблизительно постоянной“ у парамеций различных клонов. Довольно закономерно общая резистентность парамеций к солености повышается по направлению от правых клонов на рис. 3 к левым клонам (0,52; 0,55; 0,57; в другом ряду 0,85; 0,90; 0,98). Иными словами, клоны парамеций, исходно слабые в смысле стойкости к солености среды, приобретают такие мощные адаптивные модификации, что по своей общей стойкости к солености они оказываются впереди исходно сильных клонов. Это значит, что врожденно слабые клоны в результате адаптивных модификаций как бы „сверхусиливаются“. Нечто подобное наблюдалось нами и у *P. bursaria* (см., например, табл. 1).

Попробуем теперь оценить эти наблюдения с точки зрения гипотезы Лукина. Какие клоны будут переживать в естественном отборе? Естественный отбор требует специального исследования, которое было нами произведено и результаты которого будут обсуждаться в следующем разделе. Сейчас мы можем следующим образом оценить преимущества и недостатки отдельных клонов парамеций. Во-первых, надо думать, что когда парамеции приспособливаются к повышенной солености среды, ведущее значение имеет их общая стойкость к солености среды, или, иными словами, общая величина приспособительного свойства. Не так уж важно, какая часть этой общей стойкости является врожденной, а какая часть приобретенной. Во-вторых, очевидно, что естественный отбор в смешанных популяциях парамеций будет действовать во время самого процесса приспособления. Разумеется, что естественный отбор сильнейших клонов не станет дожидаться наступления такого состояния равновесия, когда процесс приспособления в основном уже завершен и различные клоны парамеций более или менее уравнялись по своим свойствам. В процессе приспособления к повышенной солености среды общая стойкость к солености не является одинаковой у парамеций различных клонов. По величине общей резистентности самыми сильными клонами будут те, которые обладают небольшой исходной резистентностью, но большой адаптивной модификацией (рис. 3). При прочих равных условиях, эти клоны и будут переживать в естественном отборе.

Естественный отбор на большую величину приспособления будет, следовательно, приводить к тому, что будут сохраняться клоны с генотипически ослабленным исходным приспособлением, но с генотипически усиленной адаптивной модификацией. Этот вывод из экспериментальных данных прямо противоположен тому, чего можно было бы ожидать на основании гипотезы Лукина. Естественный отбор в популяциях парамеций в условиях повышенной солености среды фактически приводит к усилению адаптивных модификаций и одновременному ослаблению похожих на них исходных врожденных приспособлений.

Мы не имеем права переносить это заключение не только на других животных, но даже и на приспособления к другим факторам среды у тех же самых парамеций. Вдумаемся в существо установленной нами закономерности. При приспособлении *P. caudatum* к повышенной соле-

ности среди фактически происходит отбор на приспособляемость. Рис. 3 показывает, что будут выживать такие клоны парамеций, которые обладают большой величиной адаптивной модификации. Такое положение дела возможно потому, что адаптивная модификация составляет львиную долю общей величины приспособления. Роль вариаций в величине исходного приспособления при этом очень невелика. Комбинация из большой адаптивной модификации со слабым исходным приспособлением оказывается все же более выгодной, чем комбинация из слабой адаптивной модификации с сильным исходным приспособлением. А такие комбинации, как сильная приспособляемость плюс генотипически сильное исходное приспособление, оказываются невозможными по физиологическим причинам.

Рис. 4 представляет в графической форме стойкость к солености у отдельных линий *P. caudatum* до приучения и после быстрого приучения их к солености 0,36%. Испытание на резистентность в этом

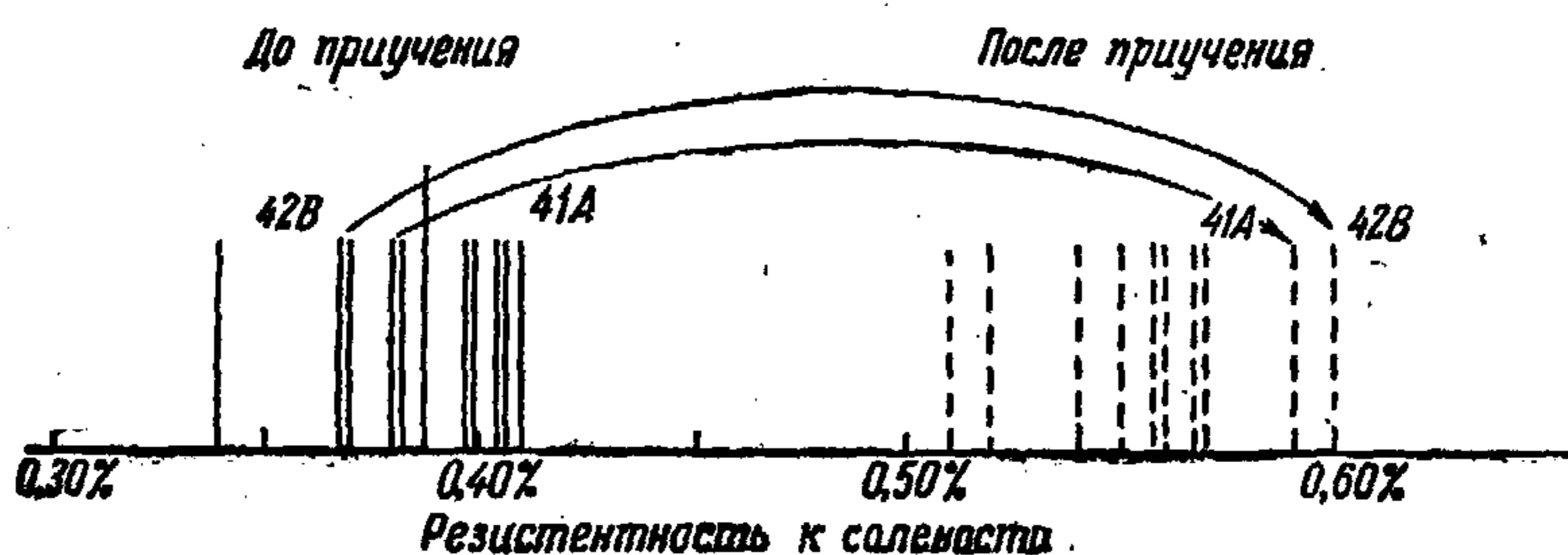


Рис. 4. Первоначальная и приобретенная резистентность отдельных линий *Paramecium caudatum* к повышенной солености среды через месяц после начала их приучения. По Смарагдовой и Гаузе (1939).

последнем случае производилось через месяц после начала опытов (Смарагдова и Гаузе, 1939). Бросается в глаза, что первоначальная наследственная изменчивость стойкости к солености у отдельных линий парамеций сравнительно невелика, и она значительно перекрывается способностью к образованию адаптивных модификаций, свойственной поголовно всем линиям, а тем самым и наследственной изменчивостью в отношении способности давать модификации, которая при этом возникает.

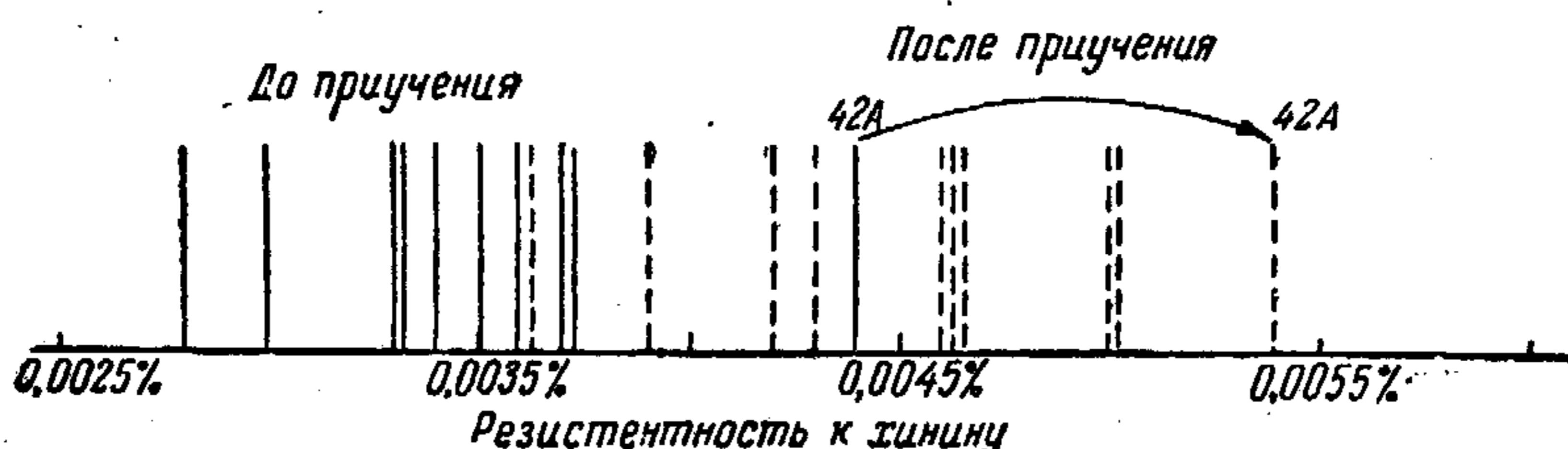
Сущность дела сводится, следовательно, к тому, что при мощной способности к адаптивному модифицированию создается подходящая обстановка для естественного отбора на приспособляемость. Но ведь способность к адаптивному модифицированию в свою очередь обусловлена исторически. Она тесно связана с предшествующей историей данного вида. Так, например, Гаузе (1939), Смарагдова и Гаузе (1939) и Смарагдова (1940) наблюдали, что *P. caudatum* и *P. aurelia* образуют значительно более сильные адаптивные модификации под действием повышенной солености среды, чем *P. bursaria*. Первые два вида сравнительно легко приспабливаются при этом к такой солености, как 0,4—0,6%, в то время как в опытах с *P. bursaria* повышение содержания соли в среде выше 0,21% обычно приводит к гибели инфузорий. Видимо, слабая способность к образованию адаптивных модификаций к солености у *P. bursaria* связана с тем, что в естественных местообитаниях этого вида — торфяниковых водоемах — концентрация электролитов весьма невелика.

Очень интересно выяснить закономерности приспособительного процесса в том случае, когда доля участия адаптивных модификаций в величине общего приспособления сравнительно невелика и когда

главная роль принадлежит величине исходного приспособления. С этой целью можно обратиться к действию на простейших таких новых факторов, с которыми они наверняка никогда не встречались в естественной обстановке. В этом случае у нас нет основания ожидать больших адаптивных модификаций.

Таким новым, искусственным фактором является действие на простейших различных лекарственных веществ. Хинин и препараты мышьяка часто применяются яри лечении протозойных болезней. Они много-кратно вводятся в организм больного, и иногда наблюдается, что простейшие как бы привыкают к их действию, так что лекарственные вещества перестают их убивать. Эту закономерность подметил еще Эрлих при работе с препаратами мышьяка. Лежит ли в основе такой акклиматизации простейших к действию лекарственных веществ естественный отбор резистентных клонов или же образование адаптивных модификаций со стороны всей популяции с точностью неизвестно. В работе Смарагдовой и Гаузе (1939) была сделана попытка освещения этого вопроса.

Смарагдова и Гаузе изучали приспособление различных клонов *P. caudatum* к жизни в слабых растворах хинина. Методика определения резистентности парамеций к хинину была той же, что и в опытах с соленостью. Рис. 5 указывает на чрезвычайно характерную картину. Врожденные случайные различия между отдельными клонами парамеций в отношении их стойкости к хинину до начала их приучения оказываются здесь очень большими. Размер этих различий значительно превышает слабую способность к образованию адаптивных модификаций, которая все же имеет место.



Подводя итоги, можно сказать, что приспособление парамеций к искусственному фактору среды — хинину — принципиально отличается от приспособления их к повышенной солености среды. В случае хинина создаются условия для естественного отбора на большую исходную стойкость, но малую приспособляемость, в то время как в случае солености неизбежен отбор на большую приспособляемость, но малую величину исходного приспособления. Ни в том, ни в другом случае мы не обнаружили того, чего следовало ожидать на основании гипотезы Лукина, т. е. усиления приспособляемости большой величиной врожденного исходного приспособления. Дальнейший прогресс в этой области возможен лишь на пути экспериментальной работы. Ценность гипотезы

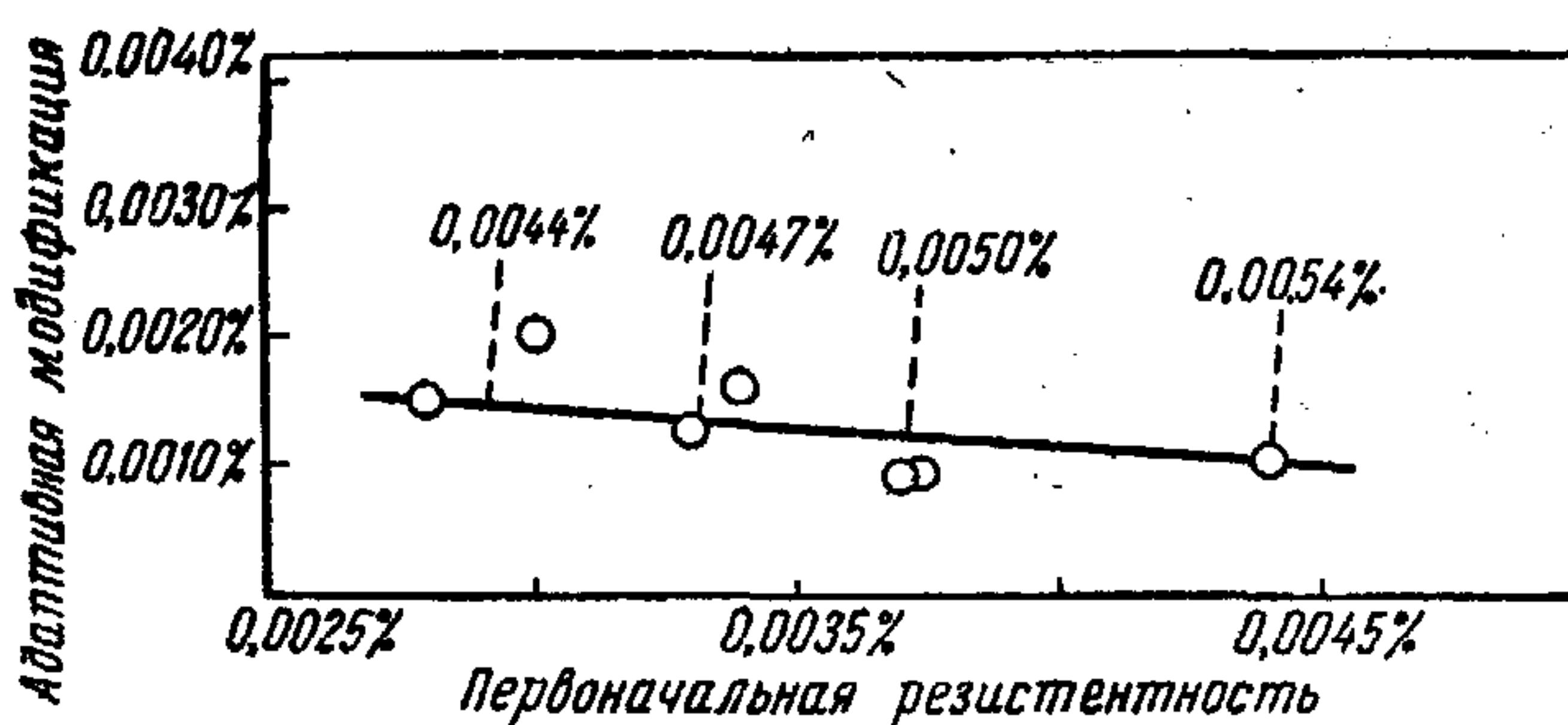


Рис. 6. Связь первоначальной и приобретенной резистентности к хинину у отдельных линий *Paramcium caudatum* через 30 дней после начала приучения. По Смарагдовой и Гаузе (1939)

состоит в том, что она дает стимул для изучения новых объектов и новых приспособлений. Дальнейшая работа, несомненно, должна вскрыть ряд интересных и важных закономерностей.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР НА ПРИСПОСОБЛЕМОСТЬ

До сих пор мы считали само собой разумеющимся, что преимущество определенного клона инфузорий в отношении общей резистентности к неблагоприятным факторам среды на сто процентов определяет успех этого клона в естественном отборе. Но очевидно, что это положение не может быть принято на веру и оно само по себе требует доказательств.

В настоящий момент мы располагаем оригинальным и изящным методом изучения естественного отбора между близкими клонами инфузорий, который был предложен Н. П. Смарагдовой (1939). Этот метод основан на открытых Соннеборном (1937) и Дженингсом (1938) „полях“ или, вернее, „типах скрещивания“ у парамеций. Инфузории определенного вида, например, *Paramcium bursaria*, не конъюгируют с другими родственными им особями той же самой чистой линии (назовем ее типом I), но охотно конъюгируют с чуждыми им особями другой чистой линии (тип II). Перед конъюгацией они дают характерную „реакцию агглютинации“, т. е. отдельные особи мгновенно слипаются друг с другом при сливании культур. Представим теперь себе, что мы имеем дело со смешанной популяцией, состоящей из двух чистых линий — типа I и типа II. Эта популяция приспособляется к неблагоприятным условиям существования. Через некоторое время мы сможем совершенно точно сказать, сохранились ли в смешанной культуре оба „поля“ парамеций или же один из них исчез в процессе естественного отбора. Для этого нам достаточно добавить к пробе из смешанной культуры в одном случае новых

особей типа I, а в другом случае новых особей типа II. Если при этом особи типа I не дадут реакции агглютинации, а особи типа II дадут таковую, то это будет значить, что особи этого последнего типа исчезли из смешанной культуры. Реакция агглютинации делает для нас парамеций как бы „мечеными“. Вид *P. bursaria* особенно удобен для такой работы, так как, согласно данным Дженнингса (1939), чистые линии этого вида в процессе длительного культивирования всегда сохраняют свою принадлежность к одному и тому же „полу“.

Опыты Смарагдовой (1940) показали, что в смешанных популяциях *P. bursaria*, состоящих из двух чистых линий, принадлежащих к двум различным „полам“, постоянно наблюдается исчезновение какого-нибудь одного из „полов“ через некоторое время после начала культивирования. Если при этом ставить опыты по приспособлению к повышенной солености среды, то исчезает как раз тот „пол“, который обнаруживает относительно меньшую общую резистентность к солености при культивировании его отдельно. Этот факт представляет интерес с двух точек зрения. Во-первых, он показывает, что физиологическая сила или слабость парамеций, имеющая решающее значение в процессах естественного отбора, очень тесно связана с их „полом“, так что исчезновение слабых парамеций есть вместе с тем исчезновение одного из „полов“. Следует иметь в виду, что в самом начале опытов со смешанными культурами парамеций в них всегда имела место конъюгация особей, в результате которой неизбежно должны были возникнуть разнообразные новые комбинации признаков, характерные вообще для всякого скрещивания. Если бы физиологическая сила или слабость парамеций распределялась при конъюгации случайно и независимо от „пола“, то представители обоих „полов“ подвергались бы в дальнейшем частичному вытеснению из смешанных культур, и мы не смогли бы наблюдать исключительного исчезновения только одного из них. Во-вторых, наблюдения Смарагдовой представляют собой прямое доказательство наличия интенсивного естественного отбора между близкими клонами парамеций в смешанных культурах. Как мы и предполагали, при приспособлении к повышенной солености среды происходит отбор на большую величину общей резистентности.

Таблица 3

Резистентность *Paramcium caudatum* к повышенной солености среды

Резистентность выражена процентом солености, при котором через сутки погибает половина особей. По Смарагдовой и Гаузе (1939)

Дни после начала приучения	Резистентность после приучения			Резистентность до приучения			Адаптивная модификация		
	Средняя по отдельным линиям	Средняя для смешанной популяции	Превышение в смешанной популяции (в %)	Средняя по отдельным линиям	Средняя для отбравшихся в смешанной популяции по расчету	Превышение в смешанной популяции (в %)	Средняя по отдельным линиям	Средняя для отбравшихся в смешанной популяции по расчету	Превышение в смешанной популяции (в %)
30	0,567	0,627	+ 10	0,384	0,375	- 2	0,183	0,238	+ 30
25	0,523	0,595	+ 14	0,352	0,345	- 2	0,171	0,210	+ 23
27	0,583	0,640	+ 10	0,428	0,432	+ 1	0,155	0,182	+ 17
56	0,954	1,000	+ 5	0,438	0,424	- 3	0,516	0,610	+ 18
61	0,893	0,960	+ 7	0,393	0,392	0	0,500	0,528	+ 6

В ряде других опытов Гаузе (1939), а также Смарагдова и Гаузе (1939) изучали закономерности естественного отбора у инфузорий путем сравнения свойств смешанных популяций со свойствами отдельно культивируемых линий, вошедших в состав этих популяций. Постоянно наблюдалось, что особи в смешанной культуре очень близки по своим свойствам к особям нескольких наиболее сильных линий, вошедших в эту культуру. Отсюда мы заключали, что как раз эти наиболее сильные (в каком-либо отношении) линии и отобрались в смешанной популяции.

Результаты одного из таких исследований приведены в табл. 3. Было изучено приспособление *P. caudatum* к повышенной солености среды. При вычислении данных этой таблицы была установлена средняя резистентность к солености у отдельных линий парамеций, после их приучения к жизни в солевых растворах и затем средняя резистентность особей в смешанных популяциях, которые также приучались к повышенной солености среды. Во всех случаях резистентность особей из смешанной популяции превосходила среднюю резистентность отдельных линий. При этом условия приучения к повышенной солености среды как смешанных культур, так и отдельных линий были совершенно одинаковы. Отсюда можно заключить, что в смешанных культурах парамеций по мере приучения их к солености протекал естественный отбор наиболее стойких линий.

Отбирались ли при этом парамеции с сильной первоначальной стойкостью к солености или же с мощной способностью к адаптивным модификациям? Для разрешения этого вопроса мы произвели следующие расчеты. Во-первых, мы вычислили среднюю начальную резистентность к солености для всех изученных линий. Затем в каждой серии опытов мы сравнили резистентность приученной смешанной популяции с резистентностью отдельных приученных линий и на основании такого сопоставления разрешили вопрос о том, какие именно линии удержались в составе смешанной культуры. Зная номера удержавшихся линий, мы легко могли рассчитать их среднюю первоначальную резистентность. Таким же путем мы вычислили среднюю адаптивную модификацию для всех линий парамеций, разводившихся в изолированных культурах, и среднюю адаптивную модификацию (по данным изолированных культур) для тех линий, которые удержались в составе смешанной популяции.

В результате всех этих расчетов, представленных в табл. 3, мы можем сказать, что средняя первоначальная резистентность к солености у тех линий парамеций, которые удержались в смешанных культурах, несколько ниже общей средней первоначальной резистентности. Однако адаптивная модификация у отобравшихся линий значительно выше средней адаптивной модификации. Таким образом, при приспособлении парамеций к повышенной солености среды происходит естественный отбор линий с сильной приспособляемостью и сравнительно небольшой величиной исходного приспособления. Отбор происходит в сторону дальнейшего усиления способности к адаптивному модифицированию случайными наследственными вариациями в этом направлении. Аналогичные результаты были получены Гаузе (1939) и в опытах с *P. aurelia*.

Подводя итоги, можно сказать, что конкретное изучение закономерностей естественного отбора в смешанных культурах инфузорий в общем подтверждает те заключения, к которым мы пришли в предшествующем разделе этой статьи на основании анализа свойств отдельных линий.

В заключение автор выражает свою благодарность проф. В. В. Алпатову за ряд ценных критических замечаний.

ЛИТЕРАТУРА

1. Dobzhansky T., 1937, *Genetics and the Origin of Species*, Columbia University Press.
2. Elton Ch., 1930, *Animal Ecology and Evolution*, Oxford.
3. Гаузе Г. Ф., 1939, Приспособление *Paramecium aurelia* к повышению солености среды, Зоол. журн., том XVIII.
4. Jennings H. S., 1938, Sex reaction types and their interrelations in *Paramecium bursaria*, Proc. Nat. Ac. Sci., vol. 24, p. 112.
5. Jennings H. S., 1939, Genetics of *Paramecium bursaria*, I, Mating types and groups, Genetics, vol. 24, p. 202.
6. Карабухов Н. И., 1937, Особенности реакции некоторых видов равнинных грызунов на понижение атмосферного давления, Зоол. журн., том XVI, стр. 483.
7. Кирпичников В. С., 1935, Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора, Биолог. журн., том IV, стр. 775.
8. Лукин Е. И., 1936, О причинах замены в процессе органической эволюции ненаследственных изменений наследственными с точки зрения теории естественного отбора, Учен. зап. Харьк. гос. ун-та, № 6—7 (украинск.).
9. Pearl R., 1938, *The Natural History of Population*, Oxford.
10. Смарагдова Н. П. и Гаузе Г. Ф., 1939, Сравнительный анализ приспособления *Paramecium caudatum* к повышенной солености среды и к растворам хинина, Зоол. журн., том XVIII.
11. Смарагдова Н. П., 1940, Естественный отбор в популяциях *Paramecium bursaria*, Зоол. журн., том XIX.
12. Sonneborn T. M., 1937, Sex, sex inheritance and sex determination in *Paramecium aurelia*, Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 23, p. 378.
13. Шмальгаузен И. И., 1938, *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*, Москва.

ON THE IMPORTANCE OF ADAPTABILITY FOR NATURAL SELECTION

by G. F. GAUSE

The Institute of Zoology, University of Moscow

(Received October 4, 1939)

Summary

In the adaptation of various animals to altered environmental conditions, the magnitude of certain adaptive characters consists of two constituent parts. On the one hand, there sometimes exist initial adaptive features of organization which are due to a long previous history of a given species. On the other hand, these initial inherent adaptations are sometimes extended by the way of adaptive modifications acquired under the action of the altered conditions of the environment.

In this paper an attempt is made to analyse carefully the relation between the magnitude of inherent adaptation and that of adaptive modification. It was found that in the adaptation of infusoria to the increased salinity of the medium, there exist within the species a strong negative relation between both these variables. A more elaborate analysis shows that strains of infusoria with relatively low initial resistance to salinity acquire excessively powerful adaptive modifications. The total resistance to salinity in these strains exceeds the resistance of strains with other inherent constitution. The natural selection consequently favors the strains with strong adaptability and with low initial resistance.

The importance of adaptability for natural selection was also directly proved by studying mixed cultures of infusoria consisting of various strains. It is believed that further studies along this line could contribute to clarification of many important problems of the theory of evolution.