

ПРОБЛЕМА СТАБИЛИЗИРУЮЩЕГО ОТБОРА

Г. Ф. ГАУЗЕ

Из лаборатории экологии Института зоологии МГУ

(Поступила 28. XII. 1940)

1. НЕНАСЛЕДСТВЕННОСТЬ МОДИФИКАЦИЙ

Экологи уже давно интересуются индивидуальной приспособляемостью организмов. У ботаников этот интерес был наиболее активным. Сакс (Sachs, 1880), а затем Гебель (Göbel, 1898) обратили большое внимание на изменения структуры растений под влиянием воздействия среды в процессе индивидуального развития. Эти изменения были названы Саксом морфозами. Клебс (Klebs, 1908) написал специальную книгу «Произвольное изменение растительных форм», в которой отстаивал ту мысль, что путем изменения условий среды можно управлять развитием растения. С одноклеточными водорослями и инфузориями много работали Массар (Massart, 1889), Рихтер (Richter, 1892), Балбани (Balbiani, 1898) и Ясуда (Yasuda, 1900). В ту эпоху, когда производились эти наблюдения, считалось само собой разумеющимся, что морфозы или модификации с течением времени превращаются в наследственные различия и что искусственное создание модификаций является тем самым экспериментальным воспроизведением эволюционного процесса.

Интерес к изучению модификаций сильно упал, когда выяснилось, что они не передаются по наследству. Некоторое время этот вопрос продолжал оставаться спорным, но затем, после ряда исследований, перестал вызывать какие-либо сомнения. Среди более новых работ мы можем отметить исследование Гартмана (Hartmann, 1924). Он установил, что жгутиконосец *Gonium pectorale* при культивировании на растворе Бенеке 0,05% крепости в норме образует колонии, состоящие из 16 клеток. Если же его перенести на другую среду (раствор Кнопа 0,1% крепости), то наблюдается характерный морфоз — все колонии состоят из 4 или из 8 клеток. Если после длительного культивирования в измененных условиях *Gonium* перенести в исходный раствор Бенеке, то через несколько вегетативных делений колонии возвращаются к исходной 16-клеточной форме.

Кобльмюллер (Koblmüller, 1937) описал интересные морфозы у кишечной палочки *Bacterium coli*. При выращивании на питательном агаре эта бактерия представляет собой в морфологическом отношении типичную палочку. Однако при добавлении к агару 1 $\frac{1}{2}$ % LiCl бактерии изменяются и приобретают короткую, яйцевидную форму. Если бактерию после культивирования на литиевом агаре пересеять затем в обычные условия, то через три или четыре вегетативных деления ее форма возвращается к норме, и морфоз исчезает. Так как морфоз пропадает не

сразу, а лишь через несколько вегетативных делений, то мы можем здесь говорить об известном «последействии» морфоза. Можно представить себе, что модификант, содержащий в своей протоплазме некоторое количество ионов лития, передает часть этих ионов дочерним особям, что приводит у них к воспроизведению морфоза. Лишь через несколько вегетативных делений такой следовой эффект протоплазмы модификанта полностью исчезает.

2. ГЕНОКОПИИ

Поскольку продукты индивидуальной приспособляемости — модификации — не передаются по наследству, тем самым изучение приспособляемости оказывается недостаточным для понимания происхождения наследственных различий между отдельными видами. В связи с этим многие эволюционисты попросту отвернулись от изучения приспособляемости и обратили свое внимание лишь на анализ стойких наследственных геновариаций. Иными словами, ведущая роль в экспериментальном изучении эволюции от экологов перешла к генетикам.

В процессе этой работы были открыты важные факты, показывающие, что ненаследственные модификации могут независимо существовать в природе в виде наследственных генотипических признаков. Иными словами, одно и то же соматическое свойство организма может в одном случае представлять собой ненаследственную модификацию (или морфоз), возникшую в результате реакции особи на изменение внешней среды, а в другом случае явиться наследственной мутацией, появляющейся в контрольных условиях при отсутствии каких бы то ни было специальных внешних воздействий.

В настоящее время известно очень много примеров параллелизма во внешнем выражении модификаций и мутаций. Моль (Mol, 1940) сообщает, что под влиянием низкой температуры на гиацинты у них наблюдается интересный морфоз — образование луковиц вместо цветов; однако у видов рода *Allium* тот же признак закреплен по наследству. Обилие примеров такого рода позволило Молю заключить, что всякий морфоз у изученных им растений в настоящее время уже известен в качестве мутации. Параллелизм между морфозами и мутациями распространяется при этом на следующие признаки: 1) развитие одного единственного цветка вместо соцветия, 2) развитие маленьких соцветий вместо отдельных цветков, 3) развитие листовидных тычинок, 4) срастание двух цветков друг с другом и многие другие.

Параллелизм между модификациями и наследственно закрепленными различиями известен также и в мире одноклеточных организмов. Так, Гартман (1924) показал, что колониальный жгутиконосец *Eudorina elegans*, обладающий сферическими колониями в природе и при культивировании его на обычном растворе Бенеке, превращается в пластинчатую форму при воспитании на искусственном свету в растворе Молиша. Этот морфоз исчезает при переводе *Eudorina* в исходный раствор Бенеке. Однако пластинчатая форма колоний существует в природе также и в качестве наследственно закрепленного признака у другого жгутиконосца — *Gonium pectorale*.

Что касается беспозвоночных животных, то мы можем сослаться на наблюдения Латина (Lattin, 1939) над изменчивостью окраски у ракообразопод. В популяциях *Porcellio laevis* встречаются депигментированные формы, которые представляют собой типичные модификации — они закреплены чисто енотипически и при воспитании в нормальных условиях полностью исчезают. Однако в других случаях (например, у *Oniscus*

asellus var. albus) депигментация является наследственно закрепленным, монделирующим признаком.

Параллелизм между модификациями и генотипическими различиями у рыб отмечают Кирпичников (1940) и Хэббс (Hubbs, 1940). Что касается причин такого параллелизма, то они получили удовлетворительное разъяснение в работах Гольдшмидта (Goldschmidt, 1935). Сходство между морфозами, непосредственно вызванными изменениями среды, и геновариациями связано с тем, что они имеют одну и ту же физиологическую и биохимическую основу. Структурные изменения могут наступать вследствие ускоренного или замедленного прохождения определенных стадий развития, которое изменяет согласованность отдельных биохимических реакций друг с другом. В случае морфоза ускорение или замедление определенного этапа развития является результатом внешнего воздействия; в случае геновариации ускорение или замедление является наследственным признаком, зависящим от изменения в количестве и качестве наследственного материала.

Гольдшмидт (1938) воспользовался параллелизмом между морфозами и мутациями для изучения законов действия генов, в то время как Шмальгаузен (1938) обратил большее внимание на эволюционное значение такого параллелизма. С точки зрения эколога, первой непосредственной реакцией организма на изменение среды будет морфоз, основанный на индивидуальной приспособляемости. Этот морфоз ненаследствен, но он может копироваться случайными наследственными вариациями, которые появляются в популяции того же самого вида в контрольных условиях, без всякого воздействия внешней среды. Вместе со Шмальгаузеном (1938) мы будем называть такие наследственные формы генокопиями морфозов.

Штуббе (Stubbe, 1938) пришел к заключению, что все известные до сих пор морфозы могут встречаться также и в форме генокопий, но что не все геновариации могут фенотипически возникать у живых существ путем морфозов. Иными словами, число возможных мутаций у данного организма значительно превосходит число возможных модификаций, и тем самым возможности генотипического ответа организма на изменение среды оказываются более богатыми, чем возможности фенотипического ответа. К тому же самому выводу пришли Турссон (Turesson, 1922) и Гаузе (1940) при изучении некоторых приспособлений растений и животных к изменению среды. Поляков (1938) и Шмальгаузен (1939) также высказали теоретические соображения о том, что при известных условиях в эволюции должен иметь место прямой естественный отбор геновариаций, без предшествующих им морфозов. Этот вопрос имеет большое принципиальное значение.

3. ОБ ОБРАТНОЙ ЗАВИСИМОСТИ МЕЖДУ ВРОЖДЕННЫМИ И ПРИОБРЕТЕННЫМИ СВОЙСТВАМИ ОРГАНИЗМОВ

В каком отношении друг к другу находятся морфозы и их генокопии? Гольдшмидт (1935), который занимался этим вопросом, пришел к заключению, что они могут иногда суммироваться друг с другом.

Этот вывод основан на результатах одной единственной серии опытов. Гольдшмидт показал, что при слабом генотипическом укорочении крыла у *Drosophila* возможно значительно повысить редукцию дистальной части крыла путем теплового воздействия; возникающий при этом морфоз усиливает генотипический эффект. Он использовал это наблюдение для доказательства того, что как геноварияция, так и морфоз выявляются через посредство одной и той же физиологической системы. Вопрос о том, будет ли морфоз налагаться на более сильную гено-

тическую редукцию крыла, не был изучен Гольдшмидтом. Кюн и Генке (Kühn und Henke, 1936) при исследовании рисунка крыла у мельничной огневки *Ephestia kühniella* не наблюдали у этого объекта суммации морфозов и генокопий. В связи с этим Гольдшмидт в более поздней работе (1938) предположил, что сумму можно ожидать встретить лишь в некоторых особенно простых случаях.

То обстоятельство, что слабое генотипическое укорочение крыла может быть, согласно Гольдшмидту, еще несколько усилено морфозом, совершенно недостаточно для суждения о характере связи между генокопиями и морфозами в пределах вида *Drosophila melanogaster*. Для разрешения этого вопроса необходим такой опыт: надо взять ряд мутантов или рас *Drosophila*, обладающих различной величиной генокопии, т. е. различной генотипической закрепленностью вырезанного крыла; всех их надо подвергнуть одному и тому же внешнему воздействию, вызывающему специфический морфоз. Лишь после этого можно будет судить о том, каков характер связи между величиной врожденной генокопии и величиной индуцированного морфоза.

Для разрешения этого вопроса нами был недавно предпринят ряд специальных исследований, главным образом на одноклеточных организмах (Гаузе и Смарагдова, 1939; Гаузе, 1940; Смарагдова, 1940).

Рассматривая такую биологическую систему как вид, состоящий из отдельных рас, или род, состоящий из отдельных видов, мы смогли отметить сильную отрицательную зависимость между величинами модификаций и генокопий. Чем сильнее какой-либо признак закреплен генотипическим путем, тем меньшей оказывается возможная модификация этого признака, и наоборот, чем меньше величина генокопии, тем более мощной оказывается возможная модификация.

Эта закономерность может быть поставлена в связь с более общим биологическим явлением компенсации. Еще Жоффруа Сент-Илеру было известно, что при увеличении одних органов другие уменьшаются. Ренш (Rensch, 1939) приводит некоторые примеры такого рода. В этих случаях компенсации являются результатом перераспределения определенного количества вещества в биологической системе. Весьма показательно, что компенсационные соотношения наблюдаются также и между врожденными генокопиями и модификациями в пределах таких биологических систем, как вид или род. Этот вывод представляет для эколога первостепенный интерес, так как он позволяет подвергнуть более глубокому анализу механизм приспособления организма к изменению условий его существования.

4. СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР

Экологу, изучающему роль среды в эволюционном процессе, уже давно приходится обсуждать следующий основной вопрос: 1) организмы реагируют на изменение условий среды путем образования модификаций; 2) эти модификации ненаследственны; 3) однако модификации по своему внешнему выражению близко напоминают наследственные различия между видами и отдельными расами; 4) какова же роль модификаций в образовании наследственных расовых и видовых различий?

Чарльз Дарвин (1859) отнесся к этому вопросу чрезвычайно осторожно. Он писал: «Если изменение хотя бы в слабой мере полезно обладающему им организму, то мы не в состоянии сказать, в какой мере мы должны приписать его накопляющему действию естественного отбора и в какой мере определенному воздействию жизненных условий. Так, всем меховщикам хорошо известно, что чем севернее обитает животное того же вида, тем гуще и лучше его мех; но кто сумел бы

сказать, насколько этот факт зависит от того, что теплее одетые особи как более благоприятствуемые сохранялись в течение многих поколений, и насколько — от непосредственного воздействия сурового климата? Ибо, повидимому, климат, действительно, оказывает непосредственное действие на мех наших домашних четвероногих». Через несколько страниц дальше Дарвин приходит к заключению, что модификации, возникшие в результате прямого воздействия среды и упражнения органов, могут в значительной мере подкрепляться, а иногда и усиливаться естественным отбором врожденных изменений. Эта мысль Дарвина оказалась поразительно точной. Турессон (1922), на основании обширного конкретного изучения экотипов различных растений в природных условиях, пришел к заключению, что именно таким путем растения приспособляются к специфическим условиям отдельных местообитаний: ненаследственные модификации оказываются для этого недостаточными и они подкрепляются естественным отбором похожих на них генетических вариаций.

В дальнейшей теоретической разработке этой важной проблемы принимали участие Лукин (1936), Шмальгаузен (1939) и Кирпичников (1940). Они в общем создали довольно стройную картину приспособительного процесса. В ответ на изменение условий существования у всех особей данной популяции происходит образование ненаследственных модификаций. Эти модификации можно рассматривать как своего рода незавершенные, «недоделанные» приспособления. Они обеспечивают выживание особей при колебании условий среды. Как только среда стабилизируется на определенном уровне, такие временные, ненаследственные приспособления могут быть «доделаны» естественным отбором врожденных изменений. Отбор, приводящий к замещению феноадаптаций более совершенными геноадаптациями при устойчивой внешней среде, был назван Шмальгаузеном (1939) стабилизирующим отбором. Можно представить себе два основных преимущества геноадаптаций перед феноадаптациями, благодаря которым они становятся на место этих последних в процессе стабилизирующего отбора (Лукин, 1936): 1) геноадаптации дают большую абсолютную величину приспособительного признака; 2) геноадаптации обеспечивают большую независимость выработки полезного признака от случайностей среды.

5. ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ РЕАКЦИИ ОРГАНИЗМА НА ИЗМЕНЕНИЕ СРЕДЫ

Теория стабилизирующего отбора представляет собой чисто экологическую теорию, которая оперирует с понятием приспособительного значения реакции организма на изменение среды. При этом допускается, что в условиях изменчивой среды наибольшим приспособительным значением будет обладать фенотипическая реакция организма, тогда как при стабильной внешней среде фенотипическая реакция будет уступать перед приспособительным значением возможной генотипической реакции.

Понятие приспособительного значения того или иного свойства организма принадлежит, к сожалению, к числу таких понятий, которыми уже очень давно и очень часто любят пользоваться экологи, но которое еще почти совершенно не подвергалось конкретному изучению и точному выражению на количественном языке. Одной из немногих попыток такого рода является исследование Циммермана (Zimmermann, 1938), который показал путем тщательных измерений, что различия в форме листьев у различных вариантов одного и того же вида растений имеют приспособительное значение, так как они связаны с различной скоростью испарения воды.

В связи с этим совершенно очевидно, что конкретное исследование закономерностей стабилизирующего отбора следует начать именно с объективного анализа приспособительного значения различных реакций организма на внешние воздействия.

Измерить приспособительное значение какого-либо специфического генотипического свойства организма (например, определенной мутации) не так трудно. Для этого достаточно изучить хотя бы темп размножения мутанта и нормального индивида, не несущего данной мутации. Темп размножения может при этом рассматриваться как показатель биологической приспособленности. Мутация, ослабляющая темп размножения по сравнению с нормой, будет обладать отрицательным приспособительным значением; мутация, повышающая темп размножения, будет иметь положительное приспособительное значение.

Измерить приспособительное значение фенотипической реакции (морфоза) значительно труднее. В ответ на изменение условий существования все особи данной популяции образуют морфоз, и поэтому у нас не остается для сравнения контроля, не образующего морфоза в изменившейся обстановке. В результате этого мы не можем сказать, имеет ли данный морфоз приспособительное значение для организма и какова величина этого приспособительного значения.

Для оценки приспособительного значения морфоза должен быть применен другой метод. Можно воспользоваться тем, что различные расы одного и того же вида обладают различной наследственной способностью к образованию морфозов: одни из них дают более сильные морфозы, а другие более слабые при одном и том же изменении среды. Тем самым при работе с различными расами в наше распоряжение предоставляются различные дозировки одного определенного морфоза при всех прочих равных условиях. Существует ли какая-нибудь связь между величиной морфоза и темпом размножения животного в изменившихся условиях среды? Представим себе, что чем больше величина морфоза, тем лучше животное размножается в новых условиях. На основании такого наблюдения можно было бы заключить, что данный морфоз имеет положительное приспособительное значение. Если же величина морфоза никак не коррелирована с показателем размножения обладателя этого морфоза, то можно смело утверждать, что такой морфоз не имеет приспособительного значения.

С целью анализа этой проблемы на конкретном материале нами были поставлены опыты с 11 различными расами инфузории *Paramcium bursaria*. Эти расы резко отличались друг от друга по величине и форме тела и были изолированы из нескольких подмосковных водоемов с проточной водой. Инфузории культивировались нами на среде Беерса с дрожжами *Togula utilis*, выращиваемыми отдельно на твердой среде и добавляемыми в количестве 15 петель на 40 см³ среды¹. В одной серии опытов все 11 рас размножались при 18°. В другой серии те же расы в течение месяца культивировались при 27°. Наконец, в третьей серии к среде Беерса был добавлен солевой раствор Остергаута (хлориды натрия, калия, кальция и магния в сбалансированных пропорциях, соответствующих морской воде). В течение месяца соленость была доведена до 0,2%, при 18°. Инфузории разводились в круглодонных стаканчиках и пересевались раз в пять дней. Все три серии опытов были поставлены в светлых термостатах. После этого были произведены измерения инфузорий и определение темпа их размножения. За сутки

¹ Методика Фриша (Frisch, 1939), работавшего с адаптациями парамеций к солености в условиях сенного настоя, без контроля количества пищи, совершенно неудовлетворительна. Вследствие этого он получил чрезвычайно нечеткие результаты.

до измерений культуры инфузорий пересевались и стандартизировались в отношении плотности популяции. На следующий день инфузории фиксировались осмием, и тотчас же под микроскопом с помощью окуляр-микрометра у них измерялись длина и ширина тела. В каждой серии опытов было измерено по 30 особей каждой расы в три приема, по 10 экземпляров в различные дни. Темп размножения за двое суток определялся в круглодонных стаканчиках и в стеклах с углублениями. Каждая приводимая ниже цифра представляет собой среднее из 13 наблюдений. Результаты этих опытов представлены в табл. 1.

Таблица 1

Темп деления и морфозы величины тела у разных рас *Paramesium bursaria*

Условия среды	Номер расы	Средний темп деления	Средняя длина тела (1=16,7 μ)	Средняя ширина тела	Площадь тела [$\frac{\text{Длина}}{2} \times \frac{\text{Ширина}}{2}$]
18°	1	3,64	9,87	4,35	10,74
	2	2,75	8,26	3,69	7,62
	4	4,45	8,32	3,54	7,37
	5	3,90	8,23	3,45	7,11
	7	3,18	8,52	3,57	7,61
	8	3,45	8,27	3,63	7,50
	10	3,91	7,87	3,18	6,26
	11	2,90	8,00	3,26	6,52
	13	5,00	8,04	3,55	7,12
	14	3,56	8,01	3,52	7,06
18° 0,2% солености	16	2,82	7,86	3,40	6,68
	1	2,17	9,50	4,55	10,80
	2	2,18	7,89	3,52	6,95
	4	2,83	8,06	3,67	7,39
	5	2,00	7,94	3,71	7,36
	7	3,11	8,05	3,35	6,74
	8	2,42	8,37	3,60	7,53
	10	2,67	8,24	3,69	7,60
	11	1,73	7,85	3,73	7,33
	13	3,33	7,50	3,58	6,71
27°	14	2,40	7,90	3,56	7,03
	16	1,80	7,69	3,80	7,32
	1	9,00	9,59	3,48	8,35
	2	6,20	9,02	3,46	7,80
	4	12,00	8,15	3,08	6,28
	5	9,63	8,81	3,32	7,31
	7	7,90	8,61	3,57	7,68
	8	6,70	9,07	3,86	8,74
	10	10,20	7,42	2,78	5,16
	11	7,08	8,30	3,52	7,30
	13	10,00	7,71	3,13	6,04
	14	9,66	7,93	3,21	6,37
	16	7,91	8,55	3,74	8,00

Мы можем прежде всего рассмотреть следующий вопрос: существует ли какая-нибудь связь между соматическими свойствами той или иной расы инфузорий (например, площадью тела) и темпом ее размножения? Фактический материал по этому вопросу приводится на рис. 1. Мы можем отметить, что в исходных условиях существования при 18° нет никакой закономерной связи между площадью тела и темпом деления. Как среди мелких, так и среди крупных рас инфузорий есть медленно и быстро делящиеся. Однако эта картина резко меняется при изменении условий среды, например в 0,2% солености. В этом случае

мелкие расы делятся быстрее крупных рас и в этом отношении обладают биологическим преимуществом перед ними¹. Преимущество мелких рас в условиях повышенной солености среды становится еще более очевидным, если мы попытаемся подсчитать темп роста биомассы. Перемножая площадь тела (пропорциональную биомассе) на темп деления, мы получаем, что прирост биомассы за единицу времени у мелких рас составляет 22,4, а у крупных рас только 12,8.

Отсюда следует, что в условиях повышенной солености среды в смешанных популяциях мелкие расы будут захватывать пищевые ресурсы значительно быстрее более крупных рас.

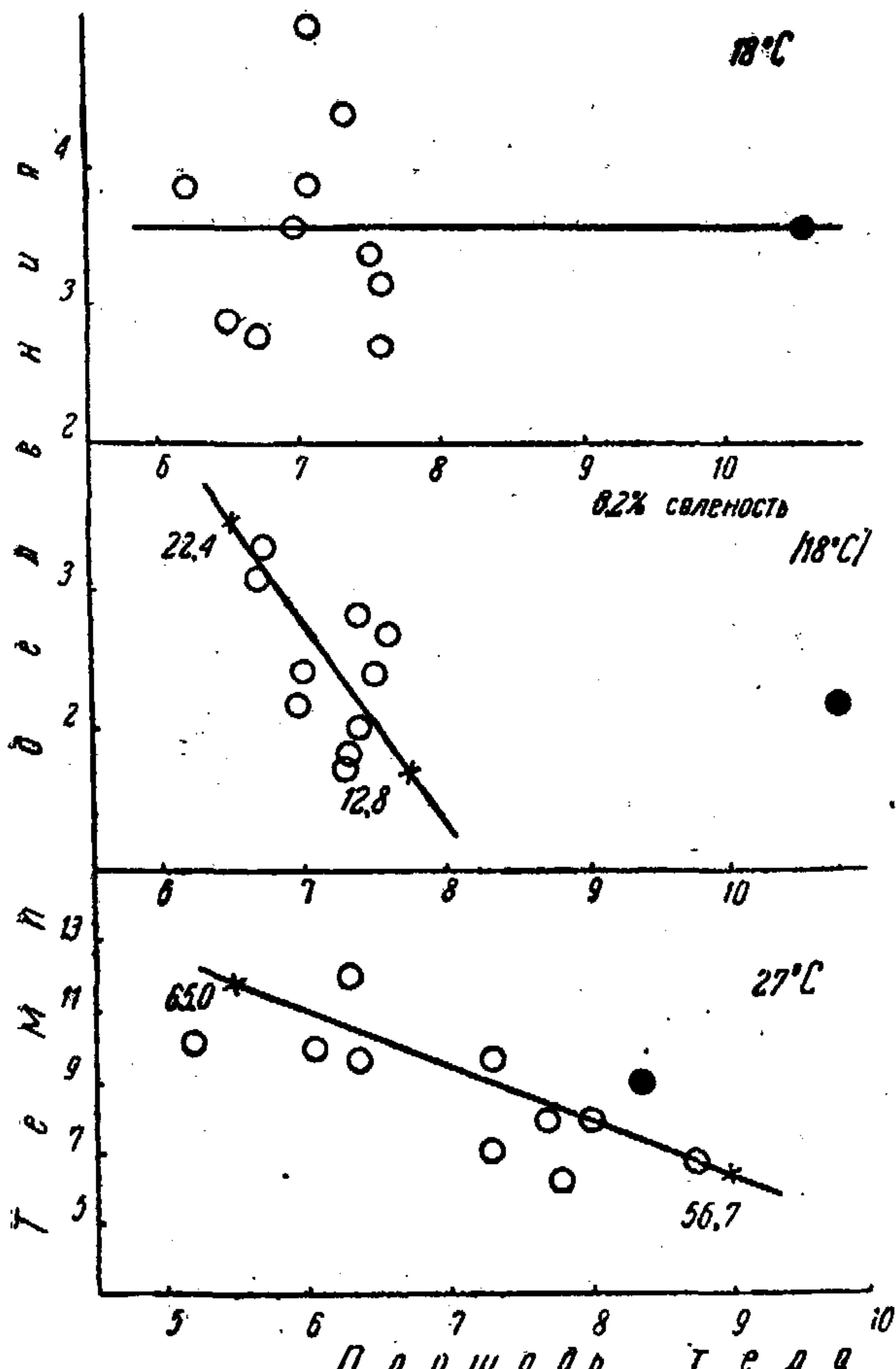
Такая же картина имеет место и в условиях повышенной температуры среды (27°). Мелкие расы обладают более быстрым темпом деления по сравнению с более крупными расами, а также и повышенным коэффициентом воспроизводства биомассы (65,0 против 56,7). Мы приходим к заключению, что малая величина тела имеет приспособительное значение также и в условиях повышенной температуры.

Рис. 1. Связь между площадью тела и темпом размножения у различных рас *Ragamexium bursaria* в различных условиях

Какой физиологический механизм лежит в основе этой закономерности? Некоторые предположения по этому вопросу высказал Винберг (1937). Он отметил, что с повышением температуры условия транспортировки необходимых для метаболизма веществ и продуктов обмена не улучшаются в той же мере, как этого требовали бы возрастающие потребности клеток, благодаря сравнительно низкой величине температурного коэффициента процессов диффузии. В результате этого при относительно высокой температуре небольшие размеры тела являются благоприятным моментом для жизнедеятельности, так как при этом создаются лучшие условия для притока пищи и удаления продуктов обмена веществ.

Анализ фактического материала и теоретические соображения в общем приводят нас к тому, что в условиях повышенной температуры и повышенной солености среды малая величина тела имеет приспособи-

¹ Гигантская раса № 1 обладает невысоким темпом деления, но резко отличается от других рас по площади тела, как это изображено на рис. 1 (черные точки).



тельное значение. В связи с этим мы можем также ожидать, что всякое снижение размеров тела путем морфоза должно быть полезно для его обладателя. Возвращаясь к табл. 1, мы видим, что при повышении солености среды некоторые расы *Paramcium bursaria* уменьшаются по величине, другие не изменяются и, наконец, есть и такие, которые даже несколько увеличиваются. Соответственно у этих рас наблюдается то или иное изменение темпа деления по отношению к норме, имевшей место в исходных условиях среды. Рис. 2 показывает, каков характер связи между величиной морфоза и изменением темпа размножения по сравнению с исходным темпом. Чем сильнее уменьшается величина тела путем морфоза, тем меньше данная раса снижает свой врожденный ритм деления в условиях повышенной солености среды. Этот опыт может рассматриваться как объективный анализ приспособительного значения морфоза. Мы можем считать доказанным, что уменьшение величины тела путем морфоза при повышении солености среды имеет приспособительное значение для парамеций, так как оно тесно коррелировано с показателем их размножения.

Что касается соотношений между приспособительным значением морфозов и генокопий, лежащих в основе теории стабилизирующего отбора, то к подробному анализу этой проблемы на конкретном материале мы еще вернемся в дальнейшем.

6. О СТЕПЕНИ СООТВЕТСТВИЯ МЕЖДУ МОДИФИКАЦИЯМИ И НАСЛЕДСТВЕННЫМИ РАЗЛИЧИЯМИ ВИДОВ

Теория стабилизирующего отбора выросла из сопоставления ненаследственных модификаций с наследственными различиями видов. Однако степень соответствия между теми и другими не подвергалась сколько-нибудь подробному анализу. Часто просто априорно допускают, что такое соответствие очень велико, так что морфозы могут как бы наследственно закрепиться путем естественного отбора совпадающих мутаций.

Однако мысль о том, что в процессе эволюции происходит постепенная замена морфозов точно соответствующими им генокопиями, является довольно спорной. Поскольку фактором такой замены является естественный отбор, то очевидно, что он оценивает преимущество геноадаптации не с точки зрения ее соответствия морфозу, а с точки зрения ее общего приспособительного значения. Геноадаптация будет закреплена в том случае, если по своему приспособительному значению она перекрывает морфоз. В связи с этим мы можем ожидать встретить скорее лишь общее соматическое соответствие между геноадаптациями и феноадаптациями, основанное в большей мере на экологической общности их приспособительного значения, чем на деталях их морфофункционального механизма.

Некоторые примеры параллелизма между морфозами и наследственными различиями, приводимые Шмальгаузеном (1939) и частично воспроизведенные нами в табл. 2, указывают лишь на наличие самого общего соматического соответствия между теми и другими.

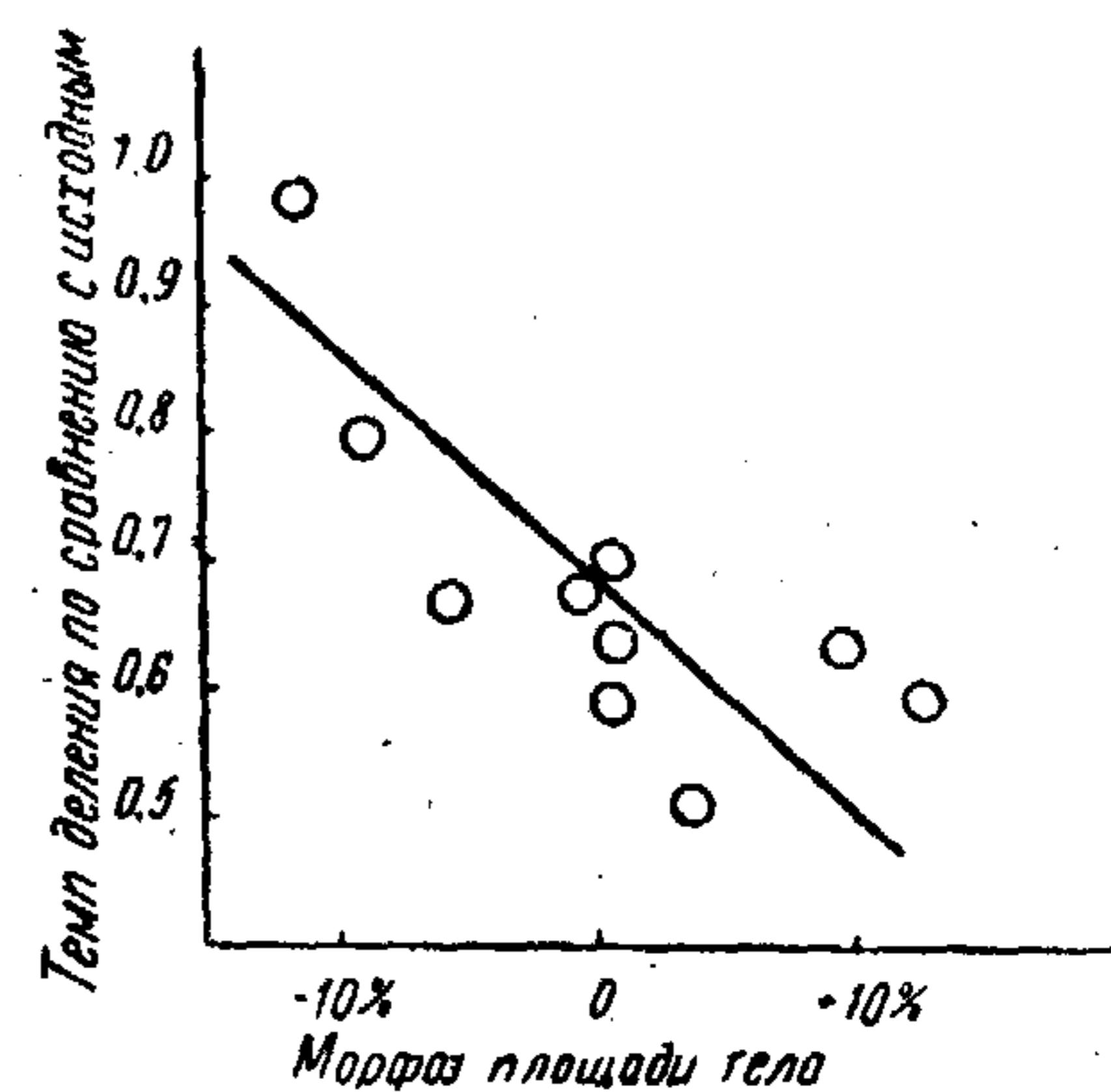


Рис. 2. Связь между морфозом площади тела и изменением ритма деления при переходе из среды Беерса в 0,2% соленость среды у различных рас *Paramcium bursaria*

Таблица 2

Параллелизм между морфозами и наследственными различиями,
по Шмальгаузену (1939)

Морфоз	Наследственное различие
1. Пресноводная форма ракка <i>Artemia salina</i> с разветвленной хвостовой вилкой	1. Разветвленная хвостовая вилка у пресноводного жабронога <i>Branchipus</i>
2. Укорочение кишечника головастиков при мясной пище	2. Короткий кишечник плотоядных
3. Усиление мышц при тренировке	3. Наследственное усиление важных мышц

О таком же общем соматическом соответствии свидетельствуют и примеры, подобранные Машталером (1940), который отмечает, что врожденная диапауза в развитии некоторых насекомых может рассматриваться как генокопия обычной спячки.

Детальный физиологический механизм морфозов и врожденных различий нам настолько плохо известен, что часто один и тот же пример служит различным авторам для обоснования прямо противоположных гипотез. Так, например, усиление мышц при тренировке и врожденное усиление некоторых важных мышц часто используются как иллюстрация параллелизма между морфозами и наследственными различиями. Однако А. Н. Северцов (1939) справедливо отметил, что этот параллелизм имеет лишь чисто поверхностный характер, а в своей более глубокой морфофизиологической основе морфозы сводятся к утолщению мускульных волокон, тогда как наследственные различия основаны на совершенно другом принципе увеличения числа волокон. Он пишет (стр. 88—89): «Мы знаем, что в большинстве случаев филогенетическое усиление мускулатуры состояло не только в утолщении мускульных волокон, но и в увеличении числа этих волокон. Так, грудные мускулы птиц усилились вследствие громадного увеличения числа мускульных волокон, на что указывает сравнение этих мускулов птиц с соответствующими мускулами рептилий. Зная, что число волокон при упражнении не увеличивается, мы едва ли имеем право ссылаться на принцип упражнения для объяснения тех многочисленных случаев, когда при количественном изменении объема мышц мы имеем дело с увеличением числа волокон».

Против априорного допущения тонкого соответствия между морфозами и их генокопиями свидетельствуют также и данные, обнаруженные генетиками. Так, например, установлено, что темная окраска тела у *Drosophila melanogaster* может быть обусловлена по меньшей мере тремя различными генами. Штуббе (Stubbe, 1938) установил, что у *Antirrhinum majus* по меньшей мере 20 различных мутаций, локализованных в различных частях хромосомного аппарата, вызывают одинаковый фенотипический эффект — сужение листовой пластинки. Если такое сужение имеет в данных экологических условиях приспособительное значение, то очевидно, что это сужение может быть достигнуто весьма различными генетическими и физиологическими путями. В этом смысле весьма показательны также данные, полученные Бартельмесом (Barthelmeß, 1938) при работе с лиственным мхом *Physcomitrium piriforme*. Он обнаружил, что одинаковые фенотипические эффекты, например определенная форма или величина листьев, могут определяться совершенно различными генетическими факторами и возникать при этом различным физиологическим путем. Так, например, увеличение органа у

одного мутанта может зависеть от повышения клеточного объема при небольшом числе клеток, в то время как у другого дело может идти об увеличении числа клеток при небольшом клеточном объеме. В табл. 3 приводятся некоторые примеры того, как фенотипически одинаковая ширина листа у двух различных мутантов *Physcomitrium* (например, 52b и 56) обусловлена совершенно различными соотношениями между числом клеток и поверхностью отдельной клетки.

Таблица 3

Факторы, определяющие ширину листа у различных мутантов *Physcomitrium piriforme* по Бартельмессу (Barthelmehs, 1938)

Растение	Поверхность клетки в μ^2	Число клеток по ширине листа	Ширина листа в мм
Контроль	1420	57,22 ± 1,76	1,46 ± 0,07
Мутант 71a	2940	28,11 ± 1,29	0,83 ± 0,05
" 435	2050	31,28 ± 1,74	0,90 ± 0,05
" 52b	2965	18,31 ± 1,07	0,63 ± 0,04
" 56	1395	26,48 ± 1,64	0,64 ± 0,04

В связи с тем, что один и тот же соматический эффект может быть достигнут самыми различными генетическими и физиологическими путями, трудно априорно допустить, чтобы в процессе стабилизирующего отбора модификации замещались генокопиями, очень точно соответствующими им во всех физиологических подробностях. Действительно, наши сомнения подтверждаются некоторыми, правда еще весьма немногочисленными, данными по географической изменчивости, как это будет показано ниже.

7. РОЛЬ СТАБИЛИЗИРУЮЩЕГО ОТБОРА В АДАПТАЦИИ *PARAMECIUM BURSARIA* К ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

Н. П. Смарагдовой (1940) было показано, что при повышении температуры окружающей среды у *Paramecium bursaria* наблюдается типичный морфоз — уменьшение площади тела. Однако в смешанных популяциях наряду с этим происходит также и естественный отбор врожденно мелких клонов. Эта закономерность становится вполне понятной в свете данных настоящей работы, приводящей экспериментальное доказательство приспособительного значения для парамеций малой величины тела в условиях повышенной температуры (рис. 1). Мы можем, следовательно, рассматривать наблюдения Смарагдовой (1940) как пример стабилизирующего отбора.

Экспериментальное доказательство стабилизирующего отбора может быть сделано еще более убедительным при введении дополнительного контроля. Дело в том, что Н. П. Смарагдова оставила без внимания закон наследования величины тела при конъюгации *P. bursaria* и попросту допустила, что в отсутствии естественного отбора средняя площадь тела потомков эксконъютантов должна соответствовать средней площади тела обеих родительских линий. Чтобы получить фактический материал по этому вопросу, мы скрестили две московских линии *Paramecium bursaria*, 6 и 2B, при 18°, а затем поместили в повышенную температуру (27°): во-первых, родительские линии в 6 чистых популяциях; во-вторых, 25 случайно выбранных эксконъютантных линий, каждую из них в чистой популяции; в-третьих, 7 смешанных популяций, каждая из которых состояла из смеси всех двадцати пяти эксконъютантных линий. Культивирование при 27° производилось в круглодонных стаканчиках в течение месяца, и за это время было сделано

5 пересевов всех культур. После этого инфузории были зафиксированы осмием и измерены. Результаты измерений представлены в табл. 4.

Таблица 4

Размеры тела у *R. bursaria* в различных культурах при 27°

Культуры	Число измерений	Длина тела (1 = 16,7 μ)	Ширина тела	Площадь тела
Родительская № 6	60	8,42 ± 0,053	4,17 ± 0,039	8,76
Родительская 2В	60	7,42 ± 0,041	2,86 ± 0,026	5,30
Среднее (2В + № 6)	—	7,92 ± 0,067	3,51 ± 0,047	7,03
Эксконьюганты в чистых культурах	500	7,86 ± 0,020	3,38 ± 0,015	6,64
Смешанная популяция эксконьюгантов	140	7,56 ± 0,033	3,04 ± 0,023	5,74

При измерениях эксконьюгантов в чистых культурах нами было взято по 20 особей в каждой из 25 чистых культур и обработано совместно. Несмотря на то, что эксконьюганты в чистых культурах сильно вариировали от культуры к культуре по своим размерам, их средняя величина оказалась довольно близкой к средней величине родительских линий. Небольшое уменьшение ширины тела является статистически не вполне достоверным и могло бы зависеть от несколько большей послеконьюгационной смертности крупных линий при высокой температуре.⁹ Что касается смешанной популяции эксконьюгантов, то здесь имеет место очень ясное и вполне достоверное уменьшение в размерах по сравнению со средними родительскими показателями. Таким образом, налицо стабилизирующий отбор, уменьшающий величину тела при повышенной температуре среды, т. е. действующий в том же направлении, что и температурный морфоз.

Мы имеем все основания предполагать, что общность направления стабилизирующего отбора и морфоза ограничивается лишь самым общим соматическим сходством и лишена более глубокого соответствия. Так, например, табл. 4 показывает, что в процессе стабилизирующего отбора происходит не только уменьшение величины, но также и изменение пропорций тела по сравнению со средними родительскими пропорциями. Отношение длина/ширина составляет у линии № 6 2,02, у 2В 2,59, в среднем 2,31, у эксконьюгантов 2,33 и в смешанной культуре 2,49. Очевидно, что сдвиг пропорций в смешанной культуре является результатом преимущественного распространения в смешанной популяции более мелких, но вместе с тем и более узкотелых потомков клона 2В. Таким образом, отбор на малую величину тела, благодаря случайному генотипическим особенностям материала, становится вместе с тем и отбором на узкотелость инфузорий. При образовании же морфозов уменьшение размеров тела вовсе не обязательно сопровождается изменением пропорций в сторону узкотелости.

Сложная проблема соответствия между морфозами и геноадаптациями может быть, однако, более удовлетворительно разрешена в том случае, если мы, например, детально сравним наследственные географические различия, сложившиеся в длительном процессе исторического развития, с приспособительными экологическими морфозами. Такое сравнение произведено нами ниже на примере географических различий у малой комнатной мухи.

8. СОПОСТАВЛЕНИЕ МОРФОЗОВ И НАСЛЕДСТВЕННЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЗЛИЧИЙ У МАЛОЙ КОМНАТНОЙ МУХИ

Детальное сопоставление морфозов и геноадаптаций в методическом отношении может быть легче проведено на насекомых, чем на простейших, так как у насекомых может быть измерено большое число различных признаков хитинового покрова. В связи с этим мы обратились к географической изменчивости малой комнатной мухи *Fannia canicularis* L.

Материал был собран нами, во-первых, в Крыму, в окрестностях Карадагской биологической станции, 23—26 мая 1940 г. Часть собранных насекомых была тотчас же зафиксирована 80° спиртом. Кроме того, несколько десятков оплодотворенных самок было рассажено по банкам с питательной средой (влажные отруби и несколько капель раствора хлористого аммония) и привезено в Москву. После этого тот же самый вид был собран в Москве 6—8 июня 1940 г. Опять-таки часть материала была зафиксирована, а часть сохранена в живом виде.

Все опыты ставились в московской лаборатории. Перед началом опыта маленькие, только что вылупившиеся личинки рассаживались по банкам со свежей питательной средой, по 20 штук в каждую банку. При этом как московские, как и крымские линии помещались в термостат с температурой 21,6°. Опыт с каждой московской линией закладывался не в одной, а в двух параллельных банках: одна из них помещалась в 21,6°, а другая в 28,5° с целью получения температурных морфозов.

В конце июня началось вылупление мух в культурах. Они фиксировались 80° спиртом, а затем из фиксированного материала производилось изготовление препаратов. Крыло и правая средняя ножка помещались в глицерин под покровное стекло, тело же мухи разваривалось в растворе едкого кали, после чего отпрепаровывался четвертый тергит, который затем также монтировался в глицерине под покровным стеклом.

Промеры признаков, изображенных на рис. 3, производились под микроскопом при помощи окуляр-микрометра. Одно деление окуляр-микрометра было равно 57 микронам. Результаты наших измерений представлены в табл. 5, где приведены средние величины отдельных признаков и их вероятные ошибки.

Таблица 5

Географические различия и морфозы у малой комнатной мухи *Fannia canicularis* L.

Происхожд. материала	Число измерений	Длина крыла	Ширина крыла	Длина бедра	Длина голени	Длина четвертого тергита
Самцы						
Природа*	45	69,81 ± 0,29	39,01 ± 0,20	29,91 ± 0,17	28,41 ± 0,15	12,56 ± 0,07
Природа**	44	68,17 ± 0,41	37,47 ± 0,28	28,79 ± 0,14	27,51 ± 0,19	12,26 ± 0,08
Экспер.* 21,6°	50	67,32 ± 0,11	37,11 ± 0,12	29,59 ± 0,09	28,05 ± 0,09	12,53 ± 0,05
Экспер.** 21,6°	50	64,82 ± 0,19	35,80 ± 0,14	27,63 ± 0,11	26,47 ± 0,13	11,81 ± 0,05
Экспер.* 28,5°		56,50	31,10	24,60	23,60	10,10
Самки						
Природа*	33	70,15 ± 0,40	38,45 ± 0,24	28,09 ± 0,18	27,23 ± 0,20	13,01 ± 0,11
Природа**	48	68,21 ± 0,54	36,97 ± 0,31	25,79 ± 0,28	25,03 ± 0,28	11,61 ± 0,11
Экспер.* 21,6°	50	65,75 ± 0,15	36,43 ± 0,09	27,37 ± 0,09	26,39 ± 0,07	12,99 ± 0,04
Экспер.** 21,6°	50	62,31 ± 0,25	34,49 ± 0,17	25,69 ± 0,12	24,65 ± 0,16	11,80 ± 0,06
Экспер.* 28,5°		57,00	31,60	24,40	23,80	11,70

* Москва.

** Крым.

Сравнение крымских и московских мух, собранных в природе в одно и то же время года (весной), показывает, что крымские мухи являются более мелкими по сравнению с московскими. У самок это различие более резко выражено, чем у самцов, и при этом вполне статистически достоверно. Таким образом, *Fannia* обнаруживает географическую изменчивость, которая подчиняется правилу Бергмана (увеличение размеров к северу).

Изложенные нами результаты наблюдений в природе совершенно не позволяют судить о том, носят ли различия между северными и южными мухами чисто фенотипический характер или же они закреплены по наследству. Однако сравнивая крымских и московских мух, выведенных в лаборатории при совершенно тождественных условиях темпе-

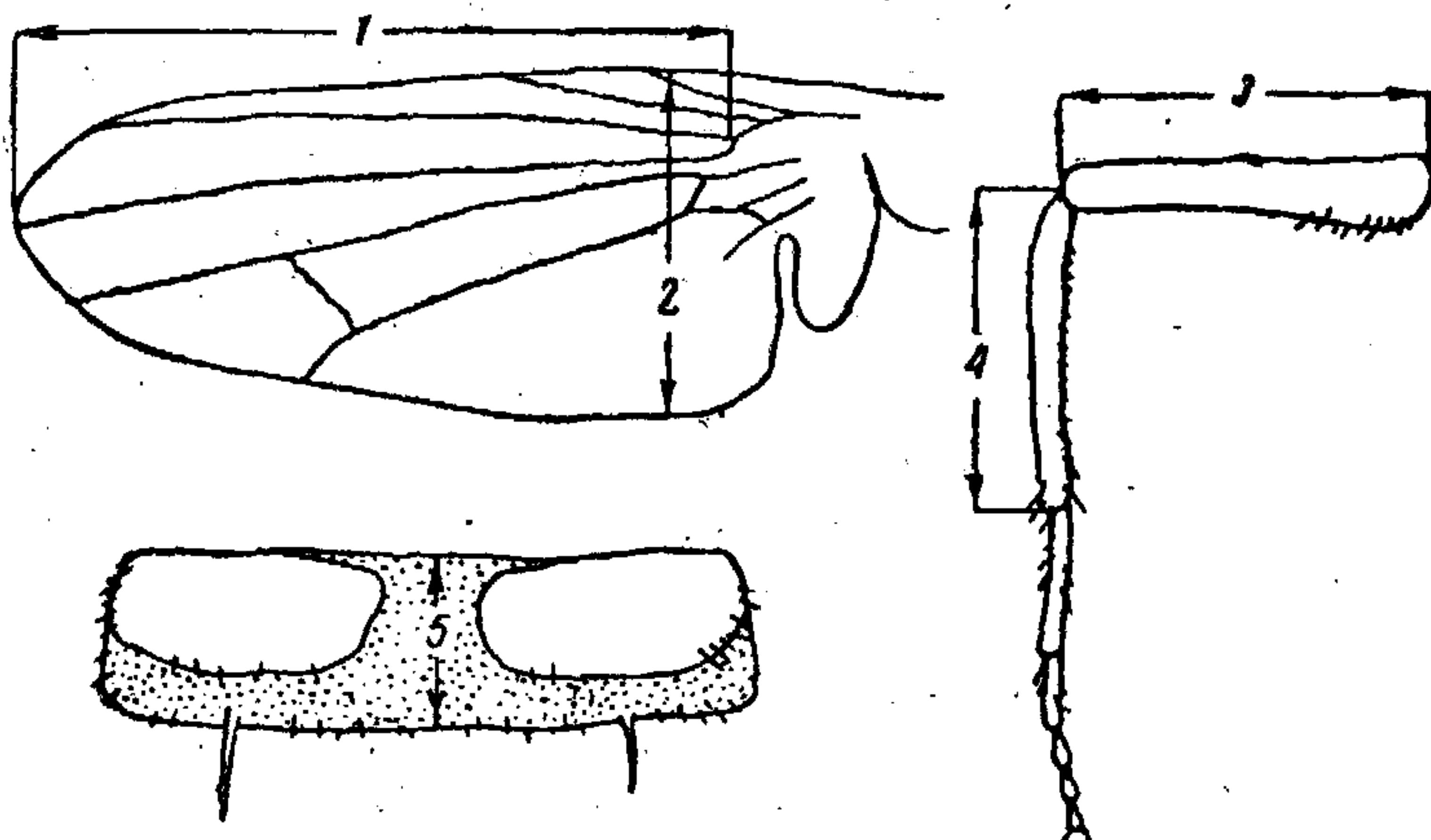


Рис. 3. Промеры признаков *Fannia canicularis*: 1 — длина крыла, 2 — ширина крыла, 3 — длина бедра, 4 — длина голени, 5 — длина четвертого тергита

ратуры и питания, мы убеждаемся в том, что между ними сохраняются резкие и статистически вполне достоверные различия по всем признакам. Таким образом, южные мухи оказываются наследственно более мелкими, чем северные мухи.

Что касается температурных морфозов, то табл. 5 показывает, что под влиянием повышенной температуры московские мухи уменьшаются в размерах и становятся даже более мелкими по сравнению с крымскими мухами. Таким образом, у *Fannia canicularis* мы наблюдаем картину, весьма близко соответствующую тому, что Н. П. Смарагдова (1940) установила у *Paramesium bursaria*. Как у мух, так и у парамесий можно отметить общее соматическое соответствие между ненаследственными температурными морфозами и закрепленными по наследству различиями географических форм.

В случае *Fannia canicularis* степень соответствия между морфозами и наследственными географическими различиями может быть подвергнута более детальному анализу. С этой целью в табл. 6 мы сопоставили пропорции тела, наблюдавшие в случае морфозов и в случае наследственных географических различий.

Табл. 6 показывает, что при уменьшении величины тела путем морфоза и путем наследственного географического изменения соотношения между отдельными органами изменяются по-разному. Южные самцы характеризуются большим относительным размером крыльев и при этом совершенно неизменной относительной длиной конечностей по сравнению с московскими самцами. Однако путем температурного морфоза у

Таблица 6

Соотношения в величине отдельных признаков в случае морфозов и в случае наследственных географических различий у малой комнатной мухи *Fannia canicularis* L.

Соотношение	Самцы			Самки		
	Москва 21,6°	Крым 21,6°	Москва 28,5°	Москва 21,6°	Крым 21,6°	Москва 28,5°
Длина крыла/тергит . . .	5,37	5,48	5,59	5,06	5,28	4,87
Ширина крыла/тергит . . .	2,96	3,03	3,08	2,81	2,92	2,70
Бедро/тергит	2,36	2,34	2,43	2,11	2,18	2,09
Голень/тергит	2,24	2,24	2,33	2,03	2,09	2,03
Длина крыла/ширина крыла	1,81	1,81	1,82	1,80	1,81	1,80

московских самцов увеличивается как относительная длина крыльев, так и относительная длина конечностей. Таким образом, механизм приспособительной перестройки организма путем морфоза и путем геноадаптации оказывается различным; между этими двумя процессами имеется лишь общее соматическое сходство и отсутствует более глубокое соответствие.

Такая же картина наблюдается и у самок. У южных мух значительно увеличивается относительная длина крыльев и очень слабо возрастает относительная длина ножек. В отличие от этого, путем морфоза у московских самок возникает некоторое снижение относительной длины крыльев при неизменных конечностях. Таким образом, и в этом случае нет соответствия между изменением пропорций тела путем морфоза и изменением путем геноадаптации. Однако это заключение носит пока лишь предварительный характер и нуждается в дальнейшем подтверждении на более обширном фактическом материале.

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение географических различий величины тела у парамеций и у малой комнатной мухи показывает, что формы, обитающие на севере, являются более крупными по сравнению с южными формами того же самого вида. Эти географические различия закреплены по наследству, так как они сохраняются при культивировании животных в совершенно тождественных лабораторных условиях.

При исследовании температурных морфозов можно отметить общее соматическое соответствие между направлением температурного морфоза и характером географических различий. В обоих случаях при повышении температуры окружающей среды величина тела животного уменьшается. Однако сходство между температурными морфозами и наследственными географическими различиями только и ограничивается общим соматическим соответствием. Наблюдения над малой комнатной мухой показывают, что морфозы принципиально отличаются от геноадаптаций в отношении пропорций отдельных органов.

Совпадение в общих чертах и расхождение в деталях между морфозами и наследственными географическими различиями объясняются тем, что наследственные географические различия возникают не путем унаследования морфозов, а путем естественного отбора похожих на них геновариаций. Фактором такого замещающего или стабилизирующего отбора является большая экологическая приспособленность возможных геновариаций по сравнению с возможными морфозами. Для обеспечения большей экологической приспособленности, очевидно, достаточно соответственного изменения общего соматического облика и вовсе не обязательно усиленное копирование морфоза во всех его подробностях.

Наблюдения над динамикой стабилизирующего отбора в смешанных популяциях инфузории *Paramecium bursaria* полностью подтверждают эти соображения.

Таким образом, мы приходим к следующему заключению: степень соответствия между морфозами и геноадаптациями оказывается не очень большой, и нам неизвестно пока ни одного случая, когда модификация «превращалась» бы в мутацию путем стабилизирующего отбора точно соответствующих ей генокопий. В этом направлении необходимо дальнейшее накопление фактического материала, на котором можно было бы строить более широкие обобщения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Balbiani E., 1898. Etudes sur l'action des sels sur les infusories, Arch. d'Anat. Microsc., vol. 2, 518—600.
2. Barthelmebs A., 1938. Mutationsversuche mit einer Laubmoos Physcomitrium piriforme I. Phänanalyse der Mutanten, Ztschr. ind. Abstam. Vererb.-Lehre, Bd. 74, 479—518.
3. Frisch J. A., 1939. The experimental adaptation of *Paramecium* to sea water, Arch. f. Protistenkund. Bd. 93, 39—71.
4. Гаузе Г. Ф., 1939. Приспособление *Paramecium aurelia* к повышению солености среды, Зоол. журн., т. XVIII, 631—641.
5. Гаузе Г. Ф., 1940. Наблюдения над стабилизирующим отбором в культурах солоноватоводных инфузорий рода *Euplotes*, Зоол. журн., т. XIX, 363—378.
6. Гаузе Г. Ф., 1940. Роль приспособляемости в естественном отборе, Журн. общ. биол., т. I, 105—120.
7. Гаузе Г. Ф. и Алпатов В. В., 1941. Об обратной зависимости между врожденными и приобретенными свойствами организмов. ДАН СССР т. XXX, 252—253.
8. Гаузе Г. Ф. и Смарагдова Н. П., 1939. Сравнительный анализ приспособления *Paramecium caudatum* к повышенной солености среды и к растворам хинина, Зоол. журн., т. XVIII, 642—655.
9. Goldschmidt R., 1935. Gen- und Ausseneigenschaft, Ztschr. ind. Abstam. u. Vererb.-lehre, Bd. 69, 38—131.
10. Goldschmidt R., 1938. Physiological genetics, New-York.
11. Göbel K., 1898. Organographie der Pflanzen, Jena.
12. Hall R. P., 1939. The trophic nature of the plant-like Flagellates, Quart. Rev. Biol., vol. 14, 1—12.
13. Hartmann M., 1924. Ueber die Veränderung der Koloniebildung von *Eudorina elegans* und *Gonium pectorale* unter dem Einfluss äusserer Bedingungen, Arch. f. Protistenkunde, Bd. 49, 375—395.
14. Hesse R., Allee W. C. and Schmidt K., 1937. Ecological Animal Geography, John Wiley, New-York.
15. Hubbs C., 1940. Speciation in fishes, Amer. Nat., vol. 54, 198—211.
16. Huxley J., 1940. American Association Lecture, Nature, vol. 145, 330—334.
17. Jennings H. S., 1920. Life and death, heredity and evolution in unicellular organisms, Boston.
18. Jennings H. S., 1929. Genetics of the Protozoa, Bibliogr. Genetica, vol. 5, 105—330.
19. Jennings H. S., 1938. Sex reaction types and their interrelations in *Paramecium bursaria*, Proc. Nat. Acad., vol. 24, 112—120.
20. Klebs G., 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen, Jena (есть русский перевод К. А. Тимирязева. Произвольное изменение растительных форм, Москва, 1905).
21. Koblmüller L. O., 1937. Über die Spurigkeit oder Signanz des Phänotypus der Bakterien, Zbl. Bakt., Abt. I, Bd. 139, 270—279.
22. Kühn A. und K. Henke, 1936. Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia kühniella*, Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl., N., F. 15.
23. Lattin G., 1939. Untersuchungen über die Farbvariabilität der Isopoden. I. Über genotypische und modifikative Pigmentreduktion, Zool. Anz., Bd. 125, 309—324.
24. Лукин Е. И., 1936. О причинах замены в процессе органической эволюции ненаследственных изменений наследственными с точки зрения теории естественного отбора, Учен. записки Харьк. гос. унив., т. 6, 199—209 (Украинск.).
25. Машталер Г. А., 1940. Роль фенотипической и генотипической приспособленности в эволюции организмов, Одесса.

26. Massart J., 1889. Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines, *Arch. Biol.*, vol. 9, 515.
27. Molde, W. E., 1940. Über die Modifikationen, Mutationen und den Parallelismus dazwischen, im Zusammenhang mit Kältebehandlung von Hyazinthen, *Genetica* (Gravenhage), Bd. 22, 231—260.
28. Rensch B., 1939. Typen der Artbildung, *Biol. Rev.*, vol. 14, 180—222.
29. Richter A., 1892. Über die Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen, *Flora*, Bd. 75, 4—56.
30. Sachs I., 1880. Stoff und Form der Pflanzenorgane.
31. Шмальгаузен И. И., 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, Москва.
32. Шмальгаузен И. И., 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса, Москва.
33. Северцов А. Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции, Москва.
34. Смарагдова Н. П., 1940. Естественный отбор в популяциях *Paramecium bursaria*, *Zool. журн.*, т. XIX, 211—217.
35. Смарагдова Н. П., 1941. Географическая изменчивость парамеций и роль стабилизирующего отбора в происхождении географических различий, *Журн. общ. биол.*, т. II, в. 1.
36. Stubbe H., 1938. *Genmutation*, Berlin.
37. Turesson G., 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat, *Hereditas*, vol. 3, 211—350.
38. Винберг Г., 1937. Температура и размеры биологических объектов. Усп. соврем. биол., т. VI, 32—37.
39. Yasuda A., 1900. Studien über die Anpassungsfähigkeit einiger Infusorien an konzentrierte Lösungen, *Journ. Coll. Sic. Imp. Univ. Tokyo*, Bd. 13, 101—140.
40. Zimmermann W., 1938. Vererbung erworbener Eigenschaften und Auslese, Jena, Fischer.

THE PROBLEM OF STABILIZING SELECTION

By G. F. GAUSE

Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, State University, Moscow

(Received December 28, 1940)

Summary

The present paper is devoted to a comparative investigation of non-hereditary environmental modifications and of inherent adaptive diversities. It is shown that somatic modifications of *Paramecium bursaria*, associated with the increased temperature and salinity of the medium, have an adaptive value. This is inferred from the fact that the magnitude of modification is correlated with the rate of multiplication of infusoria.

It is further shown that temperature modifications in the house fly, *Fannia canicularis* L., are on the whole similar to the inherent geographic diversities in this species. However, this similarity does not go very far and holds true only as far as the size of the body is concerned. The relative proportions of various organs are different in modifcants and in the inherent geographic forms. It is hence concluded that inherent geographic diversities originated not by the way of inheritance of modifications, but by the way of the natural selection of genocopies, which were not entirely similar to modifcants.