

ЗНАЧЕНИЕ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ МОДИФИКАЦИЙ В ЭВОЛЮЦИИ

В. С. КИРПИЧНИКОВ

Из Института экспериментальной биологии Академии Наук СССР (эволюционная бригада отдела цитогенетики)

(Поступила 5. I. 1940)

Содержание

I. Введение.

II. Краткий литературный обзор.

III. Среда и естественный отбор. Пути закрепления модификаций путем отбора.

1. Целесообразная реакция организма и ее происхождение.

2. Закрепление адаптивных модификаций.

3. Некоторые возражения против гипотезы о закреплении модификаций.

4. Литературные данные о наследственном закреплении модификаций.

IV. Процесс эволюционной дивергенции и формы отбора при распадении вида на ряд подвидов и разновидностей.

1. Теоретические положения.

2. Экспериментальные материалы по вопросу о роли адаптивных модификаций в процессах дивергенции вида.

V. Различные формы естественного отбора и вопрос о значении „определенной“ изменчивости (в смысле Дарвина) в эволюции.

Цитированная литература.

I. ВВЕДЕНИЕ

В „Происхождении видов путем естественного отбора“ Дарвин дал ясное, не оставляющее никаких сомнений, материалистическое объяснение происхождения адаптаций. Удивительная сложность и замечательная „целесообразность“ приспособлений являются лишь неизбежным следствием естественного отбора или выживания наиболее приспособленных. Естественный отбор, по Дарвину, главный, но не единственный фактор эволюционного изменения форм. На ряду с наследственной „неопределенной“ изменчивостью, на базе которой действует естественный отбор, Дарвин придавал известное значение и „определенным“ изменениям. Эти последние, называемые теперь обычными модификациями, „о пределяются“ внешними условиями в том смысле, что на известные изменения среды организм реагирует „определенным“ образом; круг таких реакций ограничен. Изменения в развитии, происходящие под влиянием изменений в окружающих условиях, по Дарвину, могут передаваться следующим поколениям.

Эта передача осуществляется если не сразу, то во всяком случае в результате повторных воздействий в течение нескольких поколений. Таким образом, определенная изменчивость непосредственно принимает участие в эволюционном процессе.

При этом, однако, важнейшим эволюционным фактором остается естественный отбор — отбор случайных неопределенных изменений. Чтобы сделать совершенно отчетливыми взгляды Дарвина на относительную роль определенной и неопределенной изменчивости в эволюции, приведем две короткие выдержки из „Происхождения видов“. Вот что писал Дарвин, говоря о „прямом действии измененных условий“:

„Мы можем быть уверены, что бесчисленные сложные взаимные приспособления в строении, которые мы наблюдаем у разнообразных организмов повсеместно в природе, нельзя приписать просто этому действию.“

Немного ниже, после критического разбора ряда примеров прямого действия среды, он заключает:

„Подобного рода соображения и побуждают меня придавать меньше веса действию окружающих условий, чем наклонности к изменению, которая зависит от причин, нам совершенно неизвестных“ (Ч. Дарвин, Сочинения, т. III, стр. 368, 1939).

Позднейший экспериментальный и теоретический анализ проблемы прямого влияния внешних условий на организм, проблемы передачи по наследству благоприобретенных признаков (ламарковский принцип) показал, что такая передача не может объяснить возникновения адаптаций с материалистических позиций. В биологии нет неопровергимых доказательств наследования благоприобретенных признаков. Трудно признать возможность его существования по отношению к многоклеточным организмам, если учесть все известное теперь о структуре половых клеток и закономерностях индивидуального развития. Несмотря на это, остается фактом наличие у животных и растений большого числа так называемых „адаптивных“, или приспособительных, модификаций. Под адаптивной модификацией мы понимаем не только определенное, но и целое сообразное приспособительное изменение организма под влиянием изменившихся внешних условий.

Мы считаем, как это будет видно из дальнейшего, что Дарвин был прав, придавая известное значение определенной изменчивости в эволюции живых существ. Задача этой статьи — осветить по возможности полнее проблему происхождения и роли адаптивных модификаций. В связи с этим будет рассмотрен вопрос о значении адаптивных модификаций в процессе естественного отбора и в эволюционном процессе в целом; о различных формах естественного отбора в зависимости от внешних условий и наличия или отсутствия адаптивных модификаций; наконец, о некоторых закономерностях видообразования, тесно связанных с наличием целесообразной определенной изменчивости.

II. КРАТКИЙ ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Вопрос, поднимаемый сейчас здесь, не является новым и имеет уже свою довольно длинную историю.

Ламаристы различных толков на протяжении всех 80 лет, прошедших со дня опубликования „Происхождения видов“, пытались использовать факт наличия адаптивных модификаций с наследственными приспособительными изменениями как доказательство ламарковского принципа происхождения приспособлений.

Мы не будем здесь касаться всевозможных ламаристских гипотез, так как они неоднократно освещались в биологической литературе (например, Поляков, 1937). Но эти гипотезы, носящие более или менее ясный идеалистический характер, являются попытками доказать возможность образования адаптаций без участия естественного отбора или лишь при некотором „вспомогательном“ его участии (Плате).

Лоурд Морган (1896) в конце XIX в. выдвинул принцип замены неустойчивых, легко изменяющихся адаптивных модификаций соответствующими им по фенотипу мутациями благодаря действию естественного отбора (совпадающий отбор).

Способность к индивидуальному приспособлению к изменившимся условиям Морган рассматривает исторически. Он пишет: „Естественный отбор поддерживает: а) выгодные

для организма наследственные свойства, б) выгодную для организма природную пластичность. И то, и другое обыкновенно имеются одновременно; но неизменность условий усиливает первое, а переменчивость условий — второе".

Современники Л. Моргана Бодуин (1902) и др. также объясняли возникновение адаптивных модификаций как результат деятельности естественного отбора. Однако они придавали подобным модификациям лишь очень ограниченное значение в эволюции.

В начале XX в., под влиянием быстрых успехов, достигнутых генетикой и цитологией, большинство эволюционистов, стоящих на материалистических позициях, основное внимание уделяет неопределенной наследственной изменчивости. Определенные, ненаследственные, изменения считаются не имеющими значения в процессах видообразования, хотя рассматриваются иногда как результат деятельности естественного отбора (Баур, 1911). Лишь у некоторых исследователей мы находим указания на возможную замену модификаций мутациями в процессе естественного отбора (Турессон, 1922, Тейлунг, 1930). Лишь сторонники наследования благоприобретенных признаков придают определенной изменчивости ведущую роль в внезапном возникновении адаптаций.

Кирпичников (1933) указывает на несомненное большое влияние модификаций на механизм действия естественного отбора. Несколько позднее (Кирпичников, 1935) это влияние рассматривается в отдельной статье. Автор указывает на широко распространенный параллелизм наследственной и ненаследственной изменчивости и приходит к заключению, что способность к образованию адаптивных модификаций создается естественным отбором (отбор на "пластичность").

Далее Кирпичниковым разрабатывается гипотеза наследственного закрепления модификаций в процессе "косвенного" отбора. Под косвенным отбором понимается "кажущееся закрепление модификаций по пластичному органу путем отбора по другим функционально связанным с ним органам, но менее пластичным и более существенным для жизнедеятельности" (Кирпичников, 1935). Закрепление модификаций происходит благодаря нарушению корреляций в развитии и функционировании пластичного организма — распаду ненужных корреляционных механизмов, идущему путем косвенного отбора.

Лукин (1935), подобно Л. Моргану, приходит к заключению о замене в процессе естественного отбора адаптивных модификаций соответствующими мутациями, т. е. фенотипических приспособлений генотипическими. Эта замена происходит благодаря большей стойкости мутаций, меньшей зависимости их от внешних условий. Генотипически обусловленные приспособления обладают, наряду со стойкостью, рядом других преимуществ в борьбе за существование. Сюда относятся их более раннее появление в индивидуальном развитии и большая экономичность, поскольку фенотипические приспособления опираются на довольно сложные процессы, происходящие в организме. Наследственное закрепление модификаций происходит, таким образом, благодаря отбору, приводящему к стабилизации приспособлений.

Позднее (Лукин, 1936, 1939) автором развиваются эти положения более подробно. Возникновение адаптивных модификаций рассматривается как результат деятельности естественного отбора.

Шмальгаузен (1938) придает адаптивным модификациям ведущее значение в эволюционном процессе. По Шмальгаузену, кажущееся закрепление модификаций происходит благодаря слепому разрушающему действию мутационного процесса на ставшие ненужными приспособления, лишившие корреляционные механизмы. Адаптивная модификация является первым ответом организма на изменившиеся условия, она обусловливает согласованность реакций организма в измененной среде и нередко показывает направление дальнейшего эволюционного процесса.

Путь закрепления модификаций рисуется (Шмальгаузен, 1939) в общем до известной степени сходно с соображениями Л. Моргана и особенно Лукина. Адаптивные модификации заменяются мутациями (генокопиями) как менее зависящими от внешних условий и поэтому более устойчивыми. Происходит изменение генотипа под покровом неизмененного фенотипа и замена внешних факторов развития внутренними.

О замене модификаций сходными мутациями пишет также Гаузе (1939а), придавая адаптивным модификациям большое значение в эволюции.

Таким образом, пути закрепления в эволюции адаптивных модификаций представляются различным авторам различными. Мы постараемся показать далее, что это различие кажущееся, что в основе закрепления модификаций лежит единый процесс, различные стороны и проявления которого можно рассматривать изолированно.

В последнее время появилось несколько экспериментальных работ, подтверждающих ряд положений, развитых Кирпичниковым, Лукиным и Шмальгаузеном. Я имею в виду работы Машковцева (1936), Гаузе (1939б), Гаузе и Смарагдовой (1939), Кампилова (1939) и некоторые другие; часть этих работ будет рассмотрена в дальнейшем.

Кончая краткий литературный очерк, можно отметить следующее. Адаптивные модификации, еще сравнительно недавно встречавшиеся крайне недружелюбно большинством эволюционистов, в том числе и генетиков, завоевали себе за последние годы довольно широкое признание. Все большее и большее число исследователей придает

модификационной определенной изменчивости значительную, а иногда и „ведущую“ роль в эволюционном процессе, но признавая вместе с тем наследования благоприобретенных признаков. Так, Гаузе (1939а) пишет: „Естественный отбор является фактором, создающим биологические системы. Он является фактором, лежащим в основе закономерностей приспособительного процесса, и часто приводит к замещению адаптивных модификаций похожими на них мутациями“.

Муретов (1939) развивает ряд положений о косвенном фиксировании модификаций на основе отбора по жизнеспособности. „Отбор по ряду основных биологических характеристик (жизнеспособность, плодовитость, длительность развития), — пишет Муретов, — влечет за собой коррелятивные изменения норм реакции других морфо-физиологических признаков“.

Следует подчеркнуть, что особая заслуга в деле разъяснения значения адаптивных модификаций принадлежит Шмальгаузену (1938 и особенно 1939). Он связал представление об адаптивной модификации со всем течением эволюционного процесса и отвел ей заслуженное место в эволюционной смене растительных и животных форм.

III. СРЕДА И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР. ПУТИ ЗАКРЕПЛЕНИЯ МОДИФИКАЦИЙ ПУТЕМ ОТБОРА

1. Целесообразная реакция организма и ее происхождение

Жизнь любого организма не может рассматриваться отдельно от среды, от окружающих условий. Непрерывно меняющаяся среда заставляет организм также непрерывно приспособляться к ней. „Любой жизненный процесс опирается на бесконечное количество приспособительных реакций. Развитие организма представляет собой непрерывную цепь реакций приспособляемости“ (Кирпичников, 1935).

Иными словами, жизнь вообще возможна только в том случае, если живое существо будет в процессе роста и развития и в любой момент жизнедеятельности более или менее целесообразно реагировать на изменения влажности, температуры, климата, состава пищи, величины атмосферного давления и т. д. Изменение органа происходит как в результате прямого влияния измененных условий, так и в случае изменения функций, например, усиленного упражнения или неупражнения. Замечательные работы Машковцева (1936) показали, какое огромное значение имеет ряд факторов внешней среды, действующих через изменение функций, при развитии таких органов, как легкие, у очень многих представителей животного мира. Можно предполагать, что развитие любого органа проходит с начала и до конца под большим или меньшим воздействием внешней среды.

Нужно иметь в виду, что целесообразные, адаптивные, реакции имеют место не только в отношении непосредственной связи организма со средой. По определению Северцова (1939), можно различать в любом организме эктосоматические и энтосоматические органы (различие это не является, конечно, абсолютным). Эволюционные изменения последних необходимы при изменении первых, более прямо связанных со средой. Если какой-либо эктосоматический орган (например, глаз животного или лист растения) обладает способностью целесообразно реагировать на изменения окружающей среды (световые раздражители), то подобная модификационная способность будет совершенной только при параллельных адаптивных изменениях (реакциях) ряда энтосоматических органов.

Далеко не все такие реакции оказываются необратимыми и, раз возникнув, сохраняются до конца жизни особи. Огромное количество адаптивных реакций организма носит чисто функциональный характер; такие реакции исчезают, как только исчезнет соответствующий внешний раздражитель. Мы будем называть далее ясные, необратимые, во всяком случае долго сохраняющиеся морфологические целесообразные изменения

адаптивными модификациями. Нередко, однако, мало заметные, преходящие реакции, иногда носящие чисто регуляторный характер, имеют большее значение, чем резко выраженные стойкие адаптивные модификации.

Пластичность организма обусловливается прежде всего многочисленными мелкими адаптивными реакциями. Они могут иметь двойкий характер. В процессе приспособления к частой смене условий создаются сложные системы реакций регуляторного типа, обеспечивающие слаженность организма как целого, нормальную жизнедеятельность в изменяющихся условиях¹.

Так, постоянная температура тела (теплокровные животные) „освобождает“ животных в некоторой степени от прямых воздействий внешней среды. Благодаря неизменной температуре оказывается более независимым от среды функционирование многих важнейших органов животного, прежде всего кровеносной и нервной систем, пищеварительного аппарата и т. д. Но это уничтожение ряда приспособительных реакций, распад корреляционных систем, обеспечивающих жизнедеятельность при изменяющейся температуре тела, вместе с тем сопровождается созданием ряда новых, быть может не менее сложных приспособительных реакций. У теплокровных прежде всего должны быть механизмы, обеспечивающие поддержание постоянной температуры — регулирующие теплоотдачу, потоотделение, обеспечивающие усиление обмена веществ при низких температурах внешней среды и т. д.

Подобные приспособительные реакции должны быть очень совершенны, так как, в противоположность холоднокровным, у теплокровных вырабатывается приспособление всех органов к определенной температуре. Колебания температуры тела в пределах даже 1—2 градусов резко снижают жизнеспособность и нарушают нормальное функционирование. Ясно, что в основе таких приспособительных реакций лежат определенные морфологические изменения, происходящие в ряде органов животного.

Нормальная жизнедеятельность зависит также от регуляторных механизмов, проявляющихся во время эмбрионального и постэмбрионального развития. Хорошим примером может служить сохранение соотношения частей развивающегося зародыша при резком, иногда искусственно вызванном уменьшении общих размеров тела. Как и в случае постоянной температуры тела, регуляция процессов развития и роста, с одной стороны, делает организм более независимым от внешних воздействий, с другой стороны, основывается на большом числе приспособительных реакций. Любой регуляторный процесс становится возможным благодаря наличию таких приспособительных реакций, и зависимость организма от среды становится не меньшей, но лишь более сложной и глубокой.

Наряду с регуляторными механизмами пластичность обеспечивается также и прямой изменчивостью организма под воздействием изменяющихся условий. В этих случаях адаптивные реакции более ясно выражены, так как они обеспечивают выживаемость не за счет сохранения постоянства некоторых органов или систем органов (регуляция), а за счет непосредственного приспособительного изменения органов и их функций в соответствии с окружающей средой.

Анализ значения в эволюции всей области целесообразных реакций пока еще вряд ли возможен. Мы ограничимся далее лишь группой

¹ Ряд сходных с нашими положений о „регуляторной“ пластичности мы находим в работе Калабухова, посвященной изучению чувствительности животных к внешним воздействиям (в печати).

адаптивных модификаций, рассматривая их как частный случай системы целесообразного реагирования.

Совершенно понятно, что с материалистических позиций подобную целесообразность реагирования, — иногда простую, но в большинстве случаев крайне сложную, — можно объяснить только исторически.

Весь эволюционный процесс в целом приводит к выработке теснейшей связи организма со средой. Подобная связь, выражавшаяся прежде всего в целесообразной реакции (морфологической и функциональной) организма на внешние раздражители, вырабатывалась благодаря постоянной борьбе за существование и естественному отбору. При этом по мере усложнения и совершенствования органических форм усложнялись и совершенствовались формы адаптивных реакций, в том числе и адаптивных модификаций. Усложнялись и увеличивались морфогенетические корреляции в процессе развития, благодаря чему адаптивная реакция стала нередко вместо прямого ответа организма на внешний раздражитель — ответом одних органов на изменения, происходящие в других. Естественный отбор является сохранением наиболее жизнеспособных (в данных условиях) особей. Жизнеспособность определяется в значительной степени целесообразностью реагирования на условия внешней среды — как во время развития, так и при жизни взрослого организма. Поэтому естественный отбор неизбежно приводит к созданию сложной системы адаптивных реакций. Это представляет собой одну из самых существенных сторон деятельности естественного отбора, недостаточно оцениваемую большинством эволюционистов.

Естественный отбор на целесообразность реагирования непосредственно связан, конечно, с эволюцией отдельных морфологических признаков. Он выражается всегда в изменении строения тех или других органов или их зародышей. Нередко результатом такого отбора будет и создание системы корреляций, обеспечивающих в случае изменения внешних условий возникновение адаптивных модификаций.

Адаптивные модификации распространены очень широко, причем их характер тесно связан с изменчивостью условий существования. Чем чаще и резче изменяются внешние условия, тем шире и сильнее выражены адаптивные модификации. Нет ни одного вида животных и растений, у которого их не было бы, хотя изучены они пока еще очень слабо. Особенно яркими, бросающимися в глаза являются такие модификации у растений, привязанных к определенному местообитанию и поэтому вынужденных приспособляться к резко различным условиям.

Так, у огромного количества видов растений известны изменения корневой системы под влиянием различной влажности почвы. Влажность воздуха непосредственно влияет на количество устьиц и длину жилок листа, а также на величину осмотического давления (Максимов, 1926), вызывая образование ясных адаптивных модификаций. Формы и размеры кроны деревьев определяются в значительной степени нахождением их в лесу или на открытом месте. Интересный пример представляет зависимость между условиями существования и стадиями развития растения; смена стадий тесно связана со сменой условий развития, и растение всегда замечательно тонко приспособлено к изменяющимся в течение развития условиям. Изменяя температуру, влажность и освещение на определенных стадиях, можно резко изменить закономерности развития (Лысенко, 1938) у различных злаков. Эти изменения носят, несомненно, адаптивный характер — так, ставя озимое растение в условия, характерные для яровых форм, мы получаем резкий сдвиг в сторону яровости. Иначе говоря, изменение условий приводит к образованию адаптивных модификаций по быстроте роста и развития растений. Прे-

вращение озимых культур в яровые, — несомненно, результат выявления таких исторически созданных адаптивных модификаций.

В животном мире адаптивные модификации носят несколько иной характер; часто их труднее выявить, но это отнюдь не означает их отсутствия. Прекрасный пример был продемонстрирован Гаузе и Смарагдовой (1939) при работе с инфузориями. Авторы изучали изменяющуюся резистентность инфузорий по отношению к солености. Акклиматизация животных обычно связана с увеличением в первом же поколении их стойкости по отношению к новым условиям среды — увеличением стойкости, сопровождающимся рядом иногда трудно установимых морфологических изменений. Ряд работ Хармса (1937) и его учеников выявил широкое распространение адаптивных модификаций у животных, населяющих зону морского прилива и вынужденных поэтому приспособляться к жизни и в воде, и на суше. Головинской и Кирпичниковым (не опубликовано) обнаружены у рыб изменения чешуйчатого покрова, происходящие под влиянием изменившихся внешних условий и носящие, несомненно, адаптивный характер. Форма тела сазана, перевезенного из озерно-речных водоемов в пруды, резко меняется, рыбы становятся более сходными с рыбами, обычно живущими в прудах (Кирпичников, не опубликовано). Подобные примеры могли бы быть умножены в сотни и тысячи раз. Несомненно, сюда же должна быть отнесена вся огромная область условных рефлексов, далеко не всегда длительно сохраняющихся, но иногда оказывающихся очень стойкими.

Итак, отбор приводит к созданию способности к образованию многочисленных адаптивных модификаций. Только пластичный организм может выжить при постоянной суточной, сезонной и годовой, климатической и почвенной, биоценологической и т. д. смене условий. Отбор на пластичность, на индивидуальную приспособляемость, в частности отбор, создающий способность к образованию адаптивных модификаций, играет очень важную роль в эволюционном процессе.

2. Закрепление адаптивных модификаций

В отношении каждого фактора внешней среды обычно можно выяснить его оптимальное значение для жизни данного организма. При отклонениях данного фактора от оптимума в ту или другую сторону жизнеспособность любого организма падает, несмотря на образование адаптивных модификаций, несмотря на индивидуальную приспособляемость. Этот вопрос был подробно разобран нами раньше (Кирпичников, 1935); сейчас ограничимся лишь тем, что попытаемся пояснить это небольшой схемой (рис. 1).

Если мы примем жизнеспособность при оптимальных условиях за 100, при любых других условиях она будет меньше, хотя организм и обладает способностью приспособляться к окружающим условиям, образуя адаптивные модификации. Наибольшие шансы выжить и дать потомство всегда будут иметь те особи, которые жизнеспособны при наиболее часто повторяющихся, близких к средним условиях. Иначе говоря, в результате естественного отбора организм и вся популяция в целом приспособляется наиболее совершенно именно к этим частым условиям, и они становятся, благодаря естественному отбору, оптимальными.

Для разных стадий развития, разных моментов жизни особи оптимальные условия, т. е. те, которых „требует“ данный организм, бесспорно, различны. На схеме и в ходе дальнейшего анализа я вынужден условно принять оптимум одинаковым для всех стадий онтогенеза — это необходимо, чтобы возможно более упростить дальнейшее изложение.

Изображенные на схеме кривые мы называем „кривыми приспособленности“. Они, как это нетрудно видеть, являются важнейшими кривыми, определяющими связь организма с окружающей средой (основными экологическими кривыми).

Как бы ни была целесообразна адаптивная модификация, она характеризует всегда организм, попавший в несколько необычные, во всяком случае не оптимальные условия. Жизнеспособность при этом почти всегда оказывается несколько сниженной. За счет чего понижена в отклоняющихся от оптимума условиях жизнеспособность?

Понятно, что при всей „целесообразной“ слаженности реакций организма эта слаженность — только результат отбора, а поэтому она всегда уменьшается при изменении условий. Лишь очень редко условия среды, оставаясь изменчивыми в определенных границах в течение очень долгого времени, приводят к выработке вполне адаптивного наследственного полиморфизма; случаи такого полиморфизма будут обсуждены особо. Обычно уменьшение жизнеспособности при повышении или снижении температуры или изменении другого внешнего фактора является общеизвестным правилом.

Такое понижение жизнеспособности объясняется сравнительно просто. Пластичность различных органов различна. Одни из них настолько изменяются при образовании адаптивных модификаций, что могли бы функционировать, а иногда и функционируют, вполне нормально. Другие при том же изменении условий или сами оказываются неспособными нормально работать, или же тормозят функции более

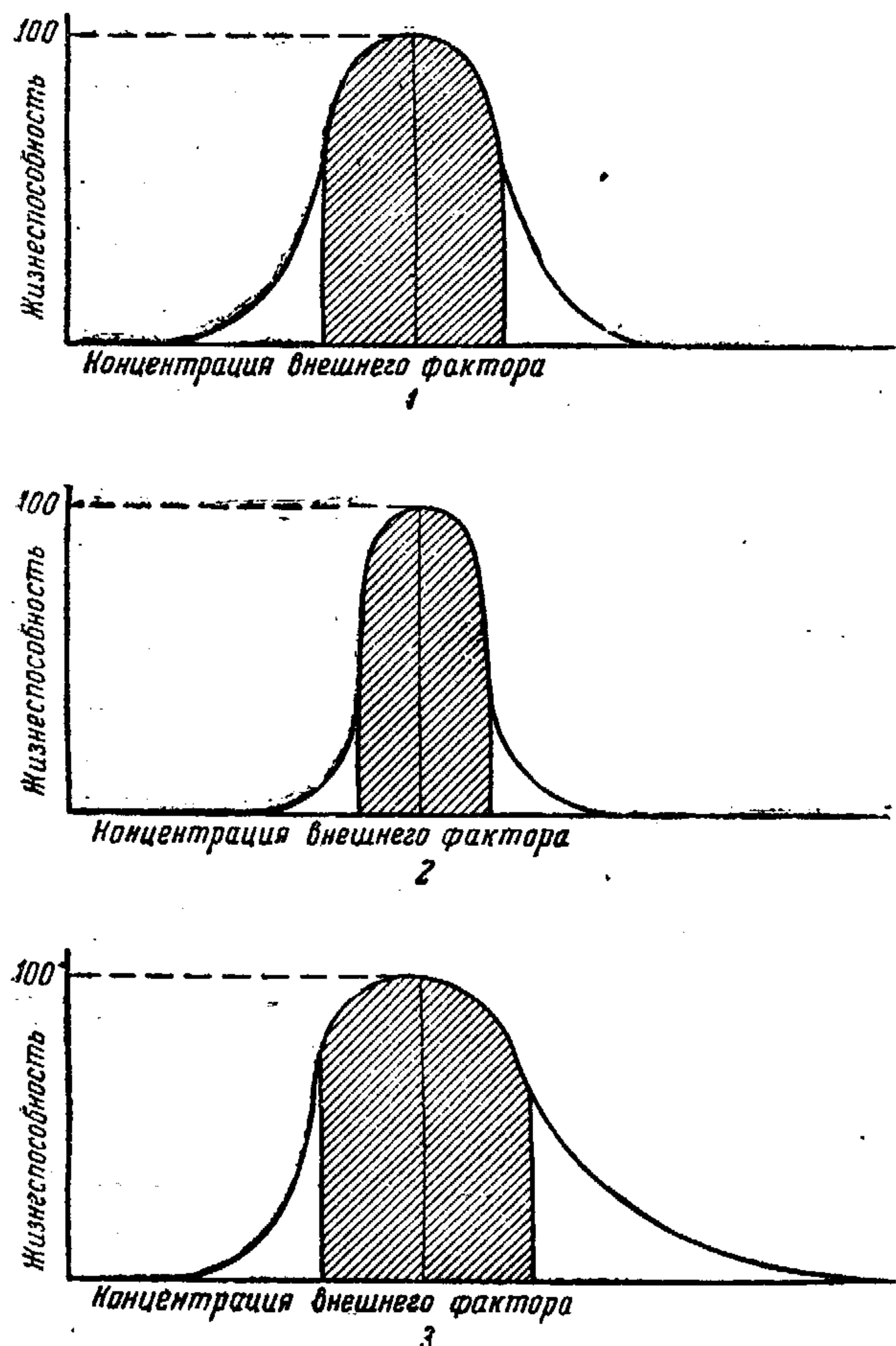


Рис. 1. Примеры кривых приспособленности: 1) симметрическая кривая при широко колеблющихся условиях существования; 2) симметрическая кривая при более постоянных условиях; 3) асимметрическая кривая при широко колеблющихся условиях. Заштрихованы области образования адаптивных модификаций. Во всех случаях при отклонении условий среды от оптимума жизнеспособность падает несмотря на образование адаптивных модификаций

Fig. 1. Examples of adaptability curves. 1) Symmetrical curve; the living conditions vary greatly; 2) symmetrical curve; the living conditions are more steady; 3) asymmetrical curve; the living conditions vary greatly. The regions of formation of adaptive modifications are shaded. In all the cases when the environmental conditions deviate from optimum, the viability decreases notwithstanding the formation of adaptive modifications

пластичных органов. Всякая адаптивная модификация в том или ином отношении несовершена. Несовершенство это может выразиться как в недостаточной способности целесообразно реагировать у ряда энтосоматических (иногда и эктосоматических) органов, так и в наличии морфогенетических корреляций, ранее необходимых, а теперь ставших излишними. Если условия среды изменились на продолжительное время, излишними становятся все те корреляции, которые обеспечивали целесообразное функционирование при исчезнувших или ставших очень редкими внешних условиях.

Чтобы сделать более понятным положение о пониженной жизнеспособности адаптивно модифицированного организма, разберем один простой пример. По данным Бушкиля (1938), для карпа европейских стран предельными температурами являются температуры (приблизительно) от 0 до 32°, для индийского карпа — от 15 до 34°, оптимум лежит в первом случае около 24°, во втором — около 27°. Карп неплохо приспособляется к изменению температуры, что было продемонстрировано Бушкилем в опытах по акклиматизации европейского карпа на островах Малайского архипелага.

Проведя серию опытов по сравнительному выращиванию европейского и индийского карпов в водоемах, расположенных на различной высоте над уровнем моря, Бушкиль получил очень любопытные результаты. Оказалось, что чем меньше высота над уровнем моря (и чем выше средняя температура), тем больше преимущество индийского карпа над европейским по жизнеспособности. Наоборот, при увеличении высоты резко увеличивается преимущество европейского карпа, индийский карп оказывается обладающим меньшей жизнеспособностью.

При известной средней высоте, на которой расположены опытные водоемы, и соответственно при средних температурах жизнеспособность обеих форм карпа оказывается одинаковой. Средние температуры для таких высот ниже оптимальной температуры для индийского карпа, но выше оптимума для европейского — жизнеспособность и тех, и других оказывается не наивысшей, а несколько пониженной.

Эти результаты становятся вполне понятными, если рассматривать индивидуальную пластичность исторически, как результат действия естественного отбора. Повторяем, всегда наиболее жесткий, наиболее результивный отбор наблюдается при приспособлении организма к средним условиям, условиям, которые неизбежно становятся оптимальными.

Раз животное или растение даже при наличии адаптивных модификаций оказывается обладающим пониженной жизнеспособностью — начинается интенсивный отбор, быстро повышающий общую жизнеспособность. Если особи какой-либо популяции были приспособлены в общем к колебаниям условий в пределах А — В — С — Д — Е, при оптимуме С, а среда изменилась и пределами колебаний оказались условия С — Д — Е — F — G, то выживать будут лишь индивиды, жизнеспособные при новых условиях. Если условия Е стали при этом наиболее обычными, то кривая приспособленности сдвинется и оптимумом будут являться условия Е. Кривые приспособленности в течение эволюционного процесса все время сдвигаются с большей или меньшей скоростью в ту или другую сторону. Такой сдвиг происходит благодаря естественному отбору — отбору на пластичность, действующему очень резко, особенно при изменении условий существования.

Отбор на пластичность, на выживаемость при новых колебаниях внешней среды происходит несколько необычно, если у данного организма имеется выработанная ранее способность образовывать адаптивные

модификации. Отбор выравнивает соотношение между организмом и средой — оптимум будет вновь совпадать в общем с наиболее часто встречающимися (для определенных стадий развития), средними условиями. В процессе такого отбора, имеющего огромное значение в эволюции, будут изменяться все те органы и совершенствоваться все те морфогенетические корреляции, которые оказались несовершенными и тем самым понижающими жизнеспособность. Адаптивно модифицированный орган, если его новая структура достаточно приспособлена к новым условиям и новым функциям, сам может при этом не изменяться или изменяться лишь в незначительной степени. Однако все, что оказалось менее пластичным, все, что нарушает слаженность реакций организма, будет подвержено самому жесткому естественному отбору.

В процессе такого отбора будут сохраняться всевозможные мутации, изменяющие мало пластичные органы. Будут отбираться мутации, совершенствующие систему морфогенетических корреляций, необходимую для новых условий существования, и тем самым разрушающие старые, ненужные теперь корреляционные механизмы. При отборе новых мутаций, увеличивающих соответствие между организмом и средой, наиболее совершенные адаптивные модификации не будут существенно изменяться именно благодаря своему совершенству.

Даже при абсолютно одинаковой жизнеспособности в различных условиях (модификационном адаптивном полиморфизме) отбор будет принимать, благодаря наличию адаптивных модификаций, своеобразные формы.

Допустим, что растение настолько приспособлено к жизни и в воде, и на суше, что за счет целой системы адаптивных модификаций в строении листа, стебля, корня и т. д. оно одинаково хорошо выживает и в том, и в другом случае. Если смена условий прекратилась и условия водной жизни стали постоянными условиями, то сложнейшая система адаптаций к меняющимся условиям, в частности к жизни на суше, оказывается лишней и тем самым вредной, за счет ее разрушения могут быть созданы новые приспособления, повышающие выживаемость растения в воде.

Как в таких редких случаях, так и в наиболее обычных случаях несовершенной адаптивной реакции разрушение старых морфогенетических корреляций будет наблюдаться, повторяя, благодаря возникновению новых, их заменяющих. Как отмечает Шмальгаузен (1938), в процессе отбора не будут теперь элиминироваться гены, так или иначе нарушающие слаженность ненужных более корреляций. Однако этот процесс — процесс накопления генов, разрушающих ненужные приспособления, — не будет чисто пассивным: это разрушение отнюдь не является простым следствием мутационного процесса. Из всевозможных мутационных изменений генов будут сохраняться лишь те, которые тем или иным способом увеличивают жизнеспособность организма, т. е. параллельно с разрушением одних связей совершенствуют другие или непосредственно изменяют строение мало пластичных органов. Иначе говоря, распад корреляционных механизмов будет наблюдаться прежде всего благодаря плейотропному действию различных мутаций, отбираемых при смене условий существования.

Что это предположение достаточно обосновано, видно из следующего.

1. Всякая смена условий характеризуется понижением жизнеспособности, несмотря на наличие адаптивных модификаций. Интенсивность отбора при этом резко повышается, и многие мутации, бывшие ранее

вредными, будут теперь увеличивать жизнеспособность. Это показывают простые соображения Фишера (1932), Малиновского (1939) и ряда других авторов. Относительность понятия о „вредности“ мутаций и увеличение числа полезных при изменении условий недостаточно учитывается Шмальгаузеном (1939), когда он говорит о вредности всех мутаций без ограничения и возможной полезности лишь комбинаций из нескольких мутаций, вредных каждая по одиночке. Пока условия существования относительно постоянны, любое, даже количественное, изменение органа (увеличение или уменьшение размеров) будет связано с нарушением его приспособленности к данным условиям, т. е. будет почти всегда „вредным“. Однако в изменившихся условиях, по отношению к которым, допустим, более целесообразны несколько большие размеры данного органа, многие из мутаций, увеличивающих эти размеры, окажутся полезными, повышающими жизнеспособность.

2. За последние годы все более и более возрастают наблюдения, говорящие о плейотропном характере действия очень многих, если не всех мутационных изменений. Несомненно, что очень часто (вероятно, почти всегда) ген действует различно на различные органы, увеличивая совершенство одних и влияя разрушающе на другие. На дрозофиле широкая плейотропия ряда генов была установлена Добржанским (1937), Рокицким (1939) и другими исследователями. Прекрасный пример подобного рода мы имеем на карпе. Исследованиями Кирпичникова и Балкашиной (1935—1936), Кирпичникова (1937), Головинской (1938, не опубликовано) и другими установлен плейотропный характер ряда генов у карпа (N и n , A и a , Pl , Bi и т. д.). Наиболее широким действием характеризуется ген N , изменяющий развитие чешуи, плавников, жабр, глоточных зубов, влияющий на характер боковой линии, экстерьер, строение кишечника, быстроту роста и т. д.

Множественное действие гена связано в первую очередь с тем, что организм представляет собой целостную систему, различные части которой исключительно тесно связаны друг с другом. Это прекрасно подметил еще Дарвин. В „Происхождении видов“ он писал:

„Вся организация во время роста и развития находится в такой тесной взаимной связи, что когда слабые изменения проявляются в какой-либо одной части и накапливаются естественным отбором, другие части также претерпевают изменения“ (стр. 375).

Позднее особенно много внимания корреляциям в развитии и функциям уделяли Северцов (1939) и Шмальгаузен (1938). Целостность организма является одним из самых убедительных доводов в пользу очень большого распространения и эволюционного значения плейотропии.

3. Ненужные приспособления в сущности почти всегда являются вредными. С одной стороны, за счет их разрушения могут возникнуть новые приспособления, с другой, гены, которые ранее поддерживали эти приспособления, даже если они оказывали вредное действие на какие-либо другие органы, теперь могут быть без особого вреда выброшены естественным отбором. Представление о вредности ненужных, лишних приспособлений для нас имеет очень большую важность. Это представление впервые также было ясно сформулировано Дарвином. В „Происхождении видов“, говоря о „компенсации и экономии роста“, он писал:

„Если при изменившихся жизненных условиях орган, прежде полезный, становится менее полезным, то естественный отбор будет благоприятствовать его сокращению, так как для особей будет выгодно не тратить питательного материала на построение бесполезной части (стр. 378).“

Шмальгаузен (1938) и Крушинский (1939) в последнее время развивали ряд положений о том, как происходит в эволюции „ретресс“ утративших свое значение органов. Так, Крушинский пишет:

„У организма, изменяющегося в процессе филогенетической эволюции, происходит вызванное этим нарушение нормальных условий развития потерявшего значение органа; это ведет к редукции последнего“ (стр. 371).

Подведем некоторые итоги.

При изменении условий и образовании адаптивной модификации интенсивность отбора увеличивается. Благодаря отбору изменяется ряд менее пластичных органов, и возникают новые корреляционные механизмы, старые же, лишние теперь связи разрушаются, распадаются. По отношению к последним разрушение будет казаться случайным, но это только кажущаяся случайность. Мутации, разрушающие ненужные приспособления, сохраняются лишь благодаря пользе, приносимой ими организму и виду в целом. „Пассивное“ разрушение в смысле Шмальгаузена является в этом случае, несомненно, активным, непосредственным следствием действия естественного отбора. При таком разрушении корреляционных связей отбор в сущности будет „косвенным“, так как совершенная, целесообразная адаптивная модификация сохраняется в общем неизменной. Это сохранение должно наблюдаться, конечно, в том только случае, если структура изменившегося органа достаточно соответствует новым условиям среды и новым функциям. Отбору подвержены в первую очередь органы, которые в изменившихся условиях понижают общую целесообразность реагирования животного или растения, т. е. понижают жизнеспособность. Понятие о косвенном отборе означает, следовательно, лишь то, что выживать будут при наличии адаптивных модификаций те особи, у которых при более или менее постоянной структуре адаптивно модифицированного органа окажутся измененными в сторону соответствия с ним некоторые менее пластичные органы и — тем самым — возникнут новые корреляционные связи при попутном разрушении старых.

Следующая схема (рис. 2) может несколько пояснить эти положения. Пластичный орган A (рис. 2, I) связан в своем развитии и функциях с органами a, b, v, z, d, e ; некоторые из последних находятся также в тесном взаимодействии (a и b ; b и v ; v и z ; z и d ; d и e ; e и a ; e и z). Условия изменились, и появилась адаптивная модификация A_1 (рис. 2, II). При этом, конечно, изменяются частично и органы $a—e$, но некоторые из них изменяются слабо или менее целесообразно, слаженность всех функций уменьшается, жизнеспособность падает. Начинается жесткий интенсивный отбор, в ходе которого изменяются как некоторые из менее пластичных органов, связанных с A_1 , так и связи между ними и A_1 . Корреляционные зависимости $a—b$ и $v—z$ обеспечивают ранее нормальную структуру A (без адаптивной модификации). Они легко могут быть разрушены, так как стали излишними (а следовательно, вредными). За счет разрушения этих корреляций возникает новая связь $b—e$, сопровождаясь изменением структуры органов a и e — корреляция, обеспечивающая более совершенное функционирование A_1 . Система корреляционных зависимостей может измениться при сохранении структуры A_1 (адаптивной модификации органа A). Налицо распад старых корреляционных механизмов благодаря косвенному отбору (рис. 2, III).

Что же означает этот процесс и к чему он приводит? Первое и самое существенное следствие — наследственное закрепление адаптивных модификаций. Возврат старых условий, при которых данный пластичный орган имел структуру A (рис. 2, I), не может сопро-

вождаться теперь образованием этой структуры, ибо адаптивная модификация связана теперь рядом новых корреляционных механизмов, делающих невозможными прежние соотношения. Разрушенные или „переделанные“ в результате естественного отбора морфогенетические корреляции были тесно связаны раньше с органом A , обеспечивая его нормальное развитие и деятельность при оптимальных условиях. Распад этих корреляций означает наследственное закрепление адаптивной модификации A_1 .

Подобное закрепление в сущности не является кажущимся, как это ранее утверждалось Кирпичниковым (1935) и Шмальгаузеном (1938). Адаптивные модификации действительно закрепляются, но в процессе отбора, а не в результате адекватного изменения подовых клеток под влиянием сомы. Отбираются мутации, изменяющие генотип в направлении адаптивной модификации, т. е. увеличивающие слаженность всех частей организма в условиях изменившейся среды и изменившейся структуры пластичного органа. Отбираются мутации, уничтожающие ненужную изменчивость пластичного органа — изменчивость, направленную в сторону приспособления к исчезнувшим теперь условиям среды. Такие мутации возникают случайно и отбираются в борьбе за существование, а не появляются под прямым влиянием изменений, происходящих в соматических клетках. Как и всегда, естественный отбор идет на базе всегда многочисленных дарвиновских неопределенных изменений. Адаптивные модификации становятся наследственными через отбор и только через отбор.

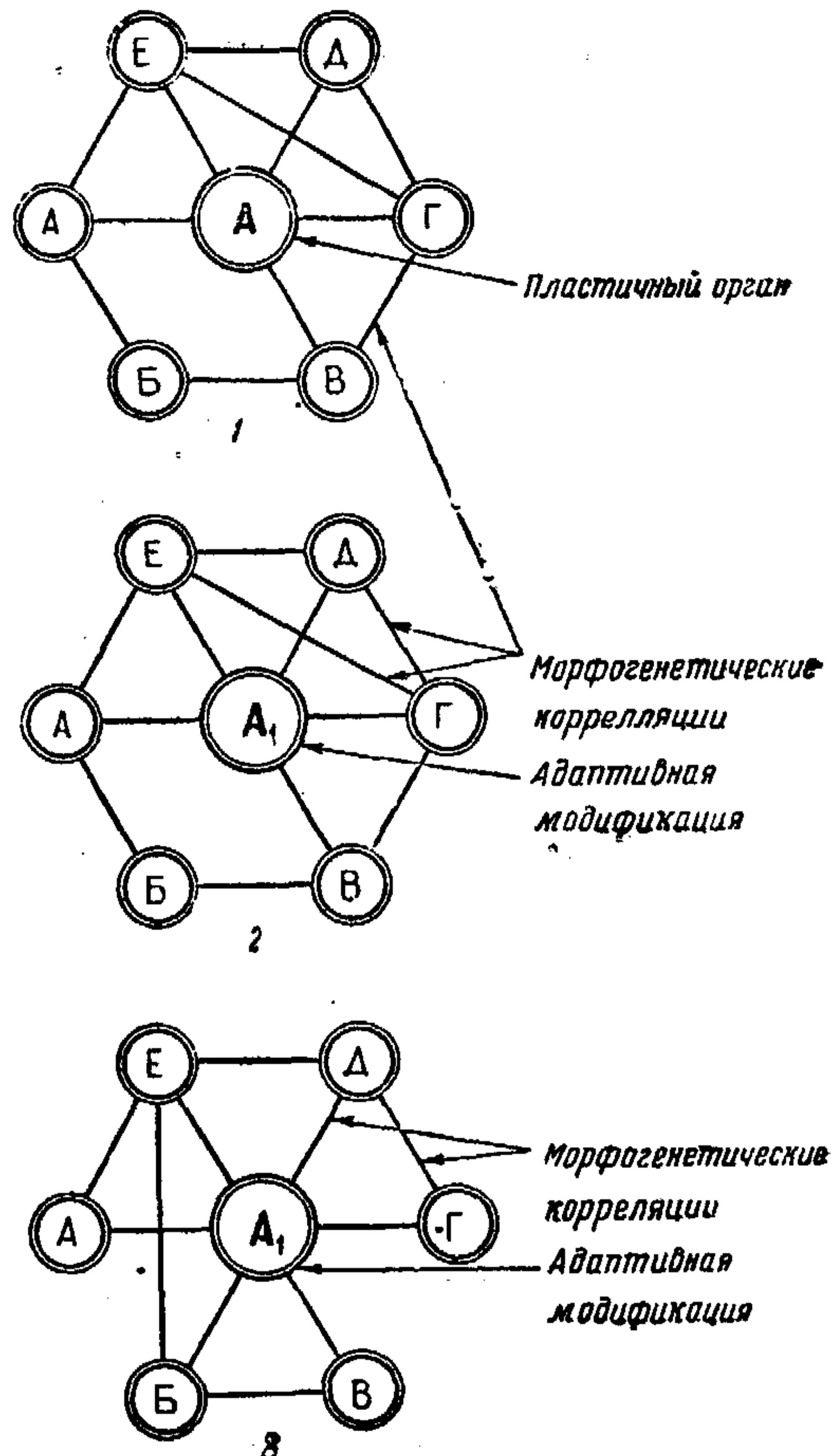


Рис. 2. Схема закрепления модификации путем отбора. 1) Связи (морфогенетические корреляции) между пластичным органом A и рядом менее пластичных органов (a , b , v , z , d , e) при неизменных условиях существования; 2) и 3) те же морфогенетические корреляции в изменившихся условиях — 2) до отбора, 3) после отбора. A_1 — адаптивно-модифицированный орган A . Система морфогенетических корреляций в процессе отбора изменилась, изменилось также и строение некоторых связанных с A_1 органов (a , b , v , z , d , e)

Fig. 2. Diagram showing how owing to selection the modification becomes fixed.

1) Connections (morphogenetical correlations) between a plastic organ A and a number of less plastic organs (a , b , v , z , d , e) under invariable living conditions.

2 & 3. The same morphogenetical correlations under changed conditions — 2 — before selection, 3 — after selection.

A_1 — an adaptively modified organ A . System of morphogenetical correlations during the process of selection became altered same as the structure of some organs connected with A_1 (a , b , v , z , d , e)

В этом заключается первое и самое важное для нас следствие.

Второе можно охарактеризовать кратко как замену внешних факторов развития внутренними. Она имеет особое значение в эволюционном процессе, но наблюдается не при всяком закреплении модификаций. Иногда закрепление модификации означает лишь изменение способности к образованию адаптивной модификации, но не уничтожение этой способности. Так как этот вопрос еще не разобран никем достаточно подробно, рассмотрим его отдельно несколько позднее.

Резюмируем вкратце основные положения этого раздела. Адаптивные модификации, — вернее, способность к их образованию, — являются результатом естественного отбора. Вместе с тем, наличие адаптивных модификаций само по себе значительно изменяет закономерности отбора. Отбор в этом случае приобретает характер косвенного, так как сам модифицированный орган может не изменяться и „закрепляться“ в наследственном отношении благодаря изменению связанных с ним менее пластичных органов, распаду старых и образованию новых корреляционных зависимостей. Прямыми результатом косвенного отбора будет, таким образом, наследственное закрепление адаптивных модификаций. В ряде случаев это выражается в замене внешних факторов развития внутренними, т. е. в замене модификаций соответствующими им по фенотипу мутациями.

Адаптивная модификация рассматривается нами как своего рода незавершенное, „недоделанное“ приспособление. Любой вид уже заранее подготавливается в процессе отбора к различным возможным изменениям внешних условий. Вырабатываемая в борьбе за существование пластичность не сводится, таким образом, только к созданию приспособлений, обеспечивающих выживаемость при колебании условий среды: эти приспособления впоследствии могут быть, так сказать, „доделаны“ естественным отбором. Как только среда изменилась, начинается такая „доделка“, идущая путем косвенного отбора. В этом огромное положительное значение адаптивных модификаций, ибо они ускоряют выработку сложных и совершенных приспособлений, не сопровождаясь резким падением общей жизнеспособности, а также и падением численности популяций (Шмальгаузен, 1939) при изменении условий.

Интересно отметить, что у Дарвина мы находим очень близкую оценку роли отбора при анализе проблемы упражнения органов.

„В общем мы можем притти к заключению, — пишет Дарвин, — что привычка или упражнение и неупражнение в некоторых случаях играли значительную роль в изменении конституции и строения, но что их последствия в значительной мере подкреплялись, а иногда оказывались превзойденными естественным отбором врожденных изменений“ („Происхождение видов“, стр. 374).

Совершенно ясно, что одно из важных возражений, выдвигавшихся против гипотезы об эволюционном значении адаптивных модификаций, полностью отпадает. Это возражение (Дубинин, 1936) сводилось к представлению о падающей интенсивности отбора благодаря наличию модификационных приспособлений. Сравнивая значение такого возможного падения со значением предварительной выработки отбором новых приспособлений, мы должны признать несопоставимо большую роль этого последнего процесса для эволюции. Это тем более очевидно, что отдельные мутации не могут приспособить весь организм в целом к изменившимся условиям, — таких мутаций мы фактически в природе не знаем.

При наличии адаптивных модификаций отбором будут подхватываться мелкие, всегда многочисленные мутации, совершенствующие уже

созданные ранее отбором приспособления, мутации или комбинации мутаций, ставшие положительными при новых условиях существования.

В заключение этого раздела мы должны подчеркнуть, что понятие косвенного отбора не является чем-то противостоящим естественному отбору. Косвенный отбор есть лишь одна из обычных, повидимому, широко распространенных, форм действия естественного отбора, наблюдающаяся благодаря широкому распространению модификационной приспособительной изменчивости. Было бы нелепо говорить о подмене естественного отбора какой-то новой формой отбора. В борьбе за существование выживают наиболее приспособленные особи, и именно это выживание наиболее приспособленных — естественный отбор — ответственно за возникновение целесообразных приспособлений. Представление о косвенном отборе лишь может помочь нам уяснить, как действует естественный отбор, как вырабатываются подчас изумительно сложные, соверенные приспособления при наличии целостности организма, наличии сложной системы корреляций. Понятие о косвенном отборе означает лишь нередкое изменение „точек приложения“ естественного отбора благодаря наличию адаптивных модификаций. Вводя этот термин, мы хотим лишь пояснить, что довольно часто действие отбора разделяется на два периода. В первом отбор создает адаптивные модификации по некоторым органам (создает „приспособляемость“). Во втором отбор, изменяя строение ряда других органов, наследственно закрепляет эти модификации и делает более совершенным соотношение между организмом и изменившейся внешней средой.

3. Некоторые важнейшие возражения против гипотезы о закреплении отбором адаптивных модификаций

Одно из наиболее существенных возражений против всех развитых выше, во многом еще гипотетических, положений было уже разобрано нами в предыдущем разделе. Однако остается еще другое, пожалуй, самое существенное возражение. В двух словах оно сводится к следующему.

Если у особей любой генетически неоднородной популяции при изменении условий образуется адаптивная модификация, то способность к ее образованию различна у различных особей. Гетерогенность характерна для любой популяции любого вида, и естественно, что в изменившихся условиях наибольшие шансы выжить будут иметь особи с наиболее ясно выраженной адаптивной модификацией. Такой отбор будет фактически простым прямым отбором по определенному признаку и приведет рано или поздно к эволюционному изменению в направлении адаптивной модификации. Никакого косвенного отбора при этом происходить не будет.

Это возражение было бы вполне справедливо, если бы мы рассматривали эволюцию одного органа, искусственно выделяя ее и анализируя отдельно. Однако отбор в природе всегда идет по степени приспособленности всего организма к условиям существования, и именно поэтому закономерности естественного отбора чрезвычайно усложняются. Изменявшаяся среда меняет направление развития многих органов, и очень часто подобные изменения носят приспособительный характер. Однако всегда адаптивные модификационные изменения различных органов различны по степени своего соответствия изменившимся условиям и функциям — всегда можно найти более и менее пластичные органы. При образовании адаптивных модификаций дальнейшая эволюция пойдет по

пути совершенствования наименее целесообразно изменяющихся органов (наименее пластичных). Гетерогенность фактически наблюдается в отношении всех признаков, в том числе и наиболее пластичных, но интенсивность отбора не может быть одинаковой для всех признаков.

Чем выше совершенство адаптивной модификации, тем больше вероятность, что сохраняться будут в борьбе за существование не особи с наиболее резко выраженной модификацией, а особи с изменением других органов, менее способных адаптивно изменяться при изменении внешних условий. Таким образом, при наличии модификационной изменчивости всегда будет итти более или менее интенсивный косвенный отбор со всеми его последствиями. Такой отбор крайне усложняется тем, что и по самым пластичным органам существует гетерогенность, благодаря которой в большинстве случаев должно происходить в процессе отбора и прямое изменение этих пластичных органов. Однако такое изменение играет тем меньшую роль в эволюции, чем целесообразнее, совершенное модификационная изменчивость данного органа.

Таким образом, наиболее серьезное из всех выставляемых сейчас возражений отпадает, как только мы переходим от отбора по одному признаку к фактически происходящему в природных условиях отбору по приспособленности организма как целого. Жизнеспособность растения или животного зависит от слаженности развития и функций всего организма, всех органов, а не от структуры какого-либо одного органа, взятого в отдельности. На других возражениях против гипотезы о косвенном отборе и закреплении адаптивных модификаций мы останавливаться здесь не будем, так как они не имеют такого принципиального значения.

4. Литературные данные о наследственном закреплении модификаций

Мы не будем здесь касаться обширной литературы, посвященной проблеме параллелизма наследственной и ненаследственной изменчивости. Многочисленные сводки по этому вопросу служат материалом для построения столь же многочисленных ламаркистских гипотез. Отрицая наследование благоприобретенных признаков в смысле Ламарка — изменение генотипа, адекватное изменению сомы и происходящее под непосредственным влиянием последнего, — мы не можем, однако, отрицать значение упомянутого выше параллелизма. Он является одним из важных доводов в пользу постепенного закрепления некоторых модификаций благодаря действию естественного отбора.

Прямых экспериментальных работ, доказывающих наличие косвенного отбора и закрепление модификаций, к сожалению, нет. О том, что зависящее от внешних условий проявление признака непосредственно отражается на закономерностях отбора, мы имеем наиболее убедительные данные в работе Камшилова (1935). Автор, работая с дрозофилой, приходит к заключению, что „характер проявления признака накладывает отпечаток на формы его генетической изменчивости, что определяет и результаты отбора“ (стр. 1009). Вместе с тем, отбор может изменить степень зависимости признака от условий развития (Камшилов, 1939) — признак „зависимый“ может стать „независимым“, т. е. одинаково выраженным при разных условиях, а затем снова „зависимым“, но уже в иных соотношениях со средой. По вопросу о смене в эволюционном процессе внешних факторов развития внутренними исключительно интересные данные содержит работа Машковцева (1936). Изучая развитие легкого амфибий и рептилий, а также развитие наружных жабр, выделительных органов и глаза, Машковцев устанавливает ряд последовательных этапов филогенеза. Первый этап — „этап функционального осуществления формы“, когда решающую роль в формировании органов играют внешние воздействия среды. На втором этапе „морфогенная роль переходит к химическим веществам внутренней среды зародыша“ (стр. 932), на третьем — развитие органов становится почти совершенно независимым и от внешних и функциональных факторов, и от химических факторов внутренней среды.

По Машковцеву, роль функции в развитии органов еще очень велика и на втором этапе филогенеза, на котором находятся сейчас, в частности, млекопитающие. Если это так, то совершенно понятно, какую огромную роль должны играть модификации — прежде всего функционального типа — в ходе естественного отбора и всего эволюцион-

ного процесса в целом. Изменившаяся среда через измерение функции изменяет структуру органа, но это изменение никогда не может быть совершенным. Относительное совершенство (приспособленность) может быть достигнуто в дальнейшем лишь благодаря естественному отбору, носящему нередко характер косвенного. Чем больше связь между развитием органа и его функцией (а также внешними условиями, от которых она зависит), тем большее значение будет иметь косвенный отбор — усовершенствование всех тех органов и всех тех корреляций гормонального и других типов, которые обеспечивают слаженность и высокую жизнеспособность организма.

В самое последнее время Гаузе (1939б), а также Гаузе и Смаагдовой (1939) было проведено исследование хода естественного отбора в условиях адаптивной модификации в отдельных штаммах и смешанной популяции инфузорий *Paramaecium*. В работе Гаузе было показано, что при постепенно повышающейся солености выживают те линии *Paramaecium*, которые обладают способностью образовывать более широкие адаптивные модификации. В популяции, составленной из нескольких линий *Paramaecium*, отличавшихся по своей исходной резистентности к солености и по величине образующихся адаптивных модификаций, в результате естественного отбора осталась в основном одна линия. Эта линия характеризовалась слабой начальной стойкостью, но обладала наиболее широкой способностью к выработке адаптивной модификации. Здесь мы видим хороший и убедительный пример отбора на пластичность. Следует отметить, что неклеточные *Paramaecium* не могут, конечно, служить иллюстрацией положений о косвенном отборе и эволюции корреляционных систем — положений, относящихся в основном к Metazoa. Однако, если условно принять различные внутриклеточные структуры *Paramaecium* за образования, аналогичные органам высших животных и растений, отбор, наблюдавшийся Гаузе, мог быть аналогичным настоящему косвенному отбору. Адаптивная модификация к солености — резистентность — является следствием каких-то морфологических изменений ряда внутриклеточных структур. Поэтому отобранные линии, безусловно, должны быть морфологически отличны от вымерших, и это морфологическое отличие заключается в изменении наименее пластичных образований, понижавших жизнеспособность *Paramaecia* при высокой солености. Невозможность установления таких морфологических отличий не позволяет точно установить, какими путями шел естественный отбор в этом случае и какова была роль косвенного отбора. Остается добавить, что здесь вряд ли есть основания говорить о замене внешних факторов развития внутренними: отбор в случае Гаузе не уменьшал, а увеличивал пластичность инфузорий.

Недавно появившаяся работа Беренданта (1939) содержит данные, говорящие против разрушения отбором ненужных органов. Отрезая на протяжении 70 поколений крылья у дрозофилы, автор затем исследовал строение грудных мышц, поддерживающих крылья. Оказалось, что в них не наблюдается никаких изменений (редукции). Этот результат дает возможность, как это и делается Берендантом, отрицать ламарковский принцип эволюции (в данном случае наследование результатов неупражнения органа). Однако данные Беренданта ни в какой степени не могут быть использованы против представлений о закреплении модификаций естественным отбором и разрушении отбором бесполезных приспособлений. Прежде всего искусственное уродство никак не может считаться приспособительной модификацией. Это уродство производилось на взрослых мухах (*imago*), и мы не знаем, какую роль грудные мышцы и те ткани, из которых они развивались в личиночной стадии, играли на остальных стадиях развития. Наконец, — что особенно важно, — способность к полету у дрозофилы в условиях лабораторных культур (в банках) теряет все свое приспособительное значение. Поэтому изменения мышц в культурах с обрезанными крыльями должны ити с такой же в точности быстротой, как и в контрольных культурах. И в опытах, и в контроле такого изменения не обнаружено, вероятно, вследствие наличия ряда других функций, исполняемых этими мышцами, а также наличия сложной коррелятивной системы в развитии различных мышц.

Этим исчерпывается пока еще очень небогая экспериментальная литература по вопросу о значении приспособительных модификаций в эволюционном вопросе.

IV. ПРОЦЕСС ЭВОЛЮЦИОННОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ И ФОРМЫ ОТБОРА ПРИ РАСПАДЕНИИ ВИДА НА РЯД ПОДВИДОВ И РАЗНОВИДНОСТЕЙ

1. Теоретические положения

Широко распространенный в природе вид, заселяющий огромные водные или сухопутные пространства, неизбежно распадается при этом на ряд популяций, более или менее изолированных друг от друга. Пока эта изоляция невелика и пока переселение и перемешивание особей из разных географических областей происходит достаточно интенсивно.

вид в целом сохраняет приспособления, позволяющие ему существовать при самых различных условиях жизни. Иначе говоря, такой вид должен быть пластичным, и все особи (в среднем, конечно) должны обладать способностью к образованию многочисленных широких и разнообразных адаптивных модификаций.

Говоря здесь о пластичности, мы должны снова иметь в виду, что нередко, особенно у высших животных, выживаемость в различных условиях достигается более сложными путями, чем непосредственное увеличение приспособительной изменчивости. Соотношения между организмом и средой по мере усложнения организации становятся все более и более сложными — вырабатываются приспособления, обеспечивающие автономность ряда процессов развития и ряда функций (вроде разобранного выше примера с теплокровными животными). Однако организм не „освобождается“ от среды, поскольку любой подобный регуляторный процесс, уменьшающий зависимость некоторых структур и их функций от внешних условий, становится возможным благодаря сложнейшей системе целесообразных адаптивных реакций. Адаптивные модификации не исчезают, но приобретают лишь иной, более сложный характер.

Отдельные индивиды широко расселенного, пластичного вида, теряющие способность к образованию адаптивных модификаций, рано или поздно погибают. Это вымирание может касаться иногда не данных менее пластичных особей, а их потомства, попадающего в самые различные условия существования.

Если климат или другие условия всего ареала, занятого таким видом, сдвигаются в том или другом направлении — вернее, если изменяются средние условия, характерные для данного ареала, — вид приспособляется в процессе отбора к новым колебаниям внешних условий.

Такой отбор будет отбором на пластичность, причем наличие адаптивных модификаций придает ему в ряде случаев характер косвенного отбора. Однако, поскольку условия на всем ареале распространения вида, изменяясь, остаются крайне непостоянными (хотя и в новых пределах колебаний), способность к образованию адаптивных модификаций сохранится в полной мере. Если какая-либо приспособительная модификация окажется наследственно закрепленной в процессе отбора, это будет означать лишь исчезновение ряда морфогенетических корреляций, обусловливавших возможность изменения органа в одном направлении, и возникновение новых корреляций, обеспечивающих образование новых целесообразных модификаций.

Понятно, что далеко не всегда такой естественный отбор будет означать замену внешних факторов развития внутренними. Вряд ли его можно назвать, согласно терминологии Лукина (1935) и Шмальгаузена (1939), „стабилизирующим“ отбором. В этом случае пластичность организма сохраняется, но сдвигается в сторону сдвига внешних условий. Однако, несмотря на отсутствие стабилизации, отбор на пластичность будет идти при этом иначе в случае наличия адаптивных модификаций — они изменят характер и „точки приложения“ отбора. Изменяться (в результате отбора) будут прежде всего менее целесообразно модифицированные органы — менее пластичные. Адаптивные модификации нередко будут показывать возможные направления дальнейшей эволюции, т. е. занимать, по Шмальгаузену (1938) и Гаузе (1939а), ведущее значение в процессе эволюции.

Поясним это небольшой схемой (рис. 3). Пусть при условиях *A* пластичный орган имеет структуру *a*, при условиях *B* — соответственно структуру *a₁*, причем изменение его строения носит приспособительный характер (адаптивная модификация). Колебания среды ограничивались

пределами $A-B$. Если условия среды изменились и с известного момента стали колебаться между B и B , то необходимо должен произойти отбор, приспособляющий организм к новым пределам колебаний условий. Структура пластичного органа a_1 достаточно соответствует условиям B , но данный орган обладал способностью приспособляться к условиям $A-B$, а не B . Выживать будут лишь те особи, у которых орган a_1 получит



Рис. 3. Схема закрепления адаптивной модификации путем отбора. 1) Соотношения между условиями существования (AB) и строением пластичного органа: a_1 — адаптивно модифицированный орган a ; 2) те же соотношения при частичном изменении условий существования: при условиях B орган a изменяется неадаптивно; 3) то же, после периода отбора: выработана способность образовать адаптивную модификацию при условиях B , разрушены морфогенетические корреляции, обеспечивавшие прежнее адаптивное строение a при не встречающихся теперь условиях A

Fig. 3. Diagram showing how an adaptive modification becomes fixed owing to selection. 1) Correlation between the life conditions (AB) and structure of a plastic organ: a_1 — adaptively modified organ a . 2) Same correlations under partially altered life conditions: Under the conditions B the organ a changes inadaptively. 3) Same after a period of selection: the ability to form an adaptive modification under the conditions B has already developed; the morphogenetic correlations which provided the former adaptive structure a under extinct conditions A are destroyed

способность под влиянием условий B изменяться, образуя новую структуру a_2 . Иными словами зависимость

условия среды:	A	B
структура органа:	a	a_1

заменится в процессе отбора зависимостью

условия среды:	B	B
структура органа:	a_1	a_2

более отвечающей новым пределам колебаний окружающих условий. Способность к развитию под влиянием условий A целесообразного строения a будет постепенно разрушаться в процессе косвенного отбора, если эти условия окажутся отошедшими в прошлое. Пластичность не уменьшится, но изменится. Адаптивная модификация a_1 может оказаться наследственно закрепленной, так как возвращение условий A не будет уже сопровождаться развитием целесообразной структуры a . Внешние факторы, тем не менее, сохранят все свое значение для развития органа a_1 .

В ряде случаев без разбивки вида на вполне изолированные популяции эволюционное изменение вида на разных частях ареала будет итти в разных направлениях. Я имею здесь в виду те нередкие случаи, когда, благодаря свободному, не ограниченному в своих размерах передвижению, отсутствию резко выраженных границ между популяциями в виде горных хребтов, рек, пустынь и т. д., создается своеобразная система непрерывной географической изменчивости. Подобные системы изменчивости наиболее хорошо изучены у птиц и насекомых (см., например, Арнольди, 1939). Отбор на разных участках обширной области обитания вида идет при этом различно, приспособляя особи в основном к тем местным условиям, в которых они находятся. Круг изменчивости экологических условий для каждого района уже, чем для всего вида, поэтому в процессе отбора пластичность вида в целом будет несколько уменьшаться, уменьшится и размах адаптивных модификаций. Это будет означать, иначе говоря, некоторую стабилизацию приспособлений, т. е. замену внешних факторов развития внутренними в результате косвенного отбора. Однако легкость проникновения особей из одного экологического района в другой будет одновременно задерживать этот процесс и усиливать значение адаптивных модификаций.

Непрерывную географическую изменчивость я рассматриваю как временный, преходящий этап на пути видообразования. Рано или поздно необходимость приспособления к определенному местному комплексу экологических условий приводит к разобщению вида, к разбивке его на отдельные более изолированные популяции. Начинается эволюционная дивергенция этих популяций — образуются экотипы, расы и разновидности, подвиды, а затем и новые виды.

Не разбирая здесь различных весьма многочисленных путей, которыми достигается изоляция (географическая, физиологическая, биологическая и т. д.), отмечу лишь, что при непрерывной географической изменчивости одним из наиболее вероятных путей является создание особых хромосомных механизмов, приводящих к нескрещиваемости (Малиновский, 1940). Этап непрерывной географической изменчивости, однако, может полностью выпасть при наличии естественных преград для передвижения или же при возникновении чисто биологической изоляции (несовпадение места и времени размножения и т. д.). В таких случаях отпадает необходимость и выработка хромосомных механизмов изоляции.

Способность к образованию адаптивных модификаций может резко увеличить изоляцию. Индивиды в одной экологической зоне приспособляются начиная с момента рождения к одним условиям, в другой — к другим. Благодаря этому нередко наблюдается резкое различие между двумя популяциями по скорости роста, морфологическим особенностям, времени и месту размножения, путем миграций (рыбы, птицы) и т. д. Все это вместе взятое легко может привести к нескрещиваемости двух даже близко друг от друга расположенных популяций (см. Кирпичников, 1933).

Отличия по климату, растительности, биоценозам и т. д. приводят к различным направлениям естественного отбора в разных географических областях. Это все более и более увеличивает изоляцию, причем быстроте расхождения способствует малая численность отдельных популяций. Интенсивность отбора и различия в его направлении увеличиваются в таких небольших популяциях. Увеличение это происходит благодаря усилинию случайных процессов колебания концентрации генов — процессов, известных теперь под несколько неудачным названием „генетико-автоматических процессов“ (Дубинин и Ромашов, 1932).

Рано или поздно вид оказывается разбитым на изолированные „экотипы“, „племена“, „расы“, „разновидности“ и т. д. Колебания условий теперь резко ограничиваются условиями, характерными для сравнительно небольшого района. Многочисленные адаптивные модификации становятся излишними. Так как условия отдельных разновидностей почти всегда отклоняются в сторону от средних условий родительского, не разбитого на отдельные изоляты вида, некоторые адаптивные модификации оказываются теперь наиболее обычным фенотипическим проявлением для данной разновидности.

При способление к ограниченным условиям существования вырабатывается, как и всякое приспособление, в процессе естественного отбора. Излишняя пластичность становится вредной, и под влиянием отбора разрушаются многие морфогенетические корреляции, обеспечивавшие эту пластичность. Наиболее пластичные органы, модифицированные в соответствии с условиями данной экологической области, изменяются менее других, т. е. происходит типичный косвенный отбор. Адаптивная модификация постепенно наследственно закрепляется, разрушаются излишние корреляционные механизмы. Если условия оказываются достаточно постоянными, это разрушение фактически означает замену внешних факторов развития данного органа внутренними. Происходит тот процесс, который положен Шмальгаузеном (1939) в основу представления о закреплении модификаций. Происходит настоящий „стабилизирующий“ отбор — разрушается возможность образования модификаций, излишних, а следовательно, вредных, и развитие органа становится менее зависимым от внешних условий.

Замена в данном случае модификаций мутациями является лишь внешним выражением того процесса косвенного отбора, который при этом происходит. Мутации вытесняют модификации не потому, что они вообще менее подвержены действию внешних условий. Это вытеснение происходит благодаря стабилизации внешних условий, делающей ненужной и вредной способность к модификационному изменению. В разобранных выше случаях, когда стабилизации условий не происходит, не наблюдается и стабилизирующего отбора, хотя косвенный отбор и закрепление модификаций могут происходить достаточно интенсивно.

Процесс замены модификаций более стойкими мутациями (по Шмальгаузену, „изменение генотипа под покровом неизмененного фенотипа“) является, несомненно, процессом морфологической эволюции. Нельзя стойкость понимать отвлеченно, она — лишь следствие изменения ряда органов, связанных морфогенетически и функционально с данным адаптивно модифицированным органом. Как и в случае сдвига пластичности, ограничение пластичности есть следствие косвенного отбора. Отбираются при этом лишь различные морфологические изменения: в одном случае сохраняющие и даже увеличивающие способность к образованию модификаций, в другом — ограничивающие эту способность и приводящие к усилению роли внутренних факторов развития.

Ограничение пластичности приводит к усилению роли прямого отбора, создающего стойкие, мало изменчивые приспособления. Чем менее подвержен орган внешним влияниям, тем чаще при изменении условий эволюция будет идти путем отбора мелких мутаций, непосредственно изменяющих данный орган.

Чтобы правильно оценить взаимоотношения прямого и косвенного отбора, нужно вновь напомнить, какую сложную систему корреляций представляет любой многоклеточный организм и насколько тесно переплетаются внутренние и внешние факторы во время развития. Развитие

всегда сопровождается множеством адаптивных реакций. Мы предполагаем поэтому, что почти при всяком прямом отборе происходит закрепление тех или иных модификационных признаков и, наоборот, всякий косвенный отбор совершается путем прямого изменения отбором некоторых органов. Прямой и косвенный отборы всегда переплетаются в очень сложных сочетаниях.

Чем более постоянны условия существования, чем более активно передвигаются животные в поисках наиболее оптимальных условий и чем менее, соответственно, они оказываются пластичными, тем слабее должен быть выражен косвенный отбор. Как уже отмечал Шмальгаузен (1939), при распадении вида на отдельные местные изолированные формы эти последние нередко, теряя пластичность, начинают приобретать узкую специализацию приспособлений, иногда приводящую впоследствии к вымиранию. Дивергенция идет все дальше и дальше, усиливаясь благодаря исчезновению отдельных промежуточных звеньев, пока какая-либо одна (или несколько) из дочерних форм не начнет вновь расширять ареал своего распространения, вытесняя постепенно остальные, оказавшиеся менее жизнеспособными. При таком расширении неизбежно должна увеличиваться пластичность — по Северцову (1939) и Шмальгаузену (1939), за счет „ароморфозов“ — резких коренных изменений организма, повышающих его общую жизнедеятельность и потому имеющих все шансы обеспечить победу в борьбе за существование. Мне кажется весьма вероятным путь, который предложен Шмальгаузеном для перехода от местных, приуроченных к определенному району, часто специализированных дочерних подвидов к вновь завоевающему широкие области пластичному виду, — путь ароморфоза. Однако этот вопрос ждет еще своего внимательного рассмотрения.

2. Экспериментальные материалы по вопросу о роли адаптивных модификаций в процессах дивергенции вида

Экспериментальное изучение процессов дивергенции вида проводилось рядом исследователей, одна из наиболее интересных работ в этом направлении — работа Гольдшмидта (1924—1934, 1935).

Не излагая многочисленных литературных данных, мы коснемся здесь очень кратко лишь некоторых наблюдений по внутренке, свой изменчивости сазана. Полностью эти наблюдения будут и ложены в отдельной статье.

1. Сазан, населяющий ряд пресноводных и полупресноводных водоемов Европы и Азии, принадлежит к числу легко приспособляющихся, пластичных видов. В течение последних лет проводятся работы по акклиматизации сазана в различных водоемах СССР. Эти работы почти всегда сопровождаются успехом: так, тапараванский сазан (Грузия) хорошо растет и размножается в прудах Ленинградской области, амурский сазан — в прудах Ленинградской, Московской и Курской областей, волжский — в Московской и Ленинградской областях и д. т. д. Эти районы резко отличаются как климатически, так и по хара у водоемов от мест естественного обитания сазана. Акклиматизационные работы, проводившиеся в ряде озер Сибири (Балхаш и др.), показали, насколько велики изменения в скорости роста и экстерьера, наблюдаемые при акклиматизации. Сазан приспособляется к необычным температурным условиям, количественно и качественно изменившемуся питанию, к новым условиям нереста и т. д. Такое модификационное приспособление по ряду признаков может быть установлено с очевидностью (питание и скорость

роста; время размножения; форма тела и т. д.), по некоторым признакам — предполагается. Так, при перевозке волжского и амурского сазанов в Московскую и Ленинградскую области изменяется строение плавников и жаберных лепестков, но не установлено, имеет ли это изменение приспособительный характер.

2. На примере сазана могут быть прослежены некоторые начальные моменты эволюционной дивергенции. Населяя реки и озера, принадлежащие к разным водным системам (Амур, Балхаш, Чу и Аму-Дарья, Волга и Урал, Дон, Днепр и т. п.), вид *Cyprinus carpio* оказывается разбитым на совершенно изолированные географические расы (разновидности). Изоляция достигается в этом случае благодаря наличию водоразделов между водоемами, т. е., иными словами, естественных преград для расселения. Количество таких изолятов очень велико, так как даже сазаны, населяющие реки, впадающие в один и тот же морской водоем, достаточно изолированы благодаря постоянству нерестовых миграций и их сравнительно небольшой протяженности. Так, волжский, уральский и куринский сазаны вполне изолированы друг от друга.

Вместе с тем одна из географических форм сазана, а именно сазан реки Волги, дает ряд полуизолированных рас, не разделяемых никакими естественными преградами. В дельте Волги мы имеем по меньшей мере 3 расы (ямный, ходовой и морской сазаны), имеющих свои определенные места для икрометания и нагула, размножающихся в различное время и т. д. Однако изоляция здесь далеко не полная, и смешение сазанов из различных рас происходит, повидимому, довольно часто. Дальше, вверх по Волге сазан встречается повсеместно до Горького и даже выше; при этом в ряде районов образуются свои полуизолированные расы (ахтубинский, сталинградский, саратовский сазан и некоторые другие). Частичная изоляция здесь неизбежна, так как сазан заселяет Волгу на протяжении многих сотен километров, а мигрирует лишь на небольшое расстояние. Условия дельты и условия нижнего течения Волги (Саратов) резко отличаются друг от друга; однако сазаны из этих двух районов очень близки по своим морфологическим признакам. Это становится понятным, если учесть, что изоляция различных локальных форм волжского сазана является далеко не полной и результаты отбора, идущего в различных направлениях, частично уничтожаются перемещиванием.

Как фактор, усиливающий изоляцию отдельных волжских форм сазана, следует отметить модификационное приспособление к определенным условиям развития, характерным для каждого района. Любопытно, что это выражается иногда в виде стадности передвижения: молодь и производители двигаются очень часто большими группами (косяками), особенно до и после нереста. По ряду наблюдений, на места нереста стадо производителей ведут часто наиболее крупные, старые сазаны, и это обеспечивает сохранение нерестилищ за одной и той же локальной формой сазана. Значение такого постоянства в передвижениях и местах размножения для процессов внутривидовой дивергенции птиц отмечалось ранее Промптовым (1934).

3. Сравнение различных сазанов (волжского, донского, татарапаванского и амурского) до и после акклиматизации, а также сравнение их друг с другом при ~~изоливании~~ в одинаковых условиях позволили установить, насколько велика доля модификационной изменчивости в систематической характеристике сазана. По очень многим признакам, географически изолированные расы сазана отличаются друг от друга в наследственном отношении. Сюда следует отнести такие, казалось бы, изменчивые признаки, как скорость роста, экстерьер, жирность (процент-

ное содержание жира), устойчивость к низким температурам и т. д., не говоря уже о менее изменчивых „счетных“ признаках — числе чешуй, строении плавников, числе жаберных тычинок и других. Однако по многим из этих же признаков установлен их частичный модификационный характер. Если по „счетным“ признакам модификации оказались сравнительно небольшими, то в отношении скорости роста и экстерьера они выявились крайне резко. Поразительный пример в этом отношении представляет амурский сазан. При его изучении на Амуре была установлена сильно замедленная скорость роста. Акклиматизация амурского сазана в Курской и Московской областях, а также в Ленинградской области сопровождалась резким увеличением скорости роста; рост амурского сазана оказался значительно более быстрым, чем рост всех остальных испытывавшихся в тех же условиях сазанов.

Резкие модификации были обнаружены у многих рас сазана также по форме тела (например, тапараванский сазан) и количеству жира.

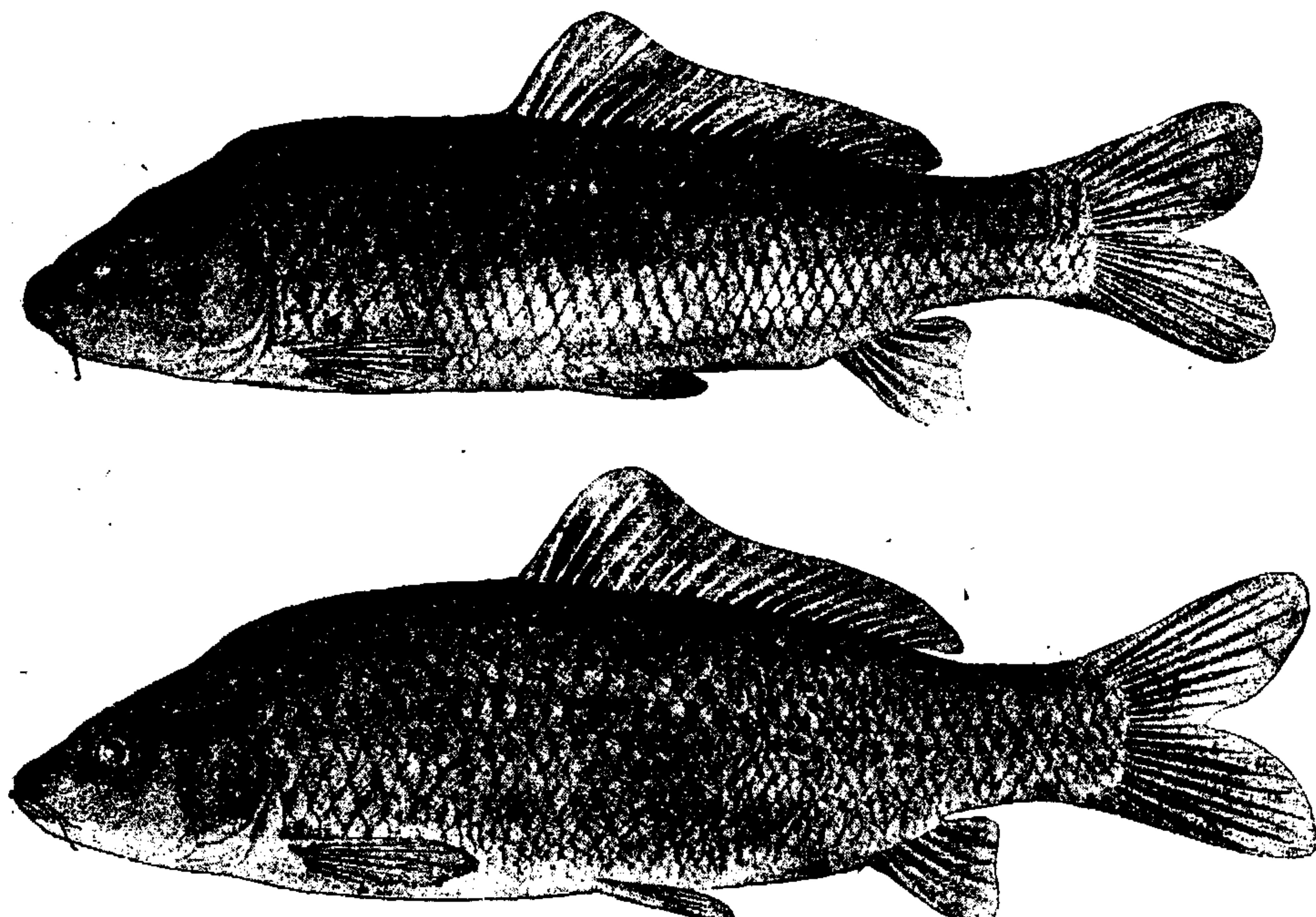


Рис. 4. Тапараванский сазан: наверху — привезенный во взрослом состоянии в Ленинградскую область и акклиматизировавшийся там в течение 7 лет, внизу — выращенный на Никольском заводе (F_1). Размеры и вес одинаковы

Fig. 4. The Taparavan wild carp (sazan): Above — imported in adult state to the Leningrad district and acclimatized there in the course of 7 years. Below — bred in the Nikolski fishery (F_1). Size and weight are the same

4. Изучение сазана в процессах акклиматизации позволяет установить, что приспособление к новым условиям (адаптивная модификация) охватывает всегда целый комплекс признаков. Изменяется скорость роста и, соответственно, экстерьер. Изменяется время наступления половой зрелости, приурочиваясь к новым срокам. Изменяется характер ряда морфологических признаков, в отношении которых не всегда удается установить их приспособительное значение. Изменяется, таким образом, весь организм в целом. Это изменение прежде всего — изменение развития: изменившийся темп роста отражается на развитии очень

многих органов сазана и в первую очередь на процессах созревания половых желез и на соотношении размеров отдельных органов и частей тела. Достаточно взглянуть на рисунки тапараванских сазанов до и после (F_1) акклиматизации, чтобы понять, насколько велики подобные изменения (рис. 4).

Но, что чрезвычайно важно, в новых условиях приспособление не является совершенным. Тот же тапараванский сазан в Ленинградской области значительно отстает по жизнеспособности от местных форм, так же как и волжский — в Московской области. Падение жизнеспособности объясняется наличием ряда мало пластичных приспособлений, выработанных в естественных местах обитания и различных у различных географических форм. Так, волжский сазан дельты Волги в возрасте 1—4 месяцев живет в воде сравнительно высокой температуры (до 35°), а тапараванский — при низких температурах. Соответственно этому мальки волжского сазана в центральной части СССР хорошо переносят июльскую жару, но значительно хуже нередкие летние похолодания; мальки тапараванского сазана, наоборот, к июльским высоким температурам оказываются неприспособленными, зато лучше переносят похолодание. Понижение жизнеспособности у перевезенных форм наблюдается на различных стадиях развития, начиная от икры и кончая половозрелыми экземплярами, но иногда характерно только для некоторых стадий.

Так или иначе, при изменении условий наблюдается индивидуальное приспособление к новым условиям, охватывающее весь организм в целом; но это приспособление несовершенно, необходима „доделка“ в процессе дальнейшего естественного отбора. Адаптивные модификации по ряду признаков могут быть достаточно хорошими, но далеко не по всем. Отбор, безусловно, пойдет прежде всего по самым „узким местам“, изменения наименее пластичные и наиболее резко отражающиеся на жизнеспособности структуры. Одним из очень широко изменчивых признаков является форма тела сазана. Однако мы знаем из исследований разных рас сазана, что по форме тела есть и наследственные различия между расами — различия, возникшие, как мы предполагаем, благодаря наследственному закреплению адаптивных модификаций в процессе естественного отбора (косвенному отбору).

5. Вид *Cyprinus carpio* L. разделяется на два географически изолированных подвида (европейский и восточноазиатский). Это разделение, по ряду соображений, произошло очень давно. Мы предполагаем, что общий предок обоих подвидов населял определенную область евразийского материка и был разделен впоследствии на две географически изолированные формы. Изоляция способствовала их дивергенции, причем каждый из дочерних подвидов постепенно занимал определенные водоемы, в свою очередь разбиваясь на новые расы. Это последнее разделение происходило сравнительно не так давно, и учитывая половой цикл сазана (не менее 3 лет), мы можем считать современные расы сазана сравнительно молодыми дочерними формами.

Во всех процессах дивергенции внутри вида *Cyprinus carpio* приспособление к определенным, местным условиям проходило при наличии широких и целостных адаптивных модификаций. Это приспособление должно было идти при немалом участии косвенного отбора. Однако изоляция и разделение неизбежно сопровождались некоторым уменьшением пластичности, и, как мы видим в настоящее время, у отдельных рас это уменьшение пошло значительно дальше, чем у других. Мы предполагаем, что предок современных сазанов, расселяясь на больших пространствах, должен был обладать очень широкой адаптивной пластичностью, созданной ранее естественным отбором. Эта пластичность,

несомненно, теперь меньше, но еще далеко не утеряна современным сазаном.

На этом мы закончим рассмотрение экспериментальных материалов по сазану. Остается рассмотреть приложимость наших выводов к другим видам рыб, к другим группам животных, а также и растений. Основное возражение, которое делалось против такой приложимости, — широкая пластичность, крайняя изменчивость сазана, не характерная для очень многих других видов животного и растительного мира. Не разбирая подробно этого вопроса, отметим лишь, что такое возражение было бы справедливо, если бы мы рассматривали широкую пластичность вида как редкое и крайнее отклонение в ходе эволюционного процесса. На самом деле эволюция любых существ на известных этапах связана с наличием такой пластичности, она необходима при завоевании видом нового, обширного ареала распространения.

V. РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА И ВОПРОС О ЗНАЧЕНИИ ОПРЕДЕЛЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ (В СМЫСЛЕ ДАРВИНА) В ЭВОЛЮЦИИ

В зависимости от окружающей среды и степени пластичности различных органов, а также характера взаимосвязей внутри организма — всевозможных морфогенетических и функциональных корреляций — естественный отбор может принимать самые различные формы. Эволюционное изменение может происходить путем прямого изменения (благодаря мутации) самого органа и преимущественного выживания особей с этим изменением. Эволюционное изменение нередко происходит и путем косвенного отбора. Орган при этом изменяется сначала благодаря адаптивной модификации, а затем она оказывается закрепленной. Закрепление будет результатом выживания особей с измененным строением других органов, тесно связанных с модифицированным, результатом разрушения отбором старых и возникновения новых корреляций внутри организма.

В случае если колебания условий уменьшаются — отбор уменьшает способность к образованию адаптивных модификаций, и происходит замена некоторых внешних факторов развития внутренними. Именно в этом случае, особенно при резком ограничении условий существования, косвенный отбор должен наблюдаться в наиболее ясной и чистой форме. Во всех остальных случаях его будет очень трудно отделить от непосредственного изменения строения в процессе прямого отбора.

Если условия существования не становятся более однородными, но лишь сдвигаются в ту или другую сторону, идет отбор на пластичность, также сопровождающийся нередко косвенным отбором. Сдвигается кривая приспособленности к определенным факторам внешней среды; этот сдвиг определяется прежде всего эволюцией наименее пластичных органов, ограничивающих жизнеспособность в измененных условиях. Быть может, именно это эволюционное изменение наименее пластичных, но нередко очень существенных органов приводит иногда к ароморфозу, следствием которого, по Шмальгаузену, является резкое расширение круга возможных адаптивных модификаций и расширение тем самым приспособительных возможностей вида.

Но какие бы формы ни принимал естественный отбор, он почти всегда, на всех этапах эволюции, будет сочетать в себе элементы прямого и косвенного отбора. Признавая ведущее значение внутренних факторов развития организма, мы должны помнить, что оно выражается

прежде всего в непрерывном и специфическом, целесообразном реагировании организма на внешние воздействия. Без приспособительных реакций на всех стадиях развития жизнь была бы невозможна. Все эти реакции, в том числе и ясные адаптивные модификации, резко влияют на течение естественного отбора. Невозможно подобрать примеры организмов, полностью лишенных модификационной приспособляемости к изменяющимся условиям, а потому при всяком изменении условий естественный отбор будет идти сложными путями, в той или иной степени будет происходить косвенный отбор.

Определенная изменчивость, таким образом, оказывается имеющей огромное значение в процессе эволюции — значение, которое трудно переоценить. Отбор мутаций — „неопределенных изменений“ — отбор, создающий всю целесообразность приспособлений животного и растительного мира, — этот отбор всегда зависит от целесообразной определенной изменчивости, характерной для данного вида и созданной предшествующим естественным отбором.

Ненаследственные изменения, носящие адаптивный характер, становятся, благодаря отбору, нередко наследственными. Наоборот, приспособление стойкое, обусловленное внутренними факторами, т. е. наследственно-определенное, может стать зависящим в своем строении от ряда внешних факторов при увеличении пластичности вида. Такой процесс, обратный „закреплению“ модификаций, безусловно, может происходить в случае уменьшения стабильности условий, при интенсивном отборе на пластичность. Увеличение колеблемости условий среды сопутствует часто расселению и увеличению численности вида. Однако это расселение не обязательно связано со вторичной выработкой модификаций по органам, ставшим ранее в результате отбора более устойчивыми. Пластичность может увеличиваться за счет образования совершенно новых корреляционных систем, обеспечивающих изменчивость ряда новых, ранее бывших стабильными органов. Такие корреляционные системы могут совершенствовать регуляторные процессы в организме, как бы „освобождающие“ ряд органов от внешних воздействий, фактически же только усложняющие зависимости между организмом и средой. Все эти процессы изучены пока очень слабо, но нужно думать, что уменьшение стабильности приспособлений происходит значительно реже наследственного закрепления модификаций путем отбора.

Таким образом, разрыв в оценке роли наследственной и ненаследственной изменчивости в эволюции постепенно заполняется. В эволюционном процессе большое значение имеет и тот, и другой вид изменчивости. Будучи тесно связанными друг с другом как в индивидуальном развитии, так и в эволюции, эти два вида изменчивости сохраняют, однако, свою специфику. Наследственные изменения связаны с изменением структуры половых клеток и в основном случаи, т. е. неопределенны по своему возникновению и действию¹.

В них нет ничего целесообразного, ибо целесообразность, приспособленность может быть только результатом действия естественного отбора. Естественный отбор, будучи тесно связанным с характером и величиной адаптивных ненаследственных изменений организма, возникающих под прямым воздействием внешней среды, является во всех случаях отбором мутационных неопределенных изменений, происходящих в основном в хромосомах половых клеток и отражающихся на разных стадиях

¹ Мы не будем здесь касаться проблемы получения „направленных“ наследственных изменений, частично разрешенной в настоящее время (получение полиплоидов). В природных условиях в подавляющем большинстве случаев наследственные изменения носят бесспорный неопределенный характер.

индивидуального развития особи. Однако в процессе отбора сохраняются такие наследственные изменения, которые увеличивают слаженность, целостность функций организма, нередко увеличивая его приспособляемость к вечно колеблющимся условиям среды. Поэтому созданные отбором ненаследственные определенные изменения (способность к их возникновению) нередко оказываются целесообразными — адаптивными. Подобные приспособительные модификации, всегда не вполне совершенные, совершаются в процессе дальнейшего естественного отбора. Определенная изменчивость включается в эволюционный процесс, изменяя течение естественного отбора и облегчая выработку сложнейших приспособлений к новым условиям.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Ариольд К. В., 1939, К вопросу о непрерывной географической изменчивости в ее общем и таксономическом значении, *Зоолог. журн.*, том XVIII, вып. 4.
2. Baldwin J. N., 1902, *Development and Evolution*, New York.
3. Baur E., 1911, *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*, Berlin.
4. Behrendt R., 1939, Untersuchung über die Wirkungen erblichen und nichterblichen Fehlens bzw. Nichtgebrauches der Flügel auf die Flügelmuskulatur von *Drosophila melanogaster*, *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 152, H. 2.
5. Buschkiel A. L., 1938, Grenzen der Vererblichkeit von Karpeneigenschaften, *Ztschr. f. Fischerei*, Bd. 36, H. 1.
6. Harms J. W., 1934, *Wänderungen der Artgefügen*, Leipzig.
7. Гаузе Г. Ф., 1939а, Естественный отбор у животных, *Зоолог. журн.*, том XVIII, вып. 4.
8. Гаузе Г. Ф. 1939б, Исследования по естественному отбору у простейших, I, *Зоолог. журн.*, том XVIII, вып. 4.
9. Гаузе Г. Ф. и Сарагдова Н. П., 1939, Исследования по естественному отбору у простейших, II, *Зоолог. журн.*, том XVIII, вып. 4.
10. Goldschmidt R., 1924—1934, *Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation*, I—VII, *Roux Arch. f. Ent. Mech.*, Bände 101, 116, 126, 130.
11. Goldschmidt R., 1935, *Geographische Variation und Artbildung. Die Naturwissenschaften*.
12. Головинская К. А., 1938, Плейотропия генов у карпа. (Диссертация, не опубликовано.)
13. Дарвин Ч., 1939, Сочинения, т. III, изд. Акад. Наук СССР.
14. Dobzhansky T., 1937, *Genetics and the origin of species*, New York.
15. Дубинин Н. П., 1932, Основные проблемы генетики, *Биолог. журн.*, том I, вып. 1—2.
16. Дубинин Н. П. и Ромашов Д. Д., 1932, Генетическое строение вида и его эволюция. *Биолог. журн.*, том I, вып. 5—6.
17. Камшилов М. М., 1935, Отбор в различных условиях проявления признака, *Биолог. журн.*, том IV, вып. 6.
18. Камшилов М. М., 1939, Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий, *Докл. Акад. Наук*, том XXIII, № 4.
19. Кирпичников В. С., 1933, К вопросу об образовании рас у рыб, *Биолог. журн.*, том II, вып. 6.
20. Кирпичников В. С., 1935, Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора (гипотеза о косвенном отборе), *Биолог. журн.*, том IV, вып. 5.
21. Кирпичников В. С., 1937, Основные гены чешуи у карпа, *Биолог. журн.*, том VI, вып. 3.
22. Кирпичников В. С. (рукопись), Экспериментальная систематика сазана.
23. Кирпичников В. С. и Балкашина Е. И., 1935—1936, Материалы по генетике и селекции карпа, I, *Зоолог. журн.*, том XIV, вып. 1; II, *Биолог. журн.*, том V, вып. 2.
24. Крушинский Л. В., Зародышевое сходство в свете закономерностей индивидуального развития организма, *Усп. совр. биол.*, том II, вып. 2.
25. Лукин Е. И., 1935, Проблема географической изменчивости организмов, *Учен. зап. Харьк. ун-та*, кн. 2—3.
26. Лукин Е. И., 1936, О параллелизме наследственной и ненаследственной изменчивости, *Учен. зап. Харьк. ун-та*, кн. 6—7.

27. Лукин Е. И., 1939, Дарвинизм и проблема закономерных географических изменений организмов, Усп. совр. биолог., том II, вып. 2.

28. Лысенко Т. Д., 1938, Переделка природы растений, Москва.

29. Максимов Н. А., 1926, Физиологические основы засухоустойчивости растений, Ленинград.

30. Малиновский А. А., 1939, Роль генетических и феногенетических явлений в эволюции вида, Изв. Акад. Наук СССР, сер. биолог., № 4.

31. Малиновский А. А., 1940, (в печати). Роль хромосомных инверсий в эволюции популяций.

32. Машковцев А. А., 1936, Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбрионального развития в онтогенезе и филогенезе, Изв. Акад. Наук СССР, Сер. биолог., № 5.

33. Morgan L., 1896, *Habit and Instinct*, London.

34. Муротов Г. Д., 1939, Физиологические мутации и динамика генного состава популяций, Докл. Акад. Наук, том XXIV, № 5.

35. Plate L., 1935, Ueber Erklärung der Parallelformen von Somatien und Mutationen, *Ztschr. f. ind. Ab. Vererb. Lehre*, Bd. 68.

36. Поляков И. М., 1937, Ламарк и ламаркизм, Ламарк, Философия зоологии, т. II.

37. Промтров А. Н., 1934, Эволюционное значение миграций птиц, *Зоолог. журн.* том XIII, № 4.

38. Рокидский П. Ф., 1939, Влияние гомо- и гетеровигготности на количественные признаки, Докл. Акад. Наук, том XXIV, № 2.

39. Северцов А. Н., 1939, Морфологические закономерности эволюции, Изд. Акад. Наук СССР.

40. Teilung A., 1930, *Die Entstehung der Kulturpflanzen*, München.

41. Turesson G., 1922, The species and the varieties as ecological units, *Hereditas*, vol. 3.

42. Fischer R. A., 1932, *The genetical theory of natural selection*, Oxford.

43. Шмальгаузен И. И., 1938, Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, Изд. Акад. Наук СССР.

44. Шмальгаузен И. И., 1939, Пути и закономерности эволюционного процесса, Изд. Акад. Наук СССР.

THE SIGNIFICANCE OF ADAPTIVE MODIFICATIONS FOR THE PROCESS OF EVOLUTION

by V. S. KIRPICHNIKOV

The Institute of Experimental Biology, Moscow

(Received January 7, 1940)

Summary

1. Darwin's theory of natural selection completely explains the origin of expedient adaptations of organisms and considers them as a result of common, casual processes which occur in nature. Nevertheless Darwin attached some importance to the direct action of altered conditions calling forth in the live beings direct changes. Owing to the fact that the principle of hereditary transmission of acquired characters has been subsequently disproved by numerous investigations of a great number of biologists, the question concerning the significance of direct changes either remained open or was given a negative reply.

And it is but recently that the modifying variability possessing sometimes the character of adaptive modifications begins to play an important rôle in the concepts of many students of evolution.

2. The analysis of the significance of adaptive modifications shows that in the course of evolution modifications are substituted by similar mutations, i. e., the modifications become "stabilised" in a peculiar way. Such stabilisation has nothing in common with the Lamarck's principle of inheritance of acquired characters; it is due only to natural selection. Similar

considerations can also be found in the papers by L. Morgan (1898) and J. Baldwin (1902) though the mechanism of the stabilisation of adaptive modifications during the course of selection was analysed more extensively by Kirpichnikov (1935), Lukin (1935, 1936, 1939) and especially by Schmalhausen (1938, 1939). Many students adhere to the opinion just stated (Muretov, 1939; Gause, 1939, and others) and endeavour to carry out the necessary experiments (Gause, 1939; Gause and Smaragdowa, 1939; Kamshiloff, 1939). As the process of the stabilisation of modifications is understood differently by various authors it becomes all the more important to try and find the factors and regularities underlying the above process.

3. The faculty of animals and plants to adapt themselves to varying conditions of existence (the ability for adaptive reactions) during the course of their ontogenesis is created by natural selection. Viability always largely depends on the expedience of the reaction to environmental influences. Any function of an organism is the manifestation of this faculty of adaptive reactions. Plasticity is not always linked with an increase of variability: often the adaptive reaction is represented by regulatory mechanisms (e. g., thermoregulation), which secure, under varying conditions, a certain stability of the organs and their function; however, any regulatory mechanism can be formed only as the result of adaptive variation of a number of organs and whole systems of organs. In this case the dependence of the organism on the environment does not decrease but merely becomes only more complicated.

Among the adaptive reactions, indispensable to the life processes and constantly created by natural selection, typical adaptive modifications are also present.

Considering the adaptive modifications as a particular case of the reactive capacity of live beings, we imply under this term definite and more or less steady morphological changes of the organism which occur in response to altering conditions and are beyond doubt of an adaptive character.

Since the ability to form adaptive modifications appears in the course of selection the extent of adaptive modifications is generally linked with the range of variation of the conditions of existence.

4. Every adaptive modification is imperfect: the adaptation of the organism to altered conditions of existence is always less perfect in spite of the fact that its ability for adaptive modifications is set at work.

The decrease of viability following the change in the conditions is due to the fact that owing to selection the organism becomes most strictly adapted to the commonest conditions of existence whereby the selection attains maximum intensity.

The imperfection of the adaptive modifications is obvious in that the structure of a number of organs does not conform to their function under the altered conditions; many excessive correlative mechanisms which were essential to the normal activity and development of the organism under the former common conditions are found under altered conditions; finally when new correlative mechanisms required under new conditions do not act in sufficient harmony. When the environment becomes altered some organs undergo adaptive modifications these changes being more expedient than those of some other organs. In other words the organism possesses more or less plastic organs.

5. Owing to the reduced viability of any organism which has become adaptively modified alteration of the conditions must call forth selection. The better a structure of a modified organ corresponds to the new condi-

tions the lesser it will be subject to changes in the course of the selection. The maximal intensity of selection will be observed with regard to organs which have become modified most imperfectly (from the point of view of expediency). Such a selection which is undoubtedly of a very serious character will in the first place alter the structure of the least plastic formations destroying the superfluous correlative connections and improving the new correlations which have become necessary under the altered conditions. The destruction of the superfluous mechanisms of correlation is considered by us the direct result of the pleiotropic action of some genes which accumulate as a result of renewed selection and the deleterious effect of various useless organs and correlations which prevent the formation of other adaptations and adaptative mechanisms.

If the more or less constant structure of the organ modified most expeditiously is preserved, the structure of a number of organs connected with it in development and function as well as the character of many correlative interrelations must be subject to changes in the course of natural selection.

The direct result of such selection, which we call indirect selection is the stabilisation of modifications. The adaptive modification becomes connected with the new, altered structures within the organism to such an extent, that any return of the former conditions (which now have become rare) will be unable to call forth the restoration of the former structure of the variable organ in question. The process of fixation of modifications is connected in the first place with the disintegration of needless „antiquated“ mechanisms of reaction which have lost their significance and is certainly carried out by means of natural selection exclusively.

6. The trend of such a stabilisation of modifications which resembles in appearance the inheritance of acquired characters, depends in the first place on the change of the conditions of existence.

If these conditions become more steady, less variable the fixation of modifications represents a mere substitution of the modifications with mutations (in the course of selection) since the modifying variability becomes superfluous and harmful. The external factors of development of the given organ are substituted with internal factors: this is the case of what is called by Schmalhausen (1939) the stabilising selection. Such a stabilisation of adaptations which firstly depend strongly on the conditions of existence must occur every time when the species segregates into a number of isolated and semi-isolated populations (ecotypes, races, varieties, nations, etc.).

If the variations of the life conditions do not become reduced but are shifted in a certain direction the fixation of the adaptive modifications signifies only the destruction of some correlative interrelations and the formation (or improvement) of some new correlative interrelations which substitute the old ones. As a result the „norm of the reaction“ of the given organ becomes shifted, but this displacement does not involve any change in extent of the general modifying variability of the organism. The ability to form adaptive modifications is retained to its full extent but becomes shifted in the direction of the displacement of the external conditions.

In both cases owing to the dissimilar ability of different organs for the adaptive reaction the course of selection is somewhat unusual. Reaching its maximal intensity with regard to the structures, whose variation is the least expedient and destroying the superfluous mechanisms of correlation, selection is in reality of an indirect nature.

The factors responsible for the process of formation of the adaptively modified organ while being changed during the process of selection modify the dependence between the given organ and the life conditions; thus the modification becomes fixed.

7. Both the direct change which occurs during the process of direct selection and that resulting from indirect selection are common manifestations of natural selection.

Any direct selection alters the correlations within the organism, destroying all the superfluous antiquated connections, thus acting indirectly on a whole number of organs. Any kind of indirect selection alters by modifying the course of direct selection some imperfect formations whose plasticity is low. The ratio between these two forms of natural selection depends on the amplitude of the reactive capacity of the organism, including the amplitude and degree of perfection of the adaptive modifications.

8. Thus the adaptive modifications play an important and sometimes even a leading rôle in the process of evolution. Owing to the incessant change of the conditions the organism develops the ability to form a system of adaptive modifications; in virtue of this adaptation to the medium is often divided into two stages.

During the first stage selection creates a „definite” variability of an adaptive character owing to which both animals and plants can exist under varying, unstable conditions of the environment. During the second stage, when the conditions become changed the corresponding adaptive modifications are improved, become fixed and sometimes are substituted owing to natural selection with similar mutations. The process of formation of adaptations to the new conditions of the environment is facilitated because they were partially formed in the preceding periods of life of the species in the form of adaptive modifications. Later on the „definite” variability created by selection alters fundamentally the process of selection and plays an important rôle in the evolution of the species.

9. Owing to the peculiar action of natural selection in evolution a process can take place which simulates the Lamarckian „inheritance of acquired characters” but has nothing in common with it. The above process is based on the selection of casual non oriented changes of the genotype which under the condition of integrity of the structure and function of the organism and in the presence of numerous adaptive reactions can lead to the fixation of the most perfect modifications.
