



ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ НЕНАСЛЕДСТВЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ И ИХ ЭВОЛЮЦИОННАЯ СУДЬБА

Е. И. ЛУКИН

В последние годы в советской биологической литературе возрос интерес к ненаследственным приспособительным изменениям организмов. Одновременно привлекли внимание ботаников и зоологов факты сходства ненаследственных и наследственных изменений организмов и обсуждался вопрос о причинах замены в процессе эволюции первых последними. В появившихся в связи с этим работах (среди них особое значение имеют книги И. И. Шмальгаузена «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» и «Пути и закономерности эволюционного процесса», а также ряд статей того же автора) были затронуты и в той или иной степени выяснены различные моменты указанных проблем. Были предприняты также интересные экспериментальные исследования этих вопросов. Мы имеем в виду работы Г. Ф. Гаузе и его сотрудницы Н. П. Смарагдовой о естественном отборе у простейших (1939, 1940). Таким образом, разрешение этих весьма важных моментов механизма органической эволюции идет успешно. Оно показывает справедливость основных положений дарвинизма и дает новый материал для более углубленной критики ламаркизма и автогенеза.

В то же время, как нам кажется, следует отметить, что рассмотрение упомянутых выше проблем было несколько сужено (в том числе и в предшествующих работах автора этой статьи), так как из поля зрения выпал целый ряд ненаследственных изменений, имеющих важное значение для организмов. Вследствие этого творческая роль среды в развитии и эволюции организма могла быть не оценена в должной степени, а значение относительной автономизации биологических процессов от внешних факторов, наоборот, преувеличено. В связи с этим мы ставим в настоящей статье такие задачи:

1. Расширить рассмотрение приспособительных ненаследственных изменений организмов и попытаться дать классификацию таковых.

2. Выяснить на основании этого обзора, какие из ненаследственных приспособительных изменений чаще подлежат замене в процессе эволюции наследственными изменениями и, наоборот, в каких случаях выгоднее сохранение более зависимых от среды изменений организмов. При этом мы еще раз коснемся поставленного в наших прежних работах вопроса о причинах указанной замены и вкратце обсудим соображения других авторов, изложенные в ряде недавно опубликованных статей.

Прежде чем перейти к разрешению поставленных задач, вкратце рассмотрим сущность различий между ненаследственными и наследственными изменениями организмов. Наиболее четкие характеристики

этих отличий были недавно даны И. И. Шмальгаузен (1938, 1940а), напомнившим, что нельзя говорить о ненаследственных и наследственных признаках, ибо любой признак «определяется в своем развитии наследственной основой данной особи, характеризующейся своими специфическими формами реагирования» (Шмальгаузен, 1940а, стр. 509). Речь может идти лишь о ненаследственных и наследственных изменениях признаков. Первые — «определяются различиями во внешних формах развития» (там же, стр. 510), вторые — «возникают в результате изменения наследственной базы развития, т. е. генотипа, или, другими словами, в результате изменения во внутренних факторах развития» (Шмальгаузен, 1938, стр. 65—66).

В моей книге «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (1940), в главе о проблеме параллелизма ненаследственных и наследственных изменений,¹ я тоже остановился вкратце на сущности разбираемых отличий. Подчеркивая, что «каждый признак развивается в результате взаимодействия... наследственных задатков и... определенных внешних условий, я в то же время считал нужным указать, что при замене ненаследственных изменений аналогичными наследственными возрастает автономность действия генотипа и уменьшается специфичность влияния среды на формирование признака» (Лукин, 1940, стр. 263—264). Конечно, в данном случае речь шла лишь об относительной автономизации развития признаков от окружающей среды, а не о полной изоляции от последней, ибо никакое развитие без участия внешних факторов невозможно. Но возрастание автономности развития признаков организма при замене модификаций аналогичными мутациями является несомненным фактом и весьма важно для понимания причин замены и роли ненаследственных и наследственных изменений в эволюции организмов. Значение относительной независимости развития признаков выясняется также в одной из последних статей И. И. Шмальгаузена (1940а), который в числе прочих типов индивидуального развития устанавливает тип «автономного развития и мономорфизма». Таким образом, несомненно, что для понимания хода эволюционного процесса необходимо учитывать специфичность различий между ненаследственными и наследственными изменениями организмов.²

КРАТКИЙ ОБЗОР ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ НЕНАСЛЕДСТВЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ОРГАНИЗМОВ

С самого появления живых существ на земле окружающая среда оказывала на них разнообразное влияние. Постепенно, в течение длительного эволюционного процесса, проходившего под действием естественного отбора, организмы приобрели (и приобретают в настоящее время) способность реагировать на влияние внешней среды образованием различных изменений, являющихся выгодными для них. Подобные изменения возникают на разных стадиях онтогенеза каждого организма в результате прямых или косвенных воздействий на организмы внешних факторов.

Разнообразные ненаследственные изменения, выгодные для организмов, можно, повидимому, разделить на три основных группы:

¹ Книга была сдана в печать в 1938 г., и названная глава была написана ранее выхода в свет книги И. И. Шмальгаузена «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии».

² В то же время следует подчеркнуть, что для выяснения сущности эволюционного процесса будет иметь огромное значение разрешение проблемы связи между ненаследственными и наследственными изменениями, т. е. установление того, каким образом физиологические изменения в организме обуславливают изменение генотипа.

I. Изменения организмов, приспособительные по отношению к тем факторам среды, которые их вызвали. К этой группе относятся многочисленные адаптивные модификации, в том числе и различные сезонные изменения организмов.

II. Изменения организмов, не приспособительные к вызвавшим их факторам, но являющиеся важными звеньями онтогенеза и необходимые для целесообразного (в определенных условиях) развития всего организма. Имеются в виду изменения в процессе онтогенеза организмов, формирующиеся под влиянием определенных внешних факторов, в первую очередь — периодически изменяющих свое действие. Эти изменения обеспечивают наступление тех или иных этапов и окончание развития в сроки, наиболее выгодные в интересах вида в целом (например, стадии развития растений, установленные Лысенко, некоторые виды диапауз и др.).

III. Изменения, возникающие в результате корреляций с предыдущими изменениями и необходимые для нормального развития всего организма. В отличие от изменений двух предыдущих групп изменений, возникающих в результате прямого влияния среды на организмы, эти изменения являются продуктами косвенного влияния внешних факторов на организмы.

Само собой разумеется, что приведенная классификация является до известной степени искусственной, так как далеко не во всех случаях можно отнести какое-нибудь изменение только к одной группе. Так, например, вполне возможно существование таких изменений, которые являются приспособлениями к вызвавшим их внешним факторам и в то же время необходимы для целесообразного развития всего организма. Не легко также провести резкую грань между изменениями, обязанными своим развитием прямому влиянию среды, и изменениями, возникающими в результате косвенного влияния внешних факторов на организмы. Тем не менее, мы считаем полезным выделение указанных групп изменений, так как в типичных случаях они отличны друг от друга и эволюционная судьба их не сходна.

Следует еще отметить, что к ненаследственным изменениям организмов примыкают различные обратимые физиологические реакции растений и животных на внешние воздействия, не сопровождающиеся длительными морфологическими изменениями. Однако рассматривать их здесь мы не будем, хотя, быть может, для полного уяснения роли среды в эволюции организмов нужно было бы и указанные изменения рассматривать вместе с другими ненаследственными приспособительными изменениями организмов (см. весьма дельные замечания по аналогичному вопросу в статье В. И. Кремянского, 1940). Также мы оставляем без рассмотрения неадаптивные изменения организмов, возникающие вследствие влияния внешней среды на процессы индивидуального развития.

Перейдем теперь к рассмотрению изменений каждой из трех установленных выше групп.

I. Изменения организмов, приспособительные по отношению к тем факторам, которые их вызвали (модификации s. str.)

Эти изменения затрагивают самые разнообразные признаки организмов. Существование их было известно, конечно, очень давно. Однако до последнего времени дарвинисты вспоминали об этих изменениях, главным образом, в связи с критикой ламаркистских представлений о

передаче по наследству так называемых приобретенных признаков и не придавали им никакого существенного значения в эволюционном процессе, хотя еще Ллойд-Морган (1899) в совершенно ясной форме указал, что приспособительные модификации «прокладывают» дорогу организмам в новые места обитания. Полное представление об эволюционном значении модификаций было получено лишь в самые последние годы благодаря трудам И. И. Шмальгаузена.

Для понимания эволюционной роли модификаций необходимо подчеркнуть, что многие из них относятся к числу широких приспособлений, которые свойственны большим группам организмов. Во многих случаях они вырабатываются в процессе естественного отбора отнюдь не в точном соответствии с условиями обитания данной формы или ее предков, а с известным «запасом». Так, например, в опытах Н. И. Кадабухова (1935—1937 и др.) было выяснено, что у мышей *Apodemus sylvaticus* при переносе в горы значительно возрастает количество эритроцитов и гемоглобина, хотя эти равнинные грызуны в естественных условиях обитания отнюдь не подвергаются воздействию такого пониженного давления, как в высокогорной обстановке. Если бы многие модификации не вырабатывались с «запасом», то они не играли бы такой важной роли при «прокладывании» дороги организмам в новые места обитания, их эволюционное значение было бы сильно снижено.

Существование «модификационных запасов» иллюстрируется также новейшими опытами Гаузе и Смарагдовой, которые выяснили, что при постепенном «приучении» туфелек к соленой воде их резистентность в отношении солености возрастает в значительной степени (см., например, Смарагова и Гаузе, 1939, стр. 647).

В связи с этим нелишне вспомнить, что роль «приучения» в постепенной выработке приспособлений известна с давних времен и широко используется в растениеводстве и животноводстве (например, при акклиматизации).¹

Изложенное показывает, что корреляционные механизмы, которые обеспечивают выработку модификаций (вопрос об этих механизмах обстоятельно разобран в работах Кирпичникова и Шмальгаузена), отнюдь не исчезают, если те или иные модификации, вследствие отсутствия соответствующих внешних условий, не развиваются. Это указывает также на то, что корреляционные механизмы не предсуществуют в готовом виде, а формируются в процессе возникновения изменений организмов. Вот почему естественный отбор не устраняет эти механизмы, если они оказались бездействующими.

Эти краткие замечания были сделаны в связи с тем, что в некоторых новых работах встречается утверждение, что модификации вырабатываются лишь в строгом соответствии с условиями обитания той или иной конкретной формы. Так, например, Г. Ф. Гаузе (1940а), интерпретируя теорию стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена, пишет, что «если в новых условиях экологические факторы будут уклоняться за пределы имевших ранее место колебаний (внешних условий места обитания какой-нибудь формы. Е. Л.), то в этих условиях будет происходить прямой естественный отбор случайно приспособленных мутаций, так как адаптивные модификации в таких крайних условиях существования уже не могут образовываться в связи с отсутствием для этого исторических предпосылок» (стр. 369). В особенности склонен пола-

¹ Из сказанного отнюдь не следует, что акклиматизация целиком может быть основана на выработке индивидуальных приспособлений. Само собой разумеется, что подбор организмов с соответствующими генотипами имеет при акклиматизации огромное значение.

гать, что модификационная способность организмов формируется в строгом соответствии с условиями обитания, В. С. Кирпичников (1935, 1940). Такое понимание адаптивных модификаций представляется нам слишком узким. Оно не согласуется, как мне кажется, с многими фактами и находится в противоречии с хорошо теоретически обоснованным И. И. Шмальгаузенем положением о накоплении в процессе эволюции «корреляционных систем общего значения» (И. И. Шмальгаузен, 1938, в особенности стр. 112—113).

Модификации отнюдь не всегда вырабатываются в полном соответствии с той средой, в которой обитают исследуемые организмы или обитали их ближайшие предки. В некоторых случаях адаптивные модификации могут возникать в результате воздействия на организмы совершенно чуждых для среды их обитания факторов. Подобные факты были установлены, например, в упомянутой выше работе Смарагдовой и Гаузе: в серии опытов было выявлено, что туфельки (*Paramecium caudatum*) реагируют на действие столь чуждого для них фактора, как хинин, приспособительными изменениями. Правда, эти изменения были незначительны, но реальность их не вызывает сомнений. Аналогичные явления неоднократно отмечались в медицинской практике («привыкание» возбудителей инфекций к лекарственным веществам,¹ уменьшающаяся эффективность воздействия некоторых наркотиков на организм человека и др.). Из этого следует, очевидно, сделать вывод, что механизм воздействия на организм какого-нибудь «чуждого» фактора может быть сходен (хотя и не вполне) с таковым какого-нибудь обычного фактора. Удивительного в таком совпадении, конечно, ничего нет: факторы более разнообразны, чем механизмы их воздействия.

Большое значение в эволюции организмов адаптивных модификаций, вырабатываемых с «запасом», было показано, по моему мнению, в одной из последних статей Н. И. Калабухова «Адаптивное значение чувствительности организма к внешним факторам» (1940). Основной вывод названной статьи таков: «Чувствительность различных форм животных и растений к внешним воздействиям определяет возможность возникновения и прогрессивного отбора признаков, адаптивных по отношению к данным факторам среды. Наоборот, безразличие или малая чувствительность к влиянию того или иного фактора закрывают путь для естественного отбора в данном направлении» (стр. 291). Как видно из изложенного в цитируемой статье материала, автором в большинстве случаев приведены как примеры «чувствительности» адаптивные модификации, вырабатываемые с «запасом». Но в таких случаях употребление термина «чувствительность» представляется излишним и затемняющим суть указанных адаптивных реакций организмов, ибо, повторяем, в разбираемой статье речь идет почти исключительно о приспособительной чувствительности, а не о чувствительности вообще.

Итак, широкие модификации, в том числе и модификации, вырабатываемые с «запасом», особенно важны при распространении организмов в условиях, сильно отличающихся от предшествующих условий обитания. Вопрос о возникновении таких модификаций не может считаться окончательно решенным. И. И. Шмальгаузен (1938, стр. 128) указывает, что возникновение корреляционных механизмов широкого значения «происходит, быть может, очень редко». Повидимому, это

¹ Впрочем, при этом, повидимому, очень часто происходит отбор более резистентных в отношении данного лекарственного вещества линий патогенных микробов.

совершается в периоды значительных колебаний условий среды, т. е. в те периоды, к которым приурочивается возникновение ароморфов (см. Шмальгаузен, 1939). К такой мысли склоняется и В. С. Кирпичников (1940, стр. 142). Если согласиться с такой точкой зрения, то все же еще не вполне ясно, почему широкие адаптации сохраняются при дальнейшей стабилизации внешних условий. При объяснении этого, вероятно, нужно учесть следующие обстоятельства:

1) Такие широкие модификации полезны при происходящих время от времени резких колебаниях условий среды.

2) Механизм их возникновения коррелирован с механизмом возникновения тех широких приспособлений, которые характеризуют ароморфные группы. Указанная корреляция тормозит исчезновение способности к развитию некоторых широких модификаций даже тогда, когда последние долгое время не используются организмом.

3) В своей известной книге «Теория прямого приспособления» (1904) Детто (Detto C.) указывает, что нужно отличать способность реагировать на воздействия определенного внешнего фактора целесообразными изменениями от готовых конкретных проявлений этой способности в виде определенных изменений.

Общая способность целесообразно реагировать на воздействия определенного внешнего фактора возникает в результате длительного естественного отбора организмов в этом направлении. Но допустить, что каждое из многих конкретных проявлений этой общей способности возникало в результате специального естественного отбора, значит, по мнению Детто, признать телеологическую концепцию органической целесообразности. Действительно, признание того, что каждая целесообразная реакция возникала отдельно, что для осуществления каждой такой реакции существует заранее готовый корреляционный механизм, приводит нас к очень сложным и мало вероятным представлениям о развитии организмов. Если же отказаться от таких представлений и признать, что в результате длительного естественного отбора возникает лишь общая способность целесообразно реагировать на воздействия определенного внешнего фактора, то это, по крайней мере отчасти, объясняет нам, почему имеются «модификационные запасы», почему широкие модификации, возникающие в период разнообразных условий, сохраняются при последующей стабилизации окружающей среды.

Как уже было выше замечено, эволюционное значение модификаций, или, точнее, их роль при завоевании организмами новой среды, были по достоинству оценены дарвинистами лишь в последнее время. В связи с этим следует отметить, что дарвинисты до сих пор недостаточно учитывали огромное значение для дальнейшей эволюции способности организмов целесообразно реагировать на изменения внешней среды, приобретенной ими в результате длительного естественного отбора. Они упускали из виду то, что при переходе в новую среду в организмах «мобилизуются «адаптивные» запасы»,¹ накопленные в течение предшествующего эволюционного развития. Вообще активная роль исторически сложившейся организации животных и растений при завоевании ими новой среды явно недооценивалась.

Вот почему рассуждения многих сторонников теории естественного отбора о возникновении новых форм нередко производят такое впечатление, что все приспособления этих форм возникают впервые.

¹ Поэтому заслуживает внимания предложение И. М. Полякова (1936) выделить особую категорию адаптации — «адаптивный фонд».

Все это приводило к тому, что процесс образования новых форм на основе естественного отбора представлялся излишне сложным и почти неосуществимым. Последнее способствовало усилению ламаркистских и автогенетических концепций «прямого приспособления». Заслугой И. И. Шмальгаузена является то, что он дал замечательное по своей простоте решение с точки зрения теории естественного отбора вопроса о роли «прямого приспособления» в органической эволюции. Благодаря этому стал более понятным механизм возникновения новых форм и получены новые, весьма убедительные данные для критики антидарвинистических концепций эволюции.

Ненаследственные изменения организмов, рассматриваемые в этом разделе настоящей статьи, разнообразны. В зависимости от условий возникновения этих изменений и значения их для организмов они могут быть разделены на несколько групп. Так как подобная классификация опирается на хорошо известные биологам факты, то мы считаем излишним подробное ее обоснование, тем более, что многие группы изменений, ниже перечисляемые, давно уже установлены. Представлялось лишь необходимым свести эти группы в одну систему, дабы облегчить обсуждение проблемы замены различных ненаследственных изменений в процессе эволюции аналогичными наследственными изменениями. Предлагаемая нами система указанных изменений организмов такова:

Система ненаследственных изменений организмов, приспособительных к тем факторам среды, которые обусловили их возникновение

1. Изменения организмов, приспособительные к постоянным (по крайней мере, в течение жизни данных организмов) особенностям среды, — постоянные модификации.

а) Изменения географические, т. е. изменения, приспособительные к особенностям среды, зависящим от географического положения области обитания, — географические модификации. Подобные изменения хорошо были исследованы у культурных растений сотрудниками Всесоюзного института растениеводства на материале, полученном в результате географических посевов (см. сводку этих данных в книге Лукина, 1940).

б) Изменения высотные, т. е. изменения, приспособительные к особенностям среды, зависящим от положения области обитания над уровнем моря, — высотные модификации. Примеры подобных изменений в огромном количестве можно найти в известных работах Боннье (1894 и др.) по влиянию горного климата на растения. Из новых работ укажем на ряд работ сотрудников Всесоюзного института растениеводства (см. о них в книге Лукина, 1940) и уже упомянутые работы Н. И. Калабухова об изменениях состава крови некоторых грызунов при переносе их в горы.

в) Изменения глубинные, т. е. изменения, приспособительные к особенностям водной среды, зависящие от глубины области обитания, глубинные модификации. Существование подобных ненаследственных изменений принимается рядом гидробиологов (см., например, «Общую гидробиологию» С. А. Зернова, стр. 329—330), хотя точных экспериментальных данных по этому вопросу, повидимому, не имеется.

г) Изменения экологические, или локальные, т. е. изменения, приспособительные к особенностям биотипов, повторяющихся в пределах

одной географической, или высотной, или глубинной области, — экологические, или локальные, модификации. Существование таких модификаций в природе было в новейшее время доказано Турессоном (1922 и др.), который назвал их «экофенами».

2. Изменения организмов, приспособительные к периодически возникающим особенностям среды, — периодические модификации.

а) Сезонные изменения одних и тех же организмов, т. е. изменения одних и тех же организмов, приспособительные к особенностям того или иного времени года, — сезонные модификации. Подобные изменения общеизвестны (например, сезонные изменения окраски и длины шерсти у ряда млекопитающих). В новейшее время обширные исследования сезонных изменений биохимического состава разнообразных животных были предприняты В. В. Ковальским и его сотрудниками.

б) Ненаследственные отличия между различными генерациями одного и того же вида, каждая из которых приспособлена к особенностям определенного времени года, — сезонные морфы.¹ Существование ненаследственных сезонных морф было констатировано уже очень давно энтомологами, а потом — гидробиологами.

Кроме указанных групп периодических модификаций, связанных в своем возникновении с временами года, существуют и иные периодические изменения организмов. Прежде всего упомянем о закономерных изменениях жизнедеятельности организмов, происходящих в течение суток. Из подобных изменений в последнее время подвергаются тщательным исследованиям суточные изменения активности животных (см. обзорную статью Н. И. Калабухова, 1940). Издавна известны аналогичные изменения в жизни растений и т. д. Однако мы не вносим эту группу периодических изменений в нашу систему, так как в основном они носят обратимый физиологический характер, а в этой статье, как было уже оговорено выше, подобные явления почти не рассматриваются.

Затем вполне возможны изменения организмов, связанные с периодическими изменениями среды в течение срока более длительного, чем один год. Так, например, в метеорологии установлены 11-летний период, связанный с периодичностью солнечных пятен; 35-летний (брюкнеровский) период, связанный с периодичностью в выпадении осадков, средней температуры воздуха и др.; известны и другие периоды. К сожалению, изменения организмов, происходящие в связи с существованием указанных периодов, почти не исследованы, хотя некоторые данные по этому вопросу имеются. Так, например, установлены закономерные изменения толщины годовых колец у гигантских калифорнийских деревьев (см. книгу В. Н. Оболенского, 1937, стр. 275—277). Нет сомнения, что будущие исследования откроют существование многообразных периодических изменений организмов, возникающих как в связи с периодическими изменениями неорганической среды, так и имеющих место в результате периодических изменений других организмов.

3. Изменения организмов, приспособительные к меняющимся (не периодически) условиям среды (меняющиеся модификации).

Эта группа изменений гетерогенна, ибо условия, их вызывающие, не сходны. К ней прежде всего относятся ненаследственные измене-

¹ Термин „морфа“ получил широкое распространение благодаря известной статье А. П. Семенова-Тян-Шанского „Таксономические границы вида...“ (1910).

ния тех организмов, которые подвергаются воздействию условий, меняющихся в одном направлении. Такие условия могут, например, наблюдаться в постепенно опресняющемся водоеме или в водоеме, соленость которого, наоборот, все время возрастает. Подобные условия были созданы Гаузе и Смарагдовой в их экспериментах по приучению туфелек к повышающейся солености воды. Как уже было отмечено выше, туфельки реагировали на изменение концентрации солей образованием новых модификаций (конечно, до определенной максимальной концентрации).

В эту же группу изменений можно включить изменения организмов, обитающих в пограничной полосе между двумя биотопами. Поскольку такие организмы могут попасть или в один из пограничных биотопов, или в пограничную полосу между ними, то можно сказать, что условия развития их не постоянны. Изменения, о которых идет речь, обнаружены, например, у так называемых растений-амфибий. Форма этих растений, как известно, различна в зависимости от того, развиваются ли они целиком в воде, или, наоборот, на суше, или частично развиваются в воде, а частично в воздухе (см., например, книгу Константена, 1908, стр. 287 и следующие). Повидимому, аналогичное модифицирование в первую очередь свойственно прикрепленным организмам, т. е. большинству растений и некоторым группам животных. Впрочем, как мы увидим далее, подобные изменения, быть может, не так уж сильно распространены, как это иногда полагают.

Далее, к рассматриваемой группе, вероятно, можно отнести изменения организмов, возникающие в результате колебания в разных направлениях условий обитания, т. е. столь обычные флюктуирующие модификации.

Наконец, сюда же, может быть, следует причислить ненаследственные изменения организмов, приспособительные к условиям новых биотопов, в которые они (т. е. организмы) попадают при своем распространении. Это как раз те изменения, о которых Ллойд-Морган говорил, что они прокладывают дорогу организмам в новые места обитания, и на которых основана теория стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена. Однако выделение этой группы изменений вызывает серьезные сомнения, поскольку они могут быть распределены между предыдущими группами. ●

II. Изменения организмов, не приспособительные к вызвавшим их факторам, но являющиеся важными звеньями онтогенеза и необходимые для целесообразного (в определенных условиях) развития всего организма (стадийные модификации)

Эти изменения играют весьма важную роль в развитии растительных и животных организмов. Они были открыты уже давно, но лишь теперь накопился достаточно большой материал, на основании которого можно сделать некоторые заключения о характере действия факторов среды, обуславливающих возникновение этих изменений, и значения их для организмов. Исследованиями ряда авторов установлено, что в возникновении интересующих нас изменений организмов ведущую роль играют закономерные периодические изменения среды. Однако в этих исследованиях, появившихся, главным образом, в течение последних двух десятилетий, основное внимание было направлено на выяснение физиологического значения указанных изменений среды в развитии организмов, и остался недостаточно

освещенным вопрос об общем приспособительном значении вызываемых ими изменений организмов. Поэтому в предлагаемом разделе настоящей статьи мы попытаемся, во-первых, выяснить, в чем именно заключается общее приспособительное значение изменений организмов, о которых идет речь, и, во-вторых, показать, что сходные изменения растений и животных вызывают факторы среды, действие которых в отношении организмов периодически не меняется. При этом мы делим разбираемые изменения на три группы:

1. Изменения организмов, возникающие в результате воздействия на них периодических изменений среды. Прекрасный пример таких изменений мы находим в экспериментальных исследованиях Рихарда Гольдшмидта (1932) по развитию непарного шелкопряда (*Limantria dispar*). Гольдшмидт показал, что для нормального развития гусениц из яиц этой бабочки необходимо предварительное охлаждение. Без воздействия пониженных температур из яиц большинства рас *Limantria dispar* вылупления гусениц не происходило, или для их развития была необходима большая сумма тепла, другими словами, продолжительность развития удлинялась. Интересно также отметить, что оптимальные результаты в экспериментах Гольдшмидта получались тогда, когда условия охлаждения соответствовали условиям в ареале обитания исследуемой расы. Обычное объяснение этих явлений приблизительно таково. Поскольку в тех местностях, где обитает непарный шелкопряд, зимой происходит более или менее значительное понижение температуры, яйца этого чешуекрылого насекомого должны быть приспособлены к перенесению действия холода. Таким образом, с этой точки зрения охлаждение рассматривается как вынужденное зло. Но тогда остается совершенно непонятным, почему все-таки яйца шелкопряда могут развиваться без охлаждения? Почему холод, который тормозит развитие организмов, становится в данном случае необходимым условием развития?

Все это может быть объяснено только в том случае, если мы примем, что организмы не только приспособляются к среде, но могут использовать ее в интересах вида. Наиболее вероятное, с точки зрения теории естественного отбора, объяснение особенностей развития *Limantria dispar* будет таково. Гусеницы по каким-то физиологическим причинам зимовать не могут. Гольдшмидт указывает, что иногда гусеницы выходят из яиц еще осенью, но такие «выскачки» обречены на гибель. И вот в результате длительного естественного отбора вырабатывается такой механизм (разгадать его сущность — дело биохимиков и физиологов развития), который только тогда обуславливает развитие гусениц, когда на него (т. е. на механизм) оказывает свое воздействие холод, что может произойти лишь зимой.

Особо важно подчеркнуть для понимания сущности этих процессов, что холод не задерживает развитие гусеницы, а вызывает в зародыше какие-то необходимые для дальнейшего развития изменения. В противном случае (т. е. если бы холод просто задерживал развитие) яйца шелкопряда, содержащиеся в тепле, должны были бы развиваться без всякого охлаждения. По сути говоря, с описанными особенностями развития непарного шелкопряда сходны явления развития озимых культур различных растений, которые для достижения созревания нуждаются, как известно, в охлаждении, т. е. прохождении, по Лысенко, стадий яровизации. Очевидно, и охлаждение семян озимых растений необходимо для того, чтобы приурочить созревание этих растений к теплоте времени следующего года.

Новейшие, весьма интересные данные о роли периодических из-

менений среды в развитии организмов были получены в результате исследований условий полового созревания у животных (главным образом, птиц и млекопитающих). Работы ряда ученых (см. интересный обзор этих работ в статье Е. Светозарова и Г. Штрайха, 1940) показали, что свет является решающим внешним фактором полового созревания у ряда животных. Именно в экспериментах удавалось путем более или менее длительного освещения побудить к размножению различных птиц и млекопитающих в такое время, когда они нормально не размножаются. В настоящее время по этой проблеме уже имеется обширная литература, в которой разъясняется целый ряд вопросов влияния света на половую систему: интенсивность и продолжительность экспозиции, характер освещения, значение отдельных частей спектра и многое другое. Мысль о том, что свет оказывает влияние на размножение животных, возникла, как совершенно справедливо указывают Светозаров и Штрайх, потому, что у большинства форм период размножения совпадает «с временем интенсивного нарастания дня».

В отличие от ряда других исследований, рассматривающих связь процессов размножения с освещением исключительно с физиологической точки зрения, Светозаров и Штрайх в своей последней статье о факторах половой периодичности (Светозаров и Штрайх, 1941) четко указывают, что эта связь установилась в результате естественного отбора. Благодаря тому, что процессы созревания половых продуктов могут быть вызваны лишь продолжительным освещением, характерным для весеннего периода, «предупреждается слишком ранняя стимуляция гонад, и период размножения переносится на более теплое время года, благоприятное для воспитания потомства этих форм» (1941, стр. 25). Таким образом, в данном случае речь идет не о приспособлении к свету, а об использовании его действия для своевременного достижения определенных стадий онтогенеза.

В приведенных выше примерах было показано большое влияние на развитие организмов периодических изменений неорганической среды. Однако нет сомнений, что развитие одних организмов может также находиться в связи с периодическими изменениями других организмов. Так, например, Е. Х. Золотарев, на основании ряда исследований, выяснил, что у китайского дубового шелкопряда (*Antheaеа регпуі*) наступление куколочной диапаузы, которая, по мнению автора, является весьма важным приспособлением к исключительно теплой и сухой осени естественного ареала обитания этой бабочки (Северный Китай, Манчжурия), зависит от периодических изменений биохимического состава дубовых листьев. А именно к осени в листьях дуба увеличивается количество «особенно физиологически подвижных» углеводов — моноз и тростникового сахара, вследствие чего у гусениц, питающихся этими листьями, наблюдается усиленное отложение жира. Последнее же каким-то образом обуславливает задержку развития, т. е. диапаузу. Таким образом, своевременное осуществление такого важного приспособления, как диапауза, обеспечивается в рассматриваемом примере воздействием на организмы закономерных периодических изменений других организмов, которые, в свою очередь, зависят от закономерных периодических изменений неорганической среды. Аналогичные явления, по всей вероятности, широко распространены в природе и частично уже давно известны.

Примеры важной роли периодических изменений среды в развитии весьма необходимых для вида изменений можно, конечно, умножить. В частности, ждут своей разгадки, с точки зрения теории естествен-

ного отбора, явления фотопериодизма растений. Несомненно, что и в этих явлениях тоже отражается использование растениями факторов среды для достижения в наиболее целесообразное время периода размножения. При этом заслуживает внимания то, что так называемые растения короткого дня используют даже такой фактор, как темнота. Несомненно, что все более или менее закономерно меняющиеся в течение различных периодов (год, месяц, сутки и т. д.) факторы используются организмами для выработки тех или иных выгодных для вида в целом изменений. Задача ближайшего будущего—вскрыть разнообразные связи живых существ с всевозможными периодическими изменениями условий среды. Как мы уже указывали, эта работа начала интенсивно развертываться лишь в последнее время. Напомним, что «фотопериодизм» был открыт лишь в 1920 г., сущность яровизации была исследована Т. Д. Лысенко только в конце двадцатых годов этого столетия, а роль света в половом созревании животных была выяснена только в течение последнего десятилетия. Не подлежит сомнению, что в ближайшее время будут обнаружены связи организмов с такими периодически изменяющимися факторами среды, о которых мы сейчас и не подозреваем. Однако и сейчас вполне понятно, почему периодические изменения среды имеют столь большое значение для организмов. Благодаря этим изменениям в организмах происходят такие изменения, которые обеспечивают определенную продолжительность развития, окончание развития к определенному, наилучшему с точки зрения биологии данного вида сроку, своевременное осуществление определенных этапов жизни организмов (опять-таки в сроки, выгодные в интересах целого) и т. п.

2. Изменения организмов, возникающие в результате влияния на них внешних факторов, после того как эти организмы подвергались воздействию периодических изменений среды.

Эти изменения, повидимому, имеют место в онтогенезе многих организмов, но точных данных о них имеется пока очень мало. Существование подобных изменений легло в основу интересной в теоретическом и практическом отношении «нервно-эмоциональной теории половых циклов», сформулированной А. А. Машковцевым (А. А. Машковцев, 1940). Названный ученый на основании ряда литературных данных и исследований его лаборатории полагает, что половое созревание самок различных животных стимулируется воздействием на них в определенный период разнообразных внешних объектов. Он считает, что «все многообразие вторично половых признаков самцов и целый ряд объектов, окружающих самку в ее брачный период (гнездо, гнездовой ландшафт и многое другое), вызывают через органы чувств возбуждение эрогенных центров в центральной нервной системе самки, а как следствие этого возбуждения—повышение функции эндокринного аппарата, в частности гипофиза, что в совокупности приводит яичник к овуляции и разрастанию половых протоков» (Машковцев, 1940, стр. 170).

Не вдаваясь в обсуждение вышеупомянутой теории, остановимся вкратце на тех моментах ее, которые интересны для освещения вопросов, разбираемых в настоящей статье. А именно, как показали экспериментальные исследования сотрудницы А. А. Машковцева, Е. Ф. Поликарповой (1940), разнообразные внешние факторы (перечисленные в приведенной выше цитате из работы Машковцева) оказывают стимулирующее влияние на половой аппарат самок птиц лишь после того, как последние были подвергнуты воздействию добавочного освещения. В природе это происходит в результате усиления

естественного освещения весной. Следовательно, благодаря влиянию на организмы периодических изменений среды становится возможным необходимое для нормального завершения развития влияние других факторов среды. Причем к числу действующих «во вторую очередь» факторов среды относятся, во-первых, такие факторы, которые в отношении данных организмов до известной степени периодичны (например, ухаживание самца и витье гнезда), и, во-вторых, такие факторы, которые можно причислить к постоянным (например, вид самца у тех птиц, у которых самцы не несут брачного наряда).

В своих работах А. А. Машковцев оценивает общее приспособительное значение включения в процессы развития животных внешних факторов в полном согласии с теорией Дарвина: «Эта корреляция функции полового женского аппарата с эколого-сексуальными факторами среды вырабатывалась под влиянием естественного отбора, и она выгодна виду в целом, так как гарантирует полноценное и своевременное размножение животных» (А. А. Машковцев, 1940, стр. 170). Однако при этом цитируемый автор не отмечает того, что своевременное наступление размножения обеспечивается включением в первую очередь в развитие именно периодических изменений среды. А уже на базе этих первичных периодических воздействий становится возможным влияние других факторов (как периодических, так и постоянных), которые способствуют окончательному развитию полового аппарата.

Как следует из ряда работ, у позвоночных животных передача внешних воздействий, стимулирующих развитие системы воспроизведения, идет в основном через нервную систему. Однако и у этих животных возможны и другие способы передачи влияния внешних факторов. Так, например, некоторые новейшие исследования (см. краткий обзор их в заметке Н. И. Калабухова, 1940) выявили, что свет якобы оказывает влияние на размножение животных благодаря изменению (в результате облучения) состава корма. У беспозвоночных животных, особенно у низших, передача внешних воздействий иным путем, чем через нервную систему, повидимому, становится преобладающей, а у растений — исключительной. Вообще способы осуществления влияния среды на организмы в различных группах органического мира не сходны. Тем более интересно отметить сходное значение для различных организмов факторов среды в зависимости от характера их воздействия и особо подчеркнуть важную роль в развитии самых разнообразных организмов, как животных, так и растительных, периодических изменений среды.

3. Изменения организмов, возникающие в результате воздействия постоянных или непериодически меняющихся факторов среды, но оказывающих свое влияние на организмы лишь в определенный период.

Таковую же роль, какую играют периодические изменения в развитии организмов, могут выполнять внешние факторы, не меняющие периодически своего воздействия на организмы, но вследствие особых обстоятельств оказывающие на них (т. е. на организмы) влияние лишь на определенном этапе их онтогенеза, вызывая необходимые для всего цикла развития изменения. Много примеров подобных изменений можно привести из области развития различных паразитов. Рассмотрим некоторые из этих примеров.

Общеизвестно, что у многих паразитических круглых червей (у аскарид, власоглавок, остриц и др.) яйца не могут развиваться в теле хозяина, так как процессы формирования личинки совершаются у них

лишь в присутствии кислорода. И многие биологи на вопрос, почему аскариды не могут пройти цикл развития в одном и том же хозяине, обычно так и отвечают: потому что для развития яиц этих паразитов необходим кислород. Ответ, формально говоря, правильный. Однако при этом совершенно упускается из виду приспособительное значение указанного явления или таковое подменяется объяснением его (т. е. явления) физиологического механизма. Между тем совершенно ясно, что физиологическое воздействие кислорода на процессы онтогенеза используется в рассматриваемом случае, как и во многих подобных, в интересах вида в целом. Именно все эти явления могут быть объяснены на основе известной закономерности, установленной еще Лейкартом в отношении паразитических червей, которая гласит: «Нет такого гельминта, — по крайней мере, среди постоянных и типических паразитов, яйца или личинки которого могли бы совершить свое полное развитие подле материнской особи, или, другими словами, нет такого гельминта, который весь свой цикл развития совершил бы в одном и том же месте» (Лейкарт, 1879, цитировано по Скрябину и Шульцу, 1940). Приспособительный смысл описанного Лейкартом явления вполне понятен: если бы паразиты заканчивали свое развитие в тех же хозяевах, где их произвели родители, то это в кратчайший срок привело бы их к гибели вместе с хозяевами. Поэтому в процессе эволюции возникают такие приспособления, которые препятствуют развитию паразитов в том же животном, в котором они были произведены их родителями. В случае аскариды и некоторых других круглых червей это было достигнуто таким путем, что яйца этих червей для своего развития нуждаются в кислороде, который они могут получить лишь при выходе из кишечника хозяина в внешнюю среду. Совершенно очевидно, что при развитии других паразитов кислород может быть заменен другими факторами. Например, известно, что развитие гаметоцитов малярийного плазмодия начинается только при понижении температуры до 15°C (см. например, Эпштейн, 1931), что и происходит, когда гаметоциты попадают в желудок малярийного комара (речь идет об условиях развития в местностях с умеренным климатом). И это явление обычно освещается биологами чисто физиологически.

Между тем в развитии малярийного плазмодия действует все тот же старый закон Лейкарта! У аскариды молодь не может развиваться там же, где произвели их родители, вследствие отсутствия кислорода, а у малярийного плазмодия — вследствие слишком высокой температуры. Физиологическое воздействие кислорода и пониженной температуры — лишь средства для прохождения наиболее приспособительного в известных условиях цикла развития. Все эти частные процессы могут быть поняты лишь в свете интересов целого.

Можно, конечно, поставить вопрос, почему у названных круглых червей для определенных процессов развития нужен кислород, а у малярийного плазмодия — пониженная температура. По всей вероятности, в ряде случаев на подобные вопросы можно ответить без особых затруднений. Именно одним из существеннейших отличий между обитанием в хозяине и обитанием во внешней среде является отсутствие кислорода в первом и обилие его во второй. В случае же малярийного плазмодия воздействие кислорода не может быть использовано, так как весь цикл развития совершается внутри организмов промежуточного и окончательного хозяев. Может быть, таким решающим фактором для развития какой-нибудь стадии является наиболее отличный между условиями двух сред и физиологически наиболее просто действующий.

Без сомнения, для физиологической организации одной группы организмов наиболее выгодным, наиболее эффективным будет такой-то фактор, а для другой группы — иной. Дело физиологов разгадать, чем объясняется наибольшая эффективность действия какого-нибудь определенного фактора в условиях такой-то организации.

Можно высказать предположение, что условия, необходимые для стимуляции стадий развития паразитов, будут не сходны в различных географических пунктах. Может быть, в умеренном климате стимулирующим фактором будет температура, ибо в этих условиях температурные отличия при изменении среды будут велики (речь идет о паразитах теплокровных животных), а в теплом климате стимулирующим фактором будут химические различия и т. д. Все это еще раз показывает, что проблему взаимодействия организмов и факторов среды нужно рассматривать, учитывая своеобразие структуры организмов, сложившейся в течение длительного исторического периода, и условия той обстановки, в которой происходит указанное взаимодействие. В результате творческой роли естественного отбора конечный итог такого взаимодействия должен выражаться в наиболее выгодных в интересах вида изменениях.

III. Изменения организмов, возникающие в результате коррелятивной связи с другими ненаследственными изменениями и необходимые для целесообразного развития и функционирования организма как целого (коррелятивные модификации)

Факты, иллюстрирующие существование изменений одних органов, согласованных с ненаследственными приспособительными изменениями других органов, общеизвестны (например, взаимные изменения частей мускульной системы, мускульной системы и костной системы и т. д.). Эти изменения особенно распространены у высших животных — позвоночных, но они, конечно, свойственны и другим животным, а также растениям. Большое физиологическое значение коррелятивных модификаций не вызывало никогда никаких сомнений. Что же касается роли их в процессе эволюции, то ламаркисты и автогенетики всегда использовали эти факты для доказательства существования «прямого приспособления». Последнее облегчалось тем, что дарвинисты не подвергали те же факты обстоятельному анализу с точки зрения теории естественного отбора. Лишь в последнее время И. И. Шмальгаузен (1938 и др.), развивая «гипотезу корреляций» А. Н. Северцова (1914), показал, что взаимная приспособляемость органов играет большую роль при образовании новых форм, причем эта роль вполне может быть интерпретирована в духе теории Дарвина (см. Шмальгаузен, 1938, стр. 114 и сл.). Понятно, что взаимная приспособляемость органов возникла в результате длительного естественного отбора и служить подтверждением существования «изначальной целесообразности», признаваемой ламаркистами и автогенетиками, не может.

Мы не будем останавливаться здесь на анализе этих модификаций (это сделано в трудах Шмальгаузена, в ряде прежних работ) и подчеркнем лишь, что они в отличие от ранее рассмотренных ненаследственных изменений организмов возникают в результате не прямого, а косвенного влияния среды.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ О ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ НЕНАСЛЕДСТВЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ ОРГАНИЗМОВ

Обзор приспособительных ненаследственных изменений организмов показывает, что влияния различных факторов среды на организмы, очень глубоки и разнообразны. В этом ламаркисты усматривают могучую власть среды над организмами. На самом деле в этом проявляется творческая мощь естественного отбора, который создал организмы, реагирующие целесообразными, подчас весьма значительными изменениями на различные внешние влияния. Следовательно, глубина воздействия среды на растения и животных определяется не силой влияющих на них факторов, а исторически сложившейся органической структурой. Это значит, что если значительные изменения организмов под влиянием окружающей их среды выгодны, то возможность возникновения таких изменений достигается созданием в процессе эволюции соответствующей наследственной структуры.

Существование адаптивных модификаций показывает, что организмы для приспособления к среде, для устранения ее вредных влияний используют факторы этой же среды. Об этом очевидном и давно известном обстоятельстве биологи почему-то нередко забывают, и обычно приходится слышать только о приспособлении организмов к среде, но не об использовании последней первыми.

Способность организмов использовать внешнюю среду была превосходно продемонстрирована в работах К. А. Тимирязева, в особенности в его известной лекции «Борьба растения с засухой». На протяжении всей этой лекции Тимирязев подчеркивает активную роль организма в приспособлении к среде. Он особенно отмечает то, что «механизмы, выработанные растением для защиты от засухи, действуют автоматически, при помощи тех самых враждебных сил, с которыми растение вступает в борьбу. Условия, вызывающие или ускоряющие испарение, равно как и наступившие его последствия, обращаются растением в орудия успешной борьбы с грозящим злом» (Тимирязев, 1937, стр. 161). Описанное активное использование растительными организмами среды стало возможным только в результате длительного естественного отбора, хотя ламаркисты пытались положить упомянутые только что факты «в основу совершенно неудачного учения о прямом приспособлении» (там же).

Изменения организмов, рассмотренные К. А. Тимирязевым в цитированной нами работе, являются приспособлениями к тем факторам среды, которые их вызвали, и относятся к первой группе предложенной выше классификации ненаследственных приспособительных изменений. Еще более ярко, как нам кажется, демонстрируют использование организмами среды те изменения, которые в нашей классификации составляют вторую группу. Как мы видели, в этих случаях организмы используют формообразующее влияние факторов среды не для приспособления к этим факторам, а для выработки изменений, являющихся звеньями онтогенеза и необходимых для целесообразного развития в определенных условиях всего организма. При этом особенно интересно то, что организмы могут использовать для указанной цели мало активные факторы и даже вредно действующие (например, холод). Все это свидетельствует о неверности ламаркистского понимания организма как жалкой игрушки всемогущих стихий. В действительности, мы видим, что естественный отбор поставил эти всемогущие стихии на службу организмам. Можно высказать предположение, что первоначальные организмы реагировали лишь на немногие внешние воз-

действия. В процессе же эволюции в результате длительного естественного отбора связи организмов с разнообразными внешними факторами возрастали, и в то же время увеличивалось использование растениями и животными окружающей их среды для выработки целесообразных изменений.

Итак, несомненно, что творческая роль среды в развитии организмов очень велика. Из этого следует, что для изменения организмов в желательном направлении нужно максимально использовать влияние внешней среды. На это неоднократно указывал в своих произведениях К. А. Тимирязев, настойчиво пропагандировавший экспериментальную морфологию растений. Исследования последнего времени, и в первую очередь открытие стадийности развития растений Т. Д. Лысенко, расширили возможности экспериментального преобразования организмов. Нет сомнения, что ближайшее будущее сулит новые успехи в этой области.

ЗАВИСИМОСТЬ И ОТНОСИТЕЛЬНАЯ АВТОНОМИЗАЦИЯ ИЗМЕНЕНИЙ ОРГАНИЗМОВ ОТ ИЗМЕНЕНИЙ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

В предыдущем разделе этой статьи мы рассмотрели различные виды ненаследственных приспособительных изменений организмов. Как показывает ряд экспериментальных данных, многие ненаследственные изменения в процессе эволюции заменяются аналогичными наследственными изменениями (см. Лукин, 1935, 1936, 1939 и 1940). Как мы уже указывали выше, замена модификаций мутациями обуславливает усиление автономности развития соответствующих признаков организмов от внешней среды, что во многих случаях является полезным. В то же время необходимо со всей отчетливостью подчеркнуть, что указанная замена совершается далеко не всегда, так как многие исторически возникшие связи между организмами и средой, осуществляющиеся в процессах онтогенеза, оказываются весьма выгодными, вследствие чего они сохраняются и расширяются в течение дальнейшего эволюционного развития.

В этом разделе статьи мы хотим, во-первых, еще раз вкратце остановиться на объяснениях причин замены модификаций мутациями и сущности преимуществ последних по сравнению с первыми и, во-вторых, выяснить, когда эти преимущества оказываются действительными, т. е. какие именно ненаследственные изменения чаще других подлежат замене наследственными изменениями и в каких случаях такая замена не представляется выгодной.

ПРИЧИНЫ ЗАМЕНЫ МОДИФИКАЦИЙ МУТАЦИЯМИ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Прежде всего следует отметить, что в самое последнее время Г. Ф. Гаузе (1940а) дал безупречное, как нам кажется, доказательство того, что в ряде случаев ненаследственные изменения заменяются аналогичными мутациями. Он показал, что в чистой линии *Euplotes vaupis* при повышении солености от 2.5 до 5‰ размеры инфузорий уменьшаются. В этом выражается ненаследственное приспособление *Euplotes* к повышенной солености. В результате конъюгации можно получить смешанную линию, состоящую из различных по величине наследственных вариантов этого вида инфузорий. Если эту смешанную линию подвергать воздействию повышающейся концентрации солей, то выживают именно наследственно маленькие варианты, а не инфузории,

модификационно уменьшившиеся под влиянием возросшей солености среды. Из этого следует, что в ряде случаев ненаследственные изменения оказываются менее выгодными, чем аналогичные мутации. Каковы же объяснения замены модификаций мутациями?

Если не считать опровергнутой многочисленными фактами и теоретическими соображениями ламаркистской интерпретации этой проблемы при помощи гипотезы о наследовании так называемых приобретенных признаков (критика этой интерпретации дана нами в упомянутой выше книге), то можно насчитать три объяснения указанной замены. Рассмотрим вкратце эти объяснения.

1. Мутации усиливают проявление соответствующих приспособительных модификаций, и потому отбор им благоприятствует. Эта точка зрения была развита Шмальгаузом (1938) на основании соображений Гольдшмидта о том, что мутации действуют на развитие точно так же, как и внешние факторы, и поэтому «наложение фенотипа на мутацию дает суммирование эффекта» (Шмальгаузен, 1938, стр. 105).

Однако эта точка зрения лишь утверждает, что мутации могут быть так же приспособительны, как и модификации, но она не объясняет, почему же все-таки модификации вытесняются аналогичными мутациями.

В настоящее время имеются эксперименты, которые не согласуются с обсуждаемой точкой зрения. Я имею в виду исследования Гаузе (1939), Гаузе и Смарагдовой (1939) и Смарагдовой (1940) о приспособлении туфелек (*Paramecium caudatum*, *P. aurelia*, *P. bursaria*) к повышающейся солености воды. Эти авторы выяснили, что при переносе туфелек в воду с определенной концентрацией солей выживают лишь немногие линии. Другими словами, некоторые линии обладают большей врожденной резистентностью к солености, чем другие линии. Однако, если приучать туфелек к солености постепенно, то линии с меньшей врожденной резистентностью к солености воды обнаруживают развитие большей приспособляемости к повышающейся концентрации солей, чем линии с большей исходной резистентностью. По мнению Гаузе, эти результаты не согласуются с таким гипотетическим предположением: «Случайное повышение исходного приспособления в результате генотипического усиления должно суммироваться с величиной адаптивной модификации и давать большую величину общего приспособления, выгодную организму. Только при таком суммировании приспособлений естественный отбор сможет усиливать адаптивные модификации похожими на них врожденными приспособлениями организмов» (Гаузе, 1940, стр. 108). Эта формулировка удачно передает сущность упомянутых выше соображений И. И. Шмальгауза о том, что «наложение фенотипа на мутацию дает суммирование эффекта». Между тем, Гаузе, как мне кажется, по недоразумению называет ее «гипотезой Лукина». В действительности же, я в своих работах, посвященных разбираемой проблеме, никогда не упоминал об усилении модификаций мутациями, а настойчиво указывал на замену в процессе эволюции первых последними. Сделанные мною в связи с этим замечания о преимуществах наследственных изменений по сравнению с аналогичными модификациями, насколько я могу судить, подтверждаются результатами экспериментальных исследований Гаузе и Смарагдовой. Но об этом ниже.

2. Гипотеза косвенного отбора В. С. Кирпичникова (1935, 1940). Суть этой гипотезы вкратце такова. При переходе организма к жизни в новых условиях образуются модификации, которые раньше возни-

кали лишь при крайних отклонениях внешних условий. Теперь эти модификации становятся средними, наилучше приспособленными к средним условиям в новом местообитании. Но развитие модификаций одних признаков находится в связи с развитием модификаций других, менее пластических признаков. В новых условиях эти менее пластические признаки должны наследственно перестроиться. Поэтому при возврате в прежние условия старые коррелятивные связи окажутся разрушенными, прежние модификации не могут восстановиться, и создается впечатление, что новые модификации, о которых речь шла в самом начале, наследственно закрепились.

«Разрушенные или «переделанные» в результате естественного отбора морфогенетические корреляции были тесно связаны раньше с органом А, обеспечивая его нормальное развитие и деятельность при оптимальных условиях. Распад этих корреляций означает наследственное закрепление адаптивной модификации A_1 »¹ (Кирпичников, 1940, стр. 133). Не вдаваясь в обсуждение этой гипотезы, заметим, что она касается феногенетического механизма перехода от одного признака к другому (причем автор ее сильно преувеличивает значение корреляций при развитии всех решительно признаков) и совершенно не объясняет, почему в процессе эволюции происходит замена ненаследственных изменений аналогичными наследственными.

Как же в таком случае объяснить результаты экспериментов Турессона (1922 и др.) о наследственном закреплении экологических форм, экспериментов Машковцева (1935, 1936) о замене в процессе эволюции внешних факторов развития внутренними, экспериментов Гаузе о замене в результате естественного отбора при повышении солености модификационных изменений величины инфузорий наследственными изменениями и др.?

Основной недостаток гипотезы В. С. Кирпичникова состоит в том, что он не видит, по сути говоря, существенной разницы между ненаследственными и наследственными изменениями. Кирпичников, разбирая вопрос о замене ненаследственных изменений наследственными, все время имеет в виду лишь изменение размаха изменчивости признака, а не его наследственное закрепление, т. е. принципиально новое отношение к среде. Между тем, суть разбираемой здесь проблемы сводится к тому, что между модификациями и мутациями имеются качественные различия, вследствие чего приспособительная ценность модификационных и мутационных изменений различна. Это и составляет основу третьего объяснения.

3. Замена ненаследственных изменений наследственными происходит потому, что первые во многих случаях менее выгодны, чем вторые. Мнения о большей приспособительной ценности наследственных изменений по сравнению с аналогичными ненаследственными были высказаны Турессоном (1922), Теллунгом (1930), Лукиным (1935, 1936 и др.) и Шмальгаузенем (1938, 1939). Разбор мнений Турессона и Теллунга был дан нами в других работах (Лукин, 1936 и 1940). Здесь заметим только, что мнение Турессона представляется нам совершенно неубедительным, а мнение второго автора касается одной из сторон вопроса, может быть не самой важной. Мнения же Лукина и Шмальгаузена в основном весьма сходны, на что указывает также Кирпичников (1940, стр. 123). Повторим еще раз вкратце с некоторыми дополнениями, в чем заключаются преимущества при-

¹ Модификация A_1 возникла в новых условиях.

способительных мутаций по сравнению с аналогичными модификациями.

А) Большая независимость развития наследственного признака от внешней среды (относительная автономизация). Это свойство наследственных изменений обуславливает следующие их преимущества для организмов.

а) Готовность структуры (признака) ко времени начала ее функционирования. Так, например, как показали исследования А. А. Машковцева (1935, 1936), у жабы легкое имеет сложную структуру до начала функционирования этого органа, а у лягушки строение легкого усложняется еще в результате дыхания. Очевидно, что жаба при обитании на суше с самого начала находится в более благоприятных условиях, чем лягушка.

Здесь особенно уместно подчеркнуть существенное различие между В. С. Кирпичниковым и мною во взглядах на значение замены модификаций аналогичными мутациями. По мнению В. С. Кирпичникова, «мутации вытесняют модификации не потому, что они вообще менее подвержены действию внешних условий, это вытеснение происходит благодаря стабилизации внешних условий,¹ делающей ненужной и вредной способность к модификационному изменению» (Кирпичников, 1940, стр. 141). Таким образом, цитируемый автор усматривает значение замены ненаследственного изменения наследственным лишь в устранении лишних корреляций. Из приведенной цитаты далее следует, что условия нового местообитания необходимы для развития мутации, вытеснившей аналогичную модификацию. Между тем, как я уже указывал (1940, стр. 270), вся суть вопроса заключается в том, что благодаря наследственному закреплению приспособительный признак эмансипируется в своем развитии от действия тех условий, в которых обитает организм с этим признаком. Вследствие этого он может развиваться задолго до действия на организм характерных для места обитания условий, что делает возможным его более раннее использование.²

б) Развитие определенных структур и физиологических состояний к определенному времени. Подробно это разобрано нами в других работах (см. в особенности Лукин, 1940, стр. 269—270). Сюда относятся, например, такие явления, как своевременное проявление перелетного инстинкта у птиц, приуроченность окончания развития организмов к определенному времени года, многие случаи диапаузы и т. д. Наследственное закрепление этих изменений происходит в том случае, если невозможна почему-либо обусловленность их закономерными периодическими изменениями среды. Подчеркнем, что и это преимущество мутаций по сравнению с аналогичными модификациями тоже не может быть объяснено с точки зрения В. С. Кирпичникова.

в) Независимость от случайных колебаний среды. Это преимущество наследственных изменений, вкратце сформулированное нами в 1936 г., признается также И. И. Шмальгаузен. В своей книге «Организм как целое» он пишет: «Дело в том, что более полная генотипическая обусловленность развития известных черт организации («признаков») от внутренних факторов имеет известные преимущества перед зависимостью от внешних факторов. Интенсив-

¹ Подчеркнуто автором.

² Сходную мысль высказывает И. И. Шмальгаузен в одной из своих последних статей (1940, стр. 360—361).

ность внешних факторов бывает подвержена случайным колебаниям, а так как их действенность приурочивается по необходимости к известным фазам развития организма (когда развиваются данные признаки), то случайные изменения «обычной» температуры, влажности или других факторов (как раз в данной стадии развития) могут привести к невыявлению адаптивной модификации, следовательно к роковым последствиям для данной особи» (1938, стр. 104). Напомним в связи с этим указание Шнакенбека (1931), что в «критические периоды» развития рыб температура и соленость колеблются в весьма широких пределах, между тем расы рыб характеризуются постоянными признаками. И данное преимущество мутаций не может быть объяснено с точки зрения гипотезы Кирпичникова.

Б) Большая специализация наследственного изменения по сравнению с аналогичным ненаследственным. Это преимущество впервые сформулировано Теллунгом (1930), а потом высказано также мной (Лукин, 1935). Логической предпосылкой такого вывода является положение, что если одна живая материя дает начало развитию нескольких признаков, а другая — только одного, то последний признак должен быть более специализированным, более приспособленным к определенным условиям. Поэтому в своей первой статье по этому вопросу (1935) я писал, что замена ненаследственных изменений наследственными демонстрирует приложимость к эволюции низших систематических единиц тех же выводов, что и к эволюции высших систематических групп. А именно, что специализация (а также автономизация) играет в эволюционных превращениях низших систематических единиц столь же большую роль, как и в эволюции высших групп живого мира (см. также Лукин, 1940, стр. 270).

В новейшее время экспериментальное доказательство того, что ненаследственные изменения являются менее специализированными, чем аналогичные наследственные изменения, дал Г. Ф. Гаузе. Он показал, что при постоянном изменении внешних условий (повышение концентрации солей в воде) линии, обладающие большей врожденной резистентностью, проявляют меньшую способность к дальнейшим адаптивным модификациям. Основной вывод его работ совместно с Смарагдовой состоит в том, что «при приспособлении инфузорий к постепенному повышению солености среды наблюдается сильная отрицательная зависимость между приспособляемостью и исходной приспособленностью. При этом как раз приспособляемость приобретает решающее значение в процессе естественного отбора» (1940а, стр. 367). Гаузе отмечает, что «переживающие линии могут быть охарактеризованы как неспециализированные, но пластичные, тогда как те линии, которые исчезают из популяции, обладают специализацией в сочетании с ослабленной пластичностью» (там же). Гаузе пишет, что «экспериментальное изучение внутривидовой эволюции позволяет, следовательно, вскрыть те же самые закономерности, что и палеонтологическое изучение больших систематических групп» (стр. 369).

По-моему, все изложенное согласуется с тем, что я писал о разбираемой проблеме, в особенности о большей специализации наследственных признаков. Между тем, Гаузе, по недоразумению, считает, что это противоречит моим взглядам. Поэтому попытаемся показать (отчасти повторив сказанное ранее), что интересные исследования Гаузе вполне подтверждают мои высказывания о сущности преимуществ мутаций по сравнению с модификациями. Во-первых, Гаузе подтверждает высказанное Теллунгом и мной предположение, что на-

следственные признаки являются более специализированными. При этом его мнение о сходстве закономерностей эволюции больших и малых систематических групп вполне совпадает с моим.

Во-вторых, хорошо известно, что более специализированные формы приспособлены лишь к определенным условиям и теряют свои преимущества при изменении этих условий. В связи с этим я писал следующее: «Повидимому, вытеснение ненаследственных форм наследственными является правилом, допускающим не мало исключений; а *propter* говоря, способность к широким модификационным изменениям выгодна в биотопах с резко меняющимися условиями, т. е. там, где специализация является вредной, и организмы, быстро меняя свою фенотипическую оболочку, хорошо приспособляются к изменениям среды» (Лукин, 1940, стр. 275). Та же мысль была высказана мной и в более ранних работах (Лукин, 1936 и 1939). Как мне кажется, исследования Гаузе и Смарагдовой вполне подтвердили эту мысль, ибо они показали, что существует принципиальное различие между изменчивыми и относительно устойчивыми условиями внешней среды, к которым приспособляется организм» (Гаузе, 1940а, стр. 367). И, как следует из ряда остроумно поставленных экспериментов Гаузе и Смарагдовой, в изменчивых условиях выгодны модификационные приспособления, а в относительно устойчивых — наследственно закрепленные.

В-третьих, все указанные мнимые противоречия между результатами экспериментов Гаузе и моими выводами из теоретического обсуждения тех же вопросов возникли потому, что Гаузе, по недоразумению, приписал мне положение об усилении модификаций мутациями.

Таким образом, теоретические соображения и экспериментальные исследования продемонстрировали, что наследственные изменения могут обладать известными преимуществами по сравнению с аналогичными ненаследственными изменениями. Однако, как это было только что указано, преимущества наследственных изменений оказываются выгодными лишь в определенных условиях. Рассмотрим в самом сжатом виде этот вопрос в следующем разделе настоящей статьи.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ СУДЬБА РАЗЛИЧНЫХ НЕНАСЛЕДСТВЕННЫХ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ОРГАНИЗМОВ

Из сделанного выше обзора ненаследственных приспособительных изменений организмов видно, что среда на базе исторически сложившейся организации может обуславливать появление разнообразных, подчас весьма значительных изменений растений и животных. В процессе эволюции наблюдается как усиление связей со средой, так и, наоборот, эмансипация от последней. Одни ненаследственные изменения оказываются очень выгодными для организмов, и поэтому морфогенетическая роль внешних условий в возникновении этих изменений не уменьшается, а, наоборот, возрастает. Другие же ненаследственные изменения играют важную роль лишь на начальных этапах образования новых форм, а впоследствии заменяются аналогичными мутациями. Сделаем на основе данной выше классификации ненаследственных изменений организмов краткий обзор «эволюционной судьбы» каждой группы изменений, дабы выяснить, какие из них сохраняют свое значение в процессе дальнейшей эволюции, а какие подлежат замене наследственными изменениями.

I. Изменения организмов, приспособительные по отношению к тем факторам, которые их вызвали.

1. Изменения организмов, приспособительные к постоянным особенностям среды. Повидимому, в подавляющем большинстве случаев эти изменения в процессе эволюции заменяются аналогичными изменениями. В отношении географических модификаций это доказано рядом экспериментальных работ (обзор части этих работ дан в моей книге, Лукин, 1940). В отношении экологических модификаций растений это доказано обширными исследованиями Турессона (1922, 1925 и др.) и его последователей. Что касается наследственного характера экологических форм животных, то этот вопрос мало исследован. Однако, принимая во внимание результаты исследований Ренша (1937) над моллюсками из рода *Murella*, Брейдера (1936) над рыбками *Litina* и др., можно с большой вероятностью предположить, что экологические особенности животных наследственно закреплены. Такое же соображение можно высказать и по поводу высотных изменений. Наследственное закрепление этих изменений у растений было подтверждено Турессоном, который установил горные экотипы, т. е. наследственные экологические формы, у некоторых видов растений. Н. И. Калабухов в ряде работ (1935—1937 и др.) показал, что особенности состава крови горных форм мышей (*Apodemus sylvaticus*) сохраняются и при переносе их в долину. Дальнейшие исследования в этой области, конечно, необходимы. Наконец, о глубинных изменениях следует сказать, что наследственная природа их, повидимому, не исследована. Можно, однако, высказать предположение, что они сходны по своей наследственной природе с рассмотренными выше изменениями. Замена всех перечисленных модификаций аналогичными мутациями представляется нам вполне понятной, ибо в результате такой замены становится возможным использование вышеупомянутых преимуществ наследственных изменений: возможность более раннего использования приспособительной структуры, независимость от случайных уклонений среды, большая специализация структур.

2. Изменения организмов, приспособительные к периодически возникающим особенностям среды. Многие периодические модификации, в особенности сезонные модификации одного и того же организма, во многих случаях являются выгодными, так как воздействия среды на организмы, необходимые для возникновения этих модификаций, обеспечивают своевременное появление последних. При этом следует предостеречь от упрощенного представления о связи сезонных изменений организмов с сезонными изменениями среды. Воздействие внешних факторов на организмы становится возможным благодаря наличию определенной морфо-физиологической структуры организма, которая формируется в процессе онтогенеза. Так, например, в ихтиологии распространено мнение, что начало миграции рыб обусловливается воздействиями более или менее определенных для каждого вида температур. Таким образом, выходит, что такой сложный процесс, как миграция рыб, зависит лишь от внешнего воздействия. В действительности, как показывает Н. В. Лебедев в своей интересной работе о миграции хамсы (Лебедев, 1940), температурные влияния могут вызвать миграцию рыб лишь после достижения определенной стадии биологического развития. Понятно, что достижение этой стадии в свою очередь возможно благодаря взаимодействию развивающегося организма и среды.

Повидимому, в ряде случаев возможно сезонное модифицирование организма, а также изменения суточной активности животных,

независимые от периодических внешних влияний (см., например, статью Калабухова, 1940). Такая автоматизация до известной степени выгодна, так как она избавляет организмы от случайных влияний среды. Однако, с другой стороны, она требует формирования очень сложного, автоматически действующего механизма. Поэтому вероятней всего, что в возникновении этих якобы автономных периодических изменений организмов периодические изменения среды все-таки играют ту или иную роль.

Мы писали выше, что ненаследственные изменения организмов менее специализированы, чем аналогичные наследственные. Но это, по-видимому, нельзя приложить к сезонным модификациям, так как организм в ответ на внешние воздействия вырабатывает сезонные изменения лишь одного «горта».

Что же касается сезонных отличий между различными генерациями, то они обычно считаются ненаследственными (см., например, книги М. Штандфусса, 1901, и Ю. Филипченко, 1932). Но, как показали исследования Лукина (1939) и Тимофеева-Рессовского (1940), в популяциях организмов, по-видимому, возможен отбор наследственных вариантов, лучше других приспособленных к особенностям того или иного сезона. Поэтому необходимо обстоятельное переисследование этого вопроса. Весьма вероятно, что в ряде случаев отличия между генерациями наследственно закреплены. Другими словами, «сезонный отбор» может в известных условиях обеспечить адаптивное изменение признаков в соответствии с сезонными изменениями внешних условий.

3. Изменения организмов, приспособительные к меняющимся (не периодически) условиям среды.

Поскольку изменения, входящие в эту группу, различны, то и судьба их не сходна. Модификации, возникающие в результате изменения в одном направлении среды обитания, при стабилизации внешних условий, очевидно, как правило, заменяются аналогичными модификациями.

Изменения организмов, обитающих в пограничной полосе, нередко считаются ненаследственными, в доказательство чего обычно ссылаются на модификации растений-амфибий. Однако следует помнить, что существуют и противоположные факты. Так, Турессон (1922) выяснил, что в промежуточной зоне между двумя биотопами встречаются гибриды наследственных форм, каждая из которых приурочена к одному из биотопов. Аналогичные данные имеются и в отношении географических рас (см. разбор некоторых относящихся сюда данных в моей книге, Лукин, 1940, стр. 227 и следующие). Дальнейшие исследования этого вопроса необходимы. Заметим только, что так как особенности географических и экологических рас наследственно закреплены, то в промежуточной зоне между областями обитания соседних рас мы, действительно, должны встречать их гибридов, тем более что гибриды нередко имеют промежуточные признаки, как раз подходящие к промежуточным условиям пограничной полосы.

Что касается модификаций, возникающих в результате колебаний внешних условий, то они, как хорошо известно, свойственны всем организмам. Их приспособительное значение в последнее время подробно выяснялось В. С. Кирпичниковым (1935, 1940) и в работах И. И. Шмальгаузена.

Отдельно должен быть рассмотрен вопрос об изменении организмов, живущих в сильно колеблющихся условиях. Однако в виду

обширности этого вопроса мы его здесь рассматривать не будем. Заметим только, что у организмов, обитающих в указанных условиях, нередко вырабатываются приспособления, способствующие автономизации их жизнедеятельности от колебаний среды.

II. Изменения организмов, не приспособительные к вызвавшим их факторам, но являющиеся важными звеньями онтогенеза и необходимые для целесообразного (в определенных условиях) развития всего организма.

Эти изменения, которые так ярко свидетельствуют о возникшей в результате естественного отбора способности организмов использовать факторы среды для наиболее целесообразного в определенных условиях осуществления индивидуального развития, повидимому, стойко сохраняются в процессе эволюции и редко заменяются аналогичными наследственными изменениями. Проявляющаяся при возникновении этих изменений связь организма со средой (главным образом, с периодическими изменениями ее) очень выгодна, поскольку она обеспечивает целесообразное в определенных условиях развитие организма или его стадий. Подробно этот вопрос выяснен выше. К тому же в развитии изменений, о которых идет речь, участвуют такие факторы среды, которые не подлежат случайным колебаниям, а испытывают закономерные периодические изменения своей интенсивности (например, свет) или остаются неизменными (например, содержание кислорода в атмосфере).

Нельзя также говорить о меньшей специализации этих изменений как ненаследственных, по сравнению с аналогичными наследственными, ибо в этих случаях организмы реагируют на внешние воздействия лишь изменениями одного рода. Таким образом, эмансипация организмов от среды в этих случаях не представляет никакой выгоды. С другой стороны, автоматизация развития организма в ряде подобных случаев не представляется возможной (например, в случае развития аскариды, малярийного плазмодия и т. д.). Все же иногда замена некоторых рассматриваемых изменений наследственными, повидимому, возможна. Условия такой замены нуждаются в особом исследовании.

III. Коррелятивные модификации.

Вопрос о замене этих модификаций аналогичными наследственными изменениями проанализирован И. И. Шмальгаузом (1938, стр. 121 и следующие). Как можно заключить из этого анализа, возможны как случаи сохранения коррелятивных модификаций, так и замена их соответствующими «генокопиями». За подробностями отсылаем к книге Шмальгауза.

Таким образом, в процессе эволюции возможны как возрастание зависимости изменений организмов от внешней среды, так и относительная автономизация их от последней.¹ В данной статье мы пытались выяснить, какие модификации чаще других подвергаются замене аналогичными мутациями и какие, наоборот, сохраняют свое значение в процессе дальнейшей эволюции. И возрастание зависимости изменений организмов от внешней среды и, наоборот, усиление относительной автономизации их проходит под контролем естественного отбора. И то и другое ведет к усилению общей приспособленности организмов и преуспеванию их в борьбе за существование.

¹ Аналогичное мнение недавно высказано Н. И. Драгомировым (1939).

ЛИТЕРАТУРА

1. Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. 1. Зоолог. журн., т. XVIII, в. 4, 1939.
2. Он же. Роль приспособляемости в естественном отборе. Журн. общей биол., т. I, № 1, 1940.
3. Он же. Исследования по естественному отбору у простейших. IV. Зоолог. журн., т. XIX, 1940 а.
4. Драгомиров Н. И. Морфогенетическое взаимодействие глазного зачатка и покровной эктодермы. ДАН СССР, т. XXIII, № 4, 1939.
5. Зернов С. А. Общая гидробиология, 1934.
6. Золотарев Е. X. Материалы по экологии вольтинизма дубового шелкопряда. Зоолог. журн., т. XXIX, в. 4, 1940.
7. Калабухов Н. И. Физиологические особенности горных и равнинных подвидов лесной мыши. ДАН СССР, т. XI, № 1, 1935.
8. Он же. Особенности реакции некоторых видов на понижение атмосферного давления. Зоолог. журн., т. XVI, в. 3, 1937.
9. Он же. Суточный цикл активности животных. Усп. совр. биол., т. XII, в. 1, 1940.
10. Он же. О механизме влияния света на половой цикл у позвоночных. Усп. совр. биол., т. XIII, в. 4, 1940.
11. Он же. Адаптивное значение чувствительности организмов к внешним факторам. Журн. общей биол., т. I, № 2, 1940.
12. Кирпичников В. С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора. Биолог. журн., т. IV, 1935.
13. Он же. Значение приспособительных модификаций в эволюции. Журн. общей биол., т. I, № 1, 1940.
14. Ковальский В. Сезонна мінливість хемічного складу тканин хребетних. Біохемічний журн., т. XII, № 2, 1938.
15. Константен Ж. Растения и среда, 1908.
16. Кремьянский В. И. О значении различных форм филогенетической преемственности. Журн. общей биол., т. I, № 3, 1940.
17. Лебедев Н. А. Возможность предсказания миграции хамсы. Зоолог. журн., т. XIX, в. 4, 1940.
18. Лукин Е. И. Проблема географічної мінливості організмів. Учені записки Харківск. університету, № 2—3, 1935.
19. Он же. Про причини заміни в процесі еволюції неспадкових змін спадковими з погляду теорії природнього добору. Учені записки Харківск. університету, № 6—7, 1936.
20. Он же. Дарвинизм и проблема закономерных географических изменений организмов. Усп. совр. биол., т. XI, в. 2, 1939.
21. Он же. Про локальну і сезонну мінливість *Pyrthosoris apterus*. Праці Зоолого-біологічного інституту при Харківск. університеті, т. VI, 1939.
22. Он же. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. Изд. Академии Наук СССР, 1940.
23. Лысенко Т. Д. Теоретические основы яровизации, 1936.
24. Машковцев А. А. Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбрионального развития в онтогенезе и филогенезе, 1936.
25. Он же. Биологическое и физиологическое значение полового диморфизма у позвоночных животных. Журн. общей биол., т. I, в. 1, 1940.
26. Морган Ллойд. Привычка и инстинкт, 1899.
27. Оболенский В. Н. Основы метеорологии, 1937.
28. Поликарпова Е. Ф. Влияние внешних факторов на развитие половой железы воробья. ДАН СССР, т. XXVI, № 1, 1940.
29. Поляков И. М. Проблема класифікації адаптації. Учені записки Харківськ. університету, № 5, 1936.
30. Светозаров Е. и Штрайх. Г. Свет и половая периодичность у животных, Усп. совр. биол., т. XII, в. 1, 1940.
31. Он же. Значение внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных. Усп. совр. биол., т. XIV, в. 1, 1941.
32. Северцов А. Н. Современные задачи эволюционной теории, 1914.
33. Семенов-Тянь-Шанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений. Записки Академии Наук, т. XXV, № 1, 1910.
34. Скрябин К. И. и Шульц Р. С. Основы общей гельминтологии, 1940.
35. Смарагдова Н. П. и Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. II. Зоолог. журн., т. XVIII, в. 4, 1939.
36. Смарагдова Н. П. Исследования по естественному отбору у простейших. III. Зоолог. журн., т. XIX, в. 2, 1940.

37. Тимирязев К. А. Борьба растений с засухой. Сочинения, т. III, 1937.
38. Филиппченко Ю. А. Экспериментальная зоология, 1932.
39. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, 1938.
40. Он же. Пути и закономерности эволюционного процесса, 1939.
41. Он же. Возникновение и преобразование системы морфогенетических корреляций в процессе эволюции. Журн. общей биол., т. I, в. 3, 1940.
42. Он же. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции. Журн. общей биол., т. I, в. 4, 1940 а.
43. Штандфусс М. Жизнь бабочек, их ловля, воспитание и сохранение, 1901.
44. Эпштейн Р. В. Патогенные простейшие, спирохеты и грибки, 1931.
45. Bonnier G. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Annales de sciences naturelles, 7 sér., t. 20, 1894.
46. Dettó C. Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem.
47. Goldschmidt R. Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. V. Roux' Archiv, Bd. 126.
48. Thellung A. Die Entstehung der Kultur-pflanzen. München, 1930.
49. Timofeeff-Ressovsky N. W. Zur Analyse des Polimorphismus bei *Adalia bipunctata* L. Biolog. Ztrbl., Bd. 60, № 3—4, 1940.
50. Turesson G. The species and the variety as ecological units. Hereditas, vol. 3, 1922.
51. Turesson G. The plant species in relation to habitat and climat. Hereditas. vol. 6, 1925.
52. Schnakenbeck W. Zum Rassenproblem bei den Fischen. Ztschr. f. Morphol. u. Oekologie der Tiere, Bd. 21, H. 3/4, 1931.