

НЕНАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ

Ю. М. ОЛЕНОВ

Центральный рентгенологический и радиологический институт, Ленинград

Недавно Кирпичниковым (1933, 1935, 1940), Лукиным (1935, 1940) и Шмальгаузен (1938, 1939) была предложена теория, освещающая иначе, чем это обычно принято, роль ненаследственной изменчивости в эволюционном процессе. Эта теория выдвигается в биологии в той или иной форме не впервые (Morgan, 1896; Osborn, 1897; Baldwin, 1902; ср. также Turesson, 1922; Teilung, 1930). Шмальгаузен наиболее последовательно развил и обосновал ее и выяснил ее соотношение с некоторыми основными положениями дарвинизма. Суть этой теории состоит в том, что адаптивные модификации, выработавшиеся в предшествующей истории вида, имеют иногда ведущее значение в эволюции, как бы прокладывают или намечают ее дальнейшие пути. В своей современной форме эта теория противостоит бывшему до сих пор весьма широко распространенным отрицанию роли модификаций в эволюционном процессе и, вместе с тем, не имеет ничего общего с ламаркистской концепцией. В последующем изложении мы вкратце рассмотрим фактический материал, на который может опереться указанная теория, и вытекающие из него выводы, имея в виду, наряду с анализом некоторых, еще неясных или спорных пунктов, попытаться дать общую оценку значения этой теории для дальнейшего развития дарвинизма.

Некоторые факты, на которые всегда ссылались и ссылаются и сейчас ламаркисты, обосновывая свою точку зрения, не могут быть игнорируемы. Мы имеем в виду данные, касающиеся параллелизма между ненаследственными изменениями, вызываемыми у индивидуума воздействиями внешней среды, и наследственными особенностями, характерными для рас, разновидностей и видов, постоянно подвергающихся тем же воздействиям (карликовость как высокогорная модификация — карликовые высокогорные подвиды и виды; увеличение густоты меха у индивидуумов, развивающихся при холодной температуре — наследственная густошерстность арктических форм и т. д.). Простой ссылки на параллелизм наследственных и ненаследственных изменений для объяснения процесса фиксации этих ненаследственных изменений явно недостаточно (Лукин, 1940). Ламаркисты объясняют этот процесс наследованием приобретенных признаков, основываясь при этом на неприемлемой для нас идеалистической концепции изначальной целесообразности. Огромный экспериментальный материал, накопленный в современной биологии, исключает такое объяснение. Фиксация ненаследственных изменений нуждается в другом объяснении. Таким объяснением и является объяснение ее как не-

избежного результата естественного отбора. «Адаптивные модификации становятся наследственными через отбор и только через отбор» (Кирпичников, 1940).

Вопрос о том, каким образом, благодаря действию естественного отбора, осуществляется превращение ненаследственных признаков в наследственные, решается разными авторами не совсем одинаково. Чтобы разобраться в этом вопросе, необходимо путем сравнения выявить общие черты и отличительные особенности разных случаев закрепления адаптивных модификаций.

Разберем сначала судьбу тех ненаследственных изменений, которые обусловлены неупотреблением какого-либо органа, например зрительных органов (Машковцев, 1936) у индивидуума, живущего в темноте. Известно, что обычным признаком постоянных обитателей пещер как среди беспозвоночных, так и среди позвоночных животных является редукция глаз. Таким образом ненаследственное изменение, вызываемое отсутствием света, усугубляется и становится наследственным признаком, характерным для рас, видов и родов троглобионтов. Наследственная закреплённость этого признака у некоторых троглобионтов доказана экспериментально (Kosswig, 1935, 1936), хотя не всегда она бывает полной (Kammerer, 1912; Юзбашьян, 1934).

Дарвинистское объяснение процесса рудиментации неупотребляемых органов дано давно. Рудиментация неупотребляемых органов обусловлена тем, что они выпадают из-под контроля естественного отбора. Поэтому наследственные изменения, нарушающие сложную систему детерминационных и коррелятивных зависимостей органогенеза, могут беспрепятственно накапливаться, что и ведет к рудиментации и, в конечном счете, атрофии органа. Что, однако, представляют собою наследственные изменения, накопление которых ведет к рудиментации органа? Это, по Дарвину, — наследственные изменения, бывшие вредными, когда орган функционировал, и ставшие, когда он перестал использоваться, полезными, так как они высвобождают пластический материал, используемый на построение других органов [это указание Дарвина подтверждается данными работы Gohrbandt (1938) и Федотова (1940)]. Не нужно представлять себе дело таким образом, что включение некоторых мутантных генов в нормальный генотип начинается в тот момент, когда, благодаря изменению условий, тот или иной орган перестает функционировать. В действительности нормальный генотип и в относительно постоянных условиях отнюдь не является стабильным. Наследственная структура вида, его генотип, не только не более консервативна, чем морфо-физиологические особенности вида, но, наоборот, более изменчива, чем эти особенности. Весьма убедительным доказательством правильности данного положения могут служить данные Харланда (1934), выяснившего, что у двух видов хлопчатника (*Gossypium hirsutum* и *G. barbadense*) признаки, по которым эти виды не отличаются друг от друга, имеют различную наследственную обусловленность. Генотип обоих видов (или, во всяком случае, одного из них) претерпел, очевидно, ряд существенных изменений с того времени, как началась дивергенция; однако, благодаря отбору, некоторые признаки остались одинаковыми у обоих видов, вопреки тому, что наследственная обусловленность этих признаков в настоящее время у обоих видов различна.

Недавно нами было дано прямое доказательство того, что естественный отбор одновременно включает в нормальный генотип природных популяций ряд мутантных генов и что в природных условиях все время происходит трансформация нормального генотипа (Оленов и Хармац, 1938, 1939; Оленов, 1941; ср. Muller, 1939).

Сохранение нормального фенотипа оказывается возможным благодаря стабилизирующей деятельности естественного отбора, не только включающего ряд мутантных генов в нормальный генотип, но и уничтожающего вредные стороны их плейотропного действия. Поскольку обусловленная отбором трансформация нормального генотипа есть постоянно идущий и массовый процесс, постольку и приспособление вида к новым условиям было бы неправильно трактовать как движение, начинающееся от неподвижной исходной точки. Трансформация нормального генотипа продолжается в новых условиях с тем, однако, отличием, что отбор теперь не поддерживает, не охраняет те фенотипические особенности, которые потеряли свое значение в этих новых условиях.

Фиксация ненаследственных изменений наблюдается и в том случае, когда орган под влиянием постоянного упражнения усиленно развивается. Но причинная обусловленность процесса закрепления модификаций здесь иная. Как правильно отмечает Шмальгаузен (1938), в этом случае специфику процесса составляет не распад ранее имевшихся связей, а установление новых корреляционных и детерминационных связей. Если, например, у предков кенгуру при переходе их к передвижению без участия передних конечностей приобрел новые функции хвост и начали усиленно упражняться его мышцы, то это не могло не приводить к ненаследственному усилению мышц хвоста и должно было вызвать соответственные, тоже ненаследственные, изменения хвостовых позвонков. Такие же (может быть менее резкие) изменения должны были наблюдаться также и в мускулатуре и скелете задних конечностей. [О размахе возможных приспособительных изменений в мускулатуре и в скелете задних конечностей млекопитающих мы имеем право судить на основании прямых опытов по удалению передних конечностей у собак, ставившихся Fuld (1901)]. В данном случае естественный отбор несомненно сохранял и накапливал все наследственные изменения, которые действовали на мускулатуру и скелет задних конечностей и хвоста в том же направлении, что и упражнение этих органов. Устанавливались новые детерминационные связи, обеспечивающие ускоренное и усиленное развитие этих прогрессивных органов. Приспособительные изменения, бывшие ненаследственными, благодаря отбору становились наследственными и не только становились наследственными, но и усиливались и совершенствовались. Вернее, они именно потому и становились наследственными, что положительному отбору подвергались мутации, усиливающие и совершенствующие адаптивные модификации, вызванные упражнением органа. В связи с этим можно, как это и делает Шмальгаузен (1938), сослаться на данные Goldschmidt (1938), отметившего, что если наследственно измененную особь поставить в условия, вызывающие сходную с данным наследственным изменением модификацию, то модификация оказывается резче выраженной, происходит как бы суммирование эффекта. Подобные наблюдения могут быть, впрочем, приведены в любом количестве и из тех областей зоотехники, где момент упражнения, тренировки наиболее резко выражен. Известно, например, то огромное значение, которое имеют, наряду с своевременной и правильной тренировкой, наследственные свойства рысистых лошадей.¹

¹ Вообще суммирование эффекта наследственной и ненаследственной изменчивости представляет собой обыденное явление, встречающееся на каждом шагу в селекционной практике (ср. Гаузе, 1941; Лукин, 1942). Каждый вызванный отбором сдвиг наследственной средней величины вариационного ряда есть сдвиг всего ряда и он сопровождается обычно появлением новых, более крайних ненаследственных вариантов. В этом — и смысл селекционной работы, и одна из важнейших характеристик творческой деятельности естественного отбора.

Преобладающим моментом в фиксации модификаций, вызванных усиленным упражнением органа, является интенсификация процессов, от которых зависит развитие органа. Этот результат достигается не только за счет повышения реактивных способностей тканей или путем усиления детерминирующих воздействий, установления новых детерминационных связей. Нередко, может быть гораздо чаще, чем мы это обычно предполагаем, усиленное развитие органа становится возможным благодаря аннулированию тех препятствий, тормозных влияний, которые преодолеваются в органогенезе. Наши сведения о тормозящем влиянии одной части организма на развитие других до сих пор относятся почти исключительно к ранним стадиям развития (ряд работ, начиная с работы Driesch, 1892), низшим животным организмам (Child, 1915, 1924; Стрелин, 1936) и растениям. Однако есть основания думать, что и в интенсификации усиленно упражняемого органа распад тех коррелятивных связей, которые тормозили его развитие, имеет серьезное значение [напомним в связи с этим о выявленных Северцовым (1939) соотношениях, обозначенных им как обратные топографические координации]. Разрушение этих корреляций явится, очевидно, результатом прямого отрицательного действия отбора. Но здесь должна быть учтена та роль, которую играет постоянно идущий процесс трансформации нормального генотипа. Благодаря лабильности генотипической обусловленности нормального фенотипа, текучести причинных связей, ведущих к его реализации, распад ставших вредными корреляций осуществляется легче и быстрее, хотя даже и в этих условиях имевшиеся корреляции далеко не всегда легко и быстро уничтожаются (Оленов, 1941).

Особо нужно обсудить вопрос о том, какое значение в процессе фиксации изменений, вызываемых усиленным упражнением органа, имеет отбор на слаженность, гармоничность строения и функций разных органов, которому придает большое значение Кирпичников (1940). Особенность разбираемого процесса заключается в том, что до тех пор, пока прямой отбор, усиливающий выгодное изменение органа, не сделает это изменение наследственным, развитие органа в дофункциональный период будет протекать точно так же, как оно шло у предков до начала процесса (если наследственное изменение органа произошло путем анаболии, то отклонений в развитии органа не будет наблюдаться и после закрепления модификации, вызываемой его усиленным упражнением). Поэтому, если данный орган начинает функционировать к тому времени, когда остальные органы уже окончательно детерминированы, то отбором будут исправляться и совершенствоваться только функциональные, а не морфогенетические связи данного органа с другими органами. Все же значение отбора на гармоничность велико и в этом случае. Сопутствуя прямому отбору на усиление вызываемого упражнением изменения, отбор на гармоничность создает новому признаку еще большую устойчивость, так сказать, расширяя его базу в онтогенезе.

После всего сказанного нетрудно проследить судьбу ненаследственных изменений, вызванных прямым воздействием внешней среды. Именно к этой группе модификаций относятся излюбленные примеры ламаркистов, приводимые ими как доказательство наследования приобретенных признаков. Кроме уже перечисленных фактов параллелизма между ненаследственными изменениями и признаками, характерными для рас, подвидов и видов, здесь можно напомнить хотя бы о правиле Бергмана, согласно которому северные формы крупнее южных (как известно, развитие на холоду обуславливает у животных аналогичный,

но ненаследственный эффект).¹ Сошлемся также на отмеченный многими ботаниками (см., например, Turesson, 1922) факт параллелизма между наследственными особенностями экотипов, приуроченных к определенным условиям местообитания, и ненаследственными изменениями, вызываемыми условиями тех же местообитаний. Причины, обуславливающие фиксацию ненаследственных изменений, здесь в общем те же самые, что и в рассмотренных выше случаях закрепления модификаций, вызванные неупотреблением органа или, наоборот, его усиленным упражнением.² И здесь, одновременно с разрушением части прежних корреляций, идет преобразование оставшихся, возникают и усиливаются новые детерминационные связи. Так, отрицательное, разрушающее действие отбора и его положительная, творческая деятельность совместно обуславливают превращение ненаследственного признака в наследственный.

Модифицированный внешним воздействием орган часто приобретает некоторые отличительные особенности еще в начале своего развития, когда остальные органы окончательно не детерминированы.³ Поскольку развитие органа оказывается измененным, отбор на слаженность, гармоничность исправляет и совершенствует не только функциональные, но и морфогенетические корреляции данного органа с другими органами. Поэтому, еще до того как, благодаря процессу трансформации нормального генотипа и прямому отбору на усиление адаптивной модификации, она станет наследственной, косвенный отбор в смысле Кирпичникова (1935, 1940), т. е. отбор на гармоничность, может перестроить морфогенетические связи данного органа с другими органами, что, в свою очередь, будет способствовать закреплению ранее ненаследственных особенностей. Та или иная последовательность (или же одновременность) этих процессов зависит от того, насколько совершенна сама адаптивная модификация, от степени автономности данного органогенеза, подвижности системы корреляций, селективного значения каждого их преобразования и т. д.⁴

¹ Гаузе недавно (1941) выяснил, что у *Fannia canicularis* имеет место лишь общее соответствие, а не совпадение наследственных различий географически удаленных друг от друга популяций и ненаследственных изменений, вызываемых температурным воздействием. Эти интересные данные необходимо дополнить опытами на других объектах.

² Граница между изменениями, вызванными употреблением или неупотреблением органа, и прямым воздействием внешней среды в значительной степени условна. Обсужденный нами случай редукции глаз у троглобионтов может быть использован как пример, показывающий условность этой границы: ненаследственное изменение неупотребляемого органа (недоразвитие глаз) вызывается прямым воздействием внешней среды (отсутствием света). Отсюда, в смысле причинной обусловленности процесса, один шаг до тех изменений, которые наблюдаются на неосвещенной стороне тела у камбалы *Pleuronectes flesus*, т. е. до тех случаев, которые могут быть приведены как типичный пример прямого воздействия внешней среды. Наоборот, явственно отличается от таких случаев тщательно изученный Машковцевым (1936) процесс развития легких у аксолотля. Здесь остановка развития неупотребляемого органа обуславливается исключением его функции, т. е. неупражнением, а не прямым воздействием внешней среды.

³ Иногда это, очевидно, имеет место и в том случае, когда внешняя среда воздействует на орган через его функцию.

⁴ Можно предполагать, что в ряде случаев изменение морфогенетических связей модифицированного органа с другими органами действительно предшествует превращению модификации в наследственный признак. В этих случаях события иногда должны разворачиваться в такой последовательности, которая при поверхностном рассмотрении кажется противоречащей всем нашим обычным представлениям: фиксация еще не ставшего наследственным изменения будет происходить в момент устранения фактора внешней среды, вызывающего данную модификацию. Преобразование системы морфогенетических связей модифицированного органа с другими может привести к весьма резкому снижению жизнеспособности индивидуумов, у которых система корреляций перестроена, а данный орган не изменен.

Из всего сказанного до сих пор вытекает указанный Кирпичниковым (1935, 1940) вывод, который можно формулировать так: условия, ставшие обычными в жизни вида, если вид в состоянии к ним приспособиться, должны стать для него оптимальными. Действительно, в этом направлении действует и отбор на гармоничность (Кирпичников) и обусловленный отбором процесс трансформации нормального генотипа, уничтожающий лишние приспособительные реакции, и прямой отбор на усиление выгодного признака, сдвигающий его среднее выражение.¹ Все же в этот вывод необходимо внести весьма существенный корректив. До сих пор мы подчеркивали лабильность корреляций, обеспечивающих нормальное развитие, богатство и легкость их возможных преобразований. Однако система онтогенетических корреляций, несмотря на свою лабильность, в некоторых отношениях весьма консервативна. Консервативность некоторых онтогенетических корреляций имеет настолько большое значение, что с нею нельзя не считаться. Ею обусловлены явления рекапитуляции (Шмальгаузен, 1938) и параллелизм в видообразовательных процессах у близких видов (Оленов, 1941). Благодаря своей консервативности система онтогенетических корреляций способна иногда длительное время противостоять преобразующему действию отбора, и поэтому условия, ставшие в жизни вида обычными, не всегда становятся для него оптимальными. Это удастся обнаружить, так как комплекс факторов внешней среды, воздействующих на вид, очень сложен, а причиной, ограничивающей пространство вида, часто являются биотические факторы среды. Дарвин («Происхождение видов») подчеркивал значение биотических факторов в определении границ ареала вида, и эта дарвиновская мысль целиком применима также и к вопросу о причинах, обуславливающих приуроченность вида внутри его ареала к определенным станциям. Если, например, типичным местообитанием вида является сухая степь, то, казалось бы, отбор должен вызвать такое преобразование строения и функций, благодаря которому условия слабо увлажненной почвы станут оптимальными для вида. Говоря более общим образом, количественная и качественная характеристики комплекса абиотических факторов местообитания, являющегося для вида экологическим оптимумом, должны стать для него физиологически оптимальными. На самом деле это не всегда так. В весьма интересном исследовании Прозоровского (1940) показано, что у типичного представителя ценоза сухой типчаковой степи, *Festuca sulcata*, и вегетативные и генеративные побеги значительно лучше развиваются в условиях большой влажности, характерной для разнотравно-злакового луга, чем в ее обычном местообитании. Однако в естественном травостое разнотравно-злаковых лугов *F. sulcata* не участвует, хотя эти условия и являются для данного вида физиологически оптимальными, так как он не может противостоять конкуренции других растений. В условиях же недостатка влаги *F. sulcata* оказывается победителем, несмотря на то, что эти условия далеки от физиологического оптимума данного вида, потому что для наиболее опасных конкурентов эти условия оказываются еще более неблагоприятными.

Условия, обычные в жизни вида, не всегда становятся для него оптимальными, отбор может в течение продолжительного времени оставаться недостаточно эффективным из-за консервативности онтогенетических корреляций. Сказанное, конечно, следует понимать лишь

¹ Отсюда следует, что приведенный только что вывод должен быть принят независимо от признания роли адаптивных модификаций в эволюционном процессе.

как указание на наличие серьезных препятствий, которые иногда приходится преодолевать естественному отбору. Типичные представители флоры пустынь, например кактусы, которым вредна значительная увлажненность почвы, достаточно ярко показывают, что даже условия, резко неблагоприятные для подавляющего большинства растений и животных, могут стать для некоторых, приспособившихся к ним форм оптимальными. Однако в других случаях соответствие между условиями, в которых вид живет, и его организацией остается недостаточно полным. В этом мы видим первый намек на некоторую ограниченность возможностей приспособления вида или более крупной систематической группы к изменяющейся среде — особенность, которая при более суровых испытаниях, например при значительном изменении климата, появлении новых врагов или конкурентов, может оказаться весьма опасной для жизни вида, сузить его ареал и даже привести к вымиранию. Таким образом, исследуя, стали ли условия, обычные в жизни вида, для него оптимальными, мы можем учесть результаты проверки пластичности, проведенной самой природой в тех, наименее доступных для изучения случаях, когда гибкость или, наоборот, чрезмерный консерватизм онтогенетических корреляций не сказываются сейчас заметным образом на численности вида и его распространении.

Разбирая вопрос о консервативности онтогенетических корреляций как о препятствии, которое приходится преодолевать естественному отбору, мы отклонились несколько в сторону от нашей основной темы. Сейчас мы уже можем точно определить содержание теории, согласно которой закрепление ненаследственных изменений обусловлено естественным отбором. Сущность этой теории очень проста. Организм во многих случаях реагирует на сдвиги во внешней среде образованием выработавшихся в предшествующей истории вида адаптивных модификаций (дарвиновская определенная изменчивость). Одновременно наследственная, т. е. мутационная изменчивость (неопределенная изменчивость по Дарвину), доставляет материал для естественного отбора, усовершенствующего и усугубляющего выгодные особенности, уничтожающего все лишнее. Направление отбора часто совпадает с тем направлением, в котором идет ненаследственное приспособление индивидуума. Эта мысль была точно сформулирована самим Дарвином в следующих словах: «В общем мы можем прийти к заключению, 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. Собр. соч., III, 374, 1940). Поэтому и происходит закрепление адаптивных модификаций, поэтому они приобретают в ряде случаев ведущее значение в видообразовании, как бы намечая его дальнейший путь.

Теория, объясняющая закрепление ненаследственных изменений действием естественного отбора, окончательно выбивает почву из-под ног у ламаркистов, так как она дает рациональное объяснение с позиций дарвинизма фактам, на которые они всегда ссылались. Вместе с тем, признание ведущей роли, которую часто играет ненаследственная изменчивость в процессе видообразования, противостоит получившей в XX в. довольно широкое распространение, особенно во Франции, теории преадаптации, согласно которой вид не приспособляется к среде, а избирает среду, соответствующую его морфологическим и физиологическим особенностям (см., например, Cuénot, 1901, 1903, 1914, 1925; Davenport, 1903; Parr, 1926). Критика теории преадаптации давалась не раз (см. особенно Rabaud, 1922). Однако только призна-

ние роли ненаследственной изменчивости в эволюции дает возможность полностью преодолеть эту антидарвинистскую концепцию.

В науке правильное решение одного вопроса всегда выдвигает на очередь другой, обычно не менее важный. Теория, подчеркивающая важную роль, которую играют адаптивные модификации в видообразовании, сразу выявила до сих пор почти неощущавшийся пробел в наших сведениях: нам ничего или почти ничего неизвестно о том, как формируются сами адаптивные модификации. Конечно, мы можем сказать, что способность индивидуумов, относящихся к данному виду, реагировать появлением адаптивной модификации на определенный комплекс внешних воздействий выработана отбором в предшествующей истории вида. Но этот верный ответ остается абстрактным до тех пор, пока не предпринято попытки проследить творческую деятельность отбора, создающего на основе ранее достигнутого новые адаптивные модификации. Таких попыток не было, потому что ненаследственная изменчивость считалась несущественной для эволюционного процесса. Теперь же мы видим, что для понимания эволюции организма как целостной системы необходимо изучать становление адаптивных модификаций. Селекционная теория закрепления ненаследственных изменений не дает исчерпывающего объяснения координированности эволюционных преобразований организма. Она лишь указывает то направление, в котором нужно в дальнейшем вести работу.

Для того чтобы дать общую оценку той роли, которую играют адаптивные модификации в эволюции, необходимо поставить вопрос так, как это недавно было сделано Северцовым (1939) при обсуждении причинной обусловленности эволюционного процесса. Северцов в одной из вводных глав своей книги «Морфологические закономерности эволюции» критикует ламаркистскую теорию. При этом он сознательно оставляет в стороне вопрос о том, возможно ли наследование приобретенных признаков, и сосредоточивает все свое внимание на проверке пригодности ламаркистской теории в качестве руководящей идеи филогенетических исследований. Вопрос, следовательно, формулируется так: возможно ли объяснить с ламаркистской точки зрения те изменения организации растений и животных, которые происходили в ходе их эволюции и из которых складывалась сама эволюция. Северцов показывает, что, не говоря уже о таких органах, в эволюции которых адаптивные модификации не могли играть никакой роли (пассивные органы защиты), и таких случаях, как прогрессивное развитие головного мозга у млекопитающих, редукция зубов у предков птиц, даже по отношению к органам, которые, вообще говоря, способны несколько изменяться под влиянием усиленного упражнения (мышцы, связанный с ними скелет, железы), особенно рельефно выступает преимущество дарвинистского объяснения эволюции по сравнению с ламаркистским. С позиции селекционной теории закрепления ненаследственных изменений легко определить ту подлинную роль, которую играют адаптивные модификации в процессе эволюции органов, способных к функциональной перестройке. Отбор, усвершенствующий и усугубляющий выгодные ненаследственные изменения, вызванные усиленным упражнением органа, не ограничен в своем действии масштабом индивидуальной приспособляемости. Усиленно функционирующая мышца или железа достигнет благодаря отбору большей степени сложности — изменение невозможное как непосредственный результат упражнения. Но наследственно измененный орган сохранит свою пластичность, и новые приспособительные изменения, вызываемые его усиленным упражнением, будут вновь и вновь закрепляться и совершенствоваться отбором.

Наследственная и ненаследственная изменчивость, таким образом, идут рука об руку в процессе видообразования. Однако при анализе самой модификационной изменчивости следует, по нашему мнению, различать первичные и вторичные модификации. Если отбор выработал уже способность реагировать приспособительно на данное изменение внешней среды, то в этом случае мы имеем дело с вторичной модификацией. Если же данное изменение внешней среды является новым для вида или в период, непосредственно предшествующий моменту исследования, оно встречалось не часто и отбор не успел еще отшлифовать или переработать реакцию, вызываемую этим изменением среды, то тогда возникающая модификация является первичной. Необходимо выяснить, может ли первичная модификация быть адаптивной и в каких случаях изменение внешней среды способно вызвать такую первичную адаптивную модификацию.

Первичные адаптивные модификации, т. е. адаптивные модификации, не отшлифованные еще отбором, могут возникать в тех случаях, когда какой-либо новый для вида фактор внешней среды вредно действует на те или иные функции индивидуума. (Разумеется, первичные адаптивные модификации всегда возникают на базе уже имеющихся приспособлений таким, например, образом, что частичное выключение функции одного органа компенсируется усиленной деятельностью другого органа.) Другими словами, первичные адаптивные модификации — это всегда модификации, исправляющие или компенсирующие вызываемое фактором внешней среды повреждение. В таких случаях модификация может играть ведущую роль уже в самом начале образования нового приспособительного признака. Однако по отношению к некоторым приспособительным признакам мы обязаны признать, что первым этапом в их возникновении мог быть только отбор наследственных изменений. Мы обязаны сделать этот вывод в тех случаях, когда фактор внешней среды, весьма важный для жизни вида, не оказывает непосредственно своим присутствием повреждающего действия на индивидуум. В таких случаях адаптивные модификации могут быть только вторичными, они могут появиться только благодаря отбору, который, создав новый признак, создает, вместе с тем, и способность реагировать приспособительным изменением этого признака на изменение внешней среды. К числу таких адаптивных модификаций, которые могут быть только вторичными, относятся ненаследственные приспособительные изменения окраски соответственно цвету среды и ненаследственные изменения, позволяющие индивидууму ассимилировать вещества, находящиеся в окружающей среде, или использовать их как источник энергии.

Мы привели ряд примеров, показывающих, что в образовании некоторых признаков адаптивные модификации не участвуют, в образовании других признаков они являются вторичными, т. е. появляются и приобретают значение в результате работы отбора, создающего новый приспособительный признак. Это дает уже некоторый материал для суждения о том, насколько различна роль ненаследственной изменчивости у разных видов и систематических групп и у одного и того же вида в разные моменты его развития.

К дальнейшим выводам приводит анализ роли ненаследственной изменчивости в резко колеблющихся условиях среды.¹ Многие исследователи отмечали, что при большой изменчивости условий, в которых живет вид, наиболее выгодна такая степень лабильности организации

¹ Вопрос о роли модификаций в относительно постоянной среде мы в данной статье не затрагиваем.

и функций индивидуума, при которой он способен отвечать на различные изменения внешней среды образованием соответствующих адаптивных модификаций (см., например, Haldane, 1932; Малиновский, 1939; Кирпичников, 1940). Автономизация в данном случае не только не нужна, она является вредной. Но так как автономизация все же будет возникать как побочное следствие деятельности естественного отбора, закрепляющего, фиксирующего имеющиеся модификации, то вновь и вновь будут обостряться противоречия между наследственностью и приспособлением. Конечно, эта борьба между наследственностью и приспособлением, в форме которой, как указал Энгельс («Диалектика природы»), совершается весь процесс развития органического мира, имеет место не только в резко колеблющихся условиях. Она здесь лишь более ярко выявлена, чем в относительно постоянной среде.

Следует добавить, что возможен и другой путь приспособления вида к весьма изменчивой обстановке. Если в истории вида или систематической группы не выработалась способность реагировать возникновением адаптивных модификаций на некоторые часто происходящие сдвиги во внешней среде, то тогда приспособление вида к этим колебаниям среды может быть достигнуто путем каждый раз сызнова начинающегося отбора наследственных изменений. Такой тип приспособления к постоянно изменяющимся условиям несомненно является примитивным. Он невыгоден, так как приспособление вида каждый раз осуществляется за счет гибели значительной части или большинства индивидуумов, составляющих популяцию. Отметим, что для изучения этого способа приспособления вида к колебаниям среды особенно удобны те случаи, когда фактор, к которому вид должен приспособиться, не вызывает первичных адаптивных модификаций, так как в этих случаях дилемма ясна: либо вторичные адаптивные модификации, либо вновь и вновь повторяющийся отбор наследственных изменений.

Исследователями изменчивости микробов многократно отмечалось, что некоторые наблюдавшиеся ими изменения, повышая в условиях опыта приспособленность организма, подвергались положительному отбору. Аналогичные указания не часто встречаются в литературе по изменчивости многоклеточных растений и животных. Указанное различие, очевидно, объясняется тем, что у микробов приспособление к постоянно изменяющимся условиям путем каждый раз сызнова начинающегося отбора наследственных изменений, — этот примитивный тип приспособления к варьирующей среде, — является гораздо более распространенным, обычным, чем у многоклеточных. Действительно, при изучении процесса приспособления дрожжевого грибка *Schizosaccharomyces Pombe* к сбраживанию галактозы нам удалось показать, что приспособление достигается путем отбора наследственных изменений (Оленов, 1940). Способность сбраживать галактозу оказалась наследственной особенностью, подвергающейся интенсивному положительному отбору в среде, содержащей из сахаров только галактозу.

Указанный только что примитивный тип приспособления, вероятно, не так уже редок и у многоклеточных. Можно не без основания предположить, например, что в некоторых случаях приспособления растительноядных насекомых к питанию необычными для них растениями (в годы недостатка оптимального корма) процесс идет именно этим путем. В пользу такого допущения говорит факт, что во многих случаях приспособление к питанию другими видами достигается за счет гибели большинства особей, а обратный переход также оказывается

затрудненным (см., например, Кожанчиков, 1941). Все же этот тип приспособления, очевидно, более распространен у микробных видов, которым он вполне обеспечивает успех в борьбе за существование, так как, благодаря громадной численности клеток, для отбора почти всегда находится подходящий материал. Конечно, и у микробов, в частности у дрожжевых грибов, это — не единственный способ, которым осуществляется приспособление вида к постоянно изменяющимся условиям. Однако зависимость их от внешней среды настолько велика, что ненаследственная приспособительная изменчивость (напомним хотя бы об адаптивных энзимах, о переходе от брожения к дыханию и наоборот, и т. д.) оказывается недостаточной, и широко используется менее выгодный путь каждый раз сызнова начинающегося отбора.

Итак, значение адаптивных модификаций может быть резко различно в эволюции разных видов и более крупных систематических групп¹ и в разные моменты развития одного и того же вида.

Пути, которыми, благодаря деятельности отбора, осуществляется включение ненаследственной изменчивости в видообразовательный процесс, должны быть подвергнуты тщательному изучению. Не менее важной задачей является исследование обусловливаемого отбором становления самих адаптивных модификаций. Таким образом селекционная теория закрепления адаптивных модификаций ставит на очередь ряд вопросов, разрешение которых насущно необходимо для углубления наших знаний об эволюционном процессе. Вместе с тем эта теория еще раз демонстрирует действенность дарвиновского принципа естественного отбора в анализе наиболее трудных сторон эволюционной проблемы и тем самым способствует победе дарвинизма над неоламаркизмом, теорией преадаптации и другими антидарвинистскими течениями в современной биологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Гаузе Г. Ф., Журн. общ. биол., 1, № 1, 1940.
 Гаузе Г. Ф., Журн. общ. биол., 2, № 2, 1941.
 Кирпичников В. С., Биол. журн., 2, № 6, 1933.
 Кирпичников В. С., Биол. журн., 4, № 5, 1935.
 Кирпичников В. С., Журн. общ. биол., 1, № 1, 1940.
 Кожанчиков И. В., Тр. Зоол. инст. АН СССР, 6, № 4, 1941.
 Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. 1940.
 Лукин Е. И., Журн. общ. биол., 3, № 4, 1942.
 Малиновский А. А., Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол. № 4, 1939.
 Машковцев А. А., Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., 5, 1936.
 Оленов Ю. М., Вестн. рентгенол. и радиол., 22, 1940.
 Оленов Ю. М., ДАН СССР, 31, № 2, 1941.
 Оленов Ю. М. и Хармац И. С., ДАН СССР, 19, № 5, 1938.
 Оленов Ю. М. и Хармац И. С., ДАН СССР, 24, № 5, 1939.
 Прозоровский А. В., Сов. бот., № 5—6, 1940.
 Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. 1939.
 Стрелин Г. С., Арх. анат. гист. и эмбр., 15, № 3, 1936.
 Федотов Д. Н., Усп. совр. биол., 13, № 2, 1940.
 Харланд С. Е., ДАН СССР, 4, 1934.
 Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. 1938.
 Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. 1939.
 Юзбашьян С. М., Тр. Зоол. сект. Груз. отд. Закавказ. фил. АН СССР, № 1, 1934.

¹ Масштаб этих различий недооценивается Гаузе в его работах по естественному отбору у инфузорий (см., например, Гаузе, 1940), имеющих целью выявить роль наследственной и ненаследственной изменчивости в процессе приспособления.

- Baldwin J. M. Development and Evolution. 1902.
 Child C. M. Individuality in Organismus. 1915, 1924.
 Cuénot L., Rev. gen. des Sciences, 12, 1901.
 Cuénot L., Rev. gen. des Sciences, 20, 1903.
 Cuénot L., Scientia, 16, № 36, 1914.
 Cuénot L. L'Adaptation. 1925.
 Davenport. The Decennial Publ. Univ. Chicago, 10, 1903.
 Driesch H., Z. f. wiss. Zool., 53, 1892.
 Fuld E. Arch. Entw. Mech., 11, 1901.
 Goldschmidt R. Physiological genetics. 1938.
 Gohrbandt I., Z. f. wiss. Zool., 51, 1, 1938.
 Haldane J. B. S. The causes of Evolution. 1932.
 Kammerer P., Arch. Entw. Mech., 33, 1912.
 Kosswig C., Zool. Anz., 112, 1935.
 Kosswig C., Zool. Anz. Suppl., 9, 1936.
 Martin C. P., Amer. Nat., 71, 134, 1937.
 Morgan L. Habit and Instinct. 1896.
 Muller H. I., Biol. Rev., 14, № 3, 1939.
 Osborn H. F., Science. N. S., 6, 1897.
 Parr A. E. Adaptogenese und Phylogenese. 1926.
 Rabaud E. L'adaptation et l'évolution. 1922.
 Teilung A. Die Entstehung der Kulturpflanzen. 1930.
 Turesson G. Hereditas. 3, № 3, 1922.

Поступило
28 XI 1944

NON-HEREDITARY VARIABILITY AND EVOLUTION

J. M. OLENOV

Summary

Authors occupied with the elaboration of the selectional theory of fixation of adaptive modifications regard the parallelism between the non-hereditary changes called forth in the individual by influences of the environment, and the hereditary characters typical of races, varieties and species, as being due to the action of natural selection. The main point of this theory is that the adaptive modifications developed in the past history of a species can sometimes play a leading rôle in the evolution of the species determining its further course.

A study of the common and distinguishing features of various cases of fixation of non-hereditary changes shows that the means of fixation of adaptive modifications are not always the same, and that this process does not always take place. It has also been shown that one of the chief tasks of future studies is the investigation of the development of the adaptive modifications themselves.

However, even in its present form, the selectional theory of fixation of adaptive modifications demonstrates the applicability of Darwin's principle of natural selection to the analysis of the most difficult aspects of the problem of evolution and thereby forwards the victory of darwinism over neolamarckism, preadaptation theory and other anti-darwinist tendencies in modern biology.