

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР У ЖИВОТНЫХ

Г. Ф. Гаузе

Лаборатория экологии Института зоологии МГУ

I

Восемьдесят лет прошло с тех пор, как появилось первое издание «Происхождения видов путем естественного отбора» Чарльза Дарвина. Дарвин впервые убедительно показал, что процесс эволюции представляет приспособительный процесс, управляемый законом естественного отбора. «Не следует упускать из виду», писал Дарвин, «как бесконечно сложны и как вплотную охватывают организмы их отношения между собой и с окружающими физическими условиями; а отсюда понятно, как бесконечно разнообразны те различия в строении, которые могут оказаться полезными любому существу, при постоянно меняющихся условиях жизни. Можно ли, в виду появления многочисленных изменений, полезных для человека, считать невероятным, чтобы другие изменения, полезные в каком-нибудь смысле для существ в их сложной и великой жизненной битве, появились в длинном ряде поколений. Но если такие изменения проявляются, то можем ли мы (помня, что родится гораздо более особей, чем может выжить) сомневаться в том, что особи, обладающие хотя бы самым маловажным преимуществом перед остальными, будут иметь более шансов на сохранение и размножение своего рода? С другой стороны, мы можем быть уверены, что всякое изменение, сколько-нибудь вредное, будет неукоснительно подвергаться истреблению. Сохранение полезных индивидуальных различий или изменений и уничтожение вредных я назвал естественным отбором, или переживанием наиболее приспособленных» (Чарльз Дарвин. Соч., пер. проф. К. А. Тимирязева, Петербург, 1896, стр. 54).

В течение последних восьмидесяти лет теория естественного отбора была предметом непрекращавшихся споров и стойко выдержала самую разностороннюю критику и экспериментальную проверку. В настоящей статье на фоне восьмидесятилетней истории мы попытаемся сформулировать несколько основных проблем учения о естественном отборе и обсудим их на зоологическом материале. При этом мы далеки от мысли дать исчерпывающее изложение как фактов, так и проблем. Вопросы, подлежащие обсуждению в настоящей статье, могут быть сформулированы следующим образом:

1. Каковы некоторые наиболее распространенные возражения, отрицающие роль естественного отбора в эволюции животных, и каковы некоторые наиболее яркие доказательства естественного отбора, опровергающие эти возражения?

2. Что нам точно известно по поводу основных закономерностей действия естественного отбора?

Вопрос о творческой деятельности естественного отбора исключительно многогранен и актуален, и в настоящей статье мы собираемся рассмотреть лишь две следующих проблемы:

а) естественный отбор как фактор, определяющий направление эволюционного процесса;

б) естественный отбор как фактор, лежащий в основе тонких закономерностей приспособительного процесса.

II

Одно из наиболее старых возражений, отрицающее роль естественного отбора в эволюции животных, которое отстаивается некоторыми биологами и в наши дни, состоит в том, что в популяциях животных будто бы нет никакого естественного отбора, а происходит лишь, как они говорят, «переживание средних особей». Борьба за существование не усиливает относительно наиболее приспособленных, а сохраняет средний, «обычный» тип, отменяя крайние варианты. Недавно Мак Ати (1937) по этому поводу написал следующее: «Мне представляется нелогичным утверждать, что среди очень большого числа потомков, которым обладает большинство животных, переживают только наиболее приспособленные. Здесь так часто дело идет о случайности, что наиболее приспособленные имеют шансы быть уничтоженными в первую очередь. Мне кажется, что пережившие особи почти неизменно будут относиться к группе обычных, средних индивидов, а не к небольшим группам особей, отличающихся в ту или другую сторону от среднего типа».

Ошибочность этой точки зрения совершенно очевидна. Дарвин никогда не предполагал, что всякая гибель животных в природе обязательно сопровождается селекцией. Отдельные случаи массовой гибели животных на ранних возрастных стадиях, на которые часто ссылается Мак Ати, могут и не иметь селективного значения, но это необходимо еще точно доказать, чего никогда не делали противники естественного отбора. Если же широко посмотреть на этот вопрос и учесть многогранность связи организмов с условиями существования, о которой писал Дарвин, то очевидно, что селекция неизбежна. Достаточно хотя бы на небольшом отрезке онтогенеза в результате какой-то на первый взгляд незаметной, но из года в год действующей системы отношений организмов между собой и с внешним миром, чуть-чуть изменяться генотипическому составу популяции, чтобы тем самым происходил естественный отбор в том или ином направлении.

Неубедительность взглядов Мак Ати может быть иллюстрирована тем примером, который он подробно рассматривает в своей статье. Этот пример касается устриц восточного побережья Америки. Половые продукты устриц выбрасываются прямо в воду, где и происходит оплодотворение. Особь средней величины выбрасывает за один раз от 50 до 60 миллионов яиц. Вышедшие из яиц личинки через некоторое время укрепляются на каких-нибудь твердых подводных предметах, где они превращаются в взрослые формы и проводят остаток своей жизни. Грунты с илом или водорослями непригодны для укрепления устриц, которые нуждаются в твердых поверхностях для прикрепления. Прикрепление личинок называется «оседанием», причем это оседание успешно протекает лишь при определенной, оптимальной температуре. Оказывается вместе с тем, что устрицы обычно откладывают яйца, а эти последние вполне успешно развиваются при температурах на 3—4 градуса ниже оптимума для «оседания». В случае если температура воды в дальнейшем не поднимается, то создаются крайне неблагоприятные условия для оседания, и много личинок погибает. Даже в благоприятные годы, как пишет Мак Ати, перенос личинок устриц зависит от произвола приливов, отливов и течений, и лишь случайно немногие из них находят подходящие условия для укрепления. Согласно Мак Ати, «процент удачно осевших личинок обычно очень невелик, и при этом наверняка их успех зависит в большей

мере от удачи, чем от приспособленности». Естественные враги устриц также оказываются более многочисленными на ранних, чем на поздних этапах жизненного цикла. Личинки устриц обычно поедаются рыбами, медузами, асцидиями и мелкими ракообразными, которые довольно многочисленны на устричных банках. У молодых и старых устриц есть враги, пробуравливающие отверстия через раковину и пожирающие устриц. Мак Ати пишет, что при уничтожении устриц хищниками приспособленность устриц никак не сказывается, так как хищники без разбора уничтожают все то, что попадает им на пути.

Если критически отнестись к данным, приводимым Мак Ати, то из них никак нельзя сделать вывода об отсутствии естественного отбора у устриц. Прежде всего, его анализ экологических отношений устричной банки является весьма поверхностным. Автор почти ничего не может добавить к тому, что коэффициент размножения устриц велик и что в природных условиях происходит большая гибель молодняка. Однако отдельные экологические моменты, которые выяснены более подробно, тотчас указывают на пути, по которым в популяции устриц наверняка должен действовать естественный отбор. В качестве примера можно указать на отмеченное Мак Ати различие в температурных оптимумах для развития яиц и для оседания личинок. Первый оптимум лежит на 3—4 градуса ниже второго оптимума. Весьма вероятно, что эта любопытная особенность связана с экологическим режимом исследованного местообитания устриц, где за время развития яиц температура воды успевает в среднем для большого числа лет подняться на 3—4 градуса, т. е. как раз до оптимума для оседания личинок. Если бы изменились климатические условия изученного местообитания устриц и за время развития яиц температура воды успевала бы подняться, например, в среднем для большого числа лет на 1 градус, то тотчас начался бы естественный отбор устриц с пониженным температурным оптимумом оседания, и физиологические особенности устриц в результате естественного отбора должны были бы быстро перестроиться.

Приведенный пример показывает, что попытки подвергнуть сомнению существование естественного отбора лишены всякого основания. Чем глубже и чем полнее мы познаем сложную систему экологических отношений животных в природных условиях, тем больше мы убеждаемся в правоте учения Дарвина. В этом направлении можно привести несколько ярких примеров.

Одно из первых тщательных, количественных исследований над закономерностями естественного отбора у животных принадлежит Уэлдону (1898), работы которого широко цитировались в начале этого столетия почти во всех работах, посвященных проблемам дарвинизма, в том числе и в известном труде Вернона (1903) «Изменчивость у животных и растений». Уэлдон вместе со своим сотрудником Томпсоном в течение ряда лет тщательно исследовали изменчивость у небольшого прибрежного краба *Carcinus maenas*. В 1893 г. Томпсон биометрически изучил соотношение между шириной лба и длиной тела у самцов крабов, собранных на определенном участке берега в Плимуте (Англия). Оказалось, что средняя ширина лба очень быстро меняется при изменении длины краба, и в связи с этим вся популяция крабов была разбита на небольшие группы, отличающиеся друг от друга по длине не больше чем на 0,2 мм. У двадцати пяти таких групп крабов, длина которых лежит между 10 и 15 мм, была измерена ширина лба. Аналогичная серия измерений была предпринята Томпсоном на крабах, собранных на том же участке в 1895 г. и, наконец, третья серия измерений была проделана Уэлдоном на крабах, собранных в 1898 г. Когда данные этих трех серий были сопоставлены друг с другом, то оказалось, что средняя ширина лба у крабов данной длины из года в год посте-

пенно понижается. Например, у крабов длиной 11,5 мм ширина лба составляла в среднем 79,72% длины тела в 1893 г., 78,88% в 1895 г. и 78,40% в 1898 г. У крабов длиной 14 мм соответствующие индексы были таковы: 76,26% в 1893 г., 75,44% в 1895 г. и 74,44% в 1898 г.

Такое закономерное изменение из года в год относительной ширины лба у крабов было истолковано Уэлдоном как результат действия естественного отбора, обусловленного быстро меняющимися условиями существования крабов в Плимуте. В результате постройки большого мола ослабело действие приливов и отливов, и мелкие частицы глиноземы, выносимые в море реками, стали в относительно большей степени оседать у берегов Плимута. На ряду с этим, в результате роста города и доков, в прибрежную воду стало попадать относительно большее количество отбросов и сточных вод. Согласно наблюдениям Уэлдона, изменение условий существования в районе мола в Плимуте сопровождалось исчезновением многих морских животных, которые раньше там обитали.

Чтобы доказать существование естественного отбора в популяции крабов, Уэлдон предпринял специальное экспериментальное исследование. Собранные в природе крабы были помещены в большие аквариумы с морской водой, содержащей взвесь глины. Для предотвращения оседания последней вода в аквариумах медленно перемешивалась с помощью автоматической мешалки. Через некоторое время мертвые крабы были отделены от живых, и обе группы были точно измерены. Оказалось, что 94 переживших краба обладали значительно более узким лбом, чем 154 погибших краба. Таким образом, пережившие в опыте крабы по пропорциям своего тела напоминали крабов 1898 г., которые пережили неблагоприятные условия существования в природных условиях. Гибель широколобых крабов в процессе естественного отбора, согласно наблюдениям Уэлдона, связана с особенностями фильтрации воды в жаберной полости крабов. Опыты показали, что при наличии значительного количества частичек глины в морской воде процесс фильтрации воды протекает более эффективно у узколобых, чем у широколобых крабов.

Процессы естественного отбора могут быть особенно точно зарегистрированы, когда условия существования животных резко изменяются под влиянием хозяйственной деятельности человека, как это имело место в случае, изученном Уэлдоном. Любопытные новые данные в этом направлении получил недавно американский энтомолог Квэйли (1938). Он зарегистрировал изменения в популяциях трех видов щитовок (Coccidae) в Калифорнии. Эти три вида являются вредителями, поражающими плантации лимонных деревьев. Для борьбы со щитовками время от времени производится фумигация, деревья покрываются специальными палатками, которые затем наполняются цианистым водородом. Концентрация газа, достаточная для того, чтобы убить приблизительно 100% щитовок, точно определена и постоянно применяется. Квэйли в течение ряда лет производил интересные наблюдения над появлением и последующим расширением ареалов таких линий щитовок, которые обладают стойкостью к фумигации цианистым водородом. Так например, красная щитовка *Aspidiotus aurantii* широко распространена в Ю. Калифорнии. В 1914 г. было отмечено, что в одном саду близ города Корона обычная доза фумигации оказалась недостаточной для уничтожения красной щитовки, тогда как в предшествующие годы никаких затруднений в этом отношении не наблюдалось. С тех пор в этой местности постоянно продолжает обитать резистентная раса щитовки, а в других районах по-прежнему наблюдается нерезистентная популяция.

До 1912 г. определенная концентрация газа повсюду давала удовлетворительные результаты в смысле уничтожения черной щитовки

Saissetia oleae, но как раз в 1912 г. было отмечено, что в садах Чертер Оак, возле Лос Анжелоса, даже дозировки газа, значительно превышающие нормальные, не смогли уничтожить черных щитовок. К 1925 г. резистентная раса, возникшая в Чертер Оак, расселилась также по соседним лимонным плантациям, отстоящим до 30 миль первоначальной. За пределами этой зоны продолжает обитать нерезистентная раса черной щитовки.

Появление резистентной расы у третьего вида щитовки *Coccus pseudomagnoliatum* было впервые зарегистрировано на очень небольшом участке возле Риверсайд в 1925 г., но в течение последующих четырех лет ареал этой формы очень быстро расширился, так что к 1930 г. она встречалась почти повсеместно в садах Ю. Калифорнии, зараженных щитовкой *Coccus*.

Тщательные опыты, поставленные Квейли в лаборатории, показали, что резистентные к циану линии щитовок очень резко и вполне достоверно отличаются от линий, не резистентных к циану. Конечно, на основании приведенных выше наблюдений невозможно сказать, всегда ли в популяциях калифорнийских щитовок в небольшой концентрации находились резистентные штаммы, или же эти последние сравнительно недавно возникли путем мутаций. Однако совершенно очевидно, что в результате изменения условий существования щитовок под влиянием введения регулярных фумигаций их местообитаний тотчас начался процесс естественного отбора, который довольно быстро привел к выработке и последующему расселению резистентных форм.

Приведенные примеры представляют прямое и безупречное доказательство деятельности естественного отбора в популяциях животных; приводящей к появлению новых форм. В методическом отношении интерес этих работ состоит также и в том, что на ряду с тщательными наблюдениями в природных условиях исследователи умело воспользовались экспериментом для выяснения некоторых существенных моментов естественного отбора. К работе такого типа принадлежит и исследование Гордона (1936), который продемонстрировал деятельность естественного отбора в природных условиях путем выпуска и последующего исследования сбалансированной популяции плодовой мухи *Drosophila melanogaster*, которая была выпущена в Англии, где этот вид *Drosophila* не встречается. Популяция состояла из нормальных мух и мутантов «эбони» в определенном соотношении друг с другом. При последующих обследованиях выпущенной популяции дрозофил было обнаружено, что мутантная рецессивная форма мух в природных условиях постепенно исчезала, составляя все меньшую и меньшую относительную долю в общей популяции.

Стремление поглубже исследовать процессы естественного отбора привело в последнее время исследователей различных школ к применению экспериментального метода в этой области. Экспериментальные исследования позволяют проследить такие тонкие закономерности естественного отбора, которые при попытках их изучения в полевых условиях потребовали бы огромной затраты времени и средств. Это относится прежде всего к динамике естественного отбора, которая была подробно изучена на популяциях мух двумя французскими исследователями — Тесье и Леритье (1937), а также Гаузе (1934) на популяциях инфузорий. С другой стороны, для учения о естественном отборе большой интерес представляет экспериментальное исследование адаптивного характера внутривидовой изменчивости. В этом направлении интересные данные были недавно получены при исследовании популяций *Drosophila funebris*.

Тесье и Леритье разработали оригинальные методы экспериментирования с популяциями мух дрозофил. Опыты ставились ими в специальных садках, причем в первый день в садок помещалось 20 мух

обоих полов и ставилась первая пробирка с пищей. На следующий день ставилась вторая пробирка, и так далее до тех пор, пока в садке не оказывалось 20 пробирок. На двадцать первый день пробирка № 1 вынималась и заменялась свежей, на двадцать второй день то же самое делалось с пробиркой № 2 и т. д. Такая замена производилась ежедневно, вплоть до конца опыта. Каждый экспериментальный садок постоянно содержал 20 пробирок с пищей, и каждая пробирка в течение двадцати дней находилась в контакте с популяцией мух. При постановке в садок с мухами свежей пробирки с пищей поверхность этой последней обыкновенно быстро покрывалась яйцами, около десятого дня начинали из личинок вылупляться взрослые мухи, и на двадцатый день, в момент удаления пробирки, ее пищевые ресурсы были уже почти полностью исчерпаны, хотя в пробирке все еще находилось некоторое количество мелких, голодающих личинок. Трупы мух время от времени удалялись.

Через 30 или 40 дней после начала опыта в садке устанавливалась устойчивая популяция мух, численность которой достигала трех-четыре тысяч взрослых особей. С такими популяциями Тесье и Леритье проделали все свои основные опыты по естественному отбору. В качестве примера мы приведем следующие результаты. В устойчивую популяцию, состоящую из мутантов «эбони», вводилось несколько нормальных мух, и затем прослеживалось, с какой скоростью в результате своей большой приспособленности нормальные мухи вытесняют мутантов из популяции. Полученные при этом результаты приведены в табл. 1.

Оказывается, что исчезновение менее приспособленной мутантной формы из смешанной популяции в результате естественного отбора

Таблица 1. Динамика естественного отбора в смешанной популяции *Drosophila melanogaster* по Тесье и Леритье (1937)

Дни	% мух эбони	Дни	% мух эбони
20	71	401	20
70	35	441	18
120	27	506	19
170	23	531	16
220	21	610	14
270	19	671	14

протекает весьма быстро, и к 270-му дню концентрация мутантов в популяции снижается до 19%. Однако в дальнейшем концентрация мутантов понижается весьма медленно и, по мнению Тесье и Леритье, в конце концов даже устанавливается на определенном, устойчивом уровне. Согласно Тесье и Леритье, наиболее правдоподобное объяснение этого явления сводится к тому, что гетерозиготное состояние

мутации «эбони» делает мух относительно более жизнеспособными в изучавшихся ими условиях по сравнению с нормальной формой и с гомозиготными мутантами; вследствие этого между количеством фенотипически нормальных мух и количеством мутантов, которые появляются в результате скрещивания гетерозиготных мух между собой, должно установиться определенное соотношение. Выводы Тесье и Леритье носят предварительный характер и не могут еще считаться окончательно доказанными. Главный недостаток их работы состоит в том, что они не произвели достаточно подробного генетического анализа экспериментальных популяций и не дали подробной экологической характеристики отдельных компонентов этих популяций. Все же эта предварительная работа проливает некоторый свет на сложную систему отношений, которая может сопровождать процессы естественного отбора.

III

В заключение нашего краткого очерка прямых доказательств деятельности естественного отбора в популяциях животных мы хотели бы еще рассмотреть наблюдения над адаптивным характером внутривидо-

вой изменчивости у *D. funebris*. Недавно было опубликовано тщательное сравнение жизнеспособности отдельных линий *D. funebris* различного географического происхождения.

Так как географические расы этих мух по внешним признакам неотличимы друг от друга, то здесь была применена следующая техника исследования. 150 яиц определенной линии *D. funebris* помещались вместе со 150 яйцами *D. melanogaster* в небольшую пробирку для культивирования, содержащую стандартное количество пищи. Количество пищи было заведомо недостаточным для оптимального развития личинок, вылупившихся из 300 яиц. В результате скученности и недостатка пищи часть личинок погибала, и число вылупившихся взрослых мух было обычно значительно меньше 300. Подсчитывая число вылупившихся *D. melanogaster* и *D. funebris*, можно было судить об относительной жизнеспособности этих двух видов в условиях экспериментов. В различных культурах различные линии *D. funebris* сравнивались с одной и той же линией *D. melanogaster*, и их жизнеспособность выражалась в процентах жизнеспособности этой последней (иными словами, в каждом опыте число взрослых *D. funebris* выражалось в процентах числа взрослых вылупившихся *D. melanogaster*). Опыты были поставлены при трех температурах (15, 22° и 29° C), и результаты их представлены в таблице 2.

Таблица 2. Относительная жизнеспособность линий *Drosophila funebris* различного географического происхождения

Номер линии <i>D. funebris</i>	Происхождение линии	Жизнеспособность <i>D. funebris</i> в процентах к жизнеспособности <i>D. melanogaster</i>			Жизнеспособность <i>D. funebris</i> в процентах к жизнеспособности линии № 1 <i>D. funebris</i>		
		15°	22°	29°	15°	22°	29°
1	Средняя Европа	81	42	18	100	100	100
2	Швеция . .	88	40	21	108,6	95,2	116,6
3	Норвегия	80	41	21	98,7	97,6	116,6
4	Дания .	79	44	22	97,5	104,7	122,2
5	Шотландия	84	43	20	103,7	102,4	111,1
6	Англия .	78	42	21	96,3	100,0	116,6
7	Франция	80	44	25	98,7	104,7	138,8
8	Португалия	71	45	28	87,6	107,1	155,5
9	Испания	69	48	30	85,2	114,3	116,6
10	Италия .	78	43	25	96,3	102,4	138,8
11	Галлиполи	75	44	26	92,6	104,7	144,4
12	Триполи	64	47	31	79,0	111,9	172,2
13	Египет	68	46	30	83,9	109,5	166,6
14	Ленинград	90	43	22	111,1	102,4	122,2
15	Киев .	91	44	28	112,3	104,7	155,5
16	Москва	101	43	28	124,7	102,4	155,5
17	Саратов	92	42	30	113,6	100,0	166,6
18	Пермь .	98	41	26	121,0	97,6	144,4
19	Томск .	96	42	28	118,5	100,0	155,5
20	Крым . .	87	42	28	107,4	100,0	155,5
21	Кавказ, 1	89	43	31	109,9	102,4	172,2
22	Кавказ, 2 .	86	45	32	106,2	107,1	177,7
23	Туркестан	90	44	34	111,1	104,7	188,8
24	Семиречье	92	46	36	113,6	109,5	200,0

Следует отметить, что жизнеспособность у *D. funebris* в общем ниже, чем у *D. melanogaster*. Эти различия сравнительно невелики при температуре 15°, при 22° они более отчетливы, а при 29° выражены чрезвычайно резко. Этот вывод из экспериментальных данных хорошо согласуется с известным различием в географическом распространении этих двух видов дрозофил. *D. melanogaster* распространена преимущественно в тропиках, и в умеренную зону она была, повидимому, занесена человеком, в то время как *D. funebris* не встречается в тропиках и идет на север значительно дальше, чем *D. melanogaster*.

Более подробный анализ данных, приведенных в табл. 2, позволяет обнаружить характерные различия в поведении отдельных линий *D. funebris*. Линии *D. funebris*, происходящие из средиземноморских стран (вторая группа сверху в таблице 2), значительно слабее *D. melanogaster* при 15°, в то время как линии *D. funebris*, происходящие из центральной и северной части Союза (третья группа сверху), по своей жизнеспособности почти что не отличаются от *D. melanogaster*. При 29° линии *D. funebris*, происходящие из южной части Союза, по своей жизнеспособности превосходят всех остальных.

Сравнение линий *D. funebris* друг с другом значительно упрощается, если их жизнеспособность выразить в процентах жизнеспособности какой-нибудь одной, произвольно выбранной линии. Правая часть табл. 2 представляет данные, вычисленные в предположении, что жизнеспособность линии № 1 при всех температурах равна 100. Нетрудно видеть, что при 15° жизнеспособность средиземноморских линий значительно ниже, а жизнеспособность линий из средней полосы Союза выше жизнеспособности линий *D. funebris* из центральной и северо-западной Европы. При 29° жизнеспособность линий из южной части Союза и средиземноморских стран превышает жизнеспособность западноевропейских линий. Совершенно очевидно, что эти особенности штаммов *D. funebris* хорошо гармонируют с климатическими особенностями тех стран, откуда они происходят. Северо-западная Европа характеризуется мягким климатом и летом и зимой; климат Союза является более континентальным, с более жарким летом и холодной зимой; средиземноморские страны характеризуются мягкой зимой и жарким летом. Очевидно, что в тесной связи с этими особенностями климата находится чувствительность западноевропейских штаммов *D. funebris* к теплу и к холоду, большая приспособленность средиземноморских штаммов к теплу, чем к холоду и, наконец, значительная устойчивость, например, среднеазиатских штаммов *D. funebris* к высоким и низким температурам. Все эти данные представляют собою хорошее экспериментальное доказательство эффективности естественного отбора. Различия между отдельными географическими линиями этой мухи носят настолько отчетливо выраженный приспособительный характер, что объяснение их происхождения путем естественного отбора представляет собою единственное удовлетворительное объяснение.

IV

Как только от сравнительно простых наблюдений над деятельностью естественного отбора мы переходим к более глубоким вопросам о творческой роли естественного отбора в эволюции животных, то мы тотчас вступаем в круг вопросов, которые стоят в центре внимания современной экологии и смежных дисциплин, но которые до сих пор еще очень мало разработаны. В настоящее время почти все дарвинисты согласны в том, что не отбор отдельных мутаций создает приспособление организмов к условиям существования, а постепенное включение этих мутаций в сложную систему целостного организма, их шлифовка другими наследственными факторами и, часто, замещение мутациями аналогич-

ных адаптивных модификаций в результате естественного отбора. Весь этот сложный комплекс процессов, управляемый естественным отбором, и лежит в основе исторического процесса приспособления организмов.

Одно из важных положений современного учения о естественном отборе состоит в том, что естественный отбор лежит в основе тонких закономерностей приспособительного процесса. Для разъяснения этого положения лучше всего рассмотреть несколько конкретных примеров. В последнее время выдвигается мысль о том, что отбор не просто отбрасывает одни признаки и сохраняет другие, но что он обычно приводит к видоизменению эффекта генов. Этот взгляд является естественным выводом из факта взаимодействия между генетическими факторами в процессе осуществления определенного признака. Обширные фактические данные в этой области были недавно получены Фордом при работе с рачком *Gammarus chevreuxi*.

Ген, изменивший цвет глаз у рачков в одной из линий от черного к красному, в другой линии вызвал коричневую окраску глаз. Многочисленные генетические опыты показали, что здесь действительно дело идет о том же самом гене, который у особей одной линии рачков вызывает красную окраску глаз, а у особей другой линии коричневую. Таким образом, может считаться доказанным, что фенотипические отличия связаны с действием всего комплекса генов, а не только с различиями отдельных генов. В результате может оказаться, что мутации, вредные в одном комплексе генов, могут оказаться полезными в другом и эти особенности тотчас подпадут под действие естественного отбора, который приведет к установлению связи нескольких наследственных факторов друг с другом, поскольку такая связь создает биологическое преимущество для ее обладателей. Тем самым становится очевидным, что естественный отбор не просто отбрасывает одни мутации и сохраняет другие, а устанавливает тонкие корреляции наследственных факторов или же, вообще говоря, устанавливает физиологические корреляции в организме в широком смысле этого слова.

Шлифовка одних наследственных факторов другими наследственными факторами в процессе естественного отбора может служить единственно достоверным объяснением такого явления, как, например, эволюция полиморфной мимикрии, когда подражающие бабочки дают несколько наследственных форм, хорошо напоминающих наследственные формы моделей. Часто оказывается, что различие между двумя формами миметических бабочек, каждая из которых весьма хорошо приспособлена по ряду отдельных признаков, оказываются обусловленными единственной парой наследственных факторов.

Разумеется, что мы не можем себе представить, чтобы такие сложные различия возникли внезапно путем случайной мутации, которая сразу бы изменила все требуемые признаки миметической бабочки подходящим образом. Объяснение, сводящееся к допущению параллельной изменчивости у моделей и у миметирующих форм отпадает, так как сходство между ними чисто внешнее. Так, например, Форд показал, что красный пигмент у миметирующих бабочек *Papilio polytes* химически отличен от пигмента моделей, однако, как известно, полиморфизм миметирующих бабочек в этом случае связан простым менделевским отношением, которое обнаруживается при скрещивании отдельных форм друг с другом.

Эти соотношения можно объяснить, лишь исходя из того положения, что естественный отбор, который привел к появлению полиморфной мимикрии у *P. polytes*, сопровождался шлифовкой одних наследственных факторов другими.

Создание разнообразных физиологических корреляций под влиянием естественного отбора в настоящее время широко учитывается эволюционистами (как это видно, например, из работы Шмальгаузена «Ор-

ганизм как целое в индивидуальном и историческом развитии»). Творческая роль естественного отбора выражается здесь в том, что он может устанавливать и разрывать разнообразные корреляции, связанные с взаимодействием развивающихся органов, со связями различных наследственных факторов друг с другом и т. д. В процессе естественного отбора весьма важным оказывается также целостность системы отношений определенного вида животных с условиями внешней среды. В результате такой целостности под влиянием естественного отбора могут, например, устанавливаться связи отдельных адаптаций друг с другом. Важность таких экологических корреляций, следуя Бекеру, недавно отметил Васнецов (1938).

Творческая роль естественного отбора выступает особенно отчетливо в тонких закономерностях приспособительного процесса, и необходимость углубленных исследований в этом направлении в настоящее время ощущается очень остро. Одной из важных проблем, подлежащих конкретной разработке, является вопрос о замещении мутациями аналогичных адаптивных модификаций в результате естественного отбора. В настоящее время хорошо известно, что очень часто (но, конечно, не всегда) первой непосредственной реакцией многих животных на изменение условий существования является образование адаптивной модификации, т. е. полезного ненаследственного приспособления, самая возможность которого является не изначальной, как это думают ламаркисты, а основана на длительном историческом процессе естественного отбора реакций определенного типа. Однако через некоторое время такое приспособление часто оказывается наследственным. Единственное приемлемое объяснение процесса замены ненаследственных приспособлений похожими на них наследственными приспособлениями сводится к тому, что по мере эволюции происходит естественный отбор случайных наследственных изменений, усиливающих выражение адаптивных модификаций. Этот ответственный вывод был подготовлен некоторыми важными наблюдениями, сделанными в течение последнего десятилетия. Углубленное изучение параллелизма модификационной и мутационной изменчивости, предпринятое Гольдшмидтом и некоторыми другими исследователями, показало, что одинаковые признаки могут возникать как в форме ненаследственных модификаций под влиянием внешнего раздражителя, так и в форме мутаций под влиянием изменения тех или иных наследственных факторов. Эти закономерности становятся в настоящее время вполне понятными в свете данных физиологии развития (Гольдшмидт, 1938).

Генотипические изменения, которые как бы копируют соответствующие модификации, были названы Шмальгаузенем генокопиями. Очевидно, нам остается только допустить, что мутации обладают известными биологическими преимуществами перед аналогичными модификациями, чтобы притти к выводу о том, что существует общая причина замены в процессе естественного отбора адаптивных модификаций адаптивными мутациями, что создает видимость унаследования модификаций. Как пишет Шмальгаузен (1938, стр. 104), «если в новой среде произошла адаптивная модификация, то тем самым и соответствующая мутация, т. е. генокопия, получила адаптивное значение и может стать предметом естественного отбора, если она чем-либо выделяется в общей адаптивно модифицированной популяции».

Вопрос о преимуществах мутаций перед модификациями стоит, очевидно, в центре всей проблемы, и ряд интересных соображений в этом направлении был высказан Теллунгом (1930), Кирпичниковым (1935) и в особенности Лукиным (1935, 1936), который впервые четко сформулировал некоторые важные обобщения в этой области. Теоретически можно предполагать, что мутация может либо усилить выражение адаптивной модификации (интенсификация), либо, например, сде-

дать выработку полезного свойства менее зависимой от колебаний условий внешней среды (автономизация) и т. д. В результате всех этих фактов и обобщений в последнее время укрепляется представление о том, что важным (но, конечно, не единственным) путем приспособления организмов к изменяющимся условиям существования является такой, при котором адаптивные модификации имеют ведущее значение. Они как бы прокладывают путь аналогичным наследственным изменениям, которые становятся на их место в результате естественного отбора.

Исследование тонких закономерностей приспособительного процесса с этой точки зрения совершенно необходимо, и работа в этом направлении была недавно предпринята Гаузе и Смарагдовой в лаборатории экологии Института зоологии МГУ. Один из циклов опытов был поставлен с инфузорией *Paramecium aurelia*. Как известно, эта инфузория встречается не только в пресных, но и в солоноватых и соленых водоемах. Опыты состояли в том, что было изучено приспособление *P. aurelia* к повышению солености среды как в отдельных линиях, так и в смешанных популяциях, состоящих из этих линий. Отдельные линии были при этом выведены из особей, образовавшихся при первом делении эксконъюгантов. Это обстоятельство обеспечило большую наследственную изменчивость материала, так как после работ Дженнингса и его школы мы знаем, что половой процесс у парамеций приводит к образованию многочисленных наследственных вариаций в отношении морфологических и физиологических свойств эксконъюгантных линий.

Подробности этого исследования описаны в специальной статье (Гаузе, 1939); здесь же мы можем отметить, что у всех особей во всех линиях в результате процесса приучения нами наблюдалось образование адаптивных модификаций, повышающих резистентность парамеций к солености среды. Вместе с тем оказалось, что наследственные особенности отдельных эксконъюгантных линий обуславливают различия между этими линиями в отношении их способности к образованию адаптивных модификаций. Вследствие этих различий, в смешанной популяции сравнительно быстро протекает процесс естественного отбора таких линий, которые благодаря своим наследственным особенностям обладают повышенной способностью к образованию адаптивных модификаций при повышении солености среды.

Эта часть наших экспериментальных исследований в общем хорошо согласуется с теми взглядами, которые создались при теоретическом рассмотрении проблемы. Предки парамеции жили в морской воде, и она обладает ясно выраженной способностью к образованию адаптивной модификации при повышении солености среды. Эта адаптивная модификация может быстро вовлекаться в процесс естественного отбора.

При экспериментальных исследованиях такого рода весьма заманчиво точно выяснить относительную роль адаптивных модификаций при образовании различного рода приспособлений. В работе Смарагдовой и Гаузе (1939) было произведено точное сравнительное изучение образования приспособлений у *Paramecium caudatum* к повышенной солености среды и к растворам хинина. В случае солености мы имеем дело с естественным фактором, с действием которого животное часто встречалось в природе, и по отношению к которому оно обладает исторически сложившейся способностью к образованию адаптивных модификаций, свойственной всем особям. Воздействие растворов хинина на парамеций представляет собою, в отличие от солености, типичный искусственный фактор, с которым парамеции наверняка никогда не встречались в полевых условиях. Исследование механизма образования приспособлений у парамеций к такому фактору, как хинин, представляет большой интерес также и потому, что хинин представляет собою

важное лечебное средство, применяемое при лечении протозойных болезней человека. Хинин при лечении многократно вводится в организм, и тем самым создается возможность привыкания к нему простейших.

Экспериментальная работа показала, что тонкие закономерности образования приспособлений к солености принципиально отличаются от тонких закономерностей приспособления парамеций к растворам хинина. В случае повышенной солености у *P. caudatum*, так же как мы это раньше отмечали для *P. aurelia*, во всех эсконъюгантных линиях происходит образование значительных адаптивных модификаций.

При приспособлении к повышенной солености среды смешанной популяции парамеций тотчас происходит естественный отбор таких линий, которые благодаря своим наследственным особенностям обладают наибольшей резистентностью в процессе приучения. В наличии такого отбора мы можем убедиться при рассмотрении средней стойкости к солености в смешанной популяции парамеций, приучение которой протекало параллельно приучению отдельных линий при строго идентичных условиях в отношении пищевого и физико-химического режима среды и плотности культуры. Если бы в смешанной популяции не было никакого естественного отбора, то, поскольку в начале опыта в смешанную популяцию в равном числе вошли представители различных линий парамеций, в конце приучения резистентность смешанной популяции должна была бы равняться средней величине из резистентности отдельных приученных линий. Эта средняя величина в одном из опытов, например, выражается цифрой 55,7. В действительности же средняя резистентность в смешанной популяции значительно выше и равна 62. Эта величина близка к максимальной резистентности, наблюдавшейся после приучения к солености у линий 41 А₁ и 42 В, у других же линий парамеций резистентность после приучения к солености значительно ниже. Отсюда мы заключаем, что в смешанной популяции отобраны преимущественно линии 41 А₁ и 42 В, а более слабые линии, которые переживают в изолированных культурах, оказались в значительной степени вытесненными из смешанных популяций в результате естественного отбора в процессе приучения.

На основании данных изолированных культур мы можем судить об основных экологических особенностях линий 41 А₁ и 42 В. Прежде всего оказывается, что эти линии превосходят все другие в отношении своей способности к образованию адаптивных модификаций и собственно благодаря этой особенности они и обладают наибольшей резистентностью в процессе приучения. Если мы теперь посмотрим, какова была начальная резистентность к солености у этих двух линий, переживших в процессе естественного отбора в смешанной популяции, то увидим, что до начала приучения их к солености эти линии отнюдь не выделялись по своей стойкости к солености среды остальных линий парамеций. Они принадлежали к числу слабых линий, находились слева от средней резистентности популяции и значительно уступали по своей резистентности к солености многим другим линиям парамеций. Следовательно, в процессе естественного отбора отбираются не те линии, которые обладают большой наследственной стойкостью в начале приучения, а те, которые обладают наибольшей наследственной способностью к быстрому образованию сильных адаптивных модификаций. В этом случае мы в праве заключить, что адаптивная модификация имеет ведущее значение в процессе приспособления, так как естественный отбор в популяции как раз и отбирает способность к образованию модификаций.

Такое положение является прямым следствием того факта, что первоначальная наследственная изменчивость стойкости к солености у отдельных линий парамеций сравнительно невелика и она значительно перекрывается способностью к образованию адаптивных модификаций,

свойственной поголовно всем линиям, а тем самым и наследственной изменчивостью в отношении способности давать модификации, которая при этом возникает. Совершенно другую картину мы встречаем в случае приспособления парамедий к жизни в растворах хинина. Изменчивость стойкости к хинину у отдельных линий до начала приучения оказывается здесь очень большой, и некоторая способность к образованию адаптивных модификаций при приучении, которая все же имеется, отступает при этом на задний план.

В наших опытах со смешанными популяциями отдельных линий парамедий, которые подверглись действию повышающихся концентраций хинина, в конце концов в процессе естественного отбора выживала линия 42 А. Эта линия и до приучения к хинину обладала наибольшей резистентностью. Несмотря на то, что линия 42 А дала при приучении к растворам хинина лишь сравнительно очень небольшую адаптивную модификацию, значительно меньшую, чем адаптивные модификации некоторых других линий, она все же оказалась впереди других линий в отношении своей стойкости к растворам хинина и сохранилась в процессе отбора. Мы можем сказать, что в этом случае адаптивная модификация не играла ведущей роли в процессе приспособления, так как естественный отбор в смешанной популяции преимущественно сохранил сильную резистентную линию, выдающаяся резистентность которой вовсе не обязана самому процессу приучения к изменяющимся условиям существования.

Приведенный пример показывает, что механизм приспособительного процесса в значительной степени определяется соотношением между размахом исходной наследственной изменчивости и склонностью к образованию адаптивных модификаций. Когда адаптивная модификация основана на мощных физиологических процессах, сложившихся в результате большой исторической подготовки, то она в состоянии перекрыть роль исходной наследственной изменчивости и принять на себя роль ведущего фактора приспособительного процесса. В естественном отборе могут начать отбираться наследственные изменения, усиливающие выражение таких адаптивных модификаций. Естественный отбор создает новые формы в направлении дальнейшего усиления модификационных изменений.

Механизм приспособительного процесса может оказаться, однако, совсем иным в том случае, когда исходная наследственная изменчивость не уступает способности к адаптивному модифицированию. В этом случае могут отбираться не наследственные изменения, усиливающие модификации, а сильные наследственные варианты, не обязательно с максимальной склонностью к модифицированию. Конкретное исследование тонких закономерностей приспособительного процесса имеет все предпосылки для дальнейшего развития в течение ближайших лет. Это направление исследований должно раскрыть много новых сторон творческой деятельности естественного отбора.

V

Творческая роль естественного отбора ясно раскрывается в таких исследованиях, которые рассматривают естественный отбор как фактор, определяющий направление эволюционного процесса. Очень глубокий анализ этой проблемы принадлежит самому Дарвину. Дарвин убедительно показал, что общая обстановка естественного отбора является тем фактором, который определяет направление эволюционных изменений. Следующие места из «Происхождения видов» представляют для нас непосредственный интерес.

«М-р Майварт спрашивает, — пишет Дарвин, — действительно ли так велико влияние естественного отбора, и если способность обрывать си-

дящие высоко листья дает столь большие преимущества, то почему другие четвероногие, кроме жирафы, не приобрели длинной шеи и высокого роста? По отношению к Южной Африке, которая прежде была населена многочисленными стадами жирафы, ответ не труден и лучше всего может быть дан на подходящем примере. На любом пастбище Англии, где только растут деревья, их нижние ветки как бы подчищены или подрезаны до одного уровня от обгрызания их лошадьми и другим скотом. Какое же преимущество могла бы иметь здесь, например, овца с несколько более длинной шеей? На каждом участке одна порода животных наверно может обрывать листву выше других, и почти в такой же степени вероятно, что только эта порода и могла бы иметь более длинную шею, благодаря влиянию естественного отбора и постоянно увеличивающемуся употреблению органа. В Южной Африке соревнование из-за обрывания листвы с высоких ветвей акаций и других деревьев может происходить только между жирафами, а не у жирафы с другими копытными».

И несколько дальше: «Почему тюлени и летучие мыши не дали на океанических островах потомства, годного для жизни на суше? Но тюлени неизбежно должны были бы превратиться сначала в хищных наземных животных значительной величины, а летучие мыши в наземных насекомоядных животных; для первых не оказалось бы добычи, летучим мышам на пищу пошли бы наземные насекомые, но сами они сделали бы преимущественно добычей гадов и птиц, которые первыми поселяются и изобилуют на большинстве океанических островов. Последовательные изменения в строении, на каждой стадии полезные для изменяющегося вида, могут быть таковыми только при известных условиях. Строго наземное животное, случайно добывая корм в мелкой воде, затем в реках и озерах, в конце концов, могло бы превратиться в настолько водное животное, чтобы жить в открытом океане. Но тюлени не могли бы найти на океанических островах условий, благоприятных для их постепенного превращения в наземную форму».

Мысль Дарвина о том, что общая обстановка естественного отбора в сильнейшей степени определяет характер и направление эволюционных изменений, чрезвычайно интересна, и в последнее время она была подробно обсуждена А. Н. Северцовым. Он предполагает, что одним из факторов, определяющих, например, переход к подземному образу жизни, могло быть появление в местности, населенной предками наших роющих млекопитающих, истребляющего их хищника. Весьма вероятно, что переход к подземному образу жизни происходил только в тех случаях, когда существовало большое несоответствие между силами хищника и силами преследуемого животного. Если хищник настолько превосходил преследуемое им животное в силе, резвости, гибкости и т. п., что непосредственная борьба с ним и бегство от него, т. е. общие методы спасения, не приводили к цели и животное погибало, то единственным средством выживания для преследуемого вида оставался уход в такое место обитания, куда за ним враг не мог следовать. Весьма возможно, что у роющего животного установился инстинкт по возможности постоянного пребывания в вырытых им норах и отыскивание там той пищи, которую оно могло найти под землей. Те формы, у которых этот инстинкт стал развиваться, выживали, те, у которых он не развился, погибали в борьбе за существование. Но подземный образ жизни в свою очередь должен был оказаться стимулом к целому ряду вторичных изменений, носящих характер специализации.

Однако, как отметил Северцов, если, например, между силами хищника и силами преследуемой им добычи существует лишь незначительная разница, так что более сильные из преследуемых особей все же могут спастись от врага либо активной защитой, либо бегством, либо

тем, что они сумеют укрыться от него в естественно защищенных местах, и если при этом погибнут только наиболее слабые, наиболее медленно двигающиеся особи, то переход к специализации, скажем, к подземному образу жизни, для этих форм уже не является безусловной необходимостью. Тогда среди преследуемого вида будут выживать наиболее быстро бегающие особи, и от них произойдет новая форма потомков, которым не нужно будет переселяться под землю, но которые будут эволюировать в прогрессивном направлении на поверхности земли.

Это показывает, что количественное соотношение между мощностью хищников и силами жертв может явиться одним из факторов, определяющих направление эволюционных изменений. Этот взгляд интересно сопоставить с современными данными о динамике популяций. Работы, произведенные Гаузе (1935) с популяциями различных беспозвоночных животных, состоящих из хищников и жертв, показали, что если по силе хищники значительно превосходят жертвы, то они на определенной территории обычно до конца их уничтожают. Этот тип взаимодействия видов приводит к так называемым релаксационным колебаниям численности популяции. Если же способность хищников к уничтожению жертв не так развита, то устанавливаются классические периодические колебания численности популяции на определенной территории, при которых некоторое количество жертв постоянно избегает уничтожения. Результаты этих исследований указывают на то, что различия в динамике популяций могут создавать различные условия естественного отбора и, следовательно, направлять эволюционный процесс по тому или другому руслу.

Подводя итоги, можно сказать, что в настоящее время мы располагаем не только безупречными прямыми доказательствами деятельности естественного отбора в популяциях животных в природных условиях, но также и таким направлением исследований, которое раскрывает творческую роль естественного отбора. Естественный отбор является фактором, создающим биологические системы. Он является фактором, лежащим в основе тонких закономерностей приспособительного процесса, и часто приводит к замещению адаптивных модификаций похожими на них мутациями. Создавая биологические системы, естественный отбор может устанавливать и разрывать разнообразные корреляции, основанные, например, на взаимодействии развивающихся органов и связях различных наследственных факторов друг с другом. Естественный отбор определяет само направление эволюционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

1. Mc Atee W. L., Survival of the ordinary. Quart. Rev. Biology, 12, 47.—
2. Васнецов В. В., Зоолог. журн., XVII, 1939.—
3. Weldon W. F. R., Presidential address, British Ass. Adv. Sci. Section D, 1898.—
4. Гаузе Г. Ф., Успехи совр. биол., 3, 1934.—
5. Он же, Зоолог. журн., XVIII (наст. выпуск), 1939.—
6. Он же, Зоолог. журн., XIV, 1935.—
7. Gordon, Nature, vol. 138, № 3496, 1936.—
8. Goldschmidt R., Physiological genetics. Mc Graw-Hill, New-York, 1938.—
9. Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, Пер. профессора К. А. Тимирязева, Петербург, 1896.—
10. Quayle H. J., The development of resistance in certain scale insects to hydrocyanic acid. Hilgardia (цит. по Dobzhansky, Genetics and the Origin of Species), 1938.—
11. Лукин Е., Уч. зап. Харьк. ун-та, № 2—3, 1935.—
12. Он же, Уч. зап. Харьк. ун-та, № 6—7, 1936.—
13. Северцов А. Н., Главные направления эволюционного процесса, Москва, 1934.—
14. Смарагдава И. П. и Гаузе Г. Ф., Зоолог. журн., XVIII, (наст. выпуск), 1939.—
15. Teissier G. et L'Héritier Ph., L'Élimination des formes mutantes dans les populations de Drosophiles. 70 Congrès des Sociétés Savantes, Paris, 1937.
16. Vernon H. M., Variation in animals and plants, London, Kegan Paul, 1903.—
17. Ford E., Nature, vol. 138, № 3496, 1936.—
20. Шмальгаузен И. И., Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, Москва, 1938.