

РОЛЬ НЕНАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПРОЦЕССЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

(ГИПОТЕЗА О КОСВЕННОМ ОТБОРЕ)

В. С. Кирпичников

Институт экспериментальной биологии (дир.—проф. Н. К. Кольцов), Москва

С о д е р ж а н и е

- Часть I. Понятие о приспособляемости и отбор на приспособляемость
1. Параллелизм наследственной и ненаследственной изменчивости
 2. Представление о массовых модификациях и приспособляемости
 3. Сдвиг приспособляемости путем естественного отбора. «Приспособленность» и «приспособляемость»
- Часть II. Гипотеза о «косвенном» отборе
4. Расширение понятия о приспособляемости
 5. Влияние на приспособляемость и на работу одного органа изменений в строении других
 6. Высказывания А. Н. Северцова
 7. Гипотеза о «косвенном» отборе и кажущееся «закрепление» морфозов путем отбора
 8. Закрепление отбором «бесполезных» морфозов
 9. Основные выводы

ЧАСТЬ I. ПОНЯТИЕ О ПРИСПОСОБЛЯЕМОСТИ И ОТБОР НА ПРИСПОСОБЛЯЕМОСТЬ

1. Параллелизм наследственной и ненаследственной изменчивости

У любого животного и растения наряду с особенностями строения, определяемыми наследственными факторами, мы замечаем многочисленные ненаследственные особенности, обусловленные влиянием среды. Детальное исследование показывает, что часто возникновение подобных модификаций идет параллельно с развитием наследственных признаков, т. е. что между мутационными и модификационными изменениями наблюдается большое сходство.

С таким сходством мы встречаемся при изучении систематических различий между близкими таксономическими группами. Если две родственные популяции отличаются по какому-либо признаку, то при воспитании особей из одной популяции в условиях другой в первой возникают модификации, сходные с данным систематическим признаком второй популяции¹.

Приведем несколько примеров.

У рыб есть большая группа изменений ненаследственного характера, возникающих вследствие изменения скорости роста и созревания половых

¹ К сожалению опытов по доказательству наследственной природы отличий между расами, разновидностями и другими мелкими таксономическими группами очень немного и в большинстве случаев о степени их наследственности сказать что-либо трудно.

продуктов под влиянием внешней среды. По ряду опытов, в частности автора совместно с Е. И. Балкашиной (1935), изменение скорости роста отражается на толщине и высоте тела рыбы—при более быстром росте толщина тела у многих рыб уменьшается. Подобные же связи можно наметить и в отношении длины головы и размеров глаз. Изменение момента наступления половозрелости изменяет очень резко так же и индекс $\frac{\text{диаметр глаза}}{\text{ширина лба}}$. У сига-вых описано большое количество мелких таксономических групп (разновидностей, подвидов, видов), отличающихся друг от друга как раз по этим признакам, по форме тела (а также и по ряду других—см. Правдин, 1931). Их отличия в большой степени повторяют отличия, вызываемые простым изменением условий существования и нарушением хода возрастной изменчивости.

По Шмидту (1917—1921) у *Zoarcetes viviparus* наблюдается большое количество локальных рас, отличающихся друг от друга по числу позвонков. Шмидт доказал рядом четких опытов наследственную природу этих отличий и связал их с различиями в солености и температуре.

Подвергая представителей одной расы влиянию разных условий температуры и солености, Шмидт установил изменимость числа позвонков и под влиянием внешней среды; по числу позвонков у *Zoarcetes viviparus* наблюдаются и модификационные и мутационные изменения.

Оставляя в стороне примеры с таким же сходством в отношении потемнения окраски у насекомых, развития шерсти на холоде у пушных зверей, развития глаз у наземных и подземных животных и т. д., вкратце остановимся на растениях. Классическими опытами Боннье (1890—1920) был выявлен параллелизм модификаций с систематическими отличиями у растений, переносимых из долин в горы и обратно. Малеев, пересказывая эти опыты, пишет: «Особенно сильному изменению, как оказалось, подверглись некоторые виды, как *Helianthemum vulgare*, *Silene inflata*, *S. nutans*, *Polygala vulgaris* и некоторые другие, которые приобрели совершенно «альпийский» облик и стали неотличимыми от «хороших» альпийских видов, как *Helianthemum grandiflorum*, *Polygala alpestris*, *Silene spathulifolia*, *S. alpina* и др. При пересадке растений в верхнюю зону разные виды обнаруживали различную величину изменчивости» (Малеев, 1933).

Многочисленные опыты Клементса (1905—1929), Иванова (1922—1929), Туманова (1926—1931), Гарвея (1918), Клебса (1905), Буже (1924), Даниэля (1920) и многих других посвящены подобным случаям параллельности модификаций, возникающих под воздействием на растения засухи, холода, высоты произрастания и других факторов среды и соответствующих систематических отличий. Ограничимся более подробным изложением еще только одного яркого примера.

Этот пример относится к свойствам так называемых «ксерофитных» растений, т. е. растений, приспособленных к более засушливому и жаркому климату. Лист ксерофита по Заленскому (1904; цитировано по Максиму, 1926) характеризуется целым рядом особенностей строения, из которых важнейшими являются следующие:

1. Большая длина сосудистых пучков (со всеми тончайшими анастомозами) на единицу поверхности.
2. Меньшие размеры клеток эпидермиса.
3. Больше число устьиц на единицу поверхности.
4. Меньшие их размеры.
5. Больше число волосков при уменьшенных размерах.
6. Более типичное выражение палисадной паренхимы, менее типичное—губчатой и т. д.

По отношению к этим признакам удается сравнить, во-первых, верхние и нижние листья одного и того же растения, во-вторых, листья растений,

выращенных в виде опыта в резко различных по влажности условиях, и наконец листья близких, но обособленных видов, отличающихся по своей ксерофитности.

При изучении верхних и нижних листьев Заленский показал, что в направлении снизу вверх ксерофитные свойства листьев возрастают: у *Silene inflata* например были обнаружены следующие показатели.

Таблица 1 (из Максимова, 1926)

	1-я пара		2-я пара		3-я пара	
	1-й лист	2-й лист	1-й лист	2-й лист	1-й лист	2-й лист
Длина сосудистых пучков в миллиметрах на 1 см ² поверхности	511	508	756	757	851	840
Число устьиц на верхней стороне	68	76	140	143	208	211
Число устьиц на нижней стороне	88	95	174	166	250	239
Длина устьиц на верхней стороне (в микронах)	0,0353	0,0353	0,0303	0,0291	0,0251	0,0264

Эта зависимость определяется по Максимова тем, что доступ воды в верхние части растений затруднен и верхние листья вместе с тем подвергаются более сильному действию света: они находятся таким образом как бы в более «засушливых» условиях. Ответом растения на такие условия является изменение структуры верхних листьев в ксероморфном направлении. Благодаря этому увеличение испарения в верхних частях (увеличение транспирации) сопровождается энергичной подачей воды снизу при помощи более развитой сосудистой системы и ряда других изменений.

Увеличение числа устьиц в листьях в направлении снизу вверх хорошо видно также из следующего ряда цифр, полученного Яппом (Japp, 1912) для растения *Spiraea ulmaria*.

Таблица 2 (из Максимова, 1926, по Яппу)

№ листа снизу	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Число устьиц на 1 мм ²	393	303	313	322	313	352	482	440	543	678	807	776
№ листа снизу	13	14	15	16	17	18	19	20	21			
Число устьиц на 1 мм ²	856	945	934	928	1 095	1 188	1 293	1 083	1 090			

Переходя к опытам, посвященным влиянию различных внешних условий на строение листьев, можно упомянуть об опытах Максимова (1926). У растений, выращенных при различных условиях освещения, число устьиц и длина сосудов в листьях резко отличны: так, у фасоли, выращенной на расстоянии 1 м от лампы, число устьиц в 4 раза больше, чем у фасоли, выращенной на вдвое большем расстоянии. Лебединцева (Максимов, Лебединцева и Красносельская-Максимова, 1924) установила следующее количество жилок в листьях фасоли у световых и теневых экземпляров.

Таблица 3 (из Максимова, 1926)

Длина жилок в миллиметрах на 1 см ²		1-й лист	2-й лист	3-й лист	4-й лист
		снизу	снизу	снизу	снизу
	На свету	683	929	1 143	1 254
	В тени	515	555	611	548

Подобные же соотношения были получены при выращивании растений при большей или меньшей влажности воздуха (опыты Лебединцевой).

Если мы сравним подобные изменения в ксероморфную сторону под влиянием внешних условий (положение на растении, развитие в разных по свету и влажности средах), т. е. типичные модификации с различиями между растениями разных видов, отличных по засухоустойкости, то получим поразительное сходство. По Максиму у ксерофитов в связи с увеличением интенсивности освещения и изменением влажности увеличивается транспирация (испарение). Все морфологические особенности, характеризующие ксерофитов и перечисленные Заленским (см. выше), в частности увеличение количества жилок и числа устьиц, направлены к тому, чтобы сделать безвредным для растения усиленный процесс транспирации. Приведем таблицу, иллюстрирующую различия видового характера (по Келлеру и Лейслейт по Максиму).

Таблица 4 (из Максимова, 1926) (данные для ксерофитов приняты за 100)

Растение	Место обитания	Длина сети жи- лок	Число устьиц	Интенсивность транспирации		
				на единицу по- верхности	I	II
<i>Asperula glauca</i>	Степь (сухо, светло) . . .	100	100	100	100	100
<i>Asp. odorata</i>	Лес (тень, влажно) . . .	30	14	31	46	56
<i>Galium verum</i>	Степь (сухо, светло) . . .	100	100	100	100	100
<i>Gal. cruciata</i>	Лес (тень, влажно) . . .	38	21	33	46	53

Иначе говоря, условия, которые являются обычными для растений с ксерофитной структурой листьев, вызывают в растениях нексерофитах изменения, параллельные отличиям, свойственным ксерофитам.

Итак, мы имеем несомненное сходство во многих случаях между проявляющимися у организмов модификациями и систематическими, в основном наследственными особенностями. Такое сходство носит название параллелизма наследственной и модификационной изменчивости.

К вопросу о параллелизме наследственной и ненаследственной изменчивости можно подойти с различных сторон. Наиболее интересно это явление для анализа ряда проблем механики развития и для разрешения основных вопросов эволюционной теории.

Механика развития связывает параллелизм двух видов изменчивости с проблемой аналогичного развития органа под влиянием как наследственных, так и ненаследственных факторов. И гены, и какие-либо экологические условия могут дать один и тот же признак, привести к образованию одних и тех же органов. Выяснение механизма, который делает возможным такое аналогичное развитие, представляет для механики развития (морфогенеза) исключительный интерес.

Однако еще большее значение следует придавать анализу параллелизма модификаций и наследственных изменений при всякой работе по теории эволюции. Не следует забывать, что многие последователи различных ламаркистских гипотез считают подобный параллелизм одним из основных доказательств наследования благоприобретенных признаков (Серебровский П. В., 1927, Вермель Ю. М., 1931 и др.). Многочисленные случаи явного параллелизма между изменениями, развившимися у животного и растения под влиянием среды, и различиями систематического порядка, несомненно наследственными, приводят многих ламаркистов к представле-

нию об адекватной передаче по наследству благоприобретенных признаков, об адекватных изменениях половых клеток при изменении сомы (см. например Rensch, 1929), совершенно отрицаемых современной теоретической генетикой.

С точки зрения генетики в проблеме параллелизма весь вопрос сводится к причине данного явления, а не его непосредственному значению. Причины параллелизма сводятся к закономерностям онтогенеза, которые и приводят в результате к появлению параллельных изменений. Эволюционная роль параллелизма по этим представлениям невелика. По Дубинину (1931—1932) появление модификаций, сходных с наследственными изменениями, только тормозит эволюционный процесс, так как благодаря значительной модификационной приспособляемости при колебании жизненных условий в ту или иную сторону особь и вид в целом оказываются достаточно жизнеспособными и не вымирают. Борьба за существование по этим представлениям благодаря приспособительной изменчивости притупляется и интенсивность естественного отбора падает.

Еще более распространено представление, что параллелизм наследственной и ненаследственной изменчивости—явление случайное и не играет никакой существенной роли в процессе эволюции. Модификационная изменчивость является только фоном во время действия естественного отбора, отбор конечно зависит несколько от появляющихся модификаций, поскольку отбор проходит по фенотипу особи, но эта зависимость совершенно незначительна.

Не давая здесь подробного обзора всех описанных случаев параллелизма (сводки можно найти в ряде работ у П. В. Серебровского, Малеева, Розановой, Ренча, Турессона, Клементса и др.), постараемся проанализировать его возможное эволюционное значение и выяснить, какую роль может играть модификационная изменчивость в эволюции органического мира.

2. Представление о массовых модификациях и приспособляемости

Целесообразность употребления терминов «наследственная» и «ненаследственная» изменчивость не раз подвергалась сомнению, в частности в последней работе Мейстера (1934) имеется подробный критический разбор этих понятий. Мы не будем касаться здесь ряда предложенных теперь новых терминов—«паратип» и «паратипическая» изменчивость, «фенотипическая» изменчивость и т. д. Ограничимся указанием, что при любом исследовании в области эволюционной теории прежде всего приходится сталкиваться с наследственной и ненаследственной изменчивостью: наследственность и изменчивость со времени Дарвина признаются важнейшими факторами, лежащими в основе эволюции животного и растительного мира. Мы считаем поэтому эти термины попрежнему совершенно необходимыми и достаточно удобными при всякой работе по генетике и теории эволюции. Дадим их краткое определение.

Любые изменения генотипа—мутации и хромосомные aberrации, рекомбинации генов при скрещиваниях и др. подобные изменения, делающие детей отличными от родителей в наследственном отношении, являются одной стороной наследственной изменчивости. С другой стороны, и в каждый данный момент мы при изучении какой-либо популяции животных и растений сталкиваемся с полиморфизмом этой популяции. Отдельные особи внутри популяции отличаются по своим генам от других особей. Наследственный полиморфизм популяции также относится к явлениям наследственной изменчивости.

Между несколькими особями вполне тождественного генотипа, но выросшими в различных условиях среды, всегда будут наблюдаться большие

или меньшие морфологические различия. Неоднородность условий существования, так же как и различия генного порядка, приводит к неоднородности любой родственной группы животных или растений: появляются ненаследственные отличия, модификации или «морфозы». Под модификацией мы понимаем отличие по каким-либо признакам одной особи от другой того же генотипа, но выросшей в иных условиях, а комплекс подобных модификаций может быть назван ненаследственной изменчивостью.

Следовало бы конечно подобно наследственной расширить понятие и о модификационной изменчивости, включив в этот круг явлений также и возрастные изменения, т. е. изменения, претерпеваемые организмом во время развития. Ради простоты мы в дальнейшем в основном ограничимся содержанием, вкладываемым в ненаследственную изменчивость в приведенном выше определении.

Некоторые модификации могут носить полезный для организма характер. Наиболее простой пример представляют изменения различных животных, помогающие им приспособляться к новым условиям существования при переселении (акклиматизация индивидуума по Малееву, 1933). Таковы например изменения мехового покрова у пушных зверей на холоде, изменения, обеспечивающие выживаемость человека в тропическом климате, и т. д. Таковы модификации растений, развивающихся на свету и в тени, во влажном и сухом климате, на которые мы ссылались уже выше, изменения размеров, формы, строения листьев, химизма протоплазмы и многое другое. Подобная изменчивость обеспечивает приспособляемость.

С самого начала развития организм начинает реагировать определенным образом на внешние условия, приспособляться к суточным, сезонным, годичным или многолетним колебаниям в температуре, влажности, свете, количестве пищи и других экологических факторах. Любой жизненный процесс опирается на бесконечное количество приспособительных реакций.

Большинство из них—кратковременно и либо выявляется в виде тропизмов, либо приводит к кратковременным же морфологическим и физиологическим модификациям. Однако некоторые такие модификации, особенно если определенные внешние условия достаточно долго и непрерывно действуют на организм, сохраняются продолжительное время или даже становятся необратимыми. Подобного типа приспособительные модификации мы называем дальше полезными морфозами.

В недавно вышедшей книге «Акклиматизация животных» (1934) Б. М. Житков следующим образом формулирует представление о приспособительных морфозах.

«Для каждого внешнего фактора, действующего на организм, имеется область оптимума, в которой жизненные процессы протекают наиболее нормально, и точки границ жизни, определяемые максимумом и минимумом действия факторов. Выведенные из области нормально протекающих жизненных явлений организмы стремятся к привычному им оптимуму, выражая это стремление тропизмами или ответами преходящего характера¹».

«Если такая форма реакций не может вернуть организм к состоянию оптимума, организм пытается сделать это при помощи морфозов или изменений структурного характера²».

¹ Ру назвал эту область адаптации «функциональной приспособляемостью» (цит. по Филипченко, Житкову и др.).

² Житков, а также Филипченко (Экспериментальная зоология, 1932) называют морфозами только приспособительные модификации, т. е. те, которые мы называем «полезными морфозами».

«Многочисленные экспериментальные исследования показывают, что организмам свойственны разнообразные морфозы, часто очень заметно выраженные. Между прочим весьма обычны изменения организации, вызываемые искусственными нарушениями температурных условий в порядке лабораторного эксперимента».

«...Реагируют организмы также на изменение пищи. Кроме изменения привычки, т. е. возможности приучения животного к ранее несвойственному ему питанию, различные виды высших животных отвечают на перемену пищи заметными изменениями внутренних органов. У плотоядных птиц, которых кормят исключительно растительной пищей, утолщается выстилка мускульного желудка...» (Житков, 1934).

Понятно, что среди растений и животных в борьбе за существование будут выживать лишь индивидуумы, способные приспособляться к колебаниям во внешней среде, т. е. обладающие известной приспособляемостью. Приспособляемость таким образом целиком определяется отбором в течение эволюционного процесса, способность образования полезных морфозов является свойством организма, вырабатываемым естественным отбором.

«Если посадки растений убиваются морозом, пишет Житков, необычно сильным для местных климатических условий, т. е. степень наступившего холода близка к границе жизни вида, погибают не все растения. Часть спасшихся иногда нужно будет отнести за счет случайно благоприятных внешних условий (например затенение во время оттаивания после мороза). Но в то же время среди массы растений, образующих некоторый средний тип, есть небольшое сравнительно количество особенно нежных и особенно стойких по отношению к холоду вариантов, из которых первые погибают наиболее легко и скоро, вторые же лучше сопротивляются и частью выживают. Благоприятные варианты могут быть в связи со всякими признаками и всякой способностью: среди растений легче других противостоящие засухе, лучше приспособляющиеся к неблагоприятным условиям почвы и т. п...» (Житков, 1934).

Итак, постоянно идет отбор на приспособляемость, и приспособляемость по своей природе является наследственной. Тем не менее, если только не встать на точку зрения ламаркистов, приспособительные модификации сами по себе остаются ненаследственными изменениями, поскольку при образовании их не может происходить адекватных изменений зародышевых клеток.

Нам остается разобрать только еще один вопрос—вопрос о возможности образования массовых модификаций. Пусть мы имеем две популяции одного и того же вида, характеризующиеся какими-либо отличиями в условиях среды: хороший пример могут представить два поля пшеницы с различной влажностью почвы и воздуха. Отличия в среде, например во влажности почвы, приведут к появлению массовых модификаций, захватывающих все или подавляющее большинство особей каждой популяции. Так, пшеница в более влажных условиях будет отличаться своим ростом, несколько меньшим развитием корней в длину и многими другими признаками. Некоторые из этих массовых изменений будут носить приспособительный характер—например более усиленный рост корневой системы при недостатке влаги будет облегчать добычу воды растением и компенсировать усиливающуюся при этом транспирацию (испарение, см. предыдущую главу).

Итак, по отдельным морфологическим признакам мы имеем полезные морфозы, охватывающие в основном всю данную популяцию. Если недостаток влаги характерен для этой местности и повторяется с небольшими

колебаниями из года в год, то из года в год в каждом новом поколении будут образовываться те же массовые морфозы—как приспособительные, так и неприспособительные.

В частности различия в длине стебля и в развитии корней будут наблюдаться в длинном ряде последовательных поколений. Эта повторяемость массовых морфозов имеет для нас огромное значение. Надо только отметить, что благодаря генетическому полиморфизму популяции, а также неоднородности условий существования каждой отдельной особи в популяции **бодобные модификации** (в том числе и приспособительные) не будут одинаковыми у всех особей. Это обуславливает выживание тех, которые будут лучше приспособляться к изменяющимся условиям, т. е. **о б у с л о в л и в а е т о т м е ч е н н ы й у ж е в ы ш е о т б о р н а п р и с п о с о б л я е м о с т ь.**

Многочисленные примеры массовых морфозов как захватывающих одну генерацию, так и повторяющихся в ряде поколений, можно было бы привести из растительного мира. Так, травы под покровом леса резко отличаются от трав безлесных, открытых мест; резкие массовые отличия мы можем видеть у кустарников и деревьев, причем они возникают не только при различиях в температуре или других физических факторах, но и факторах биоценологического типа—наличии или отсутствии других видов растений или животных. Значительная часть таких массовых модификаций относится к категории полезных морфозов—**в с е с л у ч а и н е н а с л е д с т в е н н о й и з м е н ч и в о с т и р а с т е н и й**, приведенные нами выше в главе о параллелизме, могут быть рассматриваемы как случаи массовых приспособительных морфозов.

Массовые модификации у животных менее изучены, однако их широкое распространение в природе несомненно. Мы можем опять сослаться на опыты автора и Е. И. Балкашиной (Кирпичников и Балкашина, 1935) с заселением двух заведомо различных по кормности, размерам, растительности и почве водоемов карпами одного и того же генотипа. В конце года население каждого водоема резко отличалось своими признаками—длиной, весом, формой тела и др. Хорошо известны изменения в скорости роста и наступлении половозрелости при заселении каким-либо видом рыб нового водоема, изменения в окраске и т. п. Среди других животных такие массовые морфозы являются также нередким явлением, поскольку, не говоря уже о бесполезных модификациях, всякое животное обладает известной приспособляемостью и по большому количеству признаков образуются полезные морфозы. Однако до сих пор массовые модификации, а особенно приспособительные, у животных еще очень мало изучены. В самое последнее время Фризен (в печати) показал возможность получения под воздействием рентгена массовых модификаций у *Drosophila melanogaster* (сходных с мутационными изменениями). При исследовании диких популяций *Drosophila* (Дубинин и Ромашов, не опубликовано) обнаружен большой процент таких ненаследственных изменений в ряде географических пунктов. Эти два примера касаются неприспособительных морфозов. У птиц по Промптову (1934—1935) наблюдаются массовые приспособительные изменения инстинкта перелета и гнездования—изменения, которые могут быть названы полезными психоморфозами. Возможность приспособления домашних животных (например крупного рогатого скота) к различным условиям и изменение при этом их качеств хорошо известны животноводам. Сюда же следует отнести и некоторые сезонные изменения животных—смену шерстного покрова и изменение окраски и мн. др.

Итак, массовые морфозы, отчасти приспособительного характера, захватывая всю популяцию, могут повторяться в ней при повторном воздействии внешних условий в ряде последовательных поколений.

3. Сдвиг приспособляемости путем естественного отбора. «Приспособленность» и «приспособляемость»

Каждый организм может жить в известных пределах экологических условий. Условия эти непостоянны, они колеблются изо дня в день, из года в год, различны в разные времена года, изменяются в связи с изменением мест обитания. Это является причиной неоднородности особей, сходных по своему генотипу, так как каждый орган, каждая структура животного или растения может развиваться различно в различных условиях. При условиях *A* мы будем иметь одно выражение признака—например одну длину корней у растения, при условиях *B*, *C*, *D* и других длина корней будет меняться. Каждому конкретному комплексу условий будет соответствовать свое развитие корневой системы.

По взятому здесь для примера признаку, как и по многим другим (но конечно далеко не по всем), различия носят «приспособительный» характер, т. е. при изменении условий образуются полезные морфозы. В этом проявляется приспособляемость организмов.

Можно различить органы с большей и с меньшей приспособляемостью, т. е. такие, которые функционируют нормально при довольно широких колебаниях условий, и такие, которые уже при небольших сдвигах во внешней среде отказываются работать. Изменчивость часто бывает непропорциональна приспособляемости; так, по числу позвонков и многим другим признакам у млекопитающих животных наблюдаются лишь очень небольшие модификации, а между тем животные одного вида (с данным, неизменяющимся числом позвонков) выживают в широких пределах жизненных условий.

Часто путем незначительных, мало заметных изменений какого-либо органа достигается выживаемость при резко колеблющихся условиях существования и, наоборот, очень резкая изменчивость под воздействием экологических факторов может даже не повышать выживаемость—изменения могут быть неприспособительными.

Итак, для различных признаков приспособляемость различна—разные органы одного и того же индивида в разной степени способны изменять свое строение, приспособляясь к внешней среде, т. е. образуя полезные морфозы.

При оптимальных условиях все части организма развиты более или менее в соответствии с внешней средой и все жизненные процессы протекают сравнительно нормально. Если какой-нибудь один или ряд факторов внешней среды оказывается сдвинутым в сторону максимума или минимума, то по некоторым признакам особь приспособляется к изменившимся условиям—образуются полезные морфозы. Чем более резко отличаются условия среды от оптимальных, тем будет больше различие в степени приспособления отдельных органов к новым условиям. Всегда будут наблюдаться такие органы, которые в изменившихся условиях не дадут приспособительных морфозов. Когда сдвиг условий среды достигнет такой величины, что организм погибнет,—причиной гибели будет служить слабая приспособляемость ряда органов, непригодность их к работе в данных условиях.

Пусть мы имеем в какой-либо исходной популяции признак *a*, легко изменяющийся и дающий ряд приспособительных морфозов a_1, a_2, a_3, a_4, a_5 . Каждое значение *a* является ответом организма на определенные внешние условия *A, B, C, D, E*, где под *D* обозначены наиболее оптимальные. Связь внешних условий и признака мы можем пояснить следующей схемой:

A	B	C	\overline{D}	E	F	G	Условия среды
↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	
a_1	a_2	a_3	$\overline{a_4}$	a_5	a_6	a_7	Развитие признака <i>a</i>

где *D*—оптимальные условия среды, которым соответствует основная структура признака *a*— a_4 .

В качестве примера возьмем снова изменения в корневой системе при изменении влажности почвы и воздуха.

Если *D*—оптимум влажности, то при несколько меньшей влажности *C* длина корней многих растений увеличивается, при большей *E*—уменьшается, при этом приспособляемость наблюдается и по ряду других особенностей корней, а также и всего растения (см. гл. I; подробно на этом вопросе останавливается Максимов, 1926). Длина корней растения, выросшего при оптимальных условиях влажности, будет соответствовать на нашей схеме структуре a_4 , уменьшенная и увеличенная длина корней при отклонениях в сторону максимума и минимума влажности—структурам a_3 , a_2 и a_5 , a_6 и др. Наиболее полно соответствует своим функциям строение корней при оптимальных условиях *D*, чем более резко отклоняется фактор влажности, тем меньше это соответствие. Для того чтобы выразить хотя бы приблизительно степень подобного соответствия органа своим функциям, мы применяем далее термин «приспособленность». Приспособленность оптимального строения корней (a_4 при условиях *D*), выполнение корнями своих функций при оптимальной влажности¹ мы принимаем равной 100, и тогда соответствие всех морфозов, по длине и строению корней, условиям недостаточной и чрезмерной влажности выразится цифрами меньшими, чем 100. Мерилом приспособленности может служить, с одной стороны, функционирование данного органа, с другой—выживаемость, т. е. интенсивность отбора. Однако выживать будут те животные и растения, которые имеют высокую приспособленность большого количества органов, а не одного признака: например при засухе уцелеют растения, приспособляющиеся не только по структуре корней, но и по скорости и длительности завядания, строению стебля и листьев и мн. др. (Максимов, 1926). Приспособленность всех образующихся морфозов должна быть достаточно высока, чтобы растение не погибло. Поэтому правильно было бы всегда говорить о «приспособленности организма в целом», а не о приспособленности органа, но ради схемы мы будем дальше употреблять иногда и это представление.

Мы уже говорили, что наряду с признаками, подобными строению корней, т. е. обладающими большой приспособляемостью, имеются плохо приспособляющиеся, образующие модификации неприспособительного характера признаки. Соотношение между морфозами пластичного признака *a* и условиями среды выражается схемой:

A	B	C	\overline{D}	E	F	G	Условия среды
↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	
a_1	a_2	a_3	$\overline{a_4}$	a_5	a_6	a_7	Развитие признака <i>a</i>

где структуры a_1 , a_2 , a_3 и a_5 , a_6 , a_7 хотя и хуже функционируют в соответствующих условиях, чем структура a_4 при оптимуме, но обладают все же довольно высокой приспособленностью.

¹ Говоря об оптимуме влажности, надо принимать во внимание не только развитие и функционирование растения, но, что особенно важно,—конкуренцию его с другими видами.

Такая же схема для малопластичного признака b будет иметь вид:

A	B	C	\overline{D}	E	F	G	Условия среды
↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	
b_1	b_2	b_3	$\overline{b_4}$	b_5	b_6	b_7	Развитие признака b ,

где морфозы по b уже плохо приспособлены—их приспособленность резко падает по направлению к максимуму и минимуму факторов среды.

Это можно иллюстрировать графически (рис. 1). Поясним это также примером. Сердце животного, хотя и обладает несомненной приспособляемостью к изменениям как внутренних, так и внешних условий, отказывается работать во многих случаях раньше, чем другие органы. Врачебная практика ясно показывает, что, искусственно поддерживая деятельность сердца,

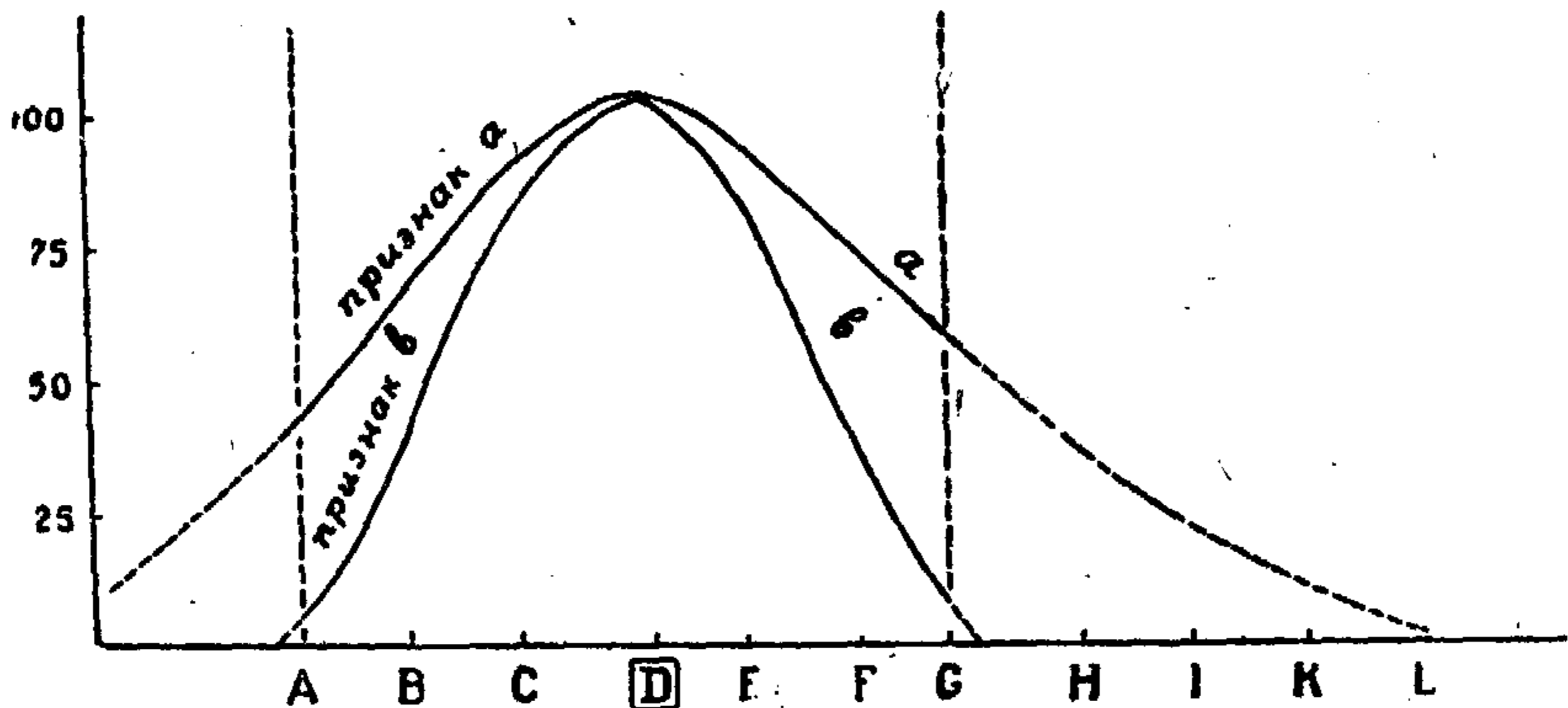


Рис. 1. Приспособленность пластичного (a) и малопластичного (b) признака в разных условиях. Наилучшая приспособленность (при условиях D) принята за 100

можно отдалить наступление смерти. В условиях, когда сердце без помощи врача уже не может работать, остальные органы часто функционируют достаточно нормально. Вымирание всегда определяется тем, что какие-либо недостаточно приспособляющиеся органы отказываются функционировать в изменившихся условиях. На рис. 1 такими предельными границами являются условия A и G , и эти условия определяют смерть, хотя в отношении многих функций, например работы легких, нервной системы и т. д., организм приспособляется еще достаточно хорошо, образуя полезные морфозы.

Малеев в работе «Теоретические основы акклиматизации» (1933) пишет:

«Кроме абсолютного угнетения жизнедеятельности растения и отдельных его функций возможны и различные отклонения от нормы, выражающиеся в изменении интенсивностей отдельных функций в сторону их ослабления или усиления. Причиной этих ненормальностей и дисгармоний в развитии растительного организма является отличие условий существования от экологического оптимума, причем для отдельных функций условия остаются близкими к оптимальным, тогда как для других слишком сильно изменяются в сторону минимума или задерживающего максимума».

Таким образом в условиях м а к с и м у м а и м и н и м у м а экологических факторов приспособленность некоторых структур будет близка к 0, тогда как по другим может быть еще довольно высокой, немного лишь уменьшившейся по сравнению с оптимумом. Это будет иметь место и в случаях, когда взрослое животное или растение попадает в резко отклоняющиеся условия, и тогда, когда отклонение условий продолжительно, сохраняется в течение многих лет и меняется все развитие с самых ранних стадий до стадии старения.

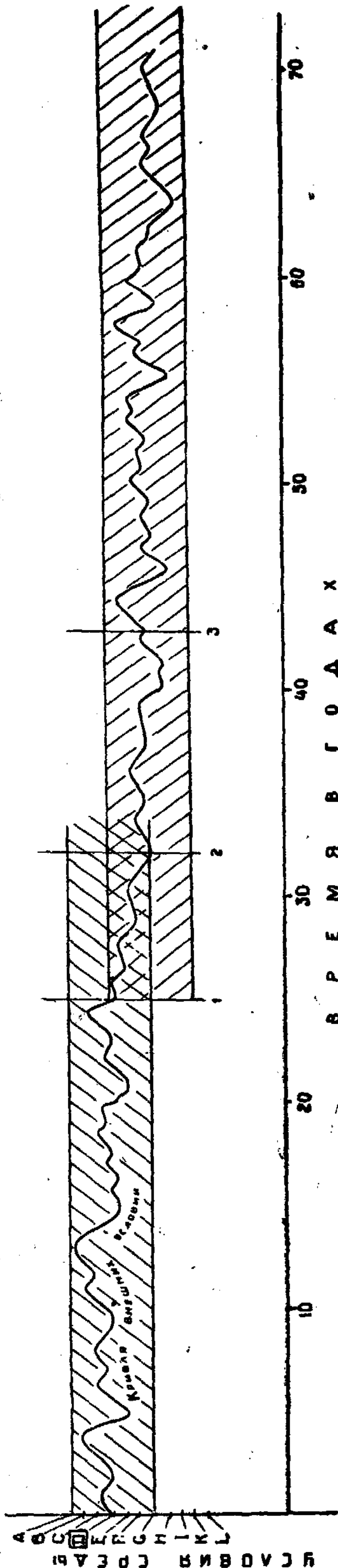


Рис. 2. Сдвиг внешних условий

Пусть условия среды, колебавшиеся в данной популяции вокруг некоторого среднего (оптимального) условия D , начинают с определенного момента (1) сдвигаться в каком-либо направлении. Изобразим это на графике (рис. 2). Кривая изображает колебания внешних условий: на оси абсцисс отложено время, на оси ординат—внешние условия.

Пока внешние условия колеблются от A до G (рис. 2), признак a , давая при разных колебаниях разные выражения (морфозы, см. схему на стр. 784), в среднем дает преобладающую структуру a_4 , соответствующую оптимуму среды D . После некоторого момента времени = 1 внешние условия колеблются уже не вокруг D , а вокруг F , и поэтому в популяции преобладающим выражением признака a будет уже морфоз a_6 (см. схему). Поясним примером: пока влажность почвы колеблется, скажем, от 30 до 60% полной влагоемкости, мы будем наблюдать у растений в среднем определенную длину корней и структуру стебля и листьев. Пусть в результате изменения климата, миграций растений в другие районы и т. д. влажность будет колебаться от 20 до 50% полной влагоемкости; средняя длина корней в ряде случаев увеличится. Изменится также и строение надземных частей растения.

Влажность около 45% примем оптимальной для растения в нашем примере—это значит, что при таких условиях следует ожидать наилучшего функционирования всех тканей растения, лучшего развития и размножения, и, что очень важно, наивысших шансов выжить в борьбе за существование с другими видами. Часто именно при данных условиях влажности конкуренция с другими растениями будет наиболее легкой, хотя развитие будет итти может быть лучше (в условиях эксперимента) в условиях другой, большей влажности (Максимов, 1926).

Итак, популяция в новых пределах колебаний условий среды отличается от исходной популяции массовым приспособительным морфозом (a_6), захватывающим большинство особей. Пусть дальше изменение условий замедляется и таким образом новые пределы колебаний от C до J сохраняются, начиная с момента времени 3, продолжительное время (рис. 2).

Мы приняли признак a за пластичный признак и поэтому можем считать, что как

при оптимальных условиях D , так и при условиях F , теперь преобладающих, приспособленность этого признака достаточно высока (на нашей схеме выше 75% от наивысшей, см. рис. 1). Однако она конечно уже ниже 100, и при более резко отклоняющихся условиях еще более резко падает. На рис. 1 видно, что при условиях G и H она будет ниже 50%. Что же мы будем наблюдать в изменившихся условиях? Соотношение кривой приспособленности и условий существования видно на рис. 3. Кривая становится асимметричной, наиболее часто встречающиеся условия не являются оптимальными и при соответствующей им структуре a_6 приспособленность значительно ниже 100. Наоборот, при крайних условиях D наблюдается наивысшая приспособленность.

Если например растение приспособлено к средней влажности почвы в 45% от полной влагоемкости, то при средней влажности в 35% частичная приспособляемость конечно наблюдается; увеличивается может быть

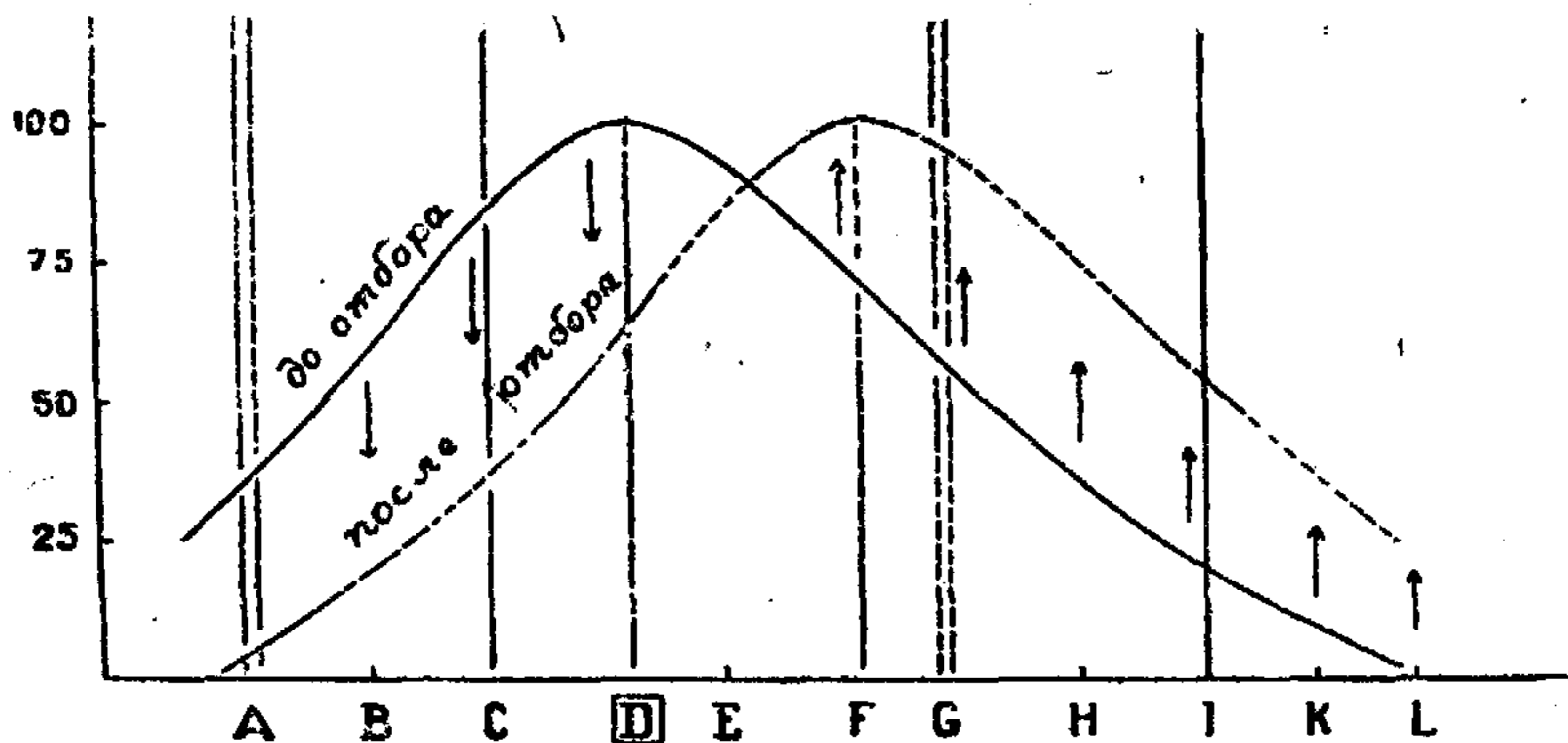


Рис. 3. Кривые приспособленности пластичного признака до и после отбора при сдвиге условий существования

длина корней, но корни не будут уже так хорошо выполнять свои функции, не смогут полностью обеспечить подачу воды из почвы взамен испаряющейся в процессе транспирации.

Понятно, что при колебаниях среды до G и H , да и при условиях F будет идти резкий отбор, так как пониженная приспособленность обусловит понижение жизнеспособности в этих условиях. Отбор будет направлен на повышение кривой приспособленности в ее правой части (рис. 3), соответствующей новым условиям, т. е. лучшее реагирование выживающих особей при новых колебаниях в среде. В нашем примере будут выживать те растения, которые обладают приспособляемостью не к 30—60% влажности почвы, а к 20—50%. Благодаря отбору качественно изменяется приспособляемость организма по многим признакам, в частности по признаку a сдвигается в сторону сдвига внешних условий. Внешне это может идти несколькими путями—либо изменением в процессе отбора самой структуры a и морфозов по a , либо изменением других, связанных функционально с a органов и тканей и тем самым лучшего функционирования a и т. д.

Популяция не вымрет лишь в том случае (если исключить возможность переселения на более влажные почвы), если условия F , наиболее теперь обычные (например влажность в 35%), станут постепенно в порядке отбора оптимальными. Это значит, что приспособленность признака a , вернее морфоза a_6 (см. схему выше), повысится и станет выше, чем любое другое строение a при других условиях, т. е. будет равной 100. Нетрудно понять, почему кривая, до сих пор асимметричная, выравнивается в своей правой части. Если бы ее левая часть не опускалась при этом, то отбор все время увеличивал бы приспособляемость ко всем наблюдающимся колеба-

ниям условий и организм был бы одинаково жизнеспособен при всяких условиях—от *A* до *J*. Это конечно невозможно: отбор стремится повысить приспособляемость всех органов, всех тканей животного и растения, а всеобщая высокая приспособляемость требует огромных затрат энергии. Количество же расходуемой энергии в организме ограничено. Кроме того при повышении приспособляемости одного органа часто должна падать приспособляемость других благодаря взаимным связям всех органов.

Условия *A* и *B* теперь в популяции уже не встречаются и образование полезных морфозов a_1 и a_2 становится теперь ненужным, бесполезным. Всякая полезная структура организма все время поддерживается отбором. В статье «Естественный подбор и филэмбриогенез» (Природа, № 11—12, 1932), А. Н. Северцов пишет: «Результатом естественного подбора при неизменяющихся условиях существования является постоянное поддержание особей данного вида на уровне приспособленности к данным условиям существования». Поэтому при изменении условий неизбежно, с разной конечно быстротой и продолжительностью, проходит в процессе отбора понижение приспособляемости к исчезнувшим теперь условиям *A* и *B*, а также редко встречающимся *C* и *D*.

Итак, кривая приспособленности в левой части (рис. 3) будет падать. В процессе отбора восстанавливается симметричность кривой приспособленности, симметричность по отношению к новым колебаниям условий. Происходит сдвиг приспособляемости признака *a* в сторону сдвига экологических факторов.

Мы уже говорили, что подобный отбор—отбор на приспособляемость—может идти по многим направлениям. Понятно, что в большинстве случаев большее значение имеет отбор по мало пластичным органам, т. е. тем, неспособность которых приспособляться обусловит гибель организма в условиях максимума и минимума экологических факторов, гибель в борьбе за существование. По нашему обозначению резко будут изменяться признаки, подобные признаку *b*. Их изменения будут сказываться и на приспособляемости пластичного признака *a*; об этом мы будем говорить в следующей главе. Схематически это можно выразить так:

Условия среды	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	\overline{D}	$\{E$	<i>F</i>	<i>G</i>	<i>H</i>	<i>I</i>
	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
Морфозы	a_1	a_2	a_3	$\overline{a_4}$	$\{a_5$	a_6	a_7	a_8	a_9
Приспособленность этих морфозов до отбора (в % к высшей)	55	75	90	$\overline{100}$	90	75	55	30	15
	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
Приспособленность после отбора	20	35	55	75	90	$\overline{100}$	85	65	50

Т. е. если раньше при влажности в 35% длина корней была в среднем равна a_6 , то после отбора растение при этой влажности будет обладать по длине такой же корневой системой. Но отбор затронет ряд других признаков: будет увеличиваться осмотическое давление и отсюда—«сосущая сила» растения (см. дальше), или появятся структуры, защищающие растения от чрезмерной транспирации (волоски и др.), или изменяющие строение корней так, чтобы предохранить их от отдачи воды в засушливые месяцы (кутикула) и т. д. В результате всех этих изменений соответствие данной длины корней их функциям увеличится, приспособленность морфоза a_6 будет расти без заметного изменения самого признака a_6 .

Другой путь—путь изменения самого признака—может быть выражен такой схемой:

Условия среды		A	B	C	\overline{D}	E	F	G	H	I
До отбора	Морфозы	a_1	a_2	a_3	$\overline{a_4}$	a_5	a_6	a_7	a_8	a_9
	Приспособленность	55	75	90	$\overline{100}$	90	75	55	30	15
После отбора	Морфозы	a'_1	a'_2	a'_3	a'_4	a'_5	$\overline{a'_6}$	a'_7	a'_8	a'_9
	Приспособленность	20	35	55	75	90	$\overline{100}$	85	65	50

В этом случае сам признак «длина корней» будет подвергаться отбору, пока наконец структура a_6 , развивающаяся при наиболее частых теперь условиях влажности F, не будет обладать наивысшей приспособленностью.

Итак, каким путем отбор не будет идти—по пластичному признаку a или по b , c и другим признакам,—он пойдет в сторону выравнивания и симметричности кривой приспособленности.

Резюмируем:

1. При сдвиге условий среды приспособляемость оказывается несоответствующей колебаниям условий.

2. Начинается отбор на жизнь в новых пределах внешних условий—отбор на приспособляемость.

3. Отбор может идти как по данному признаку a , так и по другим, связанным с ним функционально признакам.

4. В результате отбора пределы приспособляемости, а следовательно и кривая приспособленности сдвигаются в направлении изменения условий существования—кривая приспособленности становится симметричной.

5. Происходит сдвиг приспособляемости путем естественного отбора.

В следующей главе мы разберем пути, по которым может идти такой отбор, и коснемся наиболее вероятных изменений как самого пластичного признака a , так и других, коррелятивно связанных с ним в развитии и в функциях признаков.

ЧАСТЬ II. ГИПОТЕЗА О «КОСВЕННОМ» ОТБОРЕ

4. Расширение понятия о приспособляемости

Прежде чем перейти к основной части работы—к гипотезе о «косвенном» отборе, придется еще раз коснуться проблемы приспособляемости. Во 2 главе мы указывали, что «любой жизненный процесс опирается на бесконечное количество приспособительных реакций». Расшифруем это положение.

Можно разграничивать, как это указывалось выше, «функциональную» и «морфологическую» приспособляемость (см. Плате, 1928 и др.). К последней мы относим явления, связанные с образованием «полезных морфозов»; к «функциональной» приспособляемости—все кратковременные, обратимые реакции организма на внешние воздействия, выражающиеся часто в изменении поведения и имеющие очень слабый, быстро исчезающий эффект. Если учитывать приспособляемость и того и другого рода, то следует считать, что развитие организма представляет собой непрерывную цепь реакций приспособляемости. Развитие идет нормально только тогда, когда на малейшее изменение среды организм реагирует более или менее целесообразно, функционирование всех важнейших органов животного и растения возможно лишь при таком

постоянном приспособительном реагировании. Можно считать поэтому приспособляемость мерилom нормальной жизнедеятельности организма.

Итак, приспособляемость определяет нормальное развитие и жизнеспособность вообще, поскольку жизнеспособность зависит от течения всех жизненных отправлений (функций). Нетрудно например убедиться, что в таком важном жизненном процессе, как питание, роль приспособляемости очень велика. Любое животное погибло бы, если бы во время поглощения пищи и после него не выделялись бы переваривающие пищу соки, не было бы притока крови к пищеварительным органам и затем поступления продуктов переработки пищи в кровь. В процессе питания под действием раздражения извне или каких-либо нервных раздражений каждый орган, каждая ткань, каждая клетка начинают выполнять свою функцию. Бесконечное количество мелких, но необходимых приспособительных реакций лежит в основе любого жизненного процесса животного и растения. Любая функция есть полезный для организма ответ на внешнее раздражение.

Таким образом развитие возможно только при постоянной и широкой приспособляемости как функциональной, так и морфологической. Ребенок никогда не научится ходить, если при ходьбе у него не развиваются мускулы кости и другие ткани, если весь организм не приспособляется постепенно к вертикальному положению. Изучение органов чувств показывает, что их развитие определяется в большой мере их совершенствованием под влиянием постоянного использования (прекрасный пример — осязание и слух у слепых) и т. д.

У растения также развитие и жизнеспособность определяются в значительной степени приспособляемостью. Не приводя примеров, укажем лишь на рост растения; в процессе роста роль внешних факторов чрезвычайно велика и развитие будет идти нормально лишь в случае, если растение сможет более или менее целесообразно реагировать на изменения влажности, смену дня и ночи (дыхание и питание), повышение и понижение температуры и т. д.

5. Влияние на приспособляемость и на работу одного органа изменений в строении других

В ряде случаев общее повышение жизнеспособности организма, вызываемое хорошим развитием каких-либо немногих основных органов и в результате улучшением обмена веществ, сказывается на повышении приспособляемости ряда других органов. Врачи хорошо знают это, так же как и животноводы; обеспечивая хороший обмен веществ, можно добиться выживаемости в очень тяжелых жизненных условиях, нормального функционирования в этих условиях большинства органов. К числу подобных примеров относятся случаи с малокровием: всем известно, в какой степени малокровие понижает жизнеспособность человека и отражается на всех его жизненных функциях. Функциональная приспособляемость органов чувств — глаза, уха и др. (например реагирование глаза на внешнее зрительное раздражение) в большой мере зависит от состояния кровеносной системы.

Как приспособляемость, так и вообще функционирование, «приспособленность» любой структуры организма при данных условиях среды зависит от изменений во многих других тканях, других структурах. Так, если у растения длина корней остается неизменной, то подача воды ими может увеличиться за счет изменений в проводящих пучках, в структуре листьев, наконец в осмотическом давлении клетки растения. Максимов (1926) подчеркивает важность этого последнего процесса — эволюционного изменения осмотического давления. Он пишет:

«Теоретические соображения Фиттинга о преимуществах для ксерофитов высокого осмотического давления встретили ряд серьезных возражений, но его фактические данные нашли однако подтверждение в целом ряде работ, из которых назовем хотя бы работы Ганнига, Келлера, Ильина, Назаровой и Островской, Максимова и Ломинадзе, Максимова, Даланян и Силиковой и др. Все эти работы согласно показали, что в общем и целом чем засушливее местообитание, тем выше осмотическое давление населяющих его растений. При этом однако это повышенное осмотическое давление становится для ксерофитов уже организационным признаком, и даже при культуре ксерофитов и мезофитов в совершенно одинаковых условиях осмотическое давление у первых оказывается значительно выше, чем у вторых» (Максимов, 1926, стр. 277—278).

Приведем здесь табличку с величиной осмотического давления у различных растений, выращенных в одинаковых условиях.

Таблица 5. Осмотическое давление в листьях различных растений (по Максиму, Даланян и Силиковой, 1917)

Ксерофиты		Мезофиты	
растение	осмотическое давление в г/м	растение	осмотическое давление в г/м
<i>Artemisia fragrans</i>	0,5	<i>Erodium ciconium</i>	0,2
<i>Gypsophyla acutifolia</i>	0,5	<i>Papaver strigosum</i>	0,3
<i>Kochia prostrata</i>	0,6	<i>Hirschfeldia adpressa</i>	0,3
<i>Centaurea ovina</i>	0,7	<i>Senecio vernalis</i>	0,4
<i>Parietaria judaica</i>	0,8		
<i>Zugophyllum fabago</i>	0,8		
<i>Dianthus fimbriatus</i>	0,9		

Дальше Максимов пишет:

«Вполне согласно с данными Фиттинга мы также обнаружили самое низкое осмотическое давление у суккулентов, а наиболее высокое—у ксерофитов с огромной корневой системой вроде *Zugophyllum fabago* или *Dianthus fimbriatus*... Благодаря возможности развивать более высокую сосущую силу эти растения должны с большей быстротой всасывать ту воду, которая еще имеется в почве или попадает в нее, и тем покрывать значительный расход ее энергично транспирирующей листвой. Но главную роль, думается мне, играет высокое осмотическое давление при завядании, т. е. именно тогда, когда и грозит опасность от чрезмерной потери воды...» (Максимов, стр. 278—279, 1926).

Подобных же примеров зависимости функции какого-либо органа от изменений в других органах и тканях можно было бы привести бесконечное количество.

Итак, если приспособленность какой-либо структуры, какого-либо признака слишком низка, если приспособляемость не соответствует колебаниям условий существования, то в процессе «отбора на приспособляемость» (см. предыдущую главу) могут изменяться многие другие признаки, влияющие на «приспособленность» данного признака. Чем большее влияние на весь комплекс отправления индивидуума имеет какой-либо орган и чем менее приспособляется этот орган к изменениям условий, тем больше он будет подвергаться отбору. Приспособляемость организма зависит от соответствия в строении всех органов и тканей, определяется корреляцией их строения и функций.

При изменении условий существования сейчас же обнаруживается различная степень пластичности различных признаков животного или растения и корреляция эта оказывается сейчас же нарушенной. Восстановление такой корреляции, которую можно назвать корреляцией приспособляемости, имеет огромное значение и достигается естественным отбором по наиболее основным и наименее пластичным признакам.

6. Высказывания А. Н. Северцова

Чтобы не быть голословным, приведу несколько цитат, имеющих непосредственное отношение к этому вопросу, из работ А. Н. Северцова.

В цитированной уже выше статье (Природа, 1932) А. Н. Северцов пишет: «Подбор происходит не по отметинам перьев и шерсти, не по мелким вариациям в бугорках зубов, которыми пользуется зоолог-систематик при классификации, но по вариациям функций (разрядка моя.— В. К.), которые часто имеют количественный характер и мало заметны у мертвого животного. Благодаря присутствию этих мелких физиологических вариаций, обусловленных соответствующими, мало заметными вариациями гистологического и морфологического характера (вариации в строении клеток органов чувств и нервной системы, вариации в числе мускульных волокон, в длине и форме костей и т. д.), в борьбе за существование выживают лишь наиболее сильные, здоровые, словом, наиболее приспособленные к данным условиям существования особи».

Нам кажется несомненным, что гисто-морфологические вариации, о которых говорит Северцов, обуславливая вариации в функциях, тем самым и изменяют приспособляемость ряда органов. Отбор по функциям представляет собой в значительной степени отбор на пластичность, так как выживают те особи, органы которых функционируют нормально в изменяющихся условиях.

В новом издании книги «Главные направления эволюционного процесса» (1934), Северцов, разбирая пути эволюции при помощи ароморфозов (в отношении первичных позвоночных), пишет следующее:

«Эти изменения в нервной системе и органах чувств внесли громадное разнообразие в общую жизнедеятельность протокраниат и, расширив область их восприятий, позволили им отвечать на раздражения, исходящие из внешней среды, более сложными и более координированными действиями» (стр. 75).

В другом месте:

«Ароморфоз достигается повышением, дифференцировкой и осложнением функций органов животных и соответствующими изменениями строения этих органов, в результате чего повышается общая энергия жизнеспособности организма животных» (стр. 70).

Можно было бы привести много подобных цитат. Все они несомненно подтверждают наше предположение, что эволюция структур, повышающих жизнеспособность (жизнедеятельность), имеет огромное значение и что при подобной эволюции повышается способность нормального функционирования ряда органов, т. е. (в значительной мере) их приспособляемость. Северцов приводит пример с постепенным переходом от двукамерного к четырехкамерному сердцу:

«У птиц и млекопитающих... их активные органы и органы растительной жизни получают уже вполне окисленную кровь, т. е. у них происходит наиболее интенсивный обмен веществ и наиболее интенсивная жизнедеятельность» (стр. 72).

На последнем примере видно, как реально отбор по одним, менее пластичным и связанным с деятельностью большого количества органов структурам может изменять приспособляемость к меняющимся условиям и других органов, связанных с ними. Мы говорили выше, почему приспособляемость к исчезающим условиям существования падает. Мы предполагаем, что во многих случаях сдвиг приспособляемости (своего рода «эволюция функций») достигается путем такого отбора по малопластичным, но основным для организма структурам.

7. Гипотеза о «косвенном» отборе и кажущееся «закрепление» морфозов путем отбора

Предположим, что в нашем примере с изменением влажности почвы от 30—60 до 20—50% и удлинением при этом корней «приспособленность» этого нового развития корней оказывается все же сниженной. Если отбор не будет идти по корням, а затронет какие-нибудь другие признаки, например осмотическое давление клетки, то «сосущая сила» растения увеличится и «приспособленность» может тоже подняться, хотя длина корней в процессе отбора не изменится. Такое растение с увеличенным осмотическим давлением может развиваться конечно в разных условиях влажности. Если оно растет на почве со средней влажностью в 35% (теперь наиболее частые условия), то оказывается обладающим и корнями типа морфоза a_8 (табл. 5—7), т. е. более длинными, чем прежние при старых условиях (45%) и до отбора. Если оно попадает на сухую почву с 25% влажности, у него разовьются корни определенной длины—той же или еще большей благодаря приспособляемости. Их функционирование будет протекать в обоих случаях более нормально, чем работа корней растения в этих же условиях с низким осмотическим давлением (до начала отбора).

Самым интересным для нас будет растение с изменившимся осмотическим давлением, попавшее теперь на старые условия—на почву с 45% влажности. Жизнеспособность его вероятно будет понижена, так как теперь благодаря увеличенной сосущей силе корни всасывают большее количество воды, а транспирация не увеличилась. Это вызовет дисгармонию, дискорреляцию в работе ряда органов растения,—вернее функциональная приспособляемость их не будет так точно соответствовать колебаниям во внешних воздействиях. Дискорреляция при большой влажности почвы необязательно будет сопровождаться ослабленным развитием, наоборот, есть данные, говорящие за то, что ксерофиты на влажных почвах растут лучше, мощнее, чем на сухих (Максимов, 1926)¹. Однако в природе влажность почвы в значительной степени коррелирована с большой влажностью воздуха, действующей отрицательно на ксерофитов. При повышенном осмотическом давлении приспособленность к влажным условиям поэтому падает. Другой, не менее важной причиной падения выживаемости является отмеченная уже выше конкуренция растений, в процессе которой будут побеждать те виды или те особи, у которых нет дисгармонии в процессах транспирации и всасывания корнями воды, в развитии вегетативных и половых органов и т. д.

Итак, поскольку дело касается кривой приспособленности, будет происходить типичное выравнивание ее, она будет становиться вновь симметричной в процессе отбора.

¹ Малеев (1933) по этому поводу пишет, что «особенно часто наблюдается дисгармония между вегетативным развитием и развитием органов воспроизведения»—при повышенном росте часто плохо развиваются последние.

Однако рассматриваемый нами процесс—процесс эволюционного приспособления к новым пределам колебаний среды—не ограничится сдвигом кривой приспособленности. Поясним это на примере из животного мира.

Целый ряд работ был посвящен изучению изменений в пищеварительном тракте животных и птиц при переходе от растительной пищи к мясной, и обратно. Было установлено, что головастики отличаются от тритонов более длинным кишечником, что очень важно при растительном питании. Если головастиков кормить мясной пищей, а тритонов—растительной, у первых длина кишечника резко сокращается, у вторых—удлиняется (Klatt, 1926, Babak, 1906). Мы имеем дело с типичными приспособительными морфозами, повторяющимися наследственные отличия—с типичным случаем параллелизма наследственной и ненаследственной изменчивости. Предположим, что в природе условия среды изменяются так, что тритоны частично вынуждены перейти к растительному питанию. Кишечник у них при этом удлиняется (массовый морфоз), но, как показывают эксперименты, выживаемость при перемене пищи резко падает. Выживают повидимому не те особи, у которых кишечник длиннее, а тритоны с изменениями (генного характера) других органов, повышающими усвояемость этой новой пищи, изменениями в составе желудочного сока и др. В процессе отбора должна создаться такая раса, которая уже не будет гибнуть при употреблении растительной пищи. Этим самым вырабатывается приспособление к новому типу питания, и тритон, попавший вновь в прежние условия (вынужденный питаться мясом), окажется мало жизнеспособным. Происходит выравнивание кривой приспособленности. Во время отбора, накопления генов, повышающих приспособленность к новому роду пищи, будут конечно эволюционировать и структуры, связанные в своем развитии с развитием кишечника. Поскольку длинный кишечник необходим при растительном питании, отбираться могут лишь такие изменения, которые его не укорачивают, и отбор направлен на создание возможно большей корреляции между удлинившимся кишечником и строением всех связанных с ним органов. Понятно, что удлинение кишечника, будучи полезным, связано вместе с тем с целым рядом нарушений согласованности в работе различных органов. Отбор все стороны увеличивает согласованность в их функционировании и изменяет строение многих из них, особенно наиболее важных и наименее пластичных. Весь организм приспособляется к развитию более длинного кишечника.

Что же происходит теперь при возвращении к старому кормлению? Мы предполагаем, что вследствие изменения целого ряда органов, связанных теперь с развитием длинного кишечника, укорочение его не будет наблюдаться в тех же размерах, как раньше удлинение. Генотип и строение организма изменились за это время так, что при мясном питании наблюдается ненормальное развитие и приспособляемость к этому роду пищи уменьшилась в большей или меньшей степени. Те структуры, которые ранее обуславливали укорочение кишечника, теперь изменились и последний окажется длиннее, чем это было до первого изменения питания.

Если следовательно длительное время сохраняются измененные условия, и какой-либо пластичный орган в порядке модификации приобретает новое строение, то путем отбора по другим органам вся структура организма может измениться до такой степени, что при возвращении старых условий существования данный пластичный орган уже не будет иметь прежнего строения.

$$a_1 \rightarrow a_2 \rightarrow a_1$$

Итак, если какая-нибудь популяция, попадая в новые экологические условия, эволюционирует, то по ряду органов мы наблюдаем массовые приспособительные морфозы, повторяющиеся из поколения в поколение. Эти

пластичные органы однако не могут функционировать нормально, потому что их деятельность зависит от многих других органов, менее пластичных, или изменяющихся в другом направлении. Нарушается «корреляция приспособляемости», и отбор стремится ее восстановить путем изменений менее пластичных, но особенно глубоко связанных с пластичными органами структур. При восстановлении корреляции (при новых условиях) нарушается корреляция при старых, прежде часто встречаемых условиях, т. е. если особи данной популяции попадут в прежние условия, они будут уже менее жизнеспособны, не смогут побеждать в борьбе за существование. Чем реже

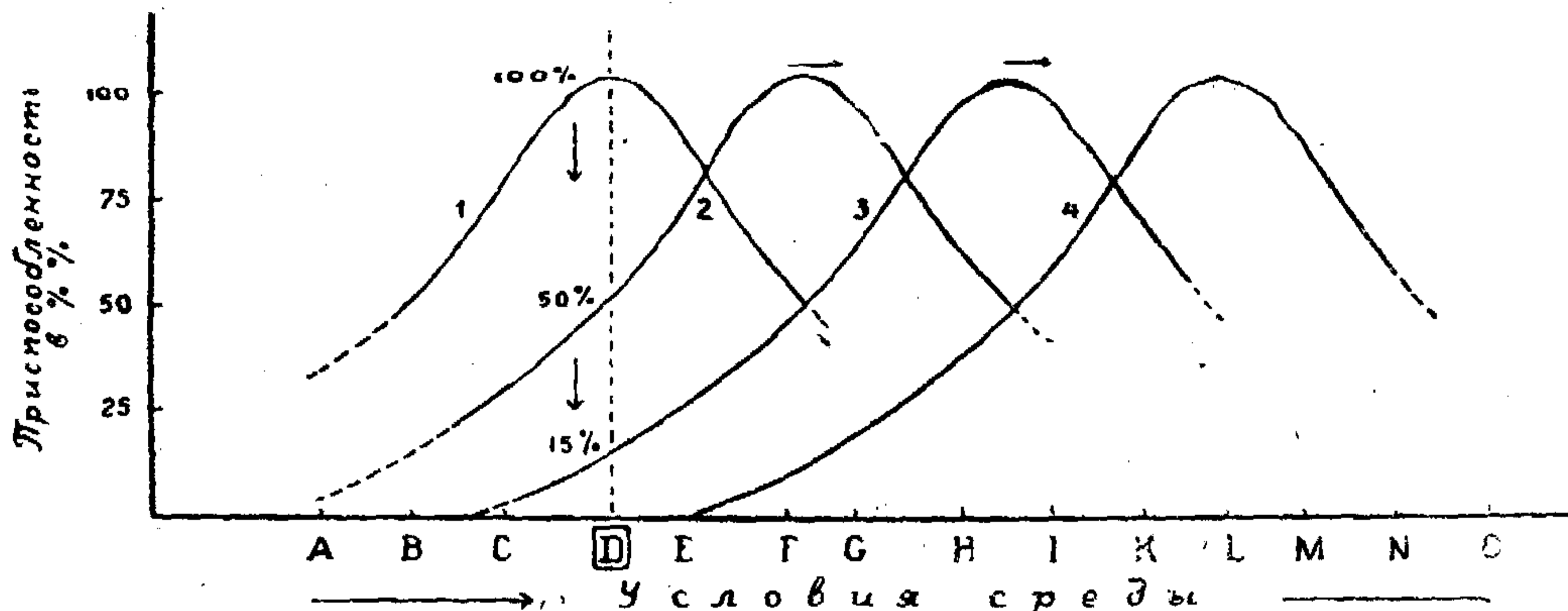
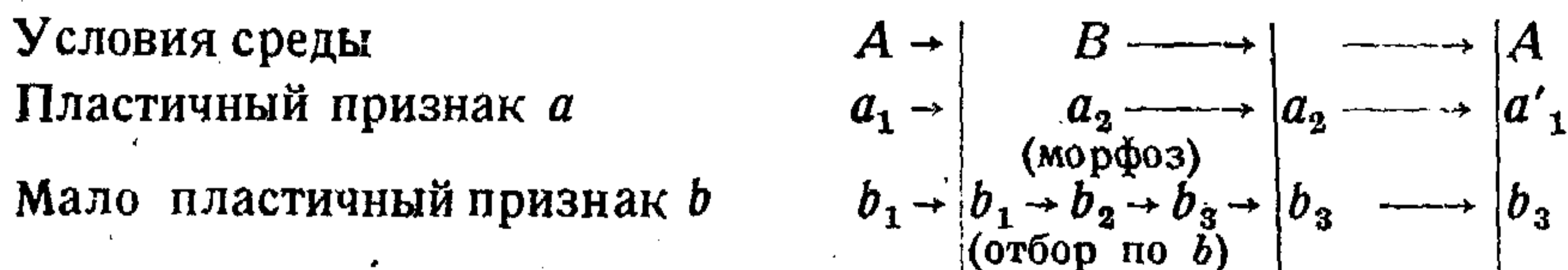


Рис. 4. Падение выживаемости при сдвиге кривой приспособленности

встречаются теперь такие условия, тем больше разрушается приспособляемость к ним и тем больше вероятность того, что изменения в основных структурах организма отразятся на пластичном признаке a и изменят его выражение при этих редких условиях.

Схематически этот процесс может быть выражен следующим образом:



Чем более морфоз a_2 соответствует новым условиям среды, тем больше шансов, что будут отбираться такие структуры b , которые не изменяют a_2 , но только улучшают его функционирование, повышают приспособленность. Но отбор идет в условиях B , условия A редки и отбор на приспособленность к ним очень резко ослаблен. Вероятность при повторении теперь старых условий (после периода отбора) уже другого выражения $a_1 \rightarrow a'_1$ поэтому очень велика. Этот вывод в значительной мере покоится на представлении о разрушающем действии отбора.

Внешне мы будем часто наблюдать по такой схеме как бы «закрепление» ненаследственного морфоза. Этот процесс — процесс кажущегося закрепления массовых приспособительных модификаций одних признаков путем естественного отбора по другим признакам, функционально связанным с ними, — мы называем «косвенным» подбором.

Кажущееся закрепление морфоза может проходить двумя путями. Первый нами описан выше и сводится в сущности к слепому разрушающему действию отбора: отбор разрушает приспособляемость к исчезнувшим те-

перь условиям среды—прежней влажности, питанию, образу жизни и т. д. Это разрушение случайно: так важно повышение приспособленности к новым условиям, что все ненужные, лишние приспособления подвергаются постепенному разрушению. Поскольку приспособляемость в этом направлении уменьшается, делаются чрезвычайно вероятными изменения и самого пластичного признака—он не может теперь при помещении в исходные условия развить исходное строение. Вероятность этого процесса покоится на представлении о «корреляции» приспособляемости.

Но и без этих изменений пластичного признака может наблюдаться кажущееся закрепление морфоза. Обратимся к рис. 4. При постепенном сдвиге условий в каком-либо направлении после отбора мы получаем ряд последовательных кривых приспособленности типа 1, 2, 3 и 4. Организм с кривой приспособленности типа 4, попадая в условия А, В или С, будет неизбежно погибать, так как он теперь совершенно неприспособлен к этим условиям. В примере с удлинением кишечника это выразится в том, что после многих поколений растительного питания животные так приспособляются (путем отбора) к нему, что будут гибнуть при кормлении мясом. Вместе с тем в другую сторону, например в сторону приспособления к более грубой растительной пище приспособляемость у них в процессе отбора может увеличиться. Благодаря гибели животных или растений в исходных условиях морфоз также становится как бы закрепленным.

Кратко сформируем теперь основные положения этой главы.

1. После изменения условий начинается отбор на приспособляемость к новым пределам колебаний условий. Изменяется «кривая приспособленности».

2. Отбор на приспособляемость по какому-нибудь пластичному признаку осуществляется часто в виде «косвенного» отбора.

3. «Косвенный» отбор есть эволюция какого-нибудь пластичного органа, кажущееся «закрепление» модификаций по нему путем отбора по другим, связанным с ним функционально органам, но менее пластичным и более существенным для жизнедеятельности.

4. В основе гипотезы о косвенном отборе лежит представление о том, что изменения одних органов повышают или понижают приспособляемость и работоспособность многих других.

5. Нами намечены два пути кажущегося «закрепления» морфоза—путь случайного нарушения корреляций в развитии и функционировании при отсутствии отбора на приспособляемость к исчезнувшим условиям и путь падения выживаемости особей при этих условиях.

6. И в том и в другом случае данный морфоз в процессе отбора становится как бы «средним состоянием популяции»; т. е. соответствует оптимальному теперь уровню условий среды.

8. Закрепление отбором «бесполезных» морфозов

Итак, мы предполагаем, что приспособительные модификации могут «закрепиться» в процессе отбора, хотя это закрепление чисто случайно. Оно происходит только потому, что отбором разрушаются ненужные приспособления, разрушается приспособляемость к исчезнувшим условиям существования. В результате либо жизнь в этих условиях становится совершенно невозможной, либо развитие будет идти другими путями, чем прежде, и приведет к иному строению пластичного органа или органов, с ним непосредственно связанных. И в том и в другом случае будет наблюдаться как бы «закрепление» морфоза.

Понятно, что чем важнее эта модификация и чем более она является приспособительной, тем вероятнее, что ее структура в новых условиях при этом не изменится—она будет «поддерживаться отбором» (Северцов). Если же модификация неприспособительна, бесполезна, весьма вероятно ее изменение—тоже случайное—при отборе по другим признакам. Это изменение однако происходит повидимому не всегда.

По Малееву (1933) у *Primula sinensis* имеются две наследственно константные расы. Раса *V. alba* «имеет всегда белые цветы независимо от условий существования и в частности от температуры». Раса *V. rubra* «нормально цветет красными цветами; но если за несколько недель до цветения перенести ее в темную и влажную оранжерею с температурой в 30—35°, то цветы будут иметь белую окраску и экземпляры красной расы будут неотличимы от белоцветной» (стр. 117).

Допустим, что раса *V. rubra* попадает в достаточно жаркие условия (с температурой при развитии в 30—35°) и акклиматизируется в них. Много поколений подряд цветы такой примулы будут белыми. В этом примере для простоты окраска цветов может считаться почти или совсем неадаптивным признаком и белая окраска растений красной расы будет в сущности «бесполезным» морфозом.

Итак, из поколения в поколение морфоз будет повторяться вновь. Но ведь в жарком климате приспособленность *Primula sinensis* упадет очень значительно и начнется резкий отбор. В процессе отбора, как и в случае приспособительных модификаций, будут изменяться многие структуры растения, в частности связанные с окраской, и могут разрушиться те, которые определяют появление красной окраски при низкой температуре. Повторяем, этот процесс случаен и отбор может захватить и самый признак окраски, но может и не затронуть его.

Таким образом после многих поколений отбора у этой расы появление красных цветов может оказаться вообще невозможным, если изменятся какие-либо определяющие эту окраску элементы. Схематически изменения неприспособительного признака в таком случае выражаются следующим образом.

Условия среды

Изменяющийся признак



Раса *V. rubra* станет подобной по окраске цветов расе *V. alba*.

Не останавливаясь подробно на вопросе об эволюционной роли бесполезных морфозов, который представляет очень большую сложность, отметим лишь, что и здесь следовательно намечаются два пути как бы «закрепления» морфоза.

1. Слепое «разрушающее» действие отбора, в процессе которого морфоз может оказаться как бы закрепленным в одних случаях, в других вообще изменится выражение данного признака.

2. Падение выживаемости в старых условиях, подобное разобранному в предыдущей главе; понятно, если благодаря отбору *Primula sinensis* сможет существовать уже только в теплом климате, морфоз «белая окраска» может как бы автоматически оказаться закрепленным.

9. Основные выводы

Анализ представления о приспособляемости и изучение роли наследственной, главным образом приспособительной изменчивости в эволюции позволяет нам сформулировать некоторые существенные выводы.

1. Приспособляемость—всеобщее, широко распространенное явление в растительном и животном мире.

2. Внешне приспособляемость выражается в образовании под влиянием внешних факторов морфозов—модификаций, часто массовых и полезных для организма при данных условиях.

3. Приспособляемость к известным пределам жизненных условий создается и поддерживается естественным отбором.

4. В основе приспособляемости лежит корреляция между различными органами и тканями—всякая приспособительная реакция покоится на «корреляции приспособляемости».

5. Изменения в одних органах влияют на функционирование и приспособляемость других органов—«эволюция функций» происходит повидимому в значительной степени путем изменения основных для организма мало пластичных структур, влияющих на работу многих органов.

6. В условиях морфоза при изменении среды от оптимума в каком-либо направлении прежде всего начинается отбор на сдвиг «кривой приспособленности» данного признака в сторону сдвига условий.

7. «Кривая приспособленности» выравнивается в результате отбора, стремясь стать симметричной по отношению к новым условиям.

8. Сдвиг «кривой приспособленности» во многих случаях идет путем «косвенного» отбора, т. е. отбора по другим признакам, связанным функционально или в развитии с данным.

9. В процессе «косвенного отбора» разрушается излишняя приспособляемость, весь организм приспособляется к новым условиям и новому строению пластичных признаков, возвращение к старому строению может оказаться невозможным.

10. Это внешне выразится как бы в «закреплении» полезного морфоза: подобное же «закрепление» происходит автоматически также и путем падения выживаемости по отношению к исходным условиям и сдвига пределов выживаемости.

11. Анализ показывает возможность подобного же «закрепления» и «бесполезных» морфозов, хотя здесь чрезвычайно вероятно изменение и самого изучаемого признака.

12. Подобный характер отбора внешне выражается как бы в «наследовании благоприобретенных признаков», так как появившиеся модификации могут «закрепиться» в дальнейших поколениях путем косвенного отбора¹.

13. Широкое распространение приспособляемости говорит за то, что и в эволюции адаптивных признаков и в неадаптивной эволюции роль косвенного отбора очень велика и кажущееся «закрепление» модификаций может наблюдаться в тех или иных размерах очень часто.

14. Итак, параллелизм наследственной и модификационной изменчивости—явление отнюдь неслучайное и объясняется не только онтогенетическими закономерностями. В процессе косвенного отбора, приводящего как бы к закреплению модификаций, отбираются мутации, затрагивающие различные признаки, но характеризующие иные пределы приспособ-

¹ Я должен подчеркнуть, что это «закрепление» модификаций—только результат своеобразного действия естественного отбора и ничего общего не имеет с адекватным изменением сомы и половых клеток, выдвигаемым в качестве постулата ламаркистами.

соблюдаемости данного признака, давшего морфоз. Это значит, что после известного периода отбора отличие между исходной и конечной популяцией по наследственной обусловленности данного признака будет заключаться в накоплении ряда мутаций. Скрещивание их должно дать обычные менделевские отношения, иными словами, по этому признаку мы будем иметь типичный параллелизм наследственных и ненаследственных особенностей.

15. Роль ненаследственной модификационной изменчивости в эволюции чрезвычайно велика и должна быть учитываема при любой работе, посвященной механизму естественного отбора.

ЛИТЕРАТУРА

1. B a b a k E., Experimentale Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre, Arch. f. Entw. Mech., Bd. XXI, 1906.—2. B o n n i e r G., Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées, Revue Génér. de Botan., v. 2, 1890.—3. B o n n i e r G., Nouvelles observations sur les cultures expérimentales à diverses altitudes, Revue Génér. de Botan., v. 32, 1920.—4. B o u g e t I., De l'influence sur les végétaux d'un séjour prolongé à haute altitude, Comptes rend. d. Acad. Sci., 178, 11, 1924.—5. C l e m e n t s F. E., An ecologic view of the species conception, Amer. Natur., 42, 1908.—6. C l e m e n t s F. E., Experimental methods in adaptation and morphogeny, The Journ. of Ecology, XVII, 2, 1929.—7. D a n i e l L., Obtention d'une race nouvelle d'Asphodèle par l'action du climat marin, Compt. rend. d. Acad. Sci., 170, 1, 1920.—8. Д у б и н и н Н. П., О некоторых основных моментах современной генетики, Биолог. журн., I, вып. 1—2, 1932.—9. Д у б и н и н Н. П. и Р о м а ш о в Д. Д., Генетическое строение вида и его эволюции, Биолог. журн., I, вып. 5—6, 1932.—10. Ф и л и п ч е н к о Ю. А., Экспериментальная зоология, 1932.—11. Ф р и з е н Г. Г., Рентгеноморфозы у *Drosophila melanogaster* (в печати).—12. Ж и т к о в Б. М., Акклиматизация животных, Биомедгиз, 1934.—13. H a r v e y R. V., Hardening process in plants and developments from frost injury, Journ. of Agric. Res., 15, 1998.—14. И в а н о в Н. Н., Об изменчивости и стабильности химического состава культурных растений, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., XX, 1929.—15. J a r r R. H., *Spiraea ulmaria* and its bearing to the problem of xeromorphy in marsh plants, Ann. of Bot., 26, 1912.—16. К е л л е р Б. А. и Л е й с л е Э. Ф., Растение как живая машина, Вестник опытного дела Средне-черноземной области, Воронеж, 1922.—17. К и р п и ч н и к о в В. С., К вопросу об образовании рас у рыб, Биолог. журн., т. II, вып. 6, 1933.—18. К и р п и ч н и к о в В. С. и Б а л к а ш и н а Е. И., Материалы по генетике и селекции карпа, I сообщение, Зоолог. журн., т. XIV, в. 1, 1935.—19. K l a t t V., Fütterungsversuche an Tritonen, I, II, Roux'Arch., Bd. 107, 109, 1926—1927.—20. К л е б с Г., Произвольное изменение растительных форм, 1935.—21. М а к с и м о в Н. А., Физиологические основы засухоустойчивости растений, Ленинград, 1926.—22. М а к с и м о в Н. А., Л е б е д и н ц е в а Е. В. и К р а с н о с е л ь с к а я - М а к с и м о в а Т. А., О влиянии условий освещения на развитие и деятельность корневой системы, Изв. Главн. бот. сада, 23, 1924.—23. М а л е е в В. П., Теоретические основы акклиматизации, Сельхозгиз, 1933.—24. М е й с т е р Г. К., Критический очерк основных понятий генетики, Сельхозгиз, 1934.—25. П л а т е Л., Эволюционная теория, 1928.—26. П р а в д и н И. Ф., Сиги Озерной области СССР (предв. очерк), Изв. Ленингр. н.-и. ихтиол. ин-та, XII, 1931.—27. П р о м п т о в А. Н., Эволюционное значение миграций птиц, Зоол. журн., т. XIII, в. 3, 1934.—28. П р о м п т о в А. Н., Об экологических факторах изоляции у птиц, Зоол. журн., т. XIII, в. 4, 1934.—29. R e n s c h V., Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung, Berlin, 1929.—30. Р о з а н о в а М. А., О параллелизме модификаций и наследственных вариаций, Журн. русск. бот. о-ва, II, № 1—2, 1926.—31. Р о з а н о в а М. А., Современные методы систематики растений, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прил. 41, 1930.—32. S c h m i d t J., *Zoarces viviparus* and local races of the same, C. r. trav. Lab. Carlsberg, 13, 1917.—33. S c h m i d t J., Experimental investigations with *Zoarces viviparus*, C. r. trav. Lab. Carlsberg, 14, 1920.—34. S c h m i d t J., Annual fluctuations of racial characters in *Zoarces viviparus*, C. r. trav. Lab. Carlsberg, 14, 1921.—35. С е р е б р о в с к и й П. В., Дарвинизм и учение об ортогенезе, «Номогенез»—сборник критических статей, 1927.—36. С е в е р ц о в А. Н., Естественный подбор и филэмбриогенез, Природа, № 11—12, 1932.—37. С е в е р ц о в А. Н., Главные направления эволюционного процесса, Биомедгиз, 1934.—38. Т у м а н о в И. И., Недостаточное водоснабжение и завядание растения как средство повышения его засухоустойчивости, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., XVI, 1926.—39. Т у м а н о в И. И., Зимостойкость растений, Сельхозгиз, 1931.—40. T u r e s s o n G., The plant species in relation to habitat and climate, Hereditas, 6, 1925.—41. T u r e s s o n G., Genecological units and their classificatory value, Svensk Botanisk Tidskrift, 24, 1930.—42. T u

г е с с о н G., The selective effect of climat upon the plant species, *Hereditas*, 14, 1930.—
43. В е р м е л ь Ю. М., Эскизы о факторах, направляющих эволюцию, Тр. Научно-
исследовательского института зоологии, т. IV, вып. 3, 1931.—44. З а л е н с к и й В. Р.,
Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений.
Изв. Киевск. политехн. института, IV, кн. 1, 1904.

THE RÔLE OF NON-HEREDITARY VARIABILITY IN THE PRO- CESS OF NATURAL SELECTION (A HYPOTHESIS OF INDIRECT SELECTION)

By *V. S. Kirpichnikov*

Institute of Experimental Biology (Director—N. K. Koltzoff), MOSCOW

1. Adaptability is a universal, widespread phenomenon in the life of plants and animals.

2. Externally adaptability manifests itself in the production (under the influence of external factors) of morphoses, i. e. of modifications which often occur in mass and are useful to the organism under given circumstances.

3. Adaptability to certain limits of life conditions is created and maintained by natural selection.

4. Adaptability is based on an interdependence between diverse organs and tissues in their development and functions, each adaptive reactions reposing on «correlation of adaptability».

5. Changes in any one of the organs influence the functions and adaptability of other organs. «Evolution of functions» takes place apparently mainly in the shape of changes in structures essential to the organism and influencing the activity of many organs, however insufficiently plastic ones.

6. If the environment is changing from the optimum in any direction, then, first of all, a selection begins tending to make the «curve of adaptation» of a given character deviate in the direction of the shift of the conditions.

7. The «curve of adaptation» straightens itself through influence of selection, tending to become symmetrical as regards new conditions.

8. The shift of the «curve of adaptation» frequently goes by way of «indirect selection», i. e. a selection based upon other characters connected functionally with the given one or in the process of development.

9. In the process of «indirect selection» a superfluous adaptability is destroyed, the whole organism adapts itself to new conditions and to a new structure of plastic characters, and a return to the former structure may prove impossible.

10. This phenomenon will externally manifest itself as it were in a «fixation» of the useful «morphosis»; an analogous «fixation» takes automatically place also by way of a decrease in the number of survivors in relation to the initial conditions, and of a deviation of the limits of survival.

11. Analysis shows likewise the possibility of a similar «fixation» of useless «morphoses», although a change in the studied character itself is here most probable.

12. Externally this kind of selection manifests itself as it were in the «inheriting of acquired characters», since the modifications realized may be «fixed» in the following generations by way of natural selection.

13. The wide expansion of adaptability stands in favour of the assumption that in the evolution of adaptive characters as well as in that of the non-adaptive ones, the part of indirect selection is very important, and the apparent, more or less pronounced, fixation of some modifications can be very frequently observed.

14. Thus, the parallelism of inherited and modificationed variability is by no means an accidental phenomenon and is not to be explained by ontogenetic laws alone. In the process of «indirect selection», which results as it were in a fixation of certain modifications, mutations are selected, setting new limits to the adaptability of the given character which has furnished the morphosis, but related to diverse other characters. This must mean that after a certain period of selection, the difference between the initial and the final populations will, as regards the hereditary type of a given character, consist in the accumulation of a number of mutations. Their crossing ought to produce the usual Mendelian ratios, or, in other words, we shall obtain, as to this character, a typical parallelism of hereditary and non-hereditary particularities.

15. The part of the non-hereditary variability in the evolution being exceedingly important, it must be taken into account in any work upon the mechanism of natural selection.
