



ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

Авторы: Э. И. Колчинский

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР, процесс избирательного выживания и дифференциального размножения организмов, основной движущий фактор их эволюции. Идеи о существовании Е. о. высказывались с нач. 19 в. разными англ. натуралистами (в т. ч. А. [Уоллесом](#)). Но только Ч. [Дарвин](#) (1842, 1859) оценил его как гл. фактор эволюции. По Дарвину, Е. о. является результатом борьбы за существование; даже незначит. наследуемые различия между особями одного вида могут дать преимущества в этой борьбе, которая обусловлена тенденцией организмов к высокой интенсивности размножения (в геометрич. прогрессии) и невозможности сохранения всего потомства вследствие ограниченности природных ресурсов. Гибель подавляющего числа особей в каждом поколении неизбежно ведёт к Е. о. – «выживанию наиболее приспособленного» к данным условиям. В результате суммирования полезных изменений в течение мн. поколений формируются новые адаптации и в конечном счёте возникают новые виды. Рассуждения о действии Е. о. Дарвин строил преим. на обобщении опыта domestikации животных и растений по аналогии с [ИСКУССТВЕННЫМ ОТБОРОМ](#), подчёркивая, однако, что в отличие от проводимой человеком селекции Е. о. определяется взаимодействием организмов с условиями окружающей среды и не имеет определённой цели.

Систематич. исследование Е. о., расширение и совершенствование методик его изучения началось с кон. 19 в. Использование методов биометрии позволило установить статистически значимые различия между выжившими и погибшими организмами при изменении условий среды. Благодаря разработкам Р. [Фишера](#), Дж. [Холдейна](#), С. [Райта](#) и С. С. [Четверикова](#), осуществивших синтез классич. дарвинизма и генетики, появилась возможность приступить к эксперим. изучению генетич. основ Е. о. Обследованные природные популяции оказались буквально насыщены мутациями, многие из которых становились полезными при изменениях условий

существования или при комбинации с др. мутациями. Было установлено, что мутационный процесс и свободное скрещивание ([панмиксия](#)) обеспечивают генетич. разнородность популяций и уникальность особей, имеющих разные шансы на выживание; это обуславливает высокую интенсивность и эффективность Е. о. Кроме того, стало очевидным, что Е. о. имеет дело не с единичными признаками, а с целыми организмами и что генетич. сущность Е. о. заключается в неслучайном (дифференцированном) сохранении в популяции определённых генотипов, избирательно передающихся следующим поколениям. Е. о. носит вероятностный характер, действует на основе мутационного процесса и существующего генофонда, влияет на частоту распространения генов и их комбинаций, способствует уменьшению негативного действия мутаций и образованию механизмов защиты от их вредного действия, определяя тем самым темпы и направления эволюции. Под контролем Е. о. находятся не только разнообразные признаки, но и сами факторы эволюции, напр. интенсивность и характер мутабельности, аппарат наследственности (отсюда понятие «эволюция эволюции»). При отсутствии же Е. о. происходит снижение или утрата приспособленности организмов из-за накопления нежелательных мутаций, что проявляется в возрастании генетич. груза, в т. ч. в популяциях совр. человека.

Выделяют более 30 форм Е. о.; ни одна из них не существует в чистом виде, а скорее характеризует тенденцию действия отбора в конкретной экологич. ситуации. Так, движущий отбор способствует сохранению определённого отклонения от прежней нормы и приводит к выработке новых приспособлений через направленную перестройку всего генофонда популяций, а также генотипов и фенотипов особей. Он может вести к доминированию одной (или нескольких) ранее существовавшей формы над другими. Классич. примером его действия стало преобладание в пром. районах темноокрашенных форм бабочки берёзовая пяденица, незаметных для птиц на загрязнённых копотью стволах деревьев (до сер. 19 в. встречалась только светлая форма, имитировавшая пятна лишайников на светлых стволах берёзы). Быстрое привыкание к ядам разл. видов насекомых и грызунов, возникновение резистентности микроорганизмов к антибиотикам свидетельствуют о том, что давления движущего отбора в природных популяциях достаточно для того, чтобы обеспечить быстрый адаптивный ответ на резкие изменения среды. Как правило, селекция по одному

признаку влечёт за собой целый ряд преобразований. Напр., длительный отбор на содержание белка или масла в зёрнах кукурузы сопровождается изменениями форм зёрен, размеров початков, их расположения над уровнем почвы и др.

Результатом действия движущего отбора в филогенезе крупных таксонов является ортоселекция, примером которой служит установленная В. О. [Ковалевским](#) направленная эволюция конечности предков лошади (от пятипалости к однопалости), протекавшая миллионы лет и обеспечившая увеличение скорости и экономичности бега.

Дизруптивный, или разрывающий, отбор благоприятствует сохранению крайних отклонений и ведёт к увеличению полиморфизма. Он проявляется в тех случаях, когда ни одна из внутривидовых форм с разными генотипами не получает абсолютного преимущества в борьбе за существование из-за разнообразия условий, одновременно встречающихся на одной территории; при этом прежде всего элиминируются особи со средним или промежуточным характером признаков. Ещё в нач. 20 в. рос. ботаник Н. В. Цингер показал, что большой погремок (*Alectoroleophus major*), цветущий и плодоносящий на некошенных лугах в течение всего лета, на скашиваемых лугах образует две расы: ранневесеннюю, успевающую принести семена до начала покоса, и позднеосеннюю – низкие растения, не повреждаемые при покосе, а затем быстро зацветающие и успевающие дать семена до начала морозов. Другим примером полиморфизма служит различие в окраске раковин у земляной улитки (*Carpaea nemoralis*), являющейся кормом для птиц: в густых буковых лесах, где в течение всего года сохраняется подстилка из красно-бурого опада, обычны особи с коричневой и розовой окраской; на лугах с жёлтой подстилкой преобладают улитки с жёлтой окраской. В смешанных же лиственных лесах, где характер фона меняется с наступлением нового сезона, ранней весной доминируют улитки с бурой и розовой окраской, а летом – с жёлтой. Дарвиновы вьюрки (*Geospizinae*) на островах Галапагос (классич. пример [адаптивной радиации](#)) – конечный результат длительного дизруптивного отбора, приведшего к образованию десятков близкородственных видов.

Если указанные формы Е. о. приводят к изменению и фенотипич., и генетич.

структуры популяций, то впервые описанный И. И. [Шмальгаузен](#) (1938) стабилизирующий отбор сохраняет в популяции среднее значение признаков (норму) и не пропускает в следующее поколение геномы особей, наиболее отклоняющихся от этой нормы. Он направлен на поддержание и повышение устойчивости в популяции среднего, ранее сложившегося фенотипа. Известно, напр., что во время снежных бурь выживают птицы, которые по мн. признакам (длина крыла, клюва, масса тела и т. д.) приближаются к средней норме, а отклонившиеся от этой нормы особи погибают. Размеры и форма цветков у растений, опыляемых насекомыми, более устойчивы, чем у растений, опыляемых ветром, что обусловлено сопряжённой эволюцией растений и их опылителей, «выбраковкой» уклонившихся от нормы форм (напр., шмель не может проникнуть в слишком узкий венчик цветка, а хоботок бабочки не касается слишком коротких тычинок у растений с длинным венчиком). Благодаря стабилизирующему отбору при внешнем неизменном фенотипе могут идти существенные генетич. изменения, обеспечивающие независимость развития адаптаций от колеблющихся условий среды. Одним из результатов действия стабилизирующего отбора можно считать «биохимическую универсальность» жизни на Земле.

Дестабилизирующий отбор (назв. предложено Д. К. [Беляевым](#), 1970) ведёт к резкому нарушению систем регуляции онтогенеза, вскрытию мобилизационного резерва и росту фенотипич. изменчивости при интенсивном отборе в каком-либо определённом направлении. Напр., отбор на снижение агрессивности хищных зверей в неволе через перестройку нейрогуморальной системы ведёт к дестабилизации цикла размножения, сдвигам в сроках линьки, изменениям в положении хвоста, ушей, в окраске и др.

Обнаружены гены, которые могут быть летальными или снижать жизнеспособность организмов в гомозиготном состоянии, а в гетерозиготном, напротив, повышать экологич. пластичность и др. показатели. В этом случае можно говорить о т. н. сбалансированном отборе, обеспечивающем поддержание генетич. разнообразия с определённым соотношением частот аллелей. Примером его действия может служить повышение устойчивости у больных серповидно-клеточной анемией (гетерозиготных по гену гемоглобина S) к заражению разл. штаммами малярийного плазмодия (см. [Гемоглобины](#)).

Важным шагом в преодолении стремления все признаки организмов объяснять действием Е. о. стала концепция нейтральной эволюции, согласно которой часть изменений на уровне белков и нуклеиновых кислот происходит путём фиксации адаптивно нейтральных или почти нейтральных мутаций. Возможен отбор видов, возникающих в периферийных популяциях «внезапно» с геохронологич. точки зрения. Ещё раньше было доказано, что катастрофический отбор, при котором в период резких изменений среды выживает небольшое число особей и даже единственный организм, может стать основой формирования нового вида за счёт хромосомной перестройки и смены экологич. ниши. Так, образование ксерофитного, эндемичного вида *Clarkia lingulata* в горах Сьерра-Невада в Калифорнии объясняют сильной засухой, вызвавшей массовую гибель растений, принявшую катастрофич. характер в периферийных популяциях.

Е. о., затрагивающий вторичные половые признаки особей, называют половым (напр., яркая брачная окраска самцов у мн. видов рыб и птиц, зазывающие крики, специфич. запахи, сильно развитые орудия для турнирного боя у млекопитающих). Эти признаки полезны, т. к. повышают возможность участия их носителей в воспроизведении потомства. В половом отборе наибольшую активность проявляют самцы, что выгодно для вида в целом, т. к. самки остаются в большей безопасности в период размножения.

Выделяют также групповой отбор, способствующий сохранению признаков, полезных семье, стае, колонии. Его частным случаем у колониальных насекомых является отбор сородичей, при котором стерильные касты (рабочие, солдаты и др.) обеспечивают (нередко ценой собственной жизни) выживание плодовитых особей (маток) и личинок и тем самым сохранение всей колонии. Альтруистическое поведение родителей, притворяющихся ранеными, чтобы увести хищника от своих детей, грозит гибелью имитатору, но в целом повышает шансы на выживание его потомства.

Хотя представления о ведущей роли Е. о. в эволюции получили подтверждение во множестве экспериментов, до сих пор они подвергаются критике, исходящей из представления о невозможности образования организмов в результате случайной комбинации мутаций. При этом игнорируется тот факт, что каждый акт Е. о.

совершается на базе предыдущих результатов его же действия, которые, в свою очередь, предопределяют формы, интенсивность и направления Е. о., а значит, пути и закономерности эволюции.

Литература

Лит.: Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. 2-е изд. М., 1968; Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968; Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М., 1970; Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978; Wilson D. S. The natural selection of populations and communities. Menlo Park, 1980; Галл Я. М. Исследования по естественному отбору // Развитие эволюционной теории в СССР. Л., 1983; Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л., 1984; Ратнер В. А. Краткий очерк теории молекулярной эволюции. Новосиб., 1992; Докинз Р. Эгоистичный ген. М., 1993; Sober E. The nature of selection: evolutionary theory in philosophical focus. Chi., 1993; Дарвин Ч. Происхождение видов... 2-е изд. СПб., 2001; Coyne J., Orr H. A. Speciation. Sunderland, 2004; Gavrilets S. Fitness landscapes and the origin of species. Princeton, 2004; Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. 5-е изд. М., 2004; Северцов А. С. Теория эволюции. М., 2005; Колчинский Э. И. Э. Майр и современный эволюционный синтез. М., 2006.