

В. Е. АЛЬШУЛЕР и Б. А. ГЕРЦБЕРГ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ВНУТРИВИДОВОЙ БОРЬБЕ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузером 20 III 1948)

Экспериментальная разработка проблем естественного отбора имеет исключительное значение для всей теории эволюции. Одним из факторов естественного отбора служат явления внутривидовой борьбы. Представляет глубокий интерес, что экспериментальная разработка вопроса о внутривидовой конкуренции была начата Ч. Дарвином. В основу своих многолетних опытов по действию перекрестного оплодотворения и самоопыления у растений Дарвин положил план, основанный на том, чтобы «помещать в условия конкуренции» и сравнивать в них перекрестноопыленные и самоопыленные растения одного и того же вида ((²), стр. 25). Эти работы, по мнению акад. В. Л. Комарова, имеют особую важность «для теории опыления хлебных и других культурных растений». Известно, что акад. Т. Д. Лысенко (³) в обосновании внутрисортвого скрещивания в широкой мере использовал выводы из этих опытов Дарвина. Принцип внутривидовой борьбы и конкуренции был использован и в ряде других исследований ((⁴, ⁵) и др.).

В опытах, проведенных одним из авторов данной работы совместно с Е. Я. Борисенко и А. Н. Поляковым (⁶), по изучению жизнеспособности разных линий дрозофилы, был также применен принцип внутривидовой конкуренции. Этот же принцип был использован в ряде дальнейших исследований (⁷⁻⁸). Материалы этих работ дают прямые экспериментальные доказательства внутривидовой борьбы и позволяют выяснить некоторые характерные особенности вытекающей из этой борьбы внутривидовой конкуренции.

Прежде чем перейти к их изложению, отметим, что в экспериментальных исследованиях внутривидовой борьбы и конкуренции обычно применялись методы: 1) сравнения показателей организмов при разной густоте их населения и 2) наблюдения за вытеснением одной линии другой, принадлежащих к одному и тому же виду, при их совместном выращивании.

Не касаясь здесь работ первого типа, отметим, что в работах второго типа, за редкими исключениями, имел место существенный методический недостаток: авторы чаще всего имели дело с 2 неизвестными: 1) различием наследственных свойств конкурентных линий и 2) различием условий.

Поэтому, когда наследственно различные формы А и В, например в смешанном посеве, «вытеснялись» одна другой, то при этом не только нельзя сказать, что одна форма непосредственно вытесняла другую, но недоказанным остается вообще какое бы то ни было, хотя бы и опосредствованное воздействие одной формы на другую. С таким же успе-

хом можно полагать, что форма А находит при изменении среды более благоприятные условия и выживает в большем числе, а форма В находится в обратных отношениях к тем же изменениям среды, но при этом еще не обнаруживается воздействие одной формы на другую.

Этого методологического недостатка мы избежали в приведенных ниже опытах. Их методика состояла в следующем. Для изучения сравнительной жизнеспособности различных линий *Drosophila melanogaster* в одну и ту же баночку помещались две конкурентные линии. Одна линия (Normal) при всех сравнениях в различных банках оставалась одной и той же. Эта линия может быть названа кратко «фоном» или «фоновой конкурентной линией».

В качестве другой из конкурентных линий бралась какая-либо из мутантных линий, отчетливо различающаяся от нормальной (seria, white, apricot). Эту линию мы в дальнейшем называем для краткости «основной конкурентной линией». Опыт состоял из двух серий. В одной из серий основная конкурентная линия бралась с повышенной жизнеспособностью, что достигалось особыми воздействиями на ее родителей (7-8). В другой серии, контрольной, никаких воздействий на родительское поколение не производилось. Корм в обеих сериях был один и тот же. Культуры обеих серий выращивались в одном термостате при одной и той же температуре. Следовательно, помимо усиления конкуренции со стороны основной конкурентной линии, условия жизни фоновой линии оставались совершенно неизменными.

В настоящей работе мы поставили задачу выяснить, отражается ли и каким образом повышение жизнеспособности одной конкурентной линии на выходе мух другой конкурентной линии.

В работе Е. Я. Борисенко (7) — единственной работе по дрозофиле, опубликованной в журнале «Яровизация» — выход мух на баночку в основной конкурентной линии увеличился по сравнению с выходом мух той же линии в контроле в среднем на 29,8, выход же мух фоновой линии одновременно уменьшился по сравнению с выходом этой линии в контроле в среднем на 8,9*. Мы видим, что увеличение жизнеспособности основной конкурентной линии снижает численный выход фоновой линии. Уменьшение выхода мух фоновой линии может быть отнесено за счет усиления конкуренции со стороны другой линии.

В этой работе Е. Я. Борисенко, как и в наших ранних исследованиях, в одну и ту же баночку помещались оплодотворенные самки обеих сравнивавшихся конкурентных линий. Естественно, что при такой методике остается неясным, сколько яиц откладывает каждая из самок. Можно было предполагать, что в этом случае имеет место крайне значительное перенаселение, которое и вызывает конкуренцию.

Представлялось интересным выяснить, будет ли обнаруживаться конкуренция между линиями в отсутствие такого перенаселения. В наших дальнейших опытах методика была изменена, и в баночку помещалось отсчитанное количество (по 30) оплодотворенных яиц каждой из сравниваемых конкурентных линий.

В каждую баночку, таким образом, помещалось по 60 яиц, в то время как ее размеры позволяли развиваться и достигнуть взрослого состояния гораздо большему количеству особей (100—120). Преимущество такой методики состоит еще в том, что сопоставлявшиеся линии вполне уравнивались при конкуренции между собой не только в отношении условий, но и в их исходной численности. Благодаря всему этому разница между контрольной и опытной сериями состояла исключительно в различной жизнеспособности основной конкурентной линии.

Из табл. 1 видно, что выход мух на банку по всем 16 сериям в наших опытах в основной конкурентной линии по сравнению с выходом

* В среднем по всем сериям, где применялось воздействие.

Сравнение изменений численности конкурентных линий
Drosophila melanogaster

№ п. п.	Жизнеспособность опытной линии в % от фоновой	Число банок	Общее число мух конкурентных линий		Среднее число мух конкур. линий на одну банку		Изменение численности по сравнению с контролем	
			опытн.	фонов.	опытн.	фонов.	опытн.	фонов.
Конт-роль	70,5	36	649	921	18,0	25,6	—	—
1	98,0	20	449	458	22,5	22,9	+4,5	-2,7
2	103,8	20	436	420	21,8	21,0	+3,8	-4,6
3	106,5	22	474	145	21,5	20,2	+3,5	-5,4
4	107,16	14	288	269	20,6	18,6	+2,6	-7,0
5	108,2	19	437	404	23,0	21,3	+5,0	-4,3
6	109,2	16	344	315	21,5	19,6	+3,5	-6,0
7	110,9	20	477	430	23,7	21,5	+5,7	-4,1
8	111,5	20	464	416	23,2	20,8	+5,2	-4,8
9	114,1	15	315	276	21,0	18,4	+3,0	-7,2
10	113,6	20	486	428	24,3	21,4	+6,3	-4,2
11	118,3	22	491	415	22,3	18,9	+4,3	-6,5
12	119,4	18	438	367	24,4	20,4	+6,4	-5,2
13	121,4	20	483	398	24,2	19,9	+6,2	-5,7
14	127,4	14	310	243	22,1	17,3	+4,1	-8,3
15	128,2	20	478	373	23,9	18,7	+5,9	-6,9
16	132,9	20	470	353	23,5	17,7	+5,5	-7,9
В среднем							+4,72	-5,04

мух этой же линии в контроле увеличился. Выход же мух фоновой линии в каждой из 16 серий без исключения по сравнению с выходом мух данной линии в контроле уменьшился. В среднем по всем сериям выход мух на банку увеличился на 4,72, а выход мух фоновой линии уменьшился на 5,04.

Если выразить разницу в процентах от среднего выхода мух каждой из этих линий в исходной серии (в контроле), то увеличение выхода основной конкурентной линии составляет 26,2%, уменьшение выхода фоновой конкурентной линии составляет 19,7%.

Таким образом, можно утверждать, что увеличение конкурентной способности одной из линий вызывает весьма значительное уменьшение численности другой.

В работе акад. В. Н. Сукачева приведены данные, касающиеся конкурентных биотипов одного из видов овсяницы-типчака (*Festuca sulcata*), проведенные по методике, в принципе вполне сходной с нашей. Биотипы, обозначенные автором как А, В и С, выращивались в одних и тех же условиях парами, а именно:

- 1) биотип А испытывался с В, а затем А » » С
- 2) биотип В » » А, а затем В » » С
- 3) биотип С » » А, а затем С » » В

Представлялось интересным выяснить, насколько изменение веса одного из конкурентных биотипов по сравнению с другим, например в первом случае изменение С по сравнению с В, отражается на изменении веса другого конкурентного биотипа А. В параллель нашему исследованию в этом случае биотип А можно рассматривать в качестве фонового, а два другие — в качестве основной конкурентной линии. Соответствующие изменения указанных конкурентных биотипов были определены нами на основании материалов, имеющих в работах акад. В. Н. Сукачева.

Результаты этих определений приведены в табл. 2. Мы видим, что у *Festuca sulcata* увеличение веса растений одного из конкурентных биотипов (на 62%) вызывает в среднем значительное уменьшение фонового биотипа (на 40%).

Таблица 2

Сравнение изменения веса конкурентных биотипов *
Festuca sulcata
(по данным акад. В. Н. Сукачева)

Какой биотип взят в кач. фонового	Вес меньшего биотипа	Вес большего биотипа	Большой в % от меньшего	Величина фсн		Величина фсн в то биотип во 2-м случае в % от 1-го	Изменения	
				с меньшим	с большим		к фсн р. биотипа	фсн всего биотипа
А	В (22,2)	С (3,22)	145	1,70	0,71	42	+45	-58
В	А (1,70)	С (2,43)	143	2,22	1,39	63	+43	-37
С	А (0,71)	В (1,39)	197	3,22	2,43	76	+97	-24
В среднем							+62	-40

* Средние показатели определены по двум повторностям.

Таким образом, данные проф. Борисенко, а также наши, касающиеся дрозофилы, и акад. Сукачева, полученные на типчаке (проведенные в принципе по одной и той же методике), согласно говорят об одном и том же: увеличение конкурентной способности одной из сравниваемых линий неизбежно влечет за собой падение численности другой. Изменение численности фоновой линии может быть объяснено только наличием борьбы (прямой или косвенной) между представителями одного и того же вида.

Иначе говоря, все эти данные представляют прямые экспериментальные доказательства наличия внутривидовой борьбы и конкуренции.

Условия выращивания как в приведенных опытах с дрозофилой, так и в опытах с типчаком являлись, несомненно, значительно более благоприятными, чем в природе. Естественно, что в менее благоприятных условиях внутривидовая борьба и конкуренция окажутся более жесткими.

Обнаружение в значительной мере сходных закономерностей внутривидовой борьбы и конкуренции на столь различных объектах, как дрозофила и типчак, показывает, что явления внутривидовой борьбы и обусловленные ими конкурентные взаимоотношения организмов одного вида широко распространены в органическом мире.

Выражаем благодарность за помощь в проведении экспериментов А. В. Лузиной.

Саратовский государственный университет

Поступило
21 I 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Т. Д. Лысенко, Агробиология, 2 (1946). ² Ч. Дарвин, Действие перекрестного оплодотворения и самоопыления в раст. мире, 1939. ³ Т. Д. Лысенко, Терделка природы растений, М., 1937. ⁴ В. Н. Сукачев, Юбил. сборн. им. Бородин, 1927. ⁵ В. Н. Сукачев, Тр. Петергофск. биол. ин-та, №15, 69 (1935). ⁶ В. Е. Альтшулер, Е. Я. Борисенко и А. Н. Поляков, Биол. журн., 3—4 (1935). ⁷ Е. Я. Борисенко, Яровизация, 5—6 (1939). ⁸ В. Е. Альтшулер, Докт. диссертация, 1946.