

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

М. М. КАМШИЛОВ

ДОМИНИРОВАНИЕ И ОТБОР

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 14 I 1939)

После статьи Фишера (2) проблемы эволюции доминантности широко обсуждаются на страницах биологической печати. Достаточно назвать работы Райта (16, 17), Холдена (8), Меллера (19), Харлянда (9, 10) и самого Фишера (2, 3, 4, 5).

В СССР проблема доминантности живо дискутируется в связи с работами Мичурина (13) и Лысенко (12). Большинство авторов сходится на признании эволюционного характера происхождения доминантности, однако механизм этого процесса рисуется по-разному. Для решения вопроса о механизме эволюции доминантности большое значение приобретают прямые эксперименты с отбором.

Пейн (Payne, 1918 г.) проводил отбор на увеличение числа скьютеллярных щетинок у *D. melanogaster*. Увеличенное в результате отбора число щетинок доминировало над нормой [цитировано по Гудалу (7)].

Тимофеев-Рессовский (15), проводя отбор в линии *Drosophila funebris* на максимальное проявление мутации *radius incomplectus*, получил частичное доминирование этого признака по сравнению с нормой. Он ставит доминирование в связь с силой проявления. Сходные данные получил Стенлей (14) для мутации *vestigial* у *D. melanogaster*. В практике животноводства известны случаи доминирования качества шерсти меринуса, обильной молочности и т. п., т. е. тех признаков, по которым шел многолетний отбор [С. Давыдов (1)].

Очевидно имеется сильная корреляция в проявлении признака в гомо- и гетерозиготном состоянии (6). Модификаторы, присутствие которых обуславливает повышение проявления в гомозиготе, одновременно повышают проявление и в гетерозиготе. В результате отбор на повышение проявления сопровождается увеличением доминантности признака.

В природе и в с.-х. практике отбираются организмы, обладающие теми или иными признаками. Прямой отбор по признакам—основной тип отбора. Эволюция доминантности очевидно должна быть следствием этого прямого отбора.

Целью настоящей работы является изучение того, каким образом прямая селекция на максимальное или минимальное проявление признака будет отражаться на изменении его доминантности.

В качестве материала настоящего исследования послужили различные линии *eyeless D. melanogaster*, прошедшие отбор на максимальное проявление признака (+линии), прошедшие отбор на минимальное проявление

признака (—линии), и линии, в которых отбор не производился (*N*-линии). Нейтральные линии, где заведомо не шел отбор по анализируемому признаку, особенно существенны для анализа. Отсутствие скрещивания с подобными линиями сильно снижает ценность приведенных ранее экспериментальных данных. В качестве +линий были выбраны линии *N1A* и *U2*, дающие соответственно среднее проявление *eyeless*—94.75% и 90.5%. В качестве —линии была использована линия *N6*, разводимая в лаборатории в массовых культурах свыше 7 лет и показывающая среднее проявление *eyeless*—1.5%.

Нейтральные линии были получены в результате введения в самаркандскую и берлинскую линии *Drosophila melanogaster* четвертой хромосомы с геном *eyeless* из линии *N6*. При помощи соответствующей методики заирателей остальные хромосомы сохранились полностью. Иными словами, в этих линиях (*C* и *B*) мутация *eyeless* была помещена в генотип, не прошедший отбора на максимальное или минимальное проявление *eyeless*.

Метод вычисления % проявления *eyeless* описан в работе Камшилова (11).

Были поставлены следующие скрещивания:

1. +линии *N1A* и *U2* (самки) скрещивались с нейтральными линиями *C* и *B* (самцы).
2. —линия *N6* (самки) скрещивалась с нейтральными линиями *C* и *B* (самцы).
3. —линия *N1A* (самки) скрещивалась с —линией *N6* (самцы).

Одновременно были поставлены для сравнения линии *N1A*, *U2*, *C*, *B*, *N6*.

Каждая культура просматривалась три раза—на 3, 6 и 9 дни вылупления. В таблице мы приводим суммарные данные по всем трем просчетам по самкам.

В 1-й графе таблицы дано название линии или обозначение скрещивания, во 2-й—общее количество мух, в 3-й—% проявления *eyeless*, в 4-й—теоретически вычисленный % *eyeless* при условии точно промежуточного проявления; в графе 5-й приведены ошибки разницы, в 6-й—показатели достоверности разницы между полученными данными и теоретически вычисленными. Наконец в последней графе приведены коэффициенты доминантности, вычисленные по формуле Зелени (18):

$$C = \frac{AA - AA_1}{AA - A_1A_1}.$$

В этой формуле *AA* и *A₁A₁* означают гомозиготов, *AA₁*—гибридов.

В наших экспериментах мы имели дело с 6 типами самок:

1. Все хромосомы +линии (*IA* и *U2*).
2. Все хромосомы —линии (*N6*).
3. Все хромосомы нейтральные (*C* и *B*).
4. Половина хромосом +, половина хромосом нейтральных.
5. Половина хромосом —, половина хромосом нейтральных.
6. Половина хромосом +, половина хромосом —.

Нас будут интересовать типы 4, 5, 6.

В типах 4 и 5 подобранные линии скрещивались с неподбранными. Результат всех скрещиваний один: доминирует проявление подобранной линии. Ни в одном случае коэффициент доминирования Зелени не меньше 0.5. Разница между полученными и теоретическими вычисленными величинами для скрещивания с +линиями положительна, а для скрещивания с —линиями отрицательна, что опять таки свидетельствует о доминировании особенностей подобранных линий. В трех случаях эта разница совершенно достоверна, в одном близка к достоверности, в двух случаях (скрещивание с Берлинской линией) она не достоверна, но имеет тот же знак.

Линии	Количество мух	% проявления eyeless	Теоретические вычисления % проявления	Ошибка разницы	Достоверность	Коэффициенты доминирования по Зелени
<i>N 1 A</i>	216	94.75±1.4	—	—	—	—
<i>U 2</i>	192	90.5 ±1.53	—	—	—	—
<i>N 6</i>	440	1.5±0.43	—	—	—	—
<i>C</i>	1 205	41.25±1.2	—	—	—	—
<i>B</i>	383	57.5 ±2.03	—	—	—	—
<i>C × N 1 A</i>	961	74±1.27	68	2.24	+2.68	0.612
<i>C × U 2</i>	942	81±1.14	65.8	2.25	+6.76	0.807
<i>B × N 1 A</i>	508	76.5±1.7	76.1	2.95	+0.13	0.51
<i>B × U 2</i>	408	77.5±1.72	74	3.06	+1.14	0.606
<i>C × N 6</i>	950	14.9±0.95	21.4	1.59	-4.08	0.664
<i>B × N 6</i>	242	17.75±2.04	29.5	2.85	-4.12	0.71
<i>N 1 A × N 6</i>	578	44.25±1.52	48.12	2.11	-1.83	—

Скрещивание +линии с —линией дает некоторое, правда, не вполне достоверное доминирование особенностей —линии, что легко понять, если вспомнить условия формирования этой линии: свыше 7 лет в ней шел отбор в условиях массовой культуры на жизнеспособность, сопровождающуюся падением проявления eyeless. В линиях *U 2* и *N 1 A* отбор проводился всего в течение нескольких месяцев.

Результаты экспериментов показывают, что отбор на ту или иную степень проявления признака одновременно сопровождается повышением доминантности этой степени проявления по сравнению с неподобранным состоянием.

Это значит, что эволюция доминантности может происходить как результат прямого отбора по тем или иным признакам. В природе доминирование будет возникать, как побочный результат адаптивной эволюции. Эволюция доминантности не идет путем, отличным от общей эволюции, а является ее необходимым следствием.

Трактовка эволюции доминантности, как следствие прямого отбора по признакам, дает возможность понять роль условий развития в возник-

новении доминирования и его проявления (работы Мичурина и Лысенко) и одновременно синтезирует положительные моменты различных теорий доминирования (Goldschmidt, Fisher, Wright, Haldane, Muller).

Вывод о роли прямого отбора в эволюции доминантности прекрасно подтверждается работами Харлянда (^{9,10}) по скрещиванию различных видов и рас хлопчатника и почти идентичен с его выводом о прямом адаптивном характере модификаторов доминирования.

Выводы: Доминирование возникает как результат прямого отбора на максимальное или минимальное проявление тех или иных признаков. В природе оно является побочным продуктом адаптивной эволюции. Путь эволюции доминантности тождественен с путем эволюции организмов.

Лаборатория фенотипа
Института эволюционной морфологии.
Академия Наук СССР.

Поступило
15 I 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ С. Давыдов, Селекция с.-х. животных (1936). ² R. Fisher, Amer. Nat., 62 (1928). ³ R. Fisher, Genet. Theory of Natural Selection, Oxford (1930). ⁴ R. Fisher, Philos. Trans., 225 (1935). ⁵ R. Fisher, Proc. of the Roy. Soc., 125 (1938). ⁶ R. Goldschmidt, Physiol. Genetics (1938). ⁷ Goodal, Amer. Nat., 71 (1937). ⁸ J. Haldane, Amer. Nat., 64 (1930). ⁹ S. Harland, ДАН (1933). ¹⁰ S. Harland, Biol. Rev., 11 (1936). ¹¹ М. Камшилов, Биол. ж., IV (1935). ¹² Т. Лысенко, Теоретические основы яровизации (1936). ¹³ И. Мичурин, Итоги 60-летних работ (1936). ¹⁴ W. Stanley, J. of Exp. Zool., 69 (1935). ¹⁵ Н. Тимофеев-Рессовский, Ж. эксп. биол. (1925). ¹⁶ S. Wright, Amer. Nat., 63 (1929). ¹⁷ S. Wright, Amer. Nat., 68 (1934). ¹⁸ M. Zeleny, J. of Exp. Zool., 30 (1920). ¹⁹ H. Muller, Proc. VI. Congr. Genet., I (1932).