

М. М. КАМШИЛОВ

ЭКСПЕРИМЕНТЫ С ОТБОРОМ НА ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 11 II 1939)

Естественный отбор является отбором на приспособленность к конкретным условиям жизни. Приспособленность организма к среде — крайне сложный признак. Ее определяют такие особенности, как жизнеспособность, плодовитость, не говоря уже о более мелких чертах организации. Сказать, что естественный отбор является отбором на приспособленность, это все равно, что сказать, что он является отбором по всем основным признакам организма.

Практика селекции, а также многочисленные экспериментальные работы по отбору на максимальное проявление тех или иных отдельных признаков свидетельствуют об эффективности такого одностороннего отбора. Экспериментов, где бы проводился прямой отбор на приспособленность, почти нет.

Имеются, правда, многочисленные косвенные указания на вероятную эффективность такого отбора в условиях эксперимента. Сюда, во-первых, можно причислить опыты по одностороннему отбору. В таких экспериментах, как правило, наблюдается сильное падение жизнеспособности и плодовитости. Можно сделать вывод, что исходная линия была гетерогенна в отношении наследственных факторов различной жизнеспособности и плодовитости, и отбор в ином направлении мог бы отобрать генотипы, определяющие более высокую жизнеспособность и плодовитость в данных условиях. Во-вторых, наличие мутаций, приводящих к летальному, полублетальному эффекту или к различным степеням стерильности, свидетельствует о их неравноценности в отношении приспособленности к данным конкретным условиям.

Добжанский и Киль (1) показали, что дикая популяция *Drosophila pseudoobscura* гетерогенна не только в отношении мутаций, понижающих среднюю жизнеспособность линии, но и в отношении мутаций противоположного типа.

Все эти данные делают принципиально возможным отбор на повышение приспособленности. Мы вправе ожидать, что и в условии лабораторного эксперимента можно получить сдвиг в этом признаке.

Как объект для исследования была взята гетерогенная популяция *Drosophila melanogaster*. Приспособленность измерялась как количество мух, вылупившихся за первые три дня вылупления из яиц, отложенных одной оплодотворенной самкой. В эту величину очевидно вошли такие основные признаки, характеризующие приспособленность, как плодовитость, скорость развития и жизнеспособность развивающихся мух. Методика экспериментов следующая.

Ставилось 30 банок индивидуальных культур. На 3-й день со дня вылупления подсчитывалось число вылупившихся мух в каждой банке, и на следующее поколение ставились индивидуальные культуры из 3 банок, давших максимальное количество мух. Чтобы избежать вредных последствий тесного инбридинга, мухи из 3 банок с максимальным количеством перед постановкой на следующее поколение предварительно смешивались. Проведено 4 серии экспериментов, распадающихся на две группы.

Первая группа—нормальные мухи. Они произошли в результате скрещивания самок из берлинской популяции с самцами из крымской.

Вторая группа—*eyeless*. Культура также сильно гетерогенна генетически в результате скрещиваний с мухами из крымской и берлинской линий. В отношении гена *eyeless* линия гомозиготна. Каждая группа экспериментов состоит из двух серий: опытной (*o*) и контрольной (*к*). В опытных сериях мухи из трех банок, давших максимальное количество потомков, перед постановкой на следующее поколение в продолжение суток подвергались воздействию температуры 0°. В контрольных сериях этого не делалось. На следующее поколение контрольная и опытная серии ставились одновременно. Проведено 22 поколения отбора по группе «нормальные» и 20 поколений по группе *eyeless*.

Результаты экспериментов изображены в табл. 1 и 2 и на фиг. 1 и 2.

Таблица 1

Поколения	Н о р м а л ь н ы е							
	К о н т р о л ь				О п ы т			
	$M \pm m$	σ	C%	n	$M \pm m$	σ	C%	n
1—5	21.98 ± 1.38	17.4	79.2	32	26.3 ± 1.62	18.82	71.7	27
6—11	39.35 ± 1.37	17.8	45.3	27.8	36.2 ± 1.57	18.8	52	23.7
12—16	39.75 ± 1.14	13.75	34.6	28.8	25.5 ± 1.37	11.4	44.6	13.8
17—22	57 ± 1.29	16.7	29.3	27.8	26.2 ± 1.56	14.2	54.2	13.7

Таблица 2

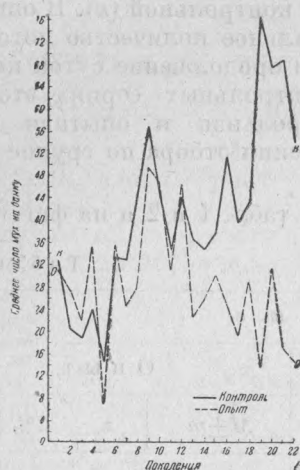
Поколения	<i>eyeless</i>							
	К о н т р о л ь				О п ы т			
	$M \pm m$	σ	C%	n	$M \pm m$	σ	C%	n
4—5	11.97 ± 0.9	9.75	81.5	23	16.3 ± 0.81	7.05	43.2	15.2
6—10	25.2 ± 1.34	12.7	50.4	25	25.6 ± 1.54	13.2	50	14.6
11—15	24.5 ± 0.83	8.86	36.1	22.8	23.4 ± 1.17	10.7	45.7	16.6
16—20	35 ± 1.09	12.7	36.3	27.2	22.6 ± 1.6	12.35	54.6	14

Таблицы представляют изменения в процессе отбора среднего количества мух на банку (M), изменчивости этого количества (σ), коэффициента вариации ($C\%$) и среднего числа пошедших банок за поколение (n). Данные приведены не по каждому поколению, а суммарно по 5 или 6 поколениям (см. графу «поколения»). Это дает возможность устранить случайные колебания отбираемого признака от поколения к поколению.

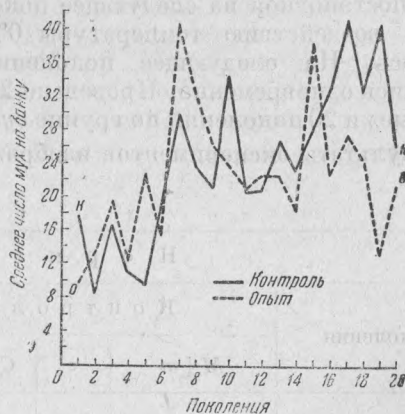
На фиг. 1 изображено изменение среднего количества мух на банку в контрольной и опытной сериях группы «нормальные». Фиг. 2 соответ-

ственно изображает то же по группе *eyeless*. Сплошной линией в обоих случаях обозначен контроль, пунктирной—опыт. Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы:

1. Наблюдается известная синхронность в колебании количества мух на банку по поколениям в опытных и контрольных сериях (фиг. 1 и 2). Синхронность выше в первых поколениях и почти исчезает в последних. Это свидетельствует о том, что мухи, развивающиеся из охлажденных гамет и из неохлажденных, сходно реагируют на колебания условий развития (главным образом качество корма, ибо температура поддерживалась все время постоянной 25°). По мере дифференциации генотипов в результате отбора сходство реакций исчезает. Сходные генотипы на колебание условий реагируют сходно, разные—по-разному.



Фиг. 1.



Фиг. 2.

2. При отборе на максимальное количество мух в банке в контрольных сериях обеих групп среднее число мух на банку повышается. Среднее по первым пяти поколениям нормальной линии 21.98 ± 1.38 , по последним шести— 57 ± 1.29 (табл. 1). Увеличение более чем вдвое. Среднее по первым пяти поколениям линии *eyeless*— 11.97 ± 0.9 , по последним— 35 ± 1.09 (табл. 2). Увеличение почти в три раза. Результат, полученный в контрольных сериях обеих групп, свидетельствует о том, что в условиях лабораторного эксперимента можно сильно повысить число мух на банку, что характеризует лучшую приспособленность линии к условиям развития.

3. Величина абсолютной изменчивости (σ) в процессе отбора в контрольных линиях почти не меняется. Это приводит к сильному уменьшению коэффициента вариации ($C\%$). Иными словами, относительная изменчивость приспособленности в условиях нашего эксперимента падает. Это свидетельствует о повышении гомозиготности отбираемых линий. Мы имеем таким образом увеличение приспособленности за счет некоторого снижения гетерогенности. Эти данные показывают, что высокая гетерогенность и возникающая на ее основе изменчивость не всегда являются синонимами высокой приспособленности. Все дело в характере гетерозиготности⁽³⁾ и в конкретных условиях среды. Этот результат находится в согласии с соображениями, высказанными Голденом⁽²⁾ по вопросу о взаимоотношении приспособленности и изменчивости.

4. В опытных сериях обеих групп не наблюдается повышения жизнеспособности в такой степени, как в контрольных.

По группе *eyeless* наблюдается некоторое повышение числа мух на банку в первые 10 поколений, которое затем не меняется, скорее несколько снижается (табл. 2).

По группе «нормальные» опять таки наблюдается небольшое повышение селекционируемого признака за первые 10 поколений (табл. 1), затем его величина падает, не достигая исходной (первые поколения 26.3 ± 1.62 , последние -26.2 ± 1.56).

Иными словами, воздействие температурой в 0° в течение суток на взрослых мух почти полностью парализует действие отбора на большую приспособленность к условиям разведения.

Анализ полученных результатов однако показывает, что влияние температуры здесь скорее косвенное, чем прямое. Сравним среднее число мух на банку (M) по первым пяти поколениям контрольных и опытных серий обеих групп. Снижения числа мух на банку в опытных сериях не наблюдается, скорее наблюдается обратное.

Очевидно охлаждение до 0° само по себе не является фактором снижения жизнеспособности гамет и следовательно плодовитости; также не снижает оно жизнеспособность зигот. Одновременно наблюдается сильное снижение среднего числа пошедших культур (n) по обеим группам, результат высокого процента гибели охлажденных родителей.

Иными словами, охлаждение, вызвав большую гибель среди взрослых мух, снижает число пошедших культур. Снижение числа пошедших культур снижает эффективность отбора. Снижение интенсивности отбора на повышение приспособленности приводит к беспорядочной гомозиготизации. Беспорядочная гомозиготизация, как правило, ведет к снижению жизнеспособности и плодовитости.

5. Неэффективность отбора в опытной серии таким образом указывает на значение масштаба эксперимента. Очевидно масштаб порядка 15 банок для культуры *eyeless* и 19.5 для нормальной недостаточен для получения сдвига. С другой стороны, в экспериментах большего масштаба (более 30 банок на поколение) имеются все основания ожидать еще большего прогресса отбора.

6. Сравнение результатов, полученных в опытных и контрольных сериях, показывает, что увеличение числа мух на банку в контрольных сериях нельзя объяснить прогрессивным улучшением каких-либо неконтролируемых условий развития (изменение влажности воздуха, изменение качества отдельных составных частей корма или что-либо подобное). Опытные серии все время велись параллельно контрольным в тех же самых условиях, и однако повышения отбираемого признака в них не наблюдалось.

В ы в о д ы . В условиях лабораторного эксперимента можно довольно значительно увеличить отбором приспособленность популяции *Drosophila melanogaster* к условиям развития, что выражается в увеличении среднего количества развившихся потомков на одну пару родителей. Эффективность отбора в сильной степени зависит от масштаба эксперимента.

Институт эволюционной морфологии.
Академия Наук СССР.

Поступило
11 II 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Th. Dobzhansky and M. Queal, *Genetics*, 23, № 5 (1938). ² J. V. Haldane, *Amer. Nat.*, LXXI, № 735 (1937). ³ М. Карп, ДАН, XXI, № 7 (1938).