

М. М. КАМШИЛОВ

ОТБОР КАК ФАКТОР, МЕНЯЮЩИЙ ЗАВИСИМОСТЬ ПРИЗНАКА ОТ ИЗМЕНЕНИЙ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 22 III 1939)

После того, как Ру⁽⁷⁾ разграничил понятия самодифференцировки, зависимой дифференцировки и пассивной дифференцировки, термины «зависимый» и «независимый» признак прочно вошли в обиход биологии.

Сам Ру отождествлял признаки независимые, самодифференцирующиеся с признаками наследственными в противоположность признакам зависимым, ненаследственным. Эти идеи Ру, правда, в несколько иной форме восприняты и современной генетикой. Сименс⁽⁸⁾ вводит термины паратип, предлагая понимать под ним совокупность признаков, обусловленных внешними факторами, и идиотип—для признаков наследственных.

Райт^(12,13) повторяет мысли Сименса, говоря: «Признаки сильно различаются в отношении их детерминированности наследственностью. Некоторые, такие, как окраска шерсти, являются почти нацело наследственными. Другие, такие, как плодовитость и продолжительность жизни, являются в значительной мере обусловленными внешними условиями»⁽¹³⁾.

Представление об организме, как составленном из генотипических и паратипических признаков, подверглось жестокой критике со стороны ряда исследователей.

В четкой форме мы находим эту критику у Иогансена⁽³⁾. Иогансен совершенно справедливо указывает на незакономерность подобного представления, говоря, что все признаки обусловлены и генотипом и средой.

Неправильное представление об организме, как организме, составленном из наследственных и ненаследственных частей, вытекает из смешения двух различных вопросов: 1. Вопросы о генотипической обусловленности признака. 2. Вопросы об изменчивости признака в зависимости от изменчивости внешних условий.

Первый вопрос должен решаться положительно для всех признаков. Все признаки обусловлены и генотипом и средой. Это значит, что все признаки организма возникают в результате его развития в определенных условиях. Второй вопрос решается по-разному для разных организмов и в зависимости от изучаемого признака.

Не все признаки изменяются одинаково с изменением внешних условий. Из этого однако вовсе не вытекает отсутствие генотипической обусловленности сильно изменчивых признаков. Молочность, живой вес и ряд подобных признаков принадлежат как раз к категории признаков сильно изменчивых в зависимости от изменения внешних условий, однако каждая

из форм проявления этих признаков имеет свое основание в генотипе, иными словами, возникла в процессе развития организма в определенных условиях. Такие признаки, как окраска глаз, количество ног и т. д., принадлежат к категории менее изменчивых признаков. Это однако вовсе не значит, что они не зависят в своем развитии от среды. Организмы не могут развиваться без питания, без кислорода, вне определенных температурных границ, а это и значит, что все признаки более или менее непосредственно зависят в своем развитии от факторов среды. С этой точки зрения, говоря о признаках «зависимых» и «независимых», нужно под ними понимать признаки более зависимые или менее зависимые в своем развитии от изменений внешних условий [см. также Шмальгаузен (14)].

Возникает вопрос, в какой мере «зависимость» или «независимость» признака в его развитии от изменений внешних условий стоит в связи с историей его происхождения на пути естественного или искусственного отбора по нему. Для выяснения этого вопроса нами было проведено несколько серий экспериментов по отбору на максимальное проявление мутантного признака *eyeless* (безглазие) у *Drosophila melanogaster* в различных условиях его проявления. Т. Морган (6) показал с большой ясностью, что этот признак по-разному проявляется в первые и последние дни вылупления, что стоит в связи с изменениями корма (главным образом потеря влажности). Признак обнаруживал таким образом совершенно определенную зависимость от изменения факторов среды.

Проводился отбор, с одной стороны, на максимальное проявление безглазия по первым дням вылупления (серия № 1 и № 1А), причем одновременно изучалось проявление в последние дни. С другой стороны, велся отбор на максимальное проявление безглазия по последним дням вылупления (серия № 2 и № И2), причем одновременно учитывалось проявление в первые дни. Метод отбора изложен в нашей работе 1935 г. (4).

Во всех четырех сериях процент проявления безглазия в результате отбора довольно значительно повысился. Нас однако здесь интересует изменение не абсолютного процента проявления отбираемого признака, а отношение проявления в последние дни вылупления к проявлению в первые (обозначено, как $\frac{\text{II}}{\text{I}}$).

Отбор по первым дням				Отбор по последним дням			
№ 1		№ 1А		№ 2		№ И 2	
Поколения	$\frac{\text{II}}{\text{I}}$	Поколения	$\frac{\text{II}}{\text{I}}$	Поколения	$\frac{\text{II}}{\text{I}}$	Поколения	$\frac{\text{II}}{\text{I}}$
1—5	0.785	1—5	0.318	1—5	0.625	1—3	0.321
6—10	0.810	6—10	0.373	6—10	1.040	4—6	0.548
11—15	0.688	11—15	0.438	11—15	1.371	7—9	0.724
16—20	0.515	16—20	0.652	16—17	1.520	10—12	0.915
21—24	0.548	21—25	0.604			13—15	1.030
		26—29	0.497				

В таблице приведены результаты экспериментов. Слева представлены данные двух серий (№ 1 и № 1А), в которых отбор производился по первым дням вылупления, справа—двух серий № 2 и № И2 с отбором по последним дням. В графе $\frac{\text{II}}{\text{I}}$ даны отношения проявления *eyeless* в последние дни вылупления к проявлению в первые. Данные приведены не по каждому поколению, а суммарно по нескольким (см. графу «поколения»). Это позволяет устранить неточности, протекающие от случайных причин.

Для мутации *eyeless* характерным является то, что величина $\frac{II}{I}$ всегда меньше единицы. Иными словами, проявление безглазия в последние дни ниже, чем в первые.

При отборе по первым дням вылупления № 1 и № 1А никаких принципиальных изменений не происходит: величина $\frac{II}{I}$ все время остается меньше единицы (см. таблицу).

Другое дело при отборе по последним дням (см. таблицу). В обеих сериях (№ 2 и № И2) величина $\frac{II}{I}$ делается постепенно больше единицы. Это значит, что проявление в последние дни вылупления делается выше, чем в первые. Иными словами, при отборе по последним дням вылупления меняется характер зависимости признака *eyeless* от колебания факторов среды.

Принципиальное сходство результатов серии № 2 и № И2, с одной стороны, и № 1 и № 1А, — с другой, а также принципиальное отличие данных по № 2 и № И2 от данных № 1 и № 1А исключают объяснение полученных результатов случайными моментами типа генетико-автоматических процессов.

Итак, отбором можно изменить характер зависимости признака от изменения внешних условий. Признак, зависимый в своем проявлении от дней вылупления (точнее от известной влажности корма), может быть превращен в признак независимый ($\frac{II}{I} = 1$). Более того, может быть изменен характер зависимости: проявление в последние дни вылупления (т. е. при развитии в подсохшем корму) может быть сделано более высоким, чем в первые.

Интересно, что в нашем случае эксперимент по изменению зависимости признака от колебаний внешних условий (№ 2) проходит три фазы: сначала признак явно зависим: проявление в первые дни выше, чем в последние; затем признак делается независимым и наконец он снова делается зависимым, но уже в обратном направлении. Независимость признака в нашем случае является одним из моментов изменения характера зависимости. Организмы сходных генотипов в различных условиях развиваются по-разному. Мы говорим о модификационной изменчивости. Однако характер этой изменчивости далеко не случаен, он обусловлен генотипически, как в нашем случае изменение зависимости *eyeless* от условий развития несомненно характеризует возникший в результате отбора новый генотип.

Баур (1) еще в 1911 году писал: «Приспособление организма заключается не в определенной форме, окраске, структуре и т. д., но только в том, что он с наибольшей для себя выгодой изменчив под влиянием тех внешних условий, в которых он живет. Поэтому, когда мы задаемся вопросами, хотим выяснить, как возникли конечные свойства организма, то в основном вопрос всегда формулируется так: как возникла выгодная способность модифицироваться?».

Далее он пишет, что объяснить возникновение такого приспособительного модифицирования можно только на основе дарвиновского принципа отбора. В известной части это положение нашло свое развитие в работе Кирпичникова (5). Кирпичников также рассматривает ненаследственную изменчивость, как выражение приспособленности организмов к среде. Еще большее развитие эти идеи получили у Шмальгаузена (14).

На значение ненаследственной изменчивости в селекции растений указывает Н. Вавилов (11). Все эти высказывания справедливы только в том случае, если в процессе отбора в определенных условиях происходит изменение характера зависимости признаков от колебания внешних условий. Раз зависимость признака от колебания внешних условий может

быть изменена отбором, а наши прямые эксперименты это подтверждают, естественно, будут создаваться такие зависимости, которые обеспечат наилучшее выживание вида в колеблющихся условиях развития. Непригодительное модифицирование постепенно будет делаться приспособительным.

Блестящий пример—полиморфизм внутри колонии муравьев, связанный с различными степенями питания, пример, приводимый Г. Спенсером⁽¹⁰⁾ как доказательство наследования приобретенных признаков. Этот пример в действительности—хорошее подтверждение роли отбора в создании приспособительной модификационной изменчивости. Более простые примеры: реакция мышцы на работу, реакция растений на влажность и сухость и т. п.

Очевидно путей эволюции зависимости признака от колебаний внешних условий много. Укажем только на некоторые.

1. В нашем случае особенно резкое изменение зависимости проявления *eyeless* произошло в случаях отбора по последним дням вылупления—в условиях более низкого проявления. Вполне очевидно, что при отборе на максимальное проявление признака в каких-либо определенных условиях, если нет полной корреляции в проявлении различных генотипических особенностей в различных условиях, признак будет постепенно делаться наиболее сильно проявляющимся именно в этих условиях. Если он ранее в этих условиях проявлялся слабее, чем в каких-либо иных, его изменение пройдет через фазу независимости от колебания этих условий, как это и имело место в нашем случае.

2. Отбор на определенную степень проявления в меняющихся условиях развития, как правило, будет приводить к повышению независимости признака от колебаний внешних условий, ибо самим условием отбора является сходство в проявлении в различных условиях. Если бы мы например стали вести отбор на максимальное или минимальное проявление *eyeless* то по первым, то по последним дням вылупления, мы очевидно получили бы или полное его проявление, или полное не проявление и в тех, и в других условиях. Таким образом характер условий отбора, их большая или меньшая константность также влияют на эволюцию зависимости признака от колебаний среды. Из селекционной практики известно, что большая или меньшая константность признаков того или иного сорта определяется часто условиями его происхождения. Условия с резкими колебаниями климата дают, как правило, более универсальные сорта, более константные при изменении условий развития. Напротив, области с мягким и ровным климатом являются родиной сортов противоположных. Примеры подобной зависимости можно найти в работах Вавилова⁽¹¹⁾, Синской⁽⁹⁾.

Институт эволюционной морфологии.
Академия Наук СССР.

Поступило
22 III 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. V a u r, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, Berlin, (1911).
² Д у б и н и н и др., Биологич. ж., III, № 1 (1934). ³ W. J o h a n n s e n, Elemente der exakten Erblchkeitslehre, Jena (1926). ⁴ М. К а м ш и л о в, Биологич. ж., IV, № 6 (1935). ⁵ В. К и р п и ч н и к о в, Биологич. ж., IV, № 5 (1935).
⁶ T. M o r g a n, Carn. Inst. of Washington, Publ. № 399 (1929). ⁷ W. R o u x, Arch. für Ent. Mech., V, I (1894). ⁸ S i e m e n s Konstitutions und Vererbungspathologie, Berlin (1921). ⁹ Е. С и н с к а я, Новые пути в селекции (1937). ¹⁰ Г. С п е н с е р, Журн. «Научное обозрение» (1894). ¹¹ Н. В а в и л о в, Научные основы селекции пшеницы (1935). ¹² S. W r i g h t, Genetics, 6, № 2 (1921). ¹³ S. W r i g h t, The Journal of Heredity, XIV, № 8 (1923). ¹⁴ И. Ш м а л ь г а у з е н, Организм, как целое, в индивидуальном и историческом развитии (1938).