

М. Е. ЛОБАШЕВ

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ДИСКРЕТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА
И ПОЛУЧЕНИЕ НАПРАВЛЕННЫХ МОДИФИКАЦИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 4 IV 1940)

В связи с существующим параллелизмом во внешнем проявлении наследственных и ненаследственных изменений ^(1, 2) исключительно интересной и важной становится проблема получения направленных или определенных модификаций. Хотя эта проблема и имеет большое прошлое, тем не менее мы мало знаем об общих закономерностях, определяющих или регулирующих процесс модификационной изменчивости.

Одним из необходимых условий для массового получения однотипных (и направленных) модификаций должно быть прерывистое их возникновение. Вместе с тем со времени установления мутационной теории де-Фризом принято считать, что модификации в отличие от мутаций дают непрерывный ряд изменений.

Взгляд на непрерывистость возникновения ненаследственных изменений, повидимому, следует изменить, и их следует считать столь же прерывистыми, как и наследственные изменения. Для этого необходимо только допустить физиологическую или биологическую дискретность онтогенеза.

Модификации так же, как и мутации, возникают, прерывисто, а непрерывистость модификаций обусловлена характером последующего развития. Непрерывистость модификаций объясняется, с одной стороны, асинхронностью в прохождении одной и той же частной реакции в разных индивидуумах популяции или в развитии однотипных органов и признаков одного организма, с другой стороны, протяженностью их развития во времени и воздействием неоднородных сочетаний факторов среды на разные этапы их развития.

На основании уже имеющихся экспериментальных данных можно считать, что физиологическая или биологическая дискретность развития организма является общераспространенным явлением. Признак в своем развитии имеет начало, различные критические и чувствительные периоды.

Одно из ярких доказательств физиологической или биологической дискретности привел акад. Т. Д. Лысенко, который установил физиологические стадии в развитии растения.

Недавние исследования по экспериментальному вызыванию фенкопий ⁽¹⁾ и рентгеноморфозов ⁽²⁾ являются ярким доказательством физиологической прерывистости онтогенеза. Наличие «чувствительных периодов» для вызывания определенного типа фенкопий указывает на физиологическую «ступенчатость» в развитии организма.

Далее установлено (3-5), что развитие признака связано с прохождением «чувствительного периода», который обычно приходится на период морфогенетической детерминации органа. Реализация изменений признака, вызванного воздействием на чувствительный период, может происходить значительно позднее, даже после формирования признака (пример—образование вырезки крыла у дрозофилы путем цитолиза сформированного крыла). Исследования этого рода проводились на примерах резких фенотипических изменений, но весьма вероятно, что развитие любого морфологического признака связано с прохождением чувствительного периода. Наличие чувствительных периодов указывает на физиологическую неравномерность развития признака, органа.

Экспериментально-эмбриологические исследования подтверждают физиологическую неравномерность развития. Многочисленные данные из этой области исследований демонстрируют, во-первых, наличие некоторой последовательности процессов роста и дифференцировки и неодинаковой скорости протекания их на разных стадиях эмбриогенеза, во-вторых, наличие критических периодов в эмбриогенезе, предшествующих или непосредственно связанных с наиболее интенсивным периодом дифференцировки.

Физиологическая дискретность является общей онтогенетической закономерностью. Она, с нашей точки зрения, является основой прерывистого возникновения фенотипов или модификаций, что дает нам возможность путем воздействия внешними факторами на определенный чувствительный период получать направленные модификации.

Яркой иллюстрацией этому могут служить широко известные опыты акад. Т. Д. Лысенко по превращению наследственно озимых форм пшеницы в ненаследственно яровые. Гольдшмидт (6), обобщая факты по экспериментальному вызыванию фенотипов, приходит к выводу, что можно дать даже формулу для вызывания определенных или желаемых фенотипов у дрозофилы. Некоторые фенотипы могут быть вызваны только во время очень короткого периода, другие фенотипы можно стимулировать в течение более длительного времени развития, третьи—путем воздействия специфическими факторами среды.

Однако получение массовых однотипных и направленных модификаций, особенно признаков, имеющих в своем развитии короткие чувствительные периоды, может быть затруднено благодаря асинхронному прохождению чувствительного периода в группе обрабатываемых особей. Асинхронное прохождение короткого чувствительного периода в группе обрабатываемых особей является, вероятно, главной причиной, затрудняющей получение однотипного фенотипического или модификационного эффекта. Выяснению последнего и посвящено настоящее краткое предварительное сообщение.

В качестве материала были использованы две линии дрозофилы: «Самара» и «Бухара», которые в течение трех лет разводились в лабораторных условиях. За это время в этих линиях ни разу не наблюдалось массовой вспышки однотипных модификационных изменений.

Чтобы иметь максимально однородный по возрасту материал, мы получали кратковременные кладки яиц (в течение 6—8 час.). Но такая методика не гарантирует одновозрастности материала, так как и при кратковременной кладке яиц период развития их сильно растягивается. Для того чтобы добиться синхронного прохождения одного из чувствительных периодов, необходимо было применить более надежный метод. Так как нам в данный момент безразлична особенность чувствительного периода, а важно лишь синхронное прохождение его в момент воздействия, то мы решили выбрать какой-нибудь внешний, хорошо выраженный физиоло-

гический показатель, по которому можно было бы отбирать особей для обработки. Таким показателем мы избрали момент выползания личинок из питательной среды для окукливания. За 14—16 час. до момента рентгенизации личинки, выползавшие из питательной среды на стенки стаканов окукляться, отбирались в течение двух часов. Таким путем удавалось получать одновозрастный материал для рентгенизации.

Рентгенизации (доза 4000 r и 3000 r) подвергались куколки раннего возраста. Культуры до и после облучения содержались при температуре 24—27°. Мухи, развившиеся из обработанных куколок, просматривались на фенокопии. Проведено было два опыта.

В первом опыте куколки (линия «Самара») рентгенизовались дозой 4000 r. Эта доза оказалась чрезвычайно сильной для куколочной стадии, и имела место большая смертность. Все мухи без исключения в этом опыте оказались измененными и внешне (по положению крыльев) неотличимыми от известной доминантной мутации *Dichaete*. Затем был проведен второй опыт, но на этот раз с более низкой дозой (3000 r) и с двумя различными линиями («Самара» и «Бухара»). Методика отбора материала оставалась прежней. Результаты двух опытов сведены в таблице.

Частота возникновения фенокопии (*Dichaete*) при рентгенизации *D. melanogaster* на стадии куколки

№ опыта	Л и н и я	Доза облучения	♀ ♀		♂ ♂		♀ ♀ и ♂ ♂		% с признаком
			Всего просмотрено особей	Число мух с признаком	Всего просмотрено особей	Число мух с признаком	Всего просмотрено особей	Число мух с признаком	
1 2	«Самара»	4000	39	39	4	4	43	43	100,0
	«Самара»	3000	164	162	67	67	231	229	99,1
	«Самара»	3000	117	110	23	23	140	133	95,0
	«Бухара»	3000	111	71	88	72	199	143	71,8
	Итого		431	382	182	166	613	548	89,4

Из данных, приведенных в таблице, видно, что в первом опыте мы имели 100% однотипного изменения (типа растопыренные крылья). Во втором опыте для линии «Самара» процент однотипных фенокопий колеблется (в двух пробах) от 95,0% до 99,1%. Частота появления фенокопий в линии «Бухара» значительно ниже, чем в линии «Самара». При этом надо отметить следующий факт, имевший место в опыте с линией «Бухара». В начале лета все мухи летели только с измененными крыльями и лишь в конце (на 3—4 день после начала) участились случаи вылета мух с нормальными крыльями. Пониженная частота появления фенокопий в линии «Бухара» (при обработке куколки) и затем последний факт—вылет измененных мух в первый период лета—указывают на то, что один и тот же чувствительный период связан различным образом с моментом окукливания у взятых нами двух рас. В этом можно видеть пример ослабления корреляции отдельного «чувствительного периода» с более общим этапом развития организма (здесь с окукливанием) у линии «Бухара». Поэтому различия в генотипах (расах) в отношении образования отдельных фенокопий, наблюдавшиеся Гольдшмидтом, могут объясняться сдвигом чувствительных периодов в развитии, а не только генотипической их специфичностью давать разные фенокопии.

Таким образом итог по всем опытам показывает, что среди общего количества (613) просмотренных мух оказалось 548 мух (или 89,4%) однотипно измененных. Выраженность изменения была настолько хорошей, что при классификации мы не встречали никаких затруднений. При внимательном обследовании полученной фенкопии оказалось, что все мухи, имевшие признак—растопыренные крылья, одновременно имели вертикально поднятые скутеллярные щетинки. Это указывает на наличие между этими двумя признаками тесной зависимости, которая обычно наблюдается в виде плейотропного эффекта у крыловых мутантов.

Просмотр подопытных мух на фенкопию типа вырезки крыла показал, что частота ее появления не превышает спонтанного процента, возникающего без воздействия. Как известно, чувствительный период к образованию вырезки на крыле приходится на личиночную стадию; реализуется вырезка на крыле (путем дегенерации) после того, как крыло сформировано, т. е. значительно позднее, чем мы рентгенизовали наших куколок. Следовательно, воздействие, произведенное после того, как прошел чувствительный период, оказывается бездейственным.

Массовое появление однотипного изменения, да еще неотличимого от известных мутаций (у дрозофилы), нельзя было оставить без генетической проверки.

Поэтому было выбрано 60 пар мух с полученным признаком для проверки на наследование. В следующих двух поколениях нами было просмотрено несколько тысяч особей—потомков фенкопий, но с родительским признаком встречались только единичные особи. Последние опять проверялись, но они не были наследственно обусловлены. Таким образом полученные нами в опыте изменения были типичными фенкопиями.

Массовое возникновение однотипного изменения в наших опытах мы объясняем исключительно тем, что рентгенизовали одновозрастный материал. И этим подтвердили вышеизложенные соображения относительно значения синхронного прохождения чувствительного периода при шок-вом воздействии для вызывания однотипного модификационного изменения. Литературные данные и наши небольшие опыты позволяют сделать общий вывод, что модификационные изменения могут быть столь же определенными, как и фенотипические изменения, обусловленные рекомбинациями наследственных факторов. Пластичность онтогенеза в отношении способности к изменениям, повидимому, исключительно высокая. Но при этом естественно предположить, что амплитуда модификационной изменчивости гораздо шире, чем возможность изменчивости генотипа.

Проблема вызывания однотипных и направленных ненаследственных изменений у животных и растений в экспериментальных условиях является старой темой научного обсуждения и исследований.

Для нас важно было в этом сообщении обратить внимание исследователей, во-первых, на общность явления физиологической дискретности онтогенеза и, во-вторых, на значение синхронного прохождения чувствительных периодов в развитии организма для вызывания направленных ненаследственных изменений в популяции организмов.

Биологический институт
Ленинградского государственного университета

Поступило
11 IV 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ R. Goldschmidt, ZS. ind. Abstl., 69 (1935). ² Г. Г. Фризен, Биол. журн., IV, в. 4 (1935). ³ P. T. Ives, Proc. Nat. Acad. Sci., 21 (1935). ⁴ W. F. Stenly, Journ. Exp. Zool., 69 (1935). ⁵ E. C. Driver, Journ. Exp. Zool., 59 (1931). ⁶ R. Goldschmidt, Physiological Genetics (1938).