

## ОТБОР В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОЯВЛЕНИЯ ПРИЗНАКА

*М. М. Камшилов*

Биологический ин-т им. К. А. Тимирязева, отделение механики развития  
(зав. отдел. Б. П. Токин), Москва

### 1. ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Вопрос о роли условий развития в отборе принадлежит к числу вопросов, кажущихся очевидными.

Для большинства исследователей и практических работников совершенно ясно, что с изменением условий будет изменяться и характер и направление отбора. Будет следовательно изменяться и его результат. И эта видимая ясность очевидно и явилась причиной того, что глубокого анализа этого вопроса мы не имеем и до настоящего времени.

Важно ведь не только признать то, что условия развития как-то влияют на течение естественного отбора, важно установить конкретный механизм этого влияния, важно найти закономерную связь между условиями развития, конкретным ходом отбора и его результатом, важно наконец вскрыть то, каким образом специфичность внешних условий переходит в генотипическую специфичность популяции.

Этим проблемам биологи уделяли далеко не достаточное внимание несмотря на их высокий теоретический интерес и громадное значение для вопросов практики животноводства и растениеводства.

Проблема роли условий развития в закономерностях отбора имеет две стороны, тесно друг с другом связанные, но не тождественные.

Первая сторона общеизвестна. Она сводится к тому, что в различных условиях среды будут выживать в процессе естественного отбора не одни и те же особи. Из совокупности различных генотипов: А, В, С, D, Е, F, G, H, в условиях жары, скажем, будут выживать генотипы А, В, С, а в условиях холода—D, Е, F. Собаки например с более густой шерстью будут иметь несомненные преимущества перед собаками с менее густым шерстяным покровом на севере и не будут иметь таковых на юге. Но это только одна сторона роли условий развития в отборе. Другая сторона заключается в специфичности самого материала, подверженного отбору.

Дело в том, что сами признаки, а в связи с этим и изменчивость признаков будут неодинаковыми в различных условиях. Следовательно в различных условиях среды не только требования другие, но и материал для отбора неодинаков. Наиболее густошерстные собаки на юге могут не оказаться таковыми же и на севере.

Поместим в различные условия развития две популяции, тождественные в отношении сочетания различных генотипов. Предположим далее, что мы хотим вести отбор на увеличение какого-либо признака, который по-разному проявляется в этих различных условиях.



Исходный генотипический материал в обеих популяциях у нас тождественный, направление отбора одинаково, спрашивается: одинаков ли будет результат? Ответ на этот вопрос очевидно будет отрицательный. Результат будет различный. Каков же механизм возникновения этого различия? Что будет его причиной?

На этот вопрос мы уже пытались дать ответ в ряде работ (Камшилов, 34, 35).

Условия, в которых развивается организм, накладывают отпечаток на характер его развития. Специфичность фенотипа определяется не только специфичностью его начального момента — зиготы, но и теми условиями, в которых развитие протекает. Условия развития таким образом накладывают отпечаток на фенотип. Следствием этого будет то, что реально существующая наследственная изменчивость будет в различных условиях, меняющих фенотип, выглядеть по-разному; она будет принимать ту или иную фенотипическую форму. Среда таким образом, накладывая отпечаток на развитие признаков, тем самым накладывает отпечаток и на фенотипическую форму наследственной изменчивости.

В фенотипической форме наследственной изменчивости поэтому находит свое выражение не только наследственная специфичность популяции, но и специфичность условий развития. Так как фенотипическая форма наследственной изменчивости является единственной формой, в которой существует наследственная изменчивость той или иной популяции в тех или иных условиях, то она не может оставаться безразличной для конкретного хода отбора, так как последний идет по фенотипам.

Она была бы безразличной или почти таковой, если бы с изменением условий соотношение между фенотипами, имеющими различные наследственные основы, оставалось неизменным; если бы, скажем, наиболее густошерстные животные оставались таковыми независимо от тех условий, в которых они развиваются, или если бы наиболее урожайная в одном районе пшеница во всех районах была наиболее урожайной. Но ведь мы знаем, что это не так. Генотипы тем-то и отличаются друг от друга, что они по-разному развиваются в различных внешних условиях. Реально существующее генотипическое различие между двумя формами, проявляющееся в форме фенотипического различия в одних условиях, может непосредственно внешне и не проявляться в других.

В этом непропорциональном, если можно так выразиться, изменении фенотипов с изменением условий и заключается основа того, что фенотипическая форма, в которой существует наследственная изменчивость, не остается безразличной формой, а накладывает отпечаток на эволюцию генотипов. Отбор по одному признаку в различных условиях его проявления приводит к отбору различных генотипов.

Фенотипическая специфичность наследственной изменчивости, связанная со специфичностью условий развития, через отбор переходит в генотипическую специфичность.

Специфика среды через отбор фенотипов превращается в специфику генотипов популяции.

Таким образом среда влияет не только как агент, отмечающий все неприспособленное, она определяет в известной мере и специфичность материала, подверженного отбору.

В этом вторая сторона роли внешних условий в отборе. Конкретный анализ этой второй стороны связан с конкретным анализом самих признаков.



Не все признаки изменяются одинаково с изменением внешних условий. Одни более изменчивы, другие—менее. Характер признака определяет то, как на его фоне будут проявляться те или иные генотипические особенности. Поэтому тип изменения признака в зависимости от условий развития будет определять и тип смены фенотипических форм наследственной изменчивости (Камшилов, 1935).

В нашем эксперименте мы остановились на признаке безглазия *eyeless* у *D. melanogaster*.

Этот признак по-разному проявляется в зависимости от условий развития. Свежесть корма, температура, влажность, кислотность— вот факторы, которые меняют его проявление. В связи с изменением его проявления меняется и фенотипическая форма наследственной изменчивости (Камшилов, 1935).

Это дало нам право ожидать, что отбор на увеличение проявления этого признака в различных условиях проявления приведет к различным результатам. Для проверки правильности этого вывода мы и организовали опыт по отбору в различных условиях развития.

## 2. МАТЕРИАЛ

В качестве материала для экспериментальной разработки поставленной проблемы мы остановились на мутации *eyeless* (безглазая) у *Drosophila melanogaster*.

Т. Г. Морган (1929) наиболее полно показал, что этот признак замечателен тем, что он сильно изменчив в своем проявлении в зависимости от условий корма. На свежем корму в первые дни вылупления процент проявления (процент безглазых мух) выше, чем в последние дни вылупления.

Морган проделал работу по отбору на максимальное проявление *eyeless* и показал, что отбором можно довольно сильно повысить проявление этого признака.

Автор вел однако отбор только в одних условиях, вследствие чего его материал не мог быть использован для разрешения поставленной нами проблемы.

Прежде чем приступить к отбору на максимальное проявление, имеющаяся в лаборатории линия *eyeless* была скрещена с линией *argi-cot*.

Полученные в  $F_1$  мухи были скрещены между собой и дали второе поколение.

Мухи *eyeless*, появившиеся во втором поколении, и явились материалом для отбора.

Подобная работа была проделана для того, чтобы сделать линию *eyeless* более гетерогенной в отношении отдельных генотипических особенностей, тем или иным образом влияющих на проявление *eyeless*. Такая гетерогенность обеспечивала эффективность отбора.

## 3. МЕТОД

Отбор был организован таким образом: из созданной гетерогенной линии *eyeless* было поставлено без отбора 30 банок индивидуальных культур. На 3-й день вылупления культуры просматривались и подсчитывался процент *eyeless*. Делалось это так: бралось 25 банок наиболее хорошо пошедших. Мухи в каждой банке подсчитывались отдельно и из банок, давших максимальный процент проявления, ставилось второе поколение (серия 1-я). Процент *eyeless* определялся как процент отсутствия глазных точек. Если например мы имели



в банке 15 двуглазых, 20 одноглазых и 25 безглазых, то процент равнялся 58,3 (вычислялся до десятых), т. е. фактическое отсутствие глазных точек —  $25 + 25$  (безглазые совершенно)  $+ 20$  (одноглазые), всего 70 точек; делили их на возможное отсутствие точек, т. е. на 120 ( $15 + 15 + 20 + 20 + 25 + 25 = 120$ ), и множили на 100.

Процент в каждой отдельной банке подсчитывался для того, чтобы иметь возможность на следующее поколение поставить скрещивания мух из тех банок, которые дали максимальное проявление.

Через два дня на третий после первого просмотра мухи, вылупившиеся за эти дни, вытряхивались без просмотра. На 9-й день со дня вылупления мухи во всех 25 банках, вновь подсчитывались и опять же из банок, давших максимальный процент проявления, ставилось 30 банок (серия 2-я) на следующее поколение.

В дальнейшем отбор проходил так: серия 1-я — отбор велся по первым дням вылупления (просмотр на 3-й день). На 9-й же день вылупления мухи подсчитывались, но на следующее поколение не ставились. В серии 2-й — обратное: на 3-й день мухи подсчитывались и выбрасывались, а на 9-й день подсчитывались и ставились на следующее поколение.

После 8-го поколения отбора по последним дням (серия 2-я) была организована еще одна серия — 3-я.

Получилась она из культур 2-й серии, поставленных на 3-й день вылупления. В 3-й серии отбор с 9-го поколения начал вестись по первым дням вылупления (3-й день).

Во всех сериях мухи, вылуплявшиеся в течение двух дней, после первого просмотра и подсчета выбрасывались. Это делалось для того, чтобы не было трансгрессии между процентом проявления в первые и последние дни.

Родители как правило выбрасывались на 8-й день со дня постановки культур.

#### 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. На рис. 1 изображены результаты отбора на максимальное проявление *eyeless*, проводимого по первым дням вылупления (жирная ломаная линия).

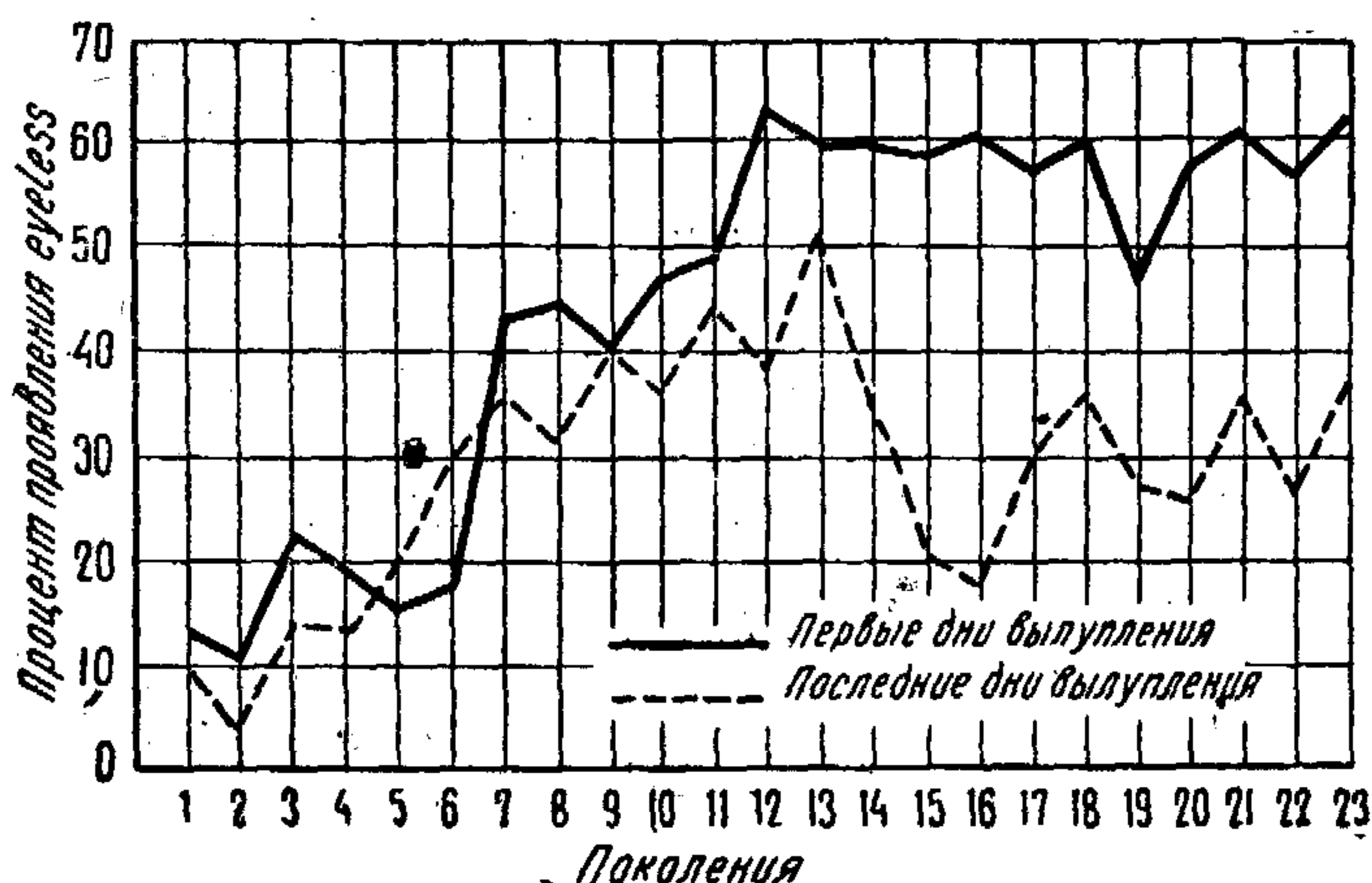


Рис. 1

Одновременно приведены данные по проявлению *eyeless* в тех же самых банках в последние дни вылупления (пунктирная ломаная линия).

Из рис. 1 видно, что отбором по первым дням вылупления удалось поднять процент проявления *eyeless* с 14 до 63,2. Те же самые культуры, просмотренные по последним дням, дали прирост с 10,3 до 36%.

Заметно явное отставание процента проявления по последним дням по сравнению с первыми днями. Очевидно отбором по первым дням вылупления удалось выделить такие генотипы, которые сильно отличались по первым дням вылупления и слабо — по последним.

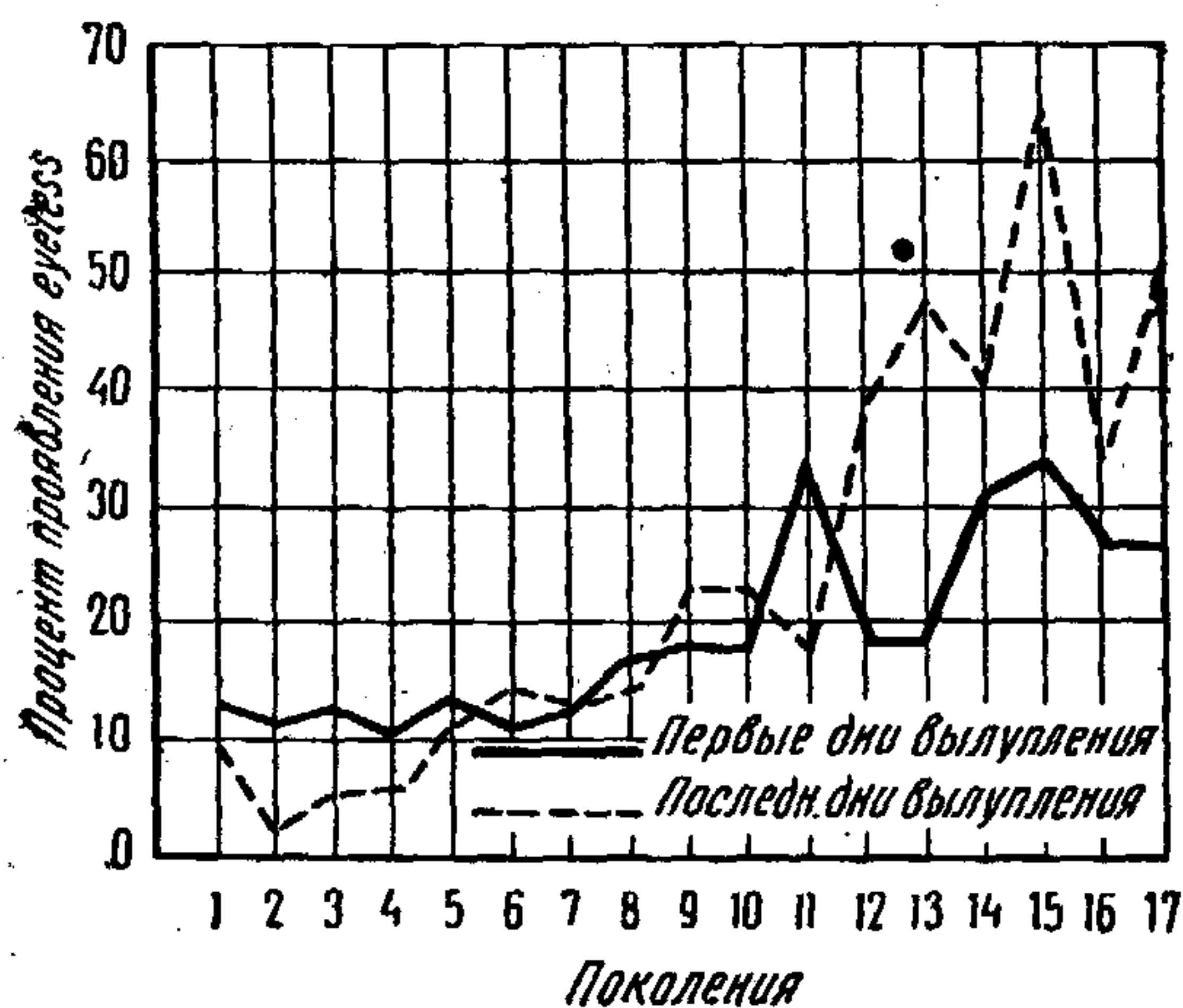


Рис. 2

Диаметрально противоположная картина получена при отборе по последним дням (рис. 2). В результате этого типа отбора извратилась реакция организма на факторы среды.

Проявление *eyeless* в последние дни сделалось выше, чем в первые. Если проявление по первым дням увеличилось едва вдвое, то проявление в последних днях увеличилось почти в 5 раз. Уже с 6-го поколения (рис. 2) проявление *eyeless* в последние дни (пунктирная линия) делается выше, чем в первые дни. Далее это соотношение сохраняется. Исключение составляют 8-е и 11-е поколения, но здесь очевидно мы имели дело с не совсем обычными условиями.

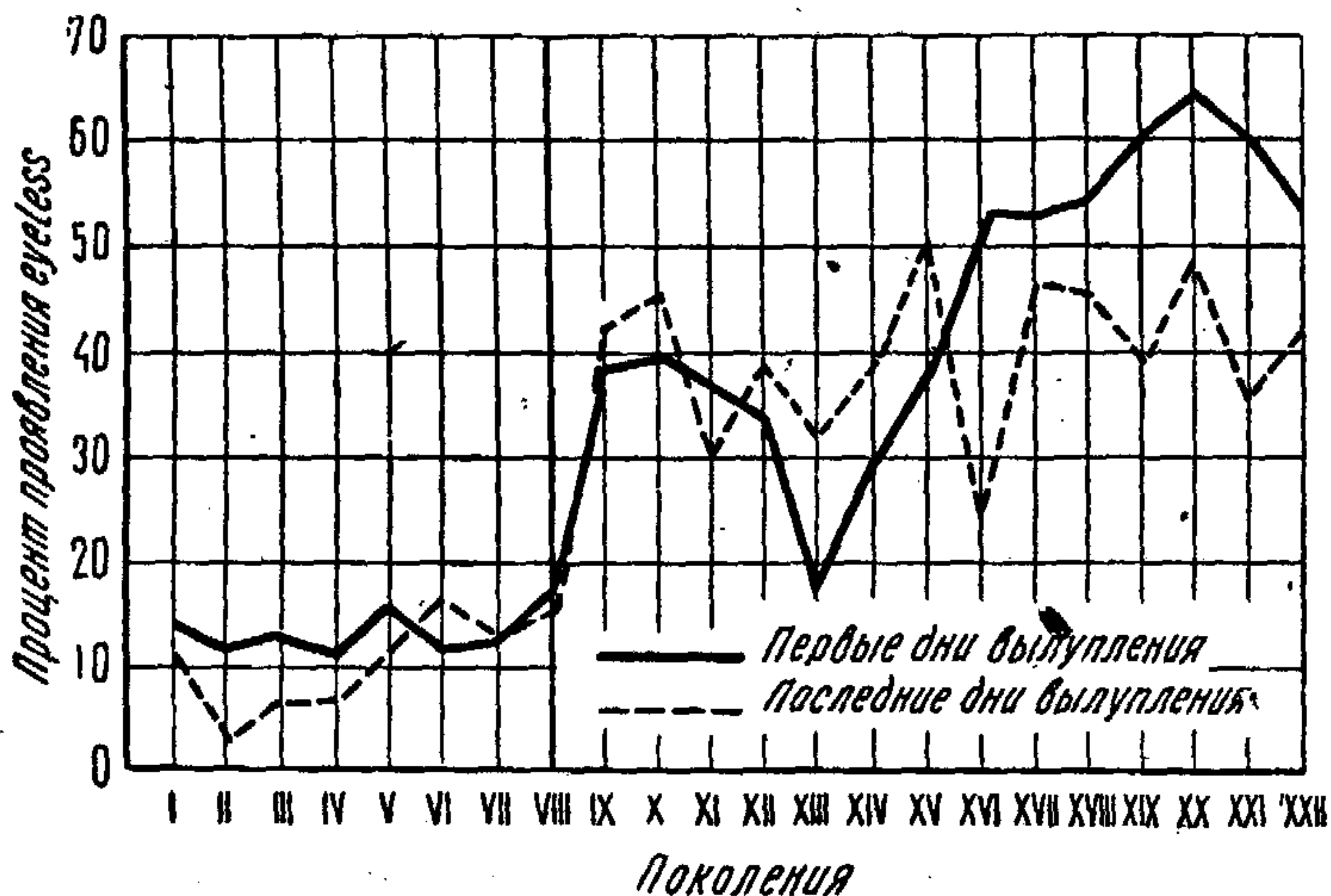


Рис. 3

Результаты отбора по последним дням полностью подтверждают наше предположение о том, что в условиях первых дней вылупления реализуются в форме фенотипических различий не те генотипические различия, которые реализуются в последние дни.

Иными словами, характер проявления признака накладывает отпечаток на формы его генотипической изменчивости, что определяет и результаты отбора.

На рис. 3 представлен случай, когда отбор, проводимый по последним дням, с 8-го поколения начал вестись по первым дням.



К 8-му поколению (рис. 3) культура приобрела тенденцию давать одинаковый процент проявления в первые и последние дни вылупления. С 8-го поколения отбор начал вестись по первым дням. Однако приобретенное в результате предшествующего отбора свойство реагировать одинаково в первые и последние дни вылупления и даже давать несколько более высокий процент проявления в последние дни сохранилось до 15-го поколения. Только после 15-го поколения обнаружилось действие противоположного отбора.

Таким образом культура № 3 прошла три фазы: 1) проявление в первых днях выше, чем в последних, 2) проявление в последних днях выше, чем в первых, 3) проявление в первых днях выше, чем в последних.

Наличие этих трех фаз было определено конкретным отбором по одному и тому же признаку, но в различных сменяющихся условиях.

Во всех трех сериях (1-я, 2-я, 3-я) мы имели дело с одним и тем же отбором. Везде отбирался максимальный процент проявления eyeless. Исходная популяция, с которой начался отбор, была также во всех случаях одной и той же. Однако результаты отбора во всех трех случаях различны.

Это могло быть следствием только тех условий, в которых отбор велся. Следовательно за различия в генотипах, возникших в результате отбора, ответственны в основном различия в условиях, в которых отбор производился.

Условия, в которых велся отбор, материализовались в виде особенностей генотипа, в виде специфического характера реакции генотипа на факторы среды.

В. Иогансен в 1910 г., говоря о характере реакций генотипа, писал: „Генотипическая конституция гаметы или зиготы может быть поставлена в параллель со сложной химико-физической структурой. Она реагирует исключительно вследствие своего реализованного состояния, но не вследствие истории своего возникновения.

То же самое с генотипической конституцией гаметы и зиготы. Ее история остается без влияния на ее реакции, которые определяются исключительно ее настоящей природой.

Генотипная концепция является поэтому „аисторическим“ взглядом на реакции живых существ“.

Это положение совершенно неверно. Данный генотип „реагирует“ на внешние воздействия именно в зависимости от истории своего происхождения, которая материализована в его содержании.

Без понимания этого он превращается в голую формулу, во всегда себе равное соотношение, как это и имеет место в действительности у Иогансена, сравнивающего генотипы с химической конституцией организма (Иогансен, 1910, 1913, 1917). Специфика развития при таком представлении пропадает.

---

Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую благодарность заведующему отделением проф. Б. П. Токину за ряд очень ценных указаний в теоретической части работы.

Равным образом автор очень признателен товарищам по отделению, которые своими критическими замечаниями способствовали приданию работе большей ясности.

Особо выражаю благодарность старшей лаборантке отделения Н. В. Зенкевич, при ближайшей помощи которой была проведена экспериментальная часть работы.

## 5. РЕЗЮМЕ

В настоящей работе обсуждается вопрос о роли условий развития в отборе.

Автор проделал эксперименты с отбором на максимальное проявление признака *eyeless* в условиях его различного проявления. В результате этих экспериментов выяснилось, что условия развития, в которых проводится отбор, накладывают существенный отпечаток на результат отбора.

Необходимой предпосылкой эффективного отбора является генотипическая изменчивость. Однако эта генотипическая изменчивость существует только в тех или иных фенотипических формах, фенотипические же формы тесно связаны с конкретными условиями развития. В фенотипической форме генотипической изменчивости таким образом специфическим способом материализована среда. Так как отбор идет по фенотипам, то поэтому их особенности в процессе отбора накладывают отпечаток на эволюцию генотипов.

Возникшие в результате отбора в различных условиях генотипы „реагируют на различные внешние условия“ сообразно с историей своего возникновения. Особенности внешних условий таким образом материализуются в процессе отбора в содержании генотипа.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Joha n n s e n W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre, I Auflage, Jena, 1909.—
2. Joha n n s e n W., The genotype conception of Heredity, Am. Nat., vol XLV, № 531, 1931b.—
3. Joha n n s e n W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre, II Auflage, Jena, 1913.—
4. Joha n n s e n W., Die Vererbungslehre bei Aristotels und Hippokrates im Lichte heutiger Forschung Naturwissenschaften, Bd. 5, H. 24, 1917.—
5. Joha n n s e n W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre, III Auflage, Jena, 1926.—
6. Камшилов М., Генотип как целое, Усп. совр. биол., т. III, вып. 2, 1934.—
7. Камшилов М., Является ли плейотропия свойством гена? Биол. ж., т. IV, № 1, 1935a.—
8. Камшилов М., О фенотипической изменчивости в популяциях и биотипах, Биол. ж., т. IV, № 2, 1935b.—
9. Morgan T., Variability of *eyeless*, Carn. Inst. of Washington, Publ., № 399, 1929.



# SELEKTION UNTER VERSCHIEDENEN BEDINGUNGEN DER MERKMALSMANIFESTIERUNG

Von *M. M. Kamschilow*

Aus der Abteilung für Entwicklungsmechanik des Timiriasew-Instituts für Biologie  
(Abteilungsführer—B. P. Tokin), Moskau

## Zusammenfassung

In der gegebenen Arbeit wird die Frage nach der Rolle der Entwicklungsbedingungen in der Auslese behandelt.

Der Verfasser veranstaltete Ausleseexperimente auf maximale Manifestierung des Merkmals *eyeless* bei *Drosophila melanogaster*, wobei die Auslese unter Verhältnissen verschiedener Manifestierung dieses Merkmals geschah. Als Ergebnis dieser Experimente stellt sich heraus, dass die Entwicklungsbedingungen, unter denen die Auslese geschieht, ein recht wesentliches Gepräge auf das Resultat der Auslese drücken.

Die genotypische Variabilität ist eine notwendige Voraussetzung der effektiven Auslese. Diese genotypische Variabilität existiert aber nur in diesen oder jenen phänotypischen Formen, die phänotypischen Formen hingegen sind eng mit den konkreten Entwicklungsbedingungen verknüpft. In der phänotypischen Form der genotypischen Variabilität ist somit das Milieu in spezifischer Weise materialisiert.

Die durch Auslese unter verschiedenen Bedingungen entstandenen Genotypen reagieren auf verschiedene äussere Bedingungen entsprechend der Geschichte ihrer Entstehung. Die Besonderheiten der äusseren Einflüsse werden im Prozess der Auslese somit im Inhalt des Genotyps materialisiert.

---