

К ВОПРОСУ ОБ ОТБОРЕ НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ

М. М. КАМШИЛОВ

Из Института эволюционной морфологии Академии Наук СССР, Москва

(Поступила 18.II.1941)

I. ПРОБЛЕМА.

1

Характерный момент эволюции — изменение соотношения между организмом и средой. Основных направлений два: а) организм может сделаться относительно независимым от колебаний отдельных факторов среды (возникновение регуляторных или защитных механизмов); б) факторы среды, безразличные или даже вредные, могут сделаться необходимыми условиями развития (например, возникновение озимости).

Применяя терминологию, используемую Кашкаровым (1939), мы будем иметь дело в первом случае с эврибионтичностью, а во втором со стенобионтичностью. В работе 1939 г. я указал как на условие возникновения эврибионтичности на отбор в варьирующих условиях среды. Настоящая статья посвящена проблеме стенобионтичности. Объект исследования — отношение организма к низким температурам. Я попытался экспериментально изучать результаты отбора на холодоустойчивость.

2

Проблема холодоустойчивости важна как в теоретическом, так и в практическом отношении. Ей посвящено большое количество исследований. Особенно велико количество работ по анализу холодоустойчивости у растений. Важнейшие из этих работ рассмотрены в сводках Н. Максимова (1913) и Н. Туманова (1931, 1937, 1940). Меньше сделано по холодоустойчивости животных, в частности насекомых, хотя и по этому вопросу литература достигает многих десятков названий. Сошлюсь на сводку Б. Уварова (Uvarov, 1931), работы Л. Лозина-Лозинского (1935, 1937), сводки Фредерикса (1932) и Д. Кашкарова (1938). Богатый фактический материал, накопленный в этой области, вплотную подводит к вопросу о роли условий развития в формировании холодоустойчивости.

В последнее время этот вопрос приобрел особую актуальность в связи с работами Т. Лысенко по яровизации (1936), равно как в связи с работами этого исследователя по переделке природы озимых растений (1937).

А priori ясно, что различная холодоустойчивость организмов стоит в связи с конкретным ходом отбора в определенных условиях. Однако каков механизм этого процесса, хотя бы в первом приближении, далеко

не ясно. В частности, неясен механизм последствия температуры: связано ли последствие всегда с отбором или может иметь место и помимо отбора. Т. Лысенко (1937) считает возможным говорить о последствии без отбора. Принципиально подобный случай возможен. Достаточно напомнить работы Малигонова (1925), изучившего роль внутриматочных условий в развитии эмбрионов крупного рогатого скота, работы Кондырева (1928) по курам, соображения Баура (Baur, 1911).

Так как холодоустойчивость связана со свойствами цитоплазмы, в частности с характером связи белков с молекулами воды, — а на эти свойства температура оказывает сильное влияние, — то можно допустить и прямую аккумуляцию в последующих поколениях изменений в клетках, вызванных пониженной температурой.

Исходя из этих соображений, мы должны, естественно, поставленную проблему разделить на две части: а) вопрос о причинах последствия низкой температуры; б) вопрос об изменении отношения к низкой температуре из поколения в поколение при систематическом воздействии этим фактором. В двух направлениях работа и проводилась. Первый вопрос решался в основном путем сопоставления результатов последствия холода в сильно гетерогенных и в высоко инбредных линиях, второй — путем сравнения действия пониженной температуры на линии, прошедшие отбор на холодоустойчивость, с действием этого фактора на линии, в которых подобный отбор не производился.

II. МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом исследования послужили различные линии *Drosophila melanogaster*.

а) Гетерогенная линия, происшедшая в результате скрещивания самок из берлинской линии с самцами из крымской. Обе линии получены из Института генетики Академии Наук. Они в продолжение ряда лет разводились в массовых культурах. Полученная гетерогенная линия была названа линией НЛ. Ее производные: НЛК, НЛО, НЛОО, НЛОК.

б) Линия «Самарканд» также получена из Института генетики, где она в продолжение нескольких лет разводилась в массовых культурах.

в) Линия «ВС» — гетерогенная — результат скрещивания самок из берлинской линии с самцами из самаркандской.

г) Линии «Ереван» и «Делижан» — собраны в природе Р. Л. Берглетом 1939 г.

д) Линии ВхС и ВхD — высокоинбредные линии, полученные сотрудницей лаборатории Д. М. Шифрин в результате экспериментов по отбору на минимальное проявление мутации Beadex (вырезки на крыльях).

III. МЕТОД

Культуры разводились на корме, сваренном из изюма, картофеля и агар-агара, при температуре 25—26° С. В качестве низкой температуры применялась температура тающего льда (0°) в холодильнике. Позднее эксперименты производились в холодильнике Х. Т. З. также при температуре около 0°. Все культуры односуточные (пара родителей сидела в банке сутки, после чего выбрасывалась).

Во всех экспериментах воздействию низкой температуры подвергались личинки на четвертые сутки со дня постановки культур. Продолжительность воздействия пониженной температуры в различных опытах была различной, о чем я скажу при описании экспериментов.

IV. ЭКСПЕРИМЕНТЫ И ИХ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Отбор в гетерогенной линии НЛ

1

Заложены две серии. В одной, НЛК (контрольной), велся обычный отбор на жизнеспособность, в другой, НЛО (опытной), проводился отбор на холодоустойчивость. Метод отбора: в каждой серии ставилось по 30 банок индивидуальных культур; через сутки родители выбрасывались; культуры опытной серии на четвертые сутки со дня постановки помещались на 17 часов в ледник с тающим льдом, после чего переносились в обычный термостат с 25—26°, в котором шло их развитие и до воздействия.

По вылуплении мух подсчитывалось их число на банку в контрольной и опытной сериях, и на следующее поколение в качестве родителей оставлялись мухи из культур с большим количеством особей.

Перед постановкой культуры следующего поколения мухи из культур с большим числом особей смешивались с целью избежать по возможности вредных последствий инбридинга. В серии НЛО, особенно в первых поколениях, приходилось в качестве родителей следующего поколения оставлять всех вылупившихся мух.

Жизнеспособность личинок опытной и контрольной серий в начале эксперимента представлена в табл. 1 и 2. В табл. 1 приведены результаты суточного воздействия на личинок четвертого и пятого дня (частично на куколок). Родители в этом случае выбрасывались через двое суток после постановки культур.

В табл. 2 представлены результаты 17-часового воздействия на четырехдневных личинок. Обе таблицы показывают гибель подавляющего числа личинок под влиянием применяемого воздействия. Погибшие личинки вскоре чернеют.

Таблица 1

Без воздействия			Воздействие			Процент выживания
п	N	M	п	N	M	
110	4978	45,3	100	331	3,12	6,9

Таблица 2

Без воздействия			Воздействие			Процент выживания
п	N	M	п	N	M	
77	1406	18,2	19	52	2,73	15

Отбор, при условии воздействия пониженной температуры в продолжение 17 часов, продолжался на протяжении 15 поколений. Были обнаружены большие колебания в резистентности по отношению к пониженной температуре, связанные с качеством корма (в частности, сухость и влажность) и с некоторыми колебаниями отбирающего агента. Три раза в продолжение отбора колебания условий приводили к настолько сильному уменьшению числа вылупившихся мух, что линию приходилось размножать без воздействия. Поэтому за то время, пока опытная серия (НЛО) прошла 15 поколений, контрольная (НЛК) прошла 24 поколения.

После 15-го поколения отбора в опытной серии и 24-го поколения в контрольной было произведено сравнение холодоустойчивости двух вновь возникших линий. В каждую банку было посажено по 2 пары мух (родителей) в возрасте двух дней с момента вылупления. Через сутки родители были выброшены.

Сорок шесть культур опытной серии (НЛО) и 44 культуры контрольной (НЛК) подвергались на четвертый день (со дня постановки куль-

тур) воздействию температуры тающего льда в продолжение 17 часов; 32 культуры из опытной серии и 38 из контрольной оставлены без воздействия.

Уже просмотр культур на другой день после того, как они были вынуты из ледника, позволил обнаружить большие различия между опытной и контрольной сериями. Основная масса личинок контрольной серии состояла из черных погибших личинок, (в то время как в опытной встречались лишь единичные экземпляры таких личинок.

Результат, полученный после подсчета вылупившихся мух, выражен в табл. 3.

Т а б л и ц а 3

Серия	Без воздействия			Воздействие			Процент выживания
	п	N	M	п	N	M	
Опытная (НЛО)	32	696	$21,73 \pm 2,0$	46	1068	$23,2 \pm 1,83$	106,6
Контрольная (НЛК)	38	1246	$32,8 \pm 3,15$	44	405	$9,2 \pm 1,19$	28,1

На основе данных табл. 3 можно сделать следующие выводы. Опытная серия в процессе отбора приобрела высокую резистентность по отношению к применяемому воздействию. Среднее число мух на культуру, вылупившихся после воздействия ($23,2 \pm 1,83$), не отличается реально от среднего числа мух, вылупившихся в культурах, которые воздействию не подвергались ($21,73 \pm 2,00$). Процент выживаемости, если число мух, развивавшихся без воздействия, принять за 100, в опытной серии после воздействия составил 106,6.

Не то получилось в контрольной серии. Здесь, как это видно из таблицы, выжили всего 28,1%. Обращает на себя внимание высокий процент выживаемости в контрольной серии по сравнению с исходным (15%). Это можно объяснить двумя обстоятельствами: во-первых, не исключена возможность того, что отбор на жизнеспособность (без воздействия) привел к некоторому повышению резистентности к воздействию на базе общего повышения жизнеспособности; во-вторых, не исключено и то, что в последнем эксперименте случайно создались несколько более оптимальные условия, чем в начале опыта.

Результаты опытов показывают, что путем отбора, проводимого в экспериментальных условиях, удастся довольно значительно повысить резистентность линии к отбирающему агенту.

2

Проведенный эксперимент обладал, однако, рядом серьезных недочетов. Основной недостаток — отсутствие учета процента выживаемости личинок, подвергавшихся воздействию, в каждом поколении опытной и контрольной серий. Поэтому ход отбора не мог быть прослежен.

После 15-го поколения была изменена методика эксперимента. Линия НЛО была разделена на две части: одна часть систематически, из поколения в поколение, подвергалась на стадии личинки суточному воздействию температуры 0° (линия НЛОО), другая часть разводилась без отбора (НЛОК). В каждом поколении каждой серии одновременно изучалась резистентность личинок к суточному воздействию температуры 0° . Как правило, ставилось 100 культур каждой серии: 50 подвергались воздействию, 50 не подвергались. В серии НЛОО родителями следующего поколения были мухи, подвергавшиеся воздействию; в серии НЛОК, на-

оборот, — мухи, не подвергавшиеся воздействию. Проведено 22 поколения отбора. Результаты представлены в табл. 4, где, как и в других таблицах, n означает число пошедших культур, N — общее число мух, M — число мух на банку.

Таблица 4

Поколение	НЛОК							НЛОО						
	Без воздействия			Воздействие			% выжива- ния	Без воздействия			Воздействие			% выжива- ния
	n	N	M	n	N	M		n	N	M	n	N	M	
1	55	933	16,9	55	229	4,16	24,1	55	933	16,9	55	229	4,16	24,1
2	31	620	20	33	136	4,13	20,5	15	287	19,1	29	125	4,3	22,5
3	20	533	26,7	30	113	3,77	13,8	17	317	18,6	24	156	6,5	36,1
4	44	675	15,3	54	63	1,18	7,8	25	350	14	36	150	4,17	29,8
5	40	1127	28,2	62	36	0,58	2,7	20	631	31,5	45	220	4,9	15,5
6	44	1813	41,2	31	65	2,1	5,1	40	1170	29,2	42	286	6,8	23,3
7	14	245	17,5	20	80	4	22,8	9	59	6,55	24	68	2,83	43,2
8	21	71	3,38	19	5	0,26	7,7	10	167	16,7	11	87	7,9	47,3
9	—	—	—	—	—	—	—	17	369	21,7	31	290	9,35	43
10	—	—	—	—	—	—	—	42	666	15,9	48	633	13,2	0,83
11	26	499	19,2	26	17	0,65	3,4	19	405	21,3	21	137	6,52	30,6
12	22	705	32	31	115	3,7	11,6	33	684	20,7	36	155	4,3	20,7
13	46	930	20,2	35	197	4,38	20,7	37	651	17,6	25	81	2,9	16,5
14	—	—	—	18	4	0,22	—	24	787	33,2	30	10	0,33	1,0
15	30	426	14,2	28	5	0,179	1,3	15	170	11,3	5	18	3,6	32,7
16	41	1596	39	58	791	13,6	35	30	900	30	7	162	23,2	76,6
17	21	119	5,67	38	3	0,08	1,4	18	430	23,9	32	64	2	8
18	24	573	23,9	17	0	0	0,0	21	590	28,1	13	5	0,4	1,42
19	24	207	8,64	27	3	0,11	1,2	46	907	19,7	67	109	1,63	8,3
20	36	797	22,1	—	—	—	—	30	757	25,2	9	82	9,1	36,1
21	37	441	11,9	40	13	0,32	2,6	30	584	19,5	40	311	7,8	40
22	48	605	12,6	38	259	6,8	54	40	173	4,55	35	133	3,8	83,5

Из табл. 4 следует, что во всех (за исключением 13-го) поколениях выживаемость в серии, подвергавшейся систематически воздействию пониженной температуры (НЛОО), выше, чем в серии противоположной (НЛОК).

Табл. 5 представляет собой суммарный итог табл. 4. Для того чтобы парализовать эффект колеблющихся условий развития, дан суммарный процент выживания по каждому четверем последующим поколениям.

Можно сделать два вывода: а) при отборе на выживаемость при пониженной температуре процент выживаемости повышается; б) при отсутствии отбора на выживаемость при пониженной температуре первоначальный, относительно высокий, процент выживаемости падает.

Таким образом, систематическое воздействие пониженной температуры оказалось не только фактором, повышающим резистентность

по отношению к этой температуре, но и фактором, сохраняющим достигнутую в предыдущих поколениях относительно высокую резистентность.

Таблица 5

Поколения	Средний процент выживания при суточном воздействии	
	НЛОК	НЛОО
Исходное (первое)	24,1	24,1
2,3,4,5	11,2	26,0
6,7,8,11	9,7	36,1
12,13,15,16	17,1	36,6
17,18,21,22	14,5	33,2
Среднее по всем поколениям	15,3	31,2

Факт быстрой потери резистентности при прекращении воздействия обратил на себя внимание, и я провел некоторые дополнительные эксперименты. Из 4-го поколения серии НЛОО было выведено следующее поколение, причем не только из группы культур, подвергавшихся воздействию, но и из контрольной группы.

Результаты следующие: выживаемость потомков, родители которых подвергались воздействию, 23,3%; выживаемость потомков, родители которых воздействию не подвергались, 17,3%. То же проведено для мух, взятых из 8-го поколения. Выживаемость потомков родителей, подвергавшихся воздействию, 43%; выживаемость потомков родителей, не подвергавшихся воздействию, 20,8%. Соответствующие цифры для 10-го поколения: 83% (родители подвергались воздействию) и 67% (родители воздействию не подвергались). Данные для 11-го поколения: 30,6% (родители подвергались воздействию) и 6% (родители воздействию не подвергались).

Все эти случаи свидетельствуют об одном: прекращение воздействия пониженной температурой ведет к резкому снижению резистентности по отношению к воздействию уже в следующем поколении. Прежде чем перейти к анализу этого вопроса, приведу противоположный случай. Из 5-го поколения линии НЛОК (разводится без воздействия) были поставлены на следующее поколение культуры из мух контрольной серии (подвергавшейся воздействию для учета выживаемости). В результате — повышение резистентности. Выживаемость потомков, родители которых не подвергались воздействию, 5,1%, выживаемость потомков группы, подвергавшейся воздействию, 12,6%.

Последующие поколения этой подвергавшейся воздействию линии НЛОК подвергались воздействию в продолжение 4 поколений. В результате, резистентность сильно возросла, дав следующий ряд: 12,6; 21; 44; 40,5; 62,5%. В это же самое время резистентность основной линии НЛОК, разводимой без воздействия, была 5,1; 22,8; 7,7; —; —; 3,4% (знак минуса означает, что в этом поколении резистентность не изучалась). Иначе говоря, не только прекращение воздействия сразу резко сказывается на резистентности потомства, но сказывается также (только в противоположном направлении) и однократное воздействие.

Невольно возникает вопрос о причинах подобного последействия. Возможны две гипотезы: а) последействие — результат отбора; б) последействие — результат прямой передачи измененной под влиянием пониженной температуры цитоплазмы.

2. Изучение причин последействия

1

Вопрос исследовался в нескольких направлениях. Во-первых, было проведено два эксперимента, в которых изучалось влияние охлаждения взрослых мух на резистентность их потомства. Если низкая температура производит какие-то изменения в цитоплазме, то, очевидно, она будет их производить и в зачатковых клетках взрослых мух. Дочернее поколение получает измененную цитоплазму. Можно предположить, что личинки, обладающие этой измененной цитоплазмой, будут более резистентны по отношению к холоду. Укажу на эксперименты с закаливанием растений (Туманов, 1940) и насекомых (Уваров, 1931), делающие вероятной подобную гипотезу. Эксперимент проводился на двух линиях: «Самарканд» и «европу».

Данные приведены в табл. 6 и 7. В верхней горизонтальной строке приведены результаты контроля (мухи-родители не подвергались воз-

Таблица 6

Культуры	Контроль			Опыт			%
	п	N	M	п	N	M	
Без воздействия	36	681	18,9	28	9	0,321	1,7
С воздействием	28	315	11,25	27	3	0,11	1,0

Таблица 7

Культуры	Контроль			Опыт		
	п	N	M	п	N	M
Без воздействия	20	536	26,8	19	164	8,6
С воздействием	19	453	23,9	33	151	4,5

действию); в нижней строке — результаты опыта (мухи-родители подвергались суточному воздействию температуры в 0°). Данные обоих экспериментов совпадают: скорее можно говорить о понижении резистентности личинок в результате воздействия на мух, чем об обратном явлении.

Первые эксперименты, таким образом, не подтвердили гипотезы о последствии как о результате прямой передачи измененной цитоплазмы.

2

Второе направление — исследование последствия в инбредных линиях. Изучались две линии Beadex, прошедшие ряд поколений инбридинга.

а) Линия ВхС. Изучалось последствие пониженной температуры после 11-го и после 25-го поколений инбридинга. Метод исследования: ставилось определенное количество однодневных культур; половина подвергалась на стадии четырехдневной личинки воздействию пониженной температуры, половина служила контролем; на следующее поколение из обеих групп ставились снова индивидуальные культуры; в пределах каждой группы половина подвергалась воздействию пониженной температуры на стадии четырехдневной личинки, половина оставалась без воздействия.

Таблица 8

Культуры	Контроль			Опыт			%
	п	N	M	п	N	M	
Без воздействия	31	460	14,8	36	167	4,64	31,3
С воздействием	40	405	10,1	42	160	3,81	37,7

В табл. 8 приведены данные по влиянию охлаждения родительских личинок на резистентность личинок потомков. Материал — 11-е поколение инбридинга линии ВхС. В верхней горизонтальной графе — результаты по культуре, не подвергавшейся воздействию на личиночной стадии в предыдущем поколении. В нижней горизонтальной графе — результаты по культуре, подвергавшейся воздействию в предыдущем поколении. Процент выживаемости во втором случае больше, хотя превышение и не особенно велико. Можно говорить об известной тенденции к последствию.

Опыт повторен на той же культуре после того, как она прошла 25 поколений инбридинга. В табл. 9а и 9б приведены данные по 2-му и 3-му поколениям. Метод анализа тот же, что и для 11-го поколения. Таблицы построены аналогично табл. 8.

Обе таблицы свидетельствуют об одном: если и имеется прямое (не через отбор) последствие пониженной температуры, то оно скорее противоположно наблюдаемому в линии НЛО: менее резистентны по отношению к пониженной температуре личинки, родители которых на стадии личинок подвергались воздействию.

б) Третий опыт проведен на линии ВхD. Это линия общего происхождения с линией ВхС, но отделена от последней многими поколениями отбора, сопровождавшегося инбридингом. Материалом для опыта послужило 35-е поколение инбридинга. Было проведено 6 поколений отбора. Метод отбора аналогичен отбору в линии НЛО. Отличий два: срок воздействия 16 часов, в культуру сажается две пары мух.

Т а б л и ц а 9а

Культуры	Контроль			Опыт			%
	п	N	M	п	N	M	
ВхСК (без воздей-ствия)	32	96	3	46	14	0,3	0,10
ВхСО (воздействие)	24	140	5,8	31	2	0,06	0,1

Т а б л и ц а 9б

Культуры	Контроль			Опыт			%
	п	N	M	п	N	M	
ВхСК (без воздей-ствия)	7	128	18,3	12	14	1,16	6,3
ВхСО (воздействие)	19	318	16,7	23	8	0,35	2,1

Результаты представлены в табл. 10. Они весьма наглядны и полностью подтверждают данные предыдущего эксперимента: менее резистентны к пониженной температуре личинки, родительское поколение которых подвергалось воздействию. Данные, полученные в результате экспериментов с инбредными линиями Beadex, подтверждают данные экспериментов по воздействию на взрослых мух (табл. 6 и 7).

Т а б л и ц а 10

Поколения	ВхD							ВхDO						
	Воздействие			Без воздействия			% вы-жива-ния	Воздействие			Без воздействия			% вы-жива-ния
	п	N	M	п	N	M		п	N	M	п	N	M	
1	99	1577	15,9	127	1931	15,2	103,0	99	1577	15,9	127	1931	15,2	103,0
2	37	955	25,8	50	1955	39,1	66,0	50	972	19,4	43	1430	33,3	58,0
3	39	873	22,4	30	1048	34,9	70,0	35	753	21,5	28	1177	42,0	51,0
4	19	150	7,9	41	1683	41,1	19,0	17	82	4,55	50	2178	43,5	10,4
5	44	562	12,8	38	929	24,4	52,5	9	245	27,2	8	334	41,8	65,0
6	16	81	5,1	15	215	14,3	35,4	15	23	1,53	8	40	5	30,6

Можно прийти к выводу: результаты последствия температуры в линиях НЛОО и НЛОК не стоят в связи с прямым действием пониженной температуры на цитоплазму, а определяются гетерогенностью

этих линий. Подтверждают этот вывод и данные по 11-му поколению инбридинга в линии ВхС. Некоторая тенденция к последствию связана с гетерогенностью этой линии, прошедшей всего только 11 поколений инбридинга.

3

Если последствие температуры в линии НЛО представляет собой не что иное как отбор в гетерогенной линии, то можно ожидать эффекта последствия в гетерогенных популяциях и отсутствия такового в линиях, близких к гомозиготности.

Мои материалы следующие: а) линия НЛО и ее дериваты — последствие есть; б) линия ВхС, прошедшая 11 поколений инбридинга, — слабое последствие есть; в) линия ВхС, прошедшая 25 поколений инбридинга, — последствия нет; г) линия ВхD, прошедшая 35 поколений инбридинга, — последствия нет.

Таблица 11

Поколения	Контроль							Опыт						
	Без воздействия			Воздействие			% выжива- ния	Без воздействия			Воздействие			% выжива- ния
	п	N	M	п	N	M		п	N	M	п	N	M	
1	17	272	16	25	30	1,2	7,5	17	272	16	25	30	1,2	7,5
2	13	326	25,1	17	10	0,59	2,3	13	419	32,3	17	27	1,6	4,9
3	26	486	18,7	12	27	2,5	12,1	13	242	18,6	14	105	7,5	41,6

Таблица 12

Поколения	Контроль							Опыт						
	Без воздействия			Воздействие			% выжива- ния	Без воздействия			Воздействие			% выжива- ния
	п	N	M	п	N	M		п	N	M	п	N	M	
1	25	480	19,2	12	25	308	10,83	25	480	19,2	12	25	2,08	10,83
2	75	1501	20	71	75	1,05	5,1	2	71	35,5	3	25	8,3	23,4
3	9	121	13,5	12	38	3,17	23,5	3	50	16,7	4	44	11	66,0
4	19	870	45,7	18	15	0,83	1,8	7	208	29,7	8	24	3	10,1

К этим данным можно добавить результаты опытов с самаркандской линией и с линией, гибридной между берлинской и самаркандской. Самаркандская линия берет начало от природной популяции дрозофил Самарканда и велась в массовых культурах. Есть все основания считать самаркандскую линию гетерогенной. Гибридная линия и подавно гетерогенна.

Результаты экспериментов приведены в табл. 11 и 12. Таблицы составлены аналогично предыдущим. Несмотря на сравнительно небольшой материал, особенно по культуре гибридной, результаты показательны. Налицо явное последствие.

Таким образом, явное последствие температуры в направлении большей резистентности потомков мух, личинки которых подвергались воздействию, наблюдается в трех гетерогенных линиях. Слабое последствие наблюдается в одной слабо инбредной линии ВхС. Не наблюдается последствие в высоко инбредных линиях ВхС и ВхD.

Эти данные, равно как и результаты воздействия на взрослых мух, заставляют меня склоняться к гипотезе отбора. В пользу этой гипотезы говорят все факты, в пользу гипотезы прямого действия — ни од-

ного. Против этого вывода можно сделать следующее возражение: данные по воздействию на взрослых мух не следует принимать во внимание, ибо необязательно, чтобы специфическое изменение цитоплазмы происходило под влиянием пониженной температуры одинаково на всех стадиях развития. Это возражение основательно. Поэтому и были проведены эксперименты с инбредными линиями. Они указывают, что и стадией также нельзя объяснить различие результатов опытов с инбредными и неинбредными линиями, так как в обоих случаях воздействие производилось на одной и той же стадии.

Можно выдвинуть еще одно возражение: в линиях Beadex — другая цитоплазма, иначе реагирующая на температуру. Это возражение парируется двумя доводами. Во-первых, 11-е поколение линии ВхС обнаруживает слабый эффект последствия и, во-вторых, линии Beadex произошли в результате скрещивания с самаркандской линией (Шифрин, 1941), которая обнаруживает явный эффект последствия. То, что эффект последствия теряется с инбридингом в двух независимо ведущихся линиях ВхС и ВхD, делает весьма вероятной гипотезу отбора и заставляет отклонить в качестве объяснения наблюдаемых мной явлений гипотезу прямого аккумулярующего действия температуры на цитоплазму.

4

Когда я обнаружил явный эффект последствия в линии НЛО, мне казалось, что причина последствия кроется в свойствах цитоплазмы. В самом деле, достаточно однократного воздействия пониженной температуры для повышения резистентности потомства. С другой стороны, воспитание одного поколения без воздействия приводит к сильному падению резистентности. Данные по инбредным линиям указали, однако, на малую вероятность подобного объяснения, на связь последствия с гетерогенностью.

Но при этом возникает новая трудность: как объяснить то, что воспитание одного поколения без воздействия приводит к резкому падению резистентности? Объяснение может быть только одно: холодоустойчивость в линии НЛО связана с определенной гетерогенной структурой. Наиболее высокая резистентность достигается не на базе гомозиготности, а на базе гетерозиготности. Выщепляющиеся комбинации, образующие при данных условиях развития менее резистентные формы, холодом элиминируются. При прекращении воздействия они размножаются, тем самым снижая среднюю резистентность линии.

В 1928 г. Кисловский высказал гипотезу о существовании облигатно-гетерозиготных генов. В. Альтшуллер, Е. Борисенко и А. Поляков (1935) развили эту гипотезу. В последнее время Мазинг (1938, 1939а, б) получила материалы, стоящие в согласии с данной гипотезой. Полученные мной данные можно рассматривать в этом же плане. Я только считаю более правильным говорить не об облигатно-гетерозиготных генах, а об определенной системе гетерозиготности.

Интересно, что за последнее время исследователи природных популяций организмов все приходят к выводу о высокой гетерозиготности природных популяций. Добжанский (Dobzhansky, 1937) прямо пишет, что эволюция идет на базе высоко гетерозиготных комплексов. В своей работе, совместной с Квелом (Queal, 1938), Добжанский экспериментально доказывает большую жизнеспособность гетерозиготной структуры по сравнению с гомозиготной (изучалась жизнеспособность мух, гомо- или гетерозиготных по одной из хромосом, встречающихся в природной популяции мух). На значение гетерогенности указывает Муретов (1939). В 1934 г. я писал также, что эволюция идет на базе

высокой гетерозиготности: «Происходит подбор того или иного характера гетерозиготности». Полученные данные делают весьма вероятной эту гипотезу.

Не могу не указать на один интереснейший момент. Гомозиготность — состояние относительно стабильное. Гетерозиготность, напротив, — менее стабильна. Некоторые исследователи считают, что эволюция идет в направлении от менее стабильного состояния к более стабильному. Факт высокой гетерогенности диких популяций противоречит этому представлению. Ни о какой тенденции эволюции идти в направлении гомозиготизации не может быть и речи. Скорее можно говорить об обратном. Не могу не остановиться на интересных соображениях Гаузе (1940), которые он высказал при анализе проблемы асимметрии протоплазмы. Состояние рацемата — стабильное состояние, состояние оптической активности — состояние энергетически неустойчивое. Однако все живые существа в своей основе построены из оптически активных веществ, из веществ менее стабильных. Гаузе справедливо считает отбор фактором, ответственным за подобное положение. И в этом случае отбор приводит к возникновению неустойчивого состояния. Устойчивость организмов выступает как форма высокой реактивной способности, как форма крайней лабильности основного субстрата жизни — живой протоплазмы. Гетерозиготность при прочих равных условиях, повышая гетерогенность системы клетки, тем самым создает предпосылки для повышенной реактивности организма. Однако определенный тип гетерозиготности только в некоторых случаях (сбалансированные летали, случаи сложной гетерозиготности) может существовать как более или менее стабильный. Как правило, это состояние неустойчивое. Должен быть фактор, его поддерживающий. В качестве такового выступает естественный отбор. Отбор не только фактор, создающий нечто новое, он не только творческий фактор эволюции, он одновременно и необходимое условие существования видов. Выключение естественного отбора, как на это указывал особенно четко Шмальгаузен (1938), ведет к быстрой дезинтеграции структур организмов. Эта дезинтеграция наступает не только в результате накопления «вредных» мутаций, но в первую очередь в результате разрушения системы генотипа. (См. также работу Берг, Бриссенден, Александрийской и Галковской, 1941.)

3. Некоторые данные о роли цитоплазмы

Вывод об отсутствии прямого последствия температуры не следует понимать таким образом, что цитоплазма — совершенно безразличный компонент клетки и не оказывает никакого влияния на холодоустойчивость.

Напротив, значение цитоплазмы велико, и это нетрудно обнаружить экспериментально. Две линии, «Берлин» и «Самарканд», резко различаются по своей резистентности в отношении низкой температуры. Берлинская линия совершенно не переносит суточного воздействия на четырехдневную личинку температурой 0° , самаркандская линия дает иногда до 7% выживания. Реципрокные гибриды значительно различаются, причем берлинская цитоплазма довольно значительно снижает выживаемость по сравнению с самаркандской.

Данные двух серий опытов (1 и 2) представлены в табл. 13. Возраст сравниваемых мух везде одинаков. Воздействие производилось в пределах каждой серии одновременно — на личинок родительских линий и на личинок гибридных. Данные обеих серий совпадают. Максимальной резистентностью обладает самаркандская линия, минимальной — берлинская. Реципрокные гибриды занимают промежуточное

положение, приближаясь к той линии, плазму которой они несут. В предыдущем разделе, подводя итоги экспериментов, касающихся причин последствий, я указал, что высокая холодоустойчивость связана с вы-

Т а б л и ц а 13

Линия	Номер опыта	Контроль			Опыт.			% выжива- ния
		п	N	M	п	N	M	
С	1	17	272	16	25	30	1,2	7,5
	2	21	229	10,9	21	15	0,48	0,04
В	1	22	535	24,3	25	0	0	0
	2	19	504	26,5	19	0	0	0
С×В	1	16	327	20,4	24	35	1,4	6,9
	2	30	386	12,8	31	4	0,13	0,01
В×С	1	16	286	17,9	25	15	0,6	3,4
	2	17	419	24,7	18	0	0	0

сокой гетерозиготностью. Данные по скрещиванию самаркандской линии с берлинской показывают, что не всякая гетерозиготность действует одинаково.

4. Значение воспитания

В процессе экспериментов выяснилось, что какие-то неконтролируемые условия оказывают сильное влияние на холодоустойчивость линии. Представляло интерес несколько более детально проанализировать данный вопрос.

Мухи одного возраста культуры НЛОО, в которую предварительно введена IV хромосома с рецессивной мутацией *eyeless* (безглазие), были разделены на две группы: одна находилась на корму в термостате при температуре 25°, другая — на окне при температуре 7—9° С. На 6-й день в 5 часов вечера обе группы мух («термостат» и «окно») я поместил в ледник с температурой —1°. На другой день в 9 часов утра обе группы были вынуты из ледника. Сразу можно было обнаружить между ними различие. У мух серии «окно» заметно легкое движение лапок, мухи серии «термостат» совершенно неподвижны. Через полминуты мухи серии «окно» начали дружно оживать. Оживание мух из термостата началось лишь через 1 ч. 30 м. Из мух обеих серий были организованы индивидуальные скрещивания. Из мух серии «окно» поставлено 35 культур, из мух серии «термостат» — 22 культуры. Оказалось, что мухи разных серий обнаружили резко различную плодовитость. Из мух серии «термостат» не пошло 19 культур, что составляет 86,4%. Из мух серии «окно» не пошло 9 культур — 25,7%. Иначе говоря, предварительное выдерживание мух при пониженной температуре до воздействия отрицательной температурой оказывает весьма сильное влияние на мух, повышает их резистентность, препятствует сильному снижению плодовитости.

Другой эксперимент проведен на личинках. Четырехдневные личинки НЛОО и НЛОК, полученные обычным методом, перед постановкой в ледник подвергались в продолжение двух суток воздействию температуры 7—9° С. Развитие при этой температуре было практически остановлено. После этого культуры, как обычно, помещались на 24 часа в ледник при температуре —0,5°. В качестве сравнения использованы обычный контроль (без воздействия) и контроль, состоящий из культур, не прошедших предварительной закалки при температуре 7—9° С. Ре-

зультаты представлены в табл. 14, из которой следует, что закалка в продолжение двух суток при температуре 7—9° С повышает выживаемость культуры НЛОО в 56,6 раза, а культуры НЛОК в 107,3 раза.

Таблица 14

Линия	Контроль (без воздействия)			Воздействие после закалки при температуре 7—9° С				Воздействие без закалки			
	п	N	M	п	N	M	% выживания по отношению к контролю	п	N	M	% выживания по отношению к контролю
НЛОО	38	731	19,25	31	247	7,96	41,30	28	4	0,14	0,73
НЛОК	46	1109	24,1	25	265	10,6	44,0	29	3	0,10	0,41

Данные обоих экспериментов весьма наглядно демонстрируют, какое громадное значение имеют условия воспитания организмов в их отношении к сублетальным воздействиям среды. Для того чтобы получить наиболее резистентную линию, мало только вести отбор на резистентность; нужно создать одновременно условия развития, обеспечивающие максимальную резистентность. На фоне этих условий отбор будет, очевидно, приводить к иным результатам, чем без них.

В нашем случае, скажем, линия НЛОК оказалась более поддающейся воспитанию, чем линия НЛОО, несмотря на то, что резистентность без воспитания второй линии значительно выше. Можно вести отбор на резистентность по отношению к какому-либо фактору, можно вести отбор на лучшую воспитуемость. В связи с последними работами Лысенко (1940) проблема роли воспитания в отборе приобретает особую актуальность.

5. Изменение отношения к низкой температуре линии, прошедшей отбор на холодоустойчивость

1

В процессе отбора на холодоустойчивость изменяется отношение отбираемой линии к низкой температуре. Фактор сублетальный постепенно перестает быть таковым. К подобному выводу можно прийти на основании проведенных экспериментов. Организмы различных генотипов, развиваясь при условиях промораживания, обнаруживают различную резистентность к температуре. Будут постепенно создаваться лишь такие наследственные типы, которые могут развиваться при условии воздействия. В результате — изменение характера развития, перестройка всех корреляционных механизмов. В итоге этого процесса пониженная температура неизбежно из вредного фактора должна превращаться в необходимое условие развития, ибо она сделалась одним из существенных условий отбора.

Этот вопрос я и попытался проанализировать экспериментально на различных линиях. В моем распоряжении была линия НЛОО, прошедшая 37 поколений отбора при условии воздействия пониженной температуры на стадии четырехдневной личинки, параллельная ей линия НЛОК, в которой отбор на холодоустойчивость был прекращен после 15-го поколения, линии «Ереван» и «Дилижан», не проходившие специального отбора на холодоустойчивость. В качестве метода обнаружения сдвига реакции линии по отношению к пониженной температуре я выбрал действие слабых доз анализируемого фактора.

В табл. 15 представлены результаты эксперимента с трехчасовым воздействием температуры 0° на линии «Ереван» и «Дилижан». В левой части таблицы приведены данные по контролю, в правой — данные по воздействию. Из таблицы следует, что трехчасовое воздействие на куль-

Таблица 15

Линия	Контроль			Опыт, воздействие 3 часа		
	п	N	М	п	N	М
Ереван	18	287	15,95	22	302	13,7
Дилижан	37	574	15,5	30	459	15,3

туры «Ереван» и «Дилижан» не ведет к резкому снижению жизнеспособности. Различие между контролем и опытом нереально, с небольшим превышением в сторону контроля. Ни о каком стимулирующем действии слабой дозы воздействия не может быть и речи.

Таблица 16

Контроль			Воздействие 3 часа			Воздействие 24 часа		
п	N	М	п	N	М	п	N	М
30	1705	$56,8 \pm 2,87$	39	2521	$64,7 \pm 2,72$	76	587	$6,73 \pm 0,72$

В табл. 16 приведены данные по анализу различных доз воздействия на 30-е поколение отбора линии НЛОО (15 поколений линии НЛО + 15 поколений линии НЛОО). Результаты исключительно интересны. Сильное, 24-часовое воздействие пониженной температуры ведет к значительному снижению жизнеспособности; 3-часовое воздействие, напротив, повышает жизнеспособность. Разница между контролем и опытом с 3-часовым воздействием превышает среднюю ошибку разницы в 2 раза. Реальность различия весьма вероятна.

Таблица 17

Линия	Контроль			Опыт		
	п	N	М	п	N	М
НЛОО	39	424	$10,9 \pm 1,5$	40	695	$17,4 \pm 2,02$
НЛОК	24	582	24,2	28	552	19,7

В табл. 17 приведены данные по анализу резистентности к переменному воздействию 32-го поколения линий НЛОО и НЛОК. Опыт был организован следующим образом. 21.III.1940 были поставлены индивидуальные культуры линий НЛОО и НЛОК. 22.III половина культур НЛОО и половина культур НЛОК подвергались часовому воздействию температуры в 0° ; 23.III эти же линии подвергались 2-часовому воздействию этой температуры; 25.III — 2 ч. 25 м.; 26.III — 2 часа; 27.III — 2 часа; 28.III — 2 часа; 29.III — 2 ч. 15 м.; 31.III — 1 час. Общая продолжительность воздействия составляет, таким образом, 14 ч. 40 м. Из табл. 17 следует, что эта доза воздействия приводит к снижению жизнеспособности линии НЛОК и значительно стимулирует жизнеспособность линии НЛОО. Достоверность разницы в 2,6 раза превышает среднюю ошибку.

В табл. 18 приведены данные по сравнению реакций на 17-часовое воздействие линий НЛОК и НЛОО. Небольшой материал опыта не поз-

воляет говорить о достаточной доказательности полученных данных, однако опять-таки обращает на себя внимание факт сильного снижения

Таблица 18

Линия	Контроль			Опыт, 17 часов			% выжива- ния
	n	N	M	n	N	M	
НЛОК	36	797	22,1	39	522	13,4	60,6
НЛОО	9	82	9,1	12	144	12,0	132,0

выживаемости в линии НЛОК и не менее значительного повышения таковой в линии НЛОО.

Таблица 19

Без воздействия			Воздействие 2 ч. 40 м.			Воздействие 5 ч. 10 м.			Воздействие 24 часа		
n	N	M	n	N	M	n	N	M	n	N	M
24	2157	90	29	2895	100	59	5443	92,2	27	180	6,7

В табл. 19 приведены данные по выживаемости в линии НЛОО при воздействии в продолжение 2 ч. 40 м., 5 ч. 10 м., 24 часов и контроля. В отличие от предыдущих опытов, в каждую банку сажалось по две пары родителей. Результат: воздействие продолжительностью в 2 ч. 40 м., равно как и воздействие продолжительностью в 5 ч. 10 м. обнаруживают стимулирующий эффект.

Таблица 20

Линия	Без воздействия			Воздействие 2 ч. 30 м			Воздействие 5 часов			Воздействие 24 часа		
	n	N	M \pm m	n	N	M \pm m	n	N	M \pm m	n	N	M \pm m
НЛОК	83	2142	25,8 \pm 1,85	22	488	22,1 \pm 2,96	28	571	20,3 \pm 1,97	34	21	0,618 \pm 0,308
НЛОО	34	549	16,1 \pm 1,41	22	525	23,9 \pm 1,99	28	518	18,5 \pm 2,01	21	27	1,285 \pm 0,426

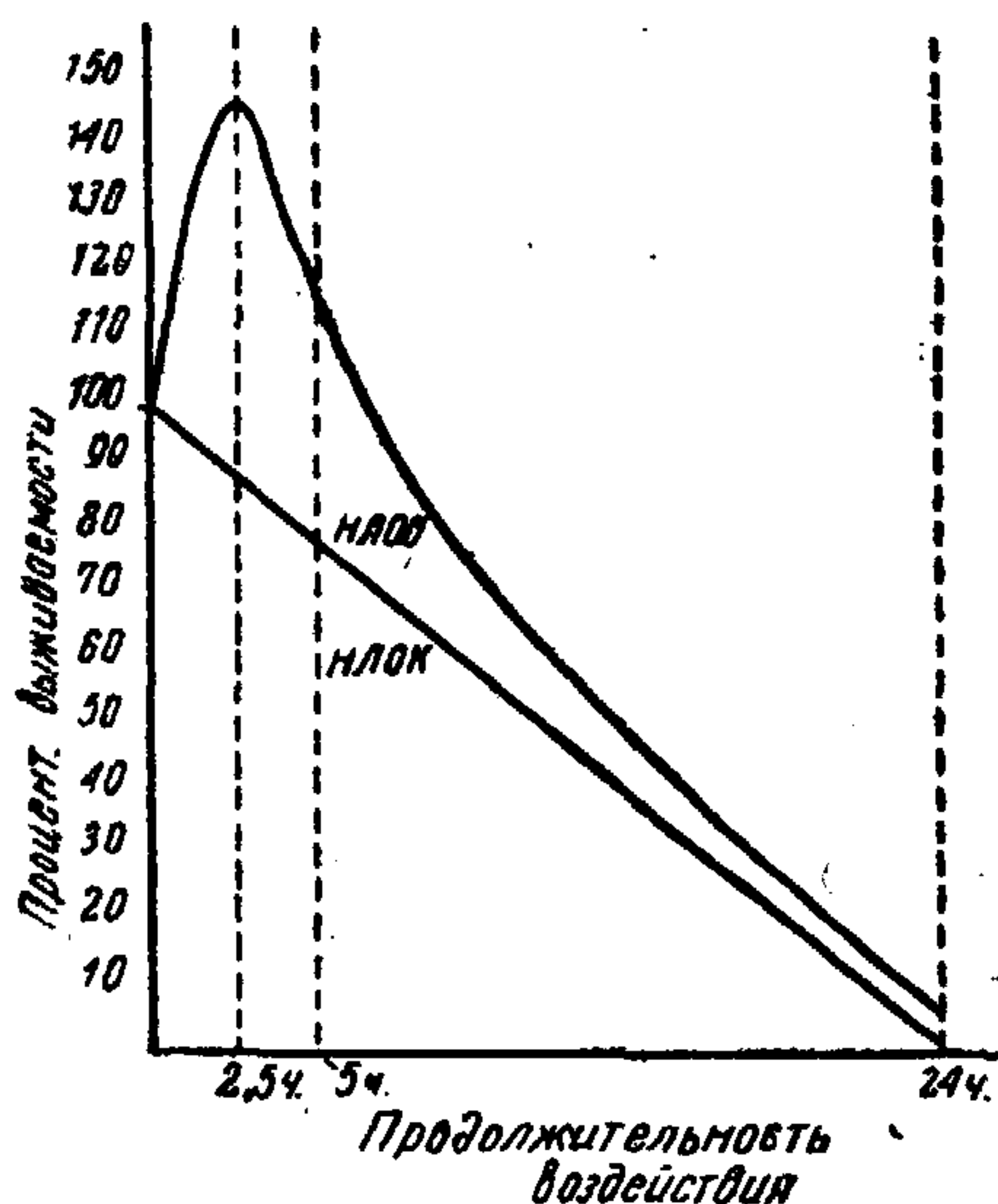
В табл. 20 приведены данные по сравнению выживаемости при различных дозах воздействия линий НЛОО и НЛОК (из 32-го поколения отбора). Снова наблюдаются ясный стимулирующий эффект слабых доз воздействия (2 ч. 30 м. и 5 часов) на линию НЛОО и понижение жизнеспособности при тех же дозах воздействия в линии НЛОК. Различие в выживаемости между контролем и опытом с воздействием в продолжение 2 ч. 30 м. для линии НЛОО превосходит среднюю ошибку разницы в 3,2 раза, т. е. достоверно.

Таблица 21

Линия	Без воздействия	Воздействие 2 ч. 30 м.	Воздействие 5 часов	Воздействие 24 часа
НЛОК	100	85,6	78,7	2,4
НЛОО	100	148,5	115,0	8,0

В табл. 21 на основе данных табл. 20 вычислена выживаемость при различных воздействиях при условии, если выживаемость контроля принять за 100%. Эти же данные изображены на рисунке (см. след. стр.) в виде кривых. Рисунок прекрасно иллюстрирует стимулирующий эффект слабых доз в линии НЛОО и отсутствие такового в линии НЛОК.

Вывод из всех этих экспериментов: слабые дозы воздействия пониженной температуры повышают выживаемость в линии, прошедшей отбор на холодоустойчивость, они оказывают обратное действие на линии, в которых подобный отбор не проводился («Ереван», «Дилижан») или был давно прекращен (НЛОК).



Таким образом, бо́льшая выживаемость в линии НЛОО при воздействии низкими дозами стоит в явной связи с отбором на холодоустойчивость. Отбор на холодоустойчивость изменил отношение линии к холоду. Фактор вредный постепенно начал делаться безразличным; слабые дозы этого вредного фактора превратились в условие, благоприятствующее развитию. Я вижу в этом новое доказательство творческой роли отбора. Отбор выступает как фактор, меняющий формы взаимодействия между организмами и средой, как фактор, превращающий вредное условие среды в необходимое условие развития.

Отбор неотделим от условий своей деятельности. Эти условия определяют его специфику, его направление.

2

Б. Уваров (1931) приводит ряд данных по стимулирующему действию пониженной температуры на развитие. Таковыми являются данные Дюкло (1869, 1876) по развитию яиц шелковичного червя; Аква (1924, 1929) подтвердил данные Дюкло. Бодин (1925) и Паркер (Parker, 1929, 1930) обнаружили стимулирующее действие низких температур на развитие яиц кузнечика. Их данные показывают, что яйца, помещенные после откладки на некоторое время в температуру 0°, развиваются быстрее яиц, сразу помещенных в «оптимальные» условия. Людвиг (Ludwig, 1926) обнаружил ускоряющий эффект низких температур для *Popillia japonica* Newm.

Одновременно с этими фактами получены и противоположные. Хейс (Hase, 1927, 1930), экспериментируя с яйцами *Ephestia kuehniella*, не обнаружил стимулирующего эффекта холода. Сходное установил Яниш (Janisch, 1930), изучавший развитие *Prodenia litura* F.

В свете полученных мной данных и та, и другая группы фактов могут быть поняты. Стимулирующий эффект низких температур будет

наблюдаться в основном лишь у тех видов, которые подвергаются систематическому отбору на холодоустойчивость.

3

В заключение необходимо остановиться на двух возможных формах холодоустойчивости: а) относительная независимость развития от колебаний температуры; б) охлаждение на той или иной стадии как необходимое условие развития.

Если вид дает несколько поколений в год и зимует, подвергаясь действию низкой температуры, отбор пойдет в направлении создания первого типа. Организмы должны обладать способностью развиваться как при охлаждении, так и без охлаждения. Охлаждение при этих условиях не может сделаться необходимым условием развития. Таковы многие насекомые.

Возможен и иной случай. Организм дает одно поколение в год и подвергается в каждом поколении систематическому воздействию пониженной температуры. Охлаждение делается постоянным условием отбора. При этом оно будет неизбежно превращаться в необходимое условие развития. Озимость растений прекрасный тому пример. Мои эксперименты также относятся к этому второму случаю.

V. РЕЗЮМЕ

Работа посвящена анализу результатов экспериментов с отбором на холодоустойчивость в гомогенных и гетерогенных линиях *Drosophila melanogaster*. Показано, что отбор на холодоустойчивость эффективен. Эффективность отбора стоит в явной связи с гетерогенностью линии, в которой отбор производится. Прямого последствия температуры (без отбора) на резистентность по отношению к ней не наблюдалось. Полученные материалы свидетельствуют, что высокая резистентность к пониженной температуре достигается на базе гетерозиготного генотипа. В результате этого прекращение воздействия ведет к снижению резистентности к холоду уже в следующем поколении. Отбор выступает не только как фактор создания холодоустойчивости, но и как фактор, поддерживающий холодоустойчивость на определенном уровне. Показано влияние воспитания при пониженных температурах на холодоустойчивость.

Проведенные эксперименты показали, что одновременно с повышением резистентности к холоду в линии, в которой проводился отбор на холодоустойчивость, изменяется отношение к непродолжительным воздействиям пониженной температуры. Наблюдается повышение жизнеспособности при слабых воздействиях. В линиях, в которых не проводилось отбора на холодоустойчивость, стимулирующего эффекта слабых доз не обнаружено. Связь стимулирующего эффекта слабых доз с отбором на холодоустойчивость показывает, что холод в процессе отбора из неблагоприятного фактора развития превращается в условие, ему благоприятствующее.

В заключение рассматриваются две формы холодоустойчивости: а) относительная независимость развития от колебания температуры; развивается у организмов, цикл развития которых не совпадает с годовым циклом; эти организмы способны развиваться как при охлаждении, так и без охлаждения; б) охлаждение на той или иной стадии — необходимое условие развития; возникает у организмов, имеющих годовой цикл развития; охлаждение, делаясь постоянным условием отбора, постепенно превращается в существенное условие развития; пример: озимость.

ЛИТЕРАТУРА

1. Альтшулер В., Борисенко Е., Поляков А., 1935. Гомо- и гетерозиготность как факторы жизнеспособности и продуктивности, Биолог. журн., т. IV, № 3.
2. Baur E., 1911. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, Verl. v. Gebr. Bornträger.
3. Берг Р., Александрійская В., Брисенден Э., Галковская К., 1941. Генетический анализ двух природных популяций *Drosophila melanogaster*. Журн. общ. биол., т. II, № 1.
4. Dobzhansky Th., 1937. Genetics and the origin of species. New-York, Columbia University-press.
5. Dobzhansky and Queal, 1938. Genetics of natural populations. Genetics, vol. 23, No. 5.
6. Фридерикс, 1932. Экологические основы энтомологии и прикладной зоологии.
7. Hase A., 1930. Weitere Versuche zur Kenntnis der Bettwanzen *Cimex lectularius* L. und *Cimex rotundatus* Lign. Ztschr. f. Parasitenkunde, Bd. 2.
8. Гаузе Г. Ф., 1940. Асимметрия протоплазмы. Изд. Академии Наук СССР.
9. Janisch E., 1930. Experimentelle Untersuchungen über Wirkung der Umweltfaktoren auf Insekten. Die Massenvermehrung der Baumwolleneule *Prodenia littoralis* in Egypten. Ztschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 17.
10. Камшилов М. М., 1934. Генотип как целое. Успехи соврем. биол., т. III.
11. Камшилов М. М., 1932. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий. ДАН, т. XXXIII, № 4.
12. Кашкаров Д. Н., 1938. Основы экологии животных. Медгиз.
13. Кисловский Д., 1928. Из результатов работ международных конгрессов по разведению крупного рогатого скота. Сборник «Племенное дело», Книгосоюз, Москва.
14. Кондырев Л. В., 1928. Причины изменчивости эмбриональных условий существования. Труды Ин-та эксперим. ветеринарии, т. 5.
15. Лысенко Т. Д., 1936. Теоретические основы яровизации. Сельхозгиз.
16. Лысенко Т. Д., 1937. Переделка природы растений. Сельхозгиз.
17. Лысенко Т. Д., 1940. О путях управления растительными организмами. Яровизация, № 3 (30).
18. Лысенко Т. Д., 1940. Новые достижения в управлении природой растений. Под знаменем марксизма, № 10.
19. Лысенко Т. Д., 1940. Что такое мичуринская генетика. Яровизация, № 6 (33).
20. Лозина-Лозинский Л. К., 1937. Холодоустойчивость и анабиоз у гусениц кукурузного мотылька. Зоологич. журн., т. XVI, вып. 4.
21. Ludwig D., 1926. Effects of temperature on the rate of development of the «Jap»beetle (*Popillia japonica*). Anat. Rec., vol. 34.
22. Максимов Н. А., 1913. О вымерзании и холодостойкости растений. Изв. Лесн. ин-та.
23. Малигонов А., 1925. Материалы к построению генетической классификации сельскохозяйственных животных. Труды Кубанского с.-х. ин-та, Краснодар, т. III.
24. Мазинг Р. А., 1938. Повышенная жизнеспособность *Drosophila melanogaster*, гетерозиготных по леталю. ДАН, т. XX, № 2—3.
25. Мазинг Р. А., 1939а. Различная жизнеспособность мух *Drosophila melanogaster*, гетерозиготных по леталю. ДАН, т. XIII, № 8.
26. Мазинг Р. А., 1939б. Анализ жизнеспособности мух *Drosophila melanogaster*, гетерозиготных по леталю, возникшим в природе. ДАН, т. XXV, № 1.
27. Муретов Г., 1934. Физиологические мутации и динамика генного состава популяций. ДАН, т. XXIV, № 5.
28. Parker J. R., 1925. Some effects of temperature and moisture upon the activities of grasshoppers and their relation to grasshopper abundance and control. Trans. 4th Int. Congr. Entom., Ithaca, vol. 2.
29. Туманов И., 1931. Зимостойкость растений. Сельхозгиз.
30. Туманов И., 1937. Обзор новой советской и иностранной литературы по зимостойкости растений. Вестн. с.-х. литературы, № 6—7, 8, 9—10.
31. Туманов И., 1940. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Сельхозгиз.
32. Шифрин Д., 1941. Совпадает ли отбор на максимальное проявление признака с отбором на его доминантность. Журн. общ. биол., т. II, в. I.
33. Шмальгаузен И. И., 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд. Акад. Наук СССР.
34. Uvarov B. P., 1931. Insects and climate. Transactions of the entomological society of London, vol. 79.

ON SELECTION FOR COLD RESISTANCE

By M. M. KAMSHILOV

Institute of Evolutionary Morphology of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow

(Received February 18, 1941)

Summary

In the present paper are described the results of experiments on selection for cold resistance in homogeneous and heterogeneous lines of *Drosophila melanogaster*. Selection for cold resistance is shown to be effective. Its efficiency is connected with heterogeneity of the lines subjected to selection. No direct aftereffect of the temperature (without selection) on resistance could be observed. The data obtained show that high resistance to low temperature is attained on the basis of a heterozygous genotype. The cessation of the treatment causes in cold resistance a decrease in the next generation. The rôle of selection is not only to produce cold resistance, but to keep it at a definite level. The influence of training on cold resistance under conditions of low temperature is shown.

The experiments have shown that along with the increase in cold resistance, a line subjected to selection for cold resistance changes its reaction to short exposures to low temperatures. An increase in viability is observed in the case of slight action of low temperature. In lines where no selection for cold resistance was carried out, no stimulating effect of small dosages was observed. The relation between the stimulating effect of small dosages and selection for cold resistance shows that in the course of selection, instead of being a factor injurious to development, cold becomes a favourable factor.

Two forms of cold resistance are discussed. (1) The relative independence of development from temperature fluctuations in organisms whose developmental cycle does not coincide with the yearly cycle. These organisms are capable of developing both under chilling and without it. (2) Chilling at one or another stage is a developmental condition indispensable for organisms having a yearly cycle of development. As a constant condition of selection, chilling gradually becomes a vital condition of development, as shown by winter cultures.
