

РОЛЬ ФЕНОТИПА В ЭВОЛЮЦИИ

СООБЩЕНИЕ I. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ФОРМА НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

М. М. КАМШИЛОВ

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Ярославская обл., Борок

Проблема

Развитие эволюционной генетики начинается с основополагающей статьи Четверикова [1]. Благодаря работам Дубинина и его сотрудников [2, 3], Баура [4, 5], Берг [6], Добжанского [7], Оленова [8], Харланда [9], Семнера [10], Тимофеева-Ресовского [11] и многих других исследователей вскрыты основные процессы, протекающие в естественных популяциях животных и растений. Одним из самых фундаментальных открытий было обнаружение исключительной наследственной гетерогенности природных популяций, того что Шмальгаузен [12] и Гершензон [13] удачно назвали мобилизационным резервом вида.

На широком фронте исследований генетических процессов в природных популяциях скромное место занимали работы, преследующие цель моделирования некоторых эволюционных явлений в лабораторных экспериментах, проводимые в тридцатых и сороковых годах автором настоящей статьи [14—24]. Поскольку главное внимание уделялось вопросам преобразования нормы реагирования в процессе отбора в зависимости от условий развития, работы велись с линиями мутантов *Drosophila melanogaster*, характеризующимися изменчивостью проявления признаков в разных условиях. В первых же исследованиях обнаружилась большая роль фенотипа и фенотипической изменчивости в ходе преобразования нормы реагирования [15—17]. Уже тогда стало ясным, что без анализа роли фенотипа в отборе невозможно конкретное изучение закономерностей первичной дивергенции нормы реагирования. Так же стало очевидным большое практическое значение разрабатываемых вопросов, поскольку при искусственном отборе селекционер всегда имеет дело не с генотипическими различиями как таковыми, а с их фенотипической формой.

Одновременно с работами автора появились весьма интересные теоретические исследования Кирпичникова [25—27], Лукина [28], Шмальгаузена [29], Гаузе [30, 31], Уоддингтона [32], также посвященные анализу значения в эволюции ненаследственных изменений.

Цель настоящей работы двоякая: напомнить о полузабытых исследованиях и попытаться связать представления, сформулированные более двадцати лет тому назад, с проблемами, волнующими эволюционистов сегодня.

Фенотип и генотип

В 1909 г. вышло первое немецкое издание классического труда одного из основателей генетики — датского физиолога растений Вильгельма Иогансена, в котором были сформулированы понятия фенотип, генотип, ген, ставшие впоследствии основными понятиями учения о наследственности [33]. Под фенотипом понималась совокупность признаков, т. е. то, что проявляется; под генотипом — совокупность наследственных задатков или генов, т. е. то, что наследуется.

В последующих публикациях Иогансен значительно уточнил содержание этих научных терминов. Так, в 1926 г. он писал: «Основа всего развития индивидуума дается, конечно, конституцией обеих гамет, в результате слияния которых возникает организм. Эту конституцию мы обозначаем термином генотип... Генотип, каким он представлен в зиготе, обуславливает все возможности развития особи, возникшей в итоге оплодотворения, и означает, следовательно норму реакции данного организма... Фенотип особи мы определяем как совокупность доступных непосредственному наблюдению или анализу признаков. Описательно он представляется крайне расчлененным, морфологически — как элементы при постройке, физиологически — как отдельные свойства или функции, химически — в виде отдельных составных частей и пр. Но живой организм нужно понимать как целое, как единую систему не только во взрослом состоянии, но и в течение всего развития... Фенотип не просто сумма признаков, он является выражением очень запутанных взаимоотношений... часто

весьма запутанные взаимоотношения генотипа и среды определяют фактические свойства каждого организма, его фенотип» [34, стр. 165—170].

Для суждения о генотипе недостаточно одного гибридологического анализа. Таковой должен быть дополнен данными цитологии и, особенно, экспериментальной эмбриологии. Изучение механизма индивидуального развития, по мнению Иогансена, позволяя анализировать реакции организма на факторы среды, коррелятивные зависимости в развитии тканей, органов, функций, дает возможность судить о норме реагирования, о наследственной специфике отношения к среде, т. е. о генотипе.

Все признаки фенотипа генотипически обусловлены, и, однако, они как таковые ненаследственны, как ненаследственны и фенотипы. Иогансен критикует Сименса [35] за его противопоставление наследственных признаков ненаследственным: «Все принадлежащее к фенотипу, т. е. все свойства вообще, наблюдаемые у организма как таковые, ненаследственны. Они всегда являются выражением прямых или опосредуемых реакций генотипа (идиотипа Сименса) с факторами среды. Термин Сименса «паратип» как бы указывает, что существуют признаки, ничего общего не имеющие с генотипом данного организма, т. е. «чисто фенотипические». Но таких признаков у организма вообще не имеется. Ничто не может быть «чисто фенотипическим», ибо фенотипы являются обязательными реакциями генотипа. Конечно, мы при этом не имеем в виду ампутаций, искусственных протезов, татуировок и прочее. Но, например, особые способы заживления ран, реакции на инфекции, на трансплантации и другие внешние воздействия, конечно, обусловлены прямо или опосредовано генотипом данного организма, например через внутреннюю секрецию» [34, стр. 708]. Говоря коротко, ненаследственное — фенотип — представляет собой форму реализации наследуемого — генотипа — в конкретных условиях жизни. Все признаки генотипически обусловлены, но ненаследственны. Наследуемость и генотипическая обусловленность — разные понятия.

Представление о генотипе и фенотипе, каким оно было сформулировано в 1926 г. Иогансеном, сохранило свое значение и в настоящее время. Пожалуй, можно лишь несколько уточнить содержание понятия «генотип», так как сейчас мы знаем о наследственном строении зигот значительно больше, чем в 1926 г. Для нашей цели, однако, вполне достаточно определить генотип как наследственное, т. е. как специфическое строение зиготы, обуславливающее характер индивидуального развития, как наследуемую информацию о развитии. Индивидуальное развитие, или фенотип, с этой точки зрения представляет собой реализацию наследственной информации, заложенной в зиготе, осуществляющуюся с помощью поглощения вещества, энергии и дополнительной информации, поступающих из внешней среды.

Фенотипическая форма наследственной изменчивости

Из представления о генотипе и фенотипе следует, что существуют три основные категории изменчивости: изменчивость генотипическая, поддерживаемая мутационным процессом; изменчивость модификационная, обусловленная неоднородностью условий развития особей одного генотипа, и, наконец, изменчивость фенотипическая, представляющая собой изменчивость конкретных признаков развивающихся организмов. В фенотипической изменчивости, таким образом, находят свое выражение и разнообразие генотипов и неоднородность условий развития.

Четкость разграничения категорий изменчивости, однако, перестает быть таковой при их конкретном анализе. Генотипическая изменчивость проявляется лишь в форме разнообразия признаков фенотипа. Поэтому она неизбежно отражает закономерности формирования конкретных фенотипов.

Основываясь на работах Моргана [36], Тимофеева-Ресовского [37, 38], Промптова [39], автор настоящей статьи в 1934 г. сформулировал представление о фенотипической форме наследственной изменчивости [14]. У альбиносов выпадает вся гамма изменений окраски, у бескрылых мух невозможно учитывать мутации, затрагивающие форму крыловой пластинки, ее жилкование. Появление новых признаков, таких как возникновение ножки на месте аристы (мутация *aristopedia*) или преобразование галтеров во вторую пару крыльев (мутация *tetraptera*) у дрозофилы, дает возможность проявиться наследственным изменениям, не проявляющимся на фоне «нормальных признаков». Генотипическая изменчивость проявляется по-разному и при изменении условий развития. Так, улучшение условий содержания и кормления крупного рогатого скота, согласно классическим опытам Гаркави позволяет обнаруживать существенные различия в молочной продуктивности коров, дававших в плохих условиях одинаковое количество молока [40]. Более того, коровы, оцененные в одних условиях как средние, в других условиях нередко оказываются высокопродуктивными. В этой же статье [14] было показано, что частота мутирования конкретного локуса к тем или иным аллелям не может не отражать специфики органа, на фоне которого изучается процесс мутирования.

Представление о фенотипической форме наследственной изменчивости получило дальнейшее развитие в работе, посвященной плеiotропной мутации *Minute-Z* [15]. Было установлено, что особенности плеiotропного выражения *Minute-Z* у *Drosophila melanogaster* определяются не некими присущими мутации *Minute-Z* свойствами, а конкретным фенотипом. Исследование привело к выводу: «Что касается специфики проявления гена, будет ли он «действовать» на тот или иной признак, будет ли он полно или неполно проявляться, будет ли он летальным или не летальным, размах и характер его изменчивости, выявленной в фенотипе, не являются присущими ему свойствами, а целиком определяются конкретным ходом индивидуального развития. Изменение конкретного хода индивидуального развития тем или иным способом, изменением ли генотипических соотношений или изменением условий развития, меняя проявления генов, меняет фенотипический характер наследственной изменчивости. Специфика мутационного процесса у разных организмов, обладающих разным типом развития, поэтому двойственна по своей природе. С одной стороны, имеется первичная специфичность, связанная с закономерностями изменчивости половых клеток. С другой стороны, специфичность вторичная, связанная с тем, что первичная специфичность в различных типах развития реализуется по-разному. Можно говорить о действительном мутационном процессе и о его фенотипической реализации» [15, стр. 139].

Если в существенно различных фенотипах наследственная изменчивость проявляется по-разному, в сходных фенотипах она должна обнаруживать черты сходства. Это и имеет место. Открытый Вавиловым закон гомологичных рядов в наследственной изменчивости — очевидное следствие относительного сходства в развитии признаков у представителей близких таксонов [41, 42].

В эволюции органического мира и в практике селекции наследственная изменчивость всегда выступает в своей фенотипической форме. Поэтому эта форма оказывается весьма существенной при определении возможного направления эволюционных преобразований видов и пород.

Отбор в различных условиях проявления признака

Представление о фенотипической форме наследственной изменчивости неизбежно приводит к следующему выводу: отбор, даже по одному и тому же признаку в разных условиях его проявления, должен приводить к существенно различным результатам. Этот теоретический вывод был проверен экспериментально путем отбора на максимальное проявление рецессивной мутации *eyeless* (безглазие) в разных условиях развития [17, 19]. Мутация *eyeless* характеризуется более сильным проявлением при развитии на свежем корме и слабее проявляется на корме, измененном жизнедеятельностью личинок. Отбор при воспитании на свежем корме повысил проявление признака, однако реакция на старый корм при этом не изменилась. Отбор на проявление безглазия при развитии на старом корме не только привел к повышению проявления признака, но и принципиально изменил норму реагирования: проявление безглазия на старом корме стало более высоким, чем на свежем. Ясно, что при отборе на безглазие в условиях старого корма сохранялись не те наследственные особенности, которые сохранялись при отборе на свежем корме. Следовательно, «условия, в которых велся отбор, материализовались в виде особенностей генотипа, в виде специфического характера реакций генотипа на факторы среды» [17, стр. 1010]. Информация о специфичности среды в результате отбора стала частью наследственной информации.

Дарвин подразделил изменчивость на неопределенную и определенную [43]. В соответствии с современными генетическими представлениями неопределенная изменчивость — это главным образом изменчивость генотипическая (изменчивость ДНК), на ее основе происходят стойкие изменения нормы реакции. Определенная изменчивость охватывает класс изменений фенотипа, возникающих в основном под воздействием каких-либо вполне определенных факторов внешней среды. В только что рассмотренном эксперименте определенным является изменение проявления безглазия при переходе от свежего корма к старому. Изменив форму проявления неопределенной генотипической изменчивости, определенное изменение фенотипа изменило ход и соответственно результат отбора. Поэтому определенная изменчивость, придавая фенотипическую специфику изменчивости неопределенной, оказывается в ходе эволюции весьма существенной.

Наследственная изменчивость (изменчивость цистронов ДНК) не идет в направлении отбора. Однако, поскольку отбор изменяет конкретные признаки, он тем самым открывает все новые и новые возможности обнаружения наследственных изменений как раз на фоне изменяющихся признаков. Поэтому фенотипическая форма наследственной изменчивости всегда будет следовать за отбором, изменяющим фенотип. Беляев пишет: «В некоторых исследованиях

получены факты, свидетельствующие о том, что наследственная изменчивость идет в направлении действия отбора. Аналогичные данные получены в исследованиях некоторых выдающихся зоотехников-селекционеров. Основы взаимоотношений направления изменчивости и отбора недостаточно ясны» [44, стр. 48]. Представление о фенотипической форме наследственной изменчивости позволяет понять сущность этой важной закономерности.

Совершенно очевидно практическое значение представления о фенотипической форме наследственной изменчивости. Каждый новый фактор (будь то стимулятор, воздействие каким-либо физическим агентом, новый прием ухода, кормления, тренировки, удобрения), меняя определенным образом признаки и, следовательно, фенотипическую форму неопределенной изменчивости, открывает новые возможности селекции. Достижения физиологов превращаются в базу плодотворной работы селекционеров. При этом, однако, поскольку «ранги племенной ценности животных в разных условиях среды не совпадают... при разных внешних условиях, отбор ведет к формированию разных в племенном отношении групп животных» [44, стр. 49]. И в этом случае специфика среды через отбор неизбежно будет превращаться в специфику нормы реагирования, т. е. будет происходить то же самое, что было нами обнаружено в экспериментах с отбором на проявление безглазия в различных условиях.

Механизм стабилизации признаков

Йогансен обратил внимание на то, что «некоторые признаки более непосредственно, чем другие, выявляют свою генотипическую обусловленность, ибо они всегда появляются, если организм вообще может существовать, в то время как другие признаки появляются только при особых условиях среды» [34, стр. 708]. Из этого иногда делается вывод о разной степени генотипической обусловленности различных признаков. Более того, наблюдая в природе случаи стабилизации признаков, отдельные исследователи приходят к заключению о замене в процессе эволюции ненаследственных изменений аналогичными наследственными. Подобная точка зрения была высказана под именем гипотезы «органической селекции» или «совпадающего отбора» на рубеже прошлого и настоящего веков [45—47]. Под влиянием изменения среды все особи данного вида приспособительно изменяются в определенном направлении. В таком состоянии они «дожидаются» наследственных изменений, совпадающих по внешнему выражению с ранее возникшей ненаследственной модификацией. Постепенно, в итоге совпадающего отбора, ненаследственные изменения заменяются аналогичными, но более стойкими наследственными, происходит фиксация модификаций. «Индивидуальные модификации, или аккомодации,— пишет Болдуин,— дополняют, покрывают и защищают признаки организма и дают возможность организмам выжить до тех пор, пока полезные наследственные вариации не возникнут и не сохранятся естественным отбором» [46, стр. 173].

После работ Йогансена стало очевидным, что признаки фенотипа как таковые не наследуются; наследуется лишь норма реагирования, обусловленная строением зиготы, и прежде всего структурой ДНК. С этой точки зрения гипотеза совпадающего отбора, постулирующая «замену» ненаследственных изменений аналогичными наследственными, оказывается беспочвенной. Многосторонние изменения, каковыми являются изменения нормы реагирования, не могут быть аналогичными изменениям одного или нескольких признаков, частному проявлению нормы реакции. В эволюции происходят или изменения в пределах нормы реагирования, или замена одной нормы реагирования другой нормой реагирования, а никак не замена признака нормой реагирования. Нельзя не согласиться с Добжанским, когда он пишет следующее: «Предполагать, что географические расы были первоначально модификациями, которые последовательно фиксировались наследственностью, противоречит всей сумме наших знаний, точно так же, как было бы абсурдным предполагать, что мутации являются фенотипами, которые сделались наследственными» [7, стр. 210].

Организмы характеризуются двумя категориями признаков: признаками относительно постоянными в изменчивых условиях среды и признаками изменчивыми. Постоянство некоторых признаков, их относительная независимость от колебаний внешних факторов определяется, однако, не степенью генотипической обусловленности, так как все признаки генотипически обусловлены, а самой приспособительной ценностью постоянства. Организму, скажем, нужен глаз, чтобы видеть. Его приспособительное значение не меняется при изменении условий развития. Поэтому он и будет развиваться как признак с большим пороговым эффектом и в силу этого мало зависимый от колебания внешних факторов. Стабилизация признака достигается в итоге формирования в онтогенезе сложных коррелятивных зависимостей, удерживающих его развитие в определен-

ных рамках [12, 18, 24, 48, 49]; происходит относительная автономизация в развитии отдельных органов, «адаптация требует не только интеграции связанных между собой действий, но и независимости действий, не имеющих отношения друг к другу» [50, стр. 231]. Коррелятивные связи, обеспечивающие относительную автономность в развитии отдельных признаков, пороговый эффект, выражающийся в постоянстве формообразования, препятствуют обнаружению большого числа наследственных изменений, разрушающих признак. Нормальный глаз у дрозофилы является органом весьма постоянным. Температура, качество корма, влажность практически не влияют на его размеры. Но вот произошла мутация *eyeless*. Автономность в развитии глаза утрачивается. Качество корма, температура, влажность и различные другие условия теперь оказывают влияние на формирование глаз. Многие мутации (например, *Beaded*, изменяющая форму крыловой пластинки и не затрагивающая развитие нормального глаза) влияют на развитие глаза при мутации *eyeless* [22, 51]. Однако отбор на постоянство проявления *eyeless* в варьирующих условиях среды очень быстро приводит к стабилизации в развитии и глаза *eyeless*. Выражение мутации становится независимым от колебаний внешних факторов [22, 24]. «Константность признака возникла в изменчивых условиях развития в результате деятельности отбора, предъявляющего к организму одинаковые требования, вопреки изменчивым условиям развития» [24, стр. 352]. Стабилизация признака по отношению к колебанию внешних факторов, как и следовало ожидать, стабилизировала его и по отношению к наследственным изменениям. Это выражается в падении эффективности отбора, с одной стороны, и в доминировании подобранного состояния над неподобраным, с другой [18, 22].

Относительная автономность в развитии важных органов, черты дискретности в онтогенезе, на которые одним из первых указал Малиновский [52] и которые неизбежно вытекают из кибернетической концепции адаптации [50], создают возможность дивергенции норм реагирования при сохранении постоянства морфологического выражения признака. Нормальные глаза у дрозофилы могут развиваться и на основе нормального генотипа и на основе генотипа *eyeless*. Размер глаз дрозофилы из различных географических районов весьма сходен. Стоит, однако, ввести в генотип дрозофил разного происхождения четвертую хромосому с мутацией *eyeless*, как обнаруживаются существенные различия в формировании глаз. Шварц с соавторами сравнивали южную и северную популяции остромордой лягушки [53]. По важнейшему таксономическому признаку — относительной длине головы — взрослые особи сравниваемых популяций не различались. Однако они различались особенностями роста головы. Налицо дивергенция генотипов, дивергенция хода развития признаков при сохранении постоянства конечного выражения. Эта так называемая «охрана нормального фенотипа» — результат стабилизирующей функции естественного отбора [12].

Стабильность признаков, являясь следствием коррелятивных связей, в известной степени изолирующих стабильные признаки от влияния других формообразовательных механизмов, конечно, генотипически обусловлена. Поэтому отбором неопределенных изменений можно не только синтезировать новые коррелятивные связи, но и разрывать старые.

Нами была обнаружена связь между плодовитостью самок и процентом проявления безглазия в линии *eyeless*. Наиболее безглазые самки оказались наименее плодовитыми. Эта связь, однако, в процессе отбора сравнительно легко разрывается, что и было осуществлено в одном из опытов [24].

Перестройка корреляций, стабилизированных естественным отбором, в ряде случаев может встретиться с серьезными трудностями. Стабильный признак устойчив, и на его фоне наследственные вариации не обнаруживаются. Часто, однако, такой признак оказывается связанным с другим, более лабильным, например с какой-либо особенностью поведения. В этом случае отбор по лабильному признаку будет постепенно выводить и стабильный признак из-под охраны коррелятивного механизма, что в конце концов сделает возможным проявление наследственных различий и на его фоне. Этот метод с большим успехом используют в селекции пушных зверей [48, 49].

Возникновение новых признаков

Основатель мутационной теории Де Фриз полагал, что каждая мутация ведет к возникновению нового признака и эволюция представляет собой накопление мутаций [54]. В действительности все обстоит значительно сложнее. Мутации лишь поддерживают наследственную гетерогенность эволюирующей группы. Мутационный процесс в основном сводится к изменениям в цистронах, которые сами по себе не связаны непосредственно с признаками развивающегося организма. Эволюционную значимость мутации приобретают только изменяя те или иные признаки фенотипа, т. е. в своей фенотипической

форме. Поэтому, изменяя фенотип, можно изменить и роль генов в дифференциации признаков.

Личинки *Drosophila melanogaster* плохо переносят низкие температуры. После суточного воздействия температурой 0°С на четырехдневные личинки выживает менее трети особей (28,1%). 15 поколений отбора на холодоустойчивость привели к 100%-ной выживаемости. После 30 поколений отбора личинок на холодоустойчивость двухчасовое воздействие нулевой температурой превратилось в фактор, стимулирующий развитие [23]. Таким образом, отбор на холодоустойчивость изменил отношение к холоду. Фактор явно вредный постепенно начал становиться безразличным, а его слабые дозы превратились в стимуляторы развития. Перед нами процесс превращения вредного фактора в фактор нормального развития, моделирование широко распространенного явления озимости.

Новый признак возник не как мутация, а как ответ генотипов гетерогенной в наследственном отношении популяции на новый фактор среды. В наследственно гетерогенной популяции всегда найдутся генотипы, по-разному проявляющиеся на фоне каждого нового признака. Все разнообразие генотипов неизбежно разбивается на три категории: нейтральные, усиливающие и ослабляющие признак. На основе этой первоначально малоспецифической дифференциации постепенно создаются специфические взаимоотношения между организмом и новым фактором среды. Из элементов шума, каковым по отношению к признакам фенотипа является наследственная гетерогенность, под влиянием отбора постепенно, шаг за шагом, создаются новые определенные реакции, новые приспособительные признаки, происходит обогащение информационного содержания организмов; условия развития постепенно как бы кристаллизуются в содержании генотипа, определяя его новую норму реагирования. «Сложное событие,— пишет Эшби, (а возникновение нового приспособления принадлежит к категории сложных событий¹), невозможное в том случае, если входящие в него элементарные события должны совершаться одновременно (путем одной мутации¹), легко может произойти, если они могут наступать последовательно или независимо друг от друга [50, стр. 226].

Многообразие фенотипических признаков создает предпосылки к многообразию путей генотипической дивергенции.

Пороговые реакции и топография выражения наследственной изменчивости

Онтогенез со своими пороговыми реакциями выступает как своеобразный распределительный механизм, направляющий неопределенную наследственную изменчивость в определенные русла. Каждое наследственное изменение в потенции затрагивает все признаки организма. Однако в силу специфичности фенотипа как системы пороговых реакций различные наследственные изменения выражаются по-разному и касаются изменения различных признаков. В итоге — принципиальная возможность эволюционного преобразования всех признаков, с одной стороны, и специфичность выражения каждой отдельной мутации, с другой. Уоддингтон говорит о канализации хода индивидуального развития [32]. Действительно, каждое наследственное изменение, по существу являясь всесторонним изменением, затрагивающим все клетки организма, по форме выражения строго канализовано и выражается в сравнительно незначительном изменении признаков. Малиновский назвал это корпускулярностью в развитии [52]. Пороговые реакции оказываются фактором, направляющим поток наследственной изменчивости в определенное русло. Разрушение порогов позволяет обнаружить плейотропный эффект большинства мутаций (если не всех) и теснейшие взаимозависимости в развитии признаков, как это, скажем, выявилось при введении крыловой мутации *Beadex* в генотип *eyeless* [22, 51]. Высокие пороги благоприятствуют накоплению субпороговых мутаций, не изменяющих выражение нормальных признаков, но проявляющихся при снижении порогов.

Таким образом, специфичность онтогенеза, возникающая на основе наследственной специфичности, определяет своеобразную топографию выражения наследственной изменчивости. Все части организма могут претерпевать существенные и относительно автономные изменения. Наследственное изменение часто обнаруживает не только строгую локализацию, но и проявляется лишь у одного пола и только в определенном возрасте. Оно выражается в изменении морфологического признака, в физиологии, в особенностях поведения. В серии исследований ступенчатого аллеломорфизма у дрозофилы было показано, что различные аллели локуса *scute* обуславливают редукцию различных групп щетинок [55—57]. Следовательно, даже аллели одного и того же локуса в ходе онтогенеза оказываются канализованными; их выражение имеет характерную топографию. Онтогенез выступает как чувствительная система, реагирующая строго локальной изменчивостью на изменчивость каждого локуса.

¹ Примечание автора.

Относительная дискретность формообразовательных механизмов онтогенеза, выражающаяся в пороговых реакциях, обеспечивает возможность их независимой перестройки в ходе эволюции. Северцев говорит о мозаичности филогенетического развития организма следующее: «...Одновременно и равномерно изменяются не все части организма, но лишь те его эктосоматические части, которые находятся в функциональных соотношениях с изменениями, происходящими в окружающей среде в данный период времени... отдельные эктосоматические признаки часто развиваются независимо друг от друга» [58, стр. 264]. При этом формообразовательные механизмы и реакции, сохраняющие адаптивное значение в новых условиях или индифферентные к перемене условий, перестраиваться не будут.

При изменении условий некоторые определенные изменения фенотипа, будучи в принципе обратимыми, в силу необратимого изменения условий могут стать необратимыми фактически. Примеров подобных изменений (их обычно неправильно называют «изменения, не закрепленные наследственностью») очень много [28, 59]. В частности, было обнаружено, что достаточно четкие различия по длине хвоста между северными и южными формами полевок экономок оказались ненаследственными [53].

Таким образом, двойственная природа фенотипа как формы реализации генотипа в определенных условиях открывает два возможных пути необратимого изменения признаков при изменении условий: 1) необратимые изменения признаков в результате изменения генотипа, т. е. нормы реагирования и 2) необратимые изменения признаков как следствие необратимых изменений среды, иначе говоря, изменение признаков в пределах той же нормы реагирования. Первым путем будут изменяться признаки, адаптивное значение которых при изменении условий изменяется, вторым — признаки, сохраняющие адаптивное значение в новой среде или относительно индифферентные. Перестраиваться при этом на основе неопределенной изменчивости будут механизмы развития других признаков, которые приобрели адаптивное значение в новой среде. Отсюда ясно, что можно говорить о двух путях необратимого изменения признаков при изменении условий и нельзя говорить о двух путях необратимого изменения целых организмов. Гетерогенные в наследственном отношении популяции на любое изменение среды всегда будут реагировать наследственной дифференциацией. Это продемонстрировано в наших экспериментах с отбором, это показано Шварцем, обнаружившим генотипические изменения популяций от сезона к сезону и с возрастом [60].

Экологическая дифференциация невозможна без дифференциации генотипической.

Поступила в редакцию
15 ноября 1966 г.

Литература

1. С. С. Четвериков. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Ж. эксперим. биол., 2, вып. 1, 3, 1926.
2. Н. П. Дубинин и др. Экспериментальный анализ экогенотипов. Биол. ж., 3, 1934.
3. Н. П. Дубинин. Дарвинизм и генетика популяций. Успехи соврем. биол., 13, № 2, 1940.
4. E. Baur. Die Bedeutung der Mutationen für das Evolutionsproblem. Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 37, 107, 1925.
5. E. Baur. Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Anthirrinum*. Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 63, 1932.
6. Р. Л. Берг. Генетический анализ двух природных популяций. Ж. общ. биол., 2, № 1, 1941.
7. Th. Dobzhansky. Genetics and origin of species. New York, 1941.
8. Ю. М. Оленов, И. С. Хармац. Трансформация нормального генотипа в природных популяциях. Докл. АН СССР, 24, № 5, 1939.
9. С. К. Харланд. Генетическая концепция вида. Успехи соврем. биол., 6, вып. 3, 1937.
10. F. B. Sumner. Genetic, distribution and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*). Bibliogr. Genetica, 9, 1, 1932.
11. N. W. Timofeeff-Ressovsky. Mutation and geographical variation in: J. Huxley. The new systematics. Oxford, 1940.
12. И. И. Шмальгаузен. Факторы эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1946.
13. С. М. Гершензон. Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости. Ж. общ. биол., 2, № 3, 395, 1941.
14. М. М. Камшилов. Генотип как целое. Успехи соврем. биол., 3, вып. 2, 181, 1934.
15. М. М. Камшилов. Является ли плеiotропия свойством гена? Биол. ж., 4, № 1, 113, 1935.

16. М. М. Камшилов. О фенотипической изменчивости в биотипах и популяциях. Биол. ж., 4, № 2, 385, 1935.
17. М. М. Камшилов. Отбор в различных условиях проявления признака. Биол. ж., 4, № 6, 1005, 1935.
18. М. М. Камшилов. Доминирование и отбор. Докл. АН СССР, 22, № 6, 360, 1939.
19. М. М. Камшилов. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий. Докл. АН СССР, 23, № 4, 361, 1939.
20. М. М. Камшилов. Проявление признака и изменчивость. Эффект порога проявления. Докл. АН СССР, 24, № 2, 605, 1940.
21. М. М. Камшилов. Изменчивость и проявление. Проблема нормального фенотипа. Докл. АН СССР, 29, № 3, 239, 1940.
22. М. М. Камшилов. Корреляция и отбор. Ж. общ. биол., 2, № 1, 109, 1941.
23. М. М. Камшилов. К вопросу об отборе на холодоустойчивость. Ж. общ. биол., 2, № 2, 211, 1941.
24. М. М. Камшилов. Отбор — фактор усложнения организации. Изв. АН СССР. Сер. биол., № 3, 349, 1948.
25. В. С. Кирпичников. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора. Биол. ж., 4, вып. 5, 775, 1935.
26. В. С. Кирпичников. Значение приспособительных модификаций в эволюции. Ж. общ. биол., 1, № 1, 121, 1940.
27. В. С. Кирпичников. О гипотезах наследственного закрепления модификаций. Успехи соврем. биол., 18, вып. 2, 914, 1944.
28. Е. И. Лукин. Дарвинизм и географические закономерности в изменчивости признаков. М., Изд-во АН СССР, 1940.
29. И. И. Шмальгаузен. Пути и закономерности эволюционного процесса. М., Изд-во АН СССР, 1939.
30. Г. Ф. Гаузе. Исследование по естественному отбору у простейших. Зоол. ж., 18, вып. 4, 557, 1939.
31. Г. Ф. Гаузе. Проблема стабилизирующего отбора. Ж. общ. биол., 2, № 2, 163, 1941.
32. К. Х. Уоддингтон. Канализация развития и наследование приобретенных признаков. Успехи соврем. биол., 18, вып. 3, 393, 1944.
33. W. Johansen. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 1 Auflage. Jena, 1909.
34. W. Johansen. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 3 Auflage, Jena, 1926.
35. G. Siemens. Konstitutions- und Vererbungspathologie. Berlin, 1921.
36. T. G. Morgan. Variability of eyeless. Carn. Inst. of Washington Pull., № 399, 1929.
37. Н. В. Тимофеев-Ресовский. О фенотипическом проявлении генотипа. Ж. эксперим. биол., 1, вып. 3—4, 93, 1925.
38. Н. В. Тимофеев-Ресовский. О фенотипической реализации гена *Venae transversae incompletae* у *D. funebris*. Ж. эксперим. биол., 4, вып. 3—4, 199, 1928.
39. А. Н. Промптов. Плейотропная геновариация *Polymorpha* у *D. funebris*. Ж. эксперим. биол., 5, вып. 3—4, 1929.
40. О. Гаркави. Основы селекции в молочном скотоводстве. Сб. Племенное дело. М., Сельхозгиз, 1928.
41. Н. И. Вавилов. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Тр. III. Всерос. съезда селекц., Саратов, 1926.
42. Н. И. Вавилов. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М., Сельхозгиз, 1935.
43. Ч. Дарвин. Происхождение видов, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
44. Д. К. Беляев. О генотипических принципах в селекции животных. Материалы и рекомендации Всесоюзной конференции по улучшению племенного дела в животноводстве. М., «Колос», 1966.
45. L. Morgan. Habit and instinct. London, 1896.
46. J. M. Baldwin. Development and evolution. New York, 1902.
47. J. Huxley. Evolution, the modern synthesis. London, 1942.
48. Д. К. Беляев. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значение для теории эволюции и селекции животных. Изв. СО АН СССР, № 10, 111, 1962.
49. Д. К. Беляев, Л. Н. Трут. Поведение и воспроизводительная функция животных. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 69, 1964.
50. У. П. Эшби. Конструкция мозга. М., Изд-во иностр. лит., 1962.
51. Д. М. Шифрин. Совпадает ли отбор на максимальное проявление признака с отбором на его доминантность. Ж. общ. биол., 2, № 1, 129, 1941.
52. А. А. Малиновский. Роль генетических и фенотипических явлений в эволюции вида. I. Плейотропия. Изв. АН СССР. Сер. биол., № 4, 575, 1939.
53. С. С. Шварц, Л. Н. Добрянский, Л. Я. Топоркова. Динамическая характеристика морфофизиологических особенностей животных. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 70, 5, 1965.

54. H. De - Vries. Die Mutationstheorie. Leipzig, 1901.
55. Н. П. Дубинин. Исследование ступенчатого аллеломорфизма у *Drosophila melanogaster*. Ж. эксперим. биол., 5, № 2, 53, 1929.
56. А. С. Серебровский. Проблема гена. Под знаменем марксизма, № 9—10, 215, 1928.
57. А. С. Серебровский. Исследование ступенчатого аллеломорфизма *Drosophila melanogaster*. Ж. эксперим. биол., 4, вып. 2, 61, 1930.
58. А. Н. Северцов. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
59. G. Turesson. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 3, № 3, 211, 1922.
60. С. С. Шварц. Возрастная структура популяций животных и проблема микро-эволюции. Зоол. ж., 44, вып. 10, 1443, 1965.

THE SIGNIFICANCE OF PHENOTYPE IN THE EVOLUTION

I. PHENOTYPICAL FORM OF HEREDITARY VARIATION

M. M. KAMSHILOV

*Biological Institute for Inland Waters Research,
Academy of Sciences of the USSR, Borok, Nekouz District,
Yaroslavl Region*

Summary

1. The specificity of hereditary variation is of dual nature: it comprises the primary specificity, dependent on the variability of DNA cistrons, and the secondary specificity, resulting from the different character of realization of the primary specificity in different phenotypes. Both in the evolution of organisms and in the breeding practice the hereditary variation is always manifested in its phenotypic form.

2. The selection, even involving but a single character, under different conditions of its manifestation leads to significantly different results. The conditions, under which the selection proceeds, are materialized in the specific responses of the genotype to the environmental factors.

3. The hereditary variation, as the variation of DNA cistrons, does not follow the direction of selection; on the contrary, the phenotypical form of hereditary variation always follows the selection affecting the phenotype.

Any new factor (whether it be a stimulating agent, a physical or a chemical agent of some kind, a new method of rearing or nutrition, training, fertilizers etc.) changes the characters of the organism and, consequently, the phenotypic form of hereditary variation, thus affording new possibilities for selection. The progress in physiology provides the basis for the fruitful work of breeders.

4. The constancy of some phenotypical characters, their relative independence on the variable environmental factors, is determined not by the degree of the dependence on the genotype, since all the characters of the organism are genotypically determined, but on the adaptive value of constancy. The divergence of genotypes and the divergence of developmental pathways of different organs can take place in the course of the evolution, the constancy of the ultimate manifestation, nevertheless, being persistent.

5. As a rule, new characters are not initiated by means of drastic mutations; they appear as the response of a genotypically heterogeneous population to some new environmental factor. On the basis of but slightly specific relationships, as the result of selection, there gradually develop highly specific relationships.

6. The relative mutual independence of developmental mechanisms affords the possibility of their relatively independent transformation in the course of evolution.

7. An ecological differentiation is impossible without a genotypical differentiation.