

ПОЛУЧЕНИЕ НАСЛЕДСТВЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ У ТЛЕЙ ПРИ ПЕРЕМЕНЕ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ

Г. В. САМОХВАЛОВА

Биолого-почвенный институт Московского государственного университета
им. Ломоносова

Одним из центральных вопросов биологии был и остается вопрос о наследовании признаков и свойств, приобретаемых животными и растениями в процессе их жизни под влиянием изменившихся условий.

Правильное решение этого вопроса тормозилось господствовавшим в последнее пятидесятилетие среди биологов вейсманизмом-морганизмом, проводившим непреходимую грань между изменчивостью наследственной и ненаследственной. При этом возникновение наследственной изменчивости рассматривалось как автогенетический процесс, идущий в силу внутренних, имманентных свойств «наследственного вещества». Таким образом, неодарвинизм свел естественный отбор к роли механического агента, сортирующего и комбинирующего случайно возникающие мутации.

Проблема «наследования приобретенных признаков» среди других проблем биологической науки нашла решение в мичуринском учении.

Мичуринская биология неоспоримыми фактами утверждает, что «наследование свойств, приобретаемых растениями и животными в процессе их развития, возможно и необходимо» (Лысенко, 1948, стр. 15). Тем самым впервые в биологической науке внесена полная ясность в отношении наследственной и ненаследственной изменчивости: всякое новообразование свойств и особенностей живых форм является результатом влияния условий жизни на развивающийся организм. В то же время далеко не всякое изменение родительских организмов становится особенностью их потомков, т. е. становится в этом смысле «наследственным» изменением. Мичуринское учение показало, что изменение какого-либо органа, ткани, вызванное условиями развития организма, в той степени оказывается «наследственным», в какой оно влияет на процессы обмена веществ организма в целом и, в частности, на процессы обмена веществ тех воспроизводительных клеток, из которых начинает свое развитие новое поколение.

Целью настоящей работы было изучение наследования изменений, возникающих у *Neomyzus circumflexus* при перемене их пищевого режима путем пересадки на разные кормовые растения.

N. circumflexus — растительноядный вредитель из группы высших тлей (сем. Aphididae), описание которого впервые дано Бактоном (Bucton) в 1876 г. Его отличительным видовым признаком является наличие черного рисунка на спине в виде подковы с пятью парами дополнительных пятен, откуда этот вид и получил свое название.

N. circumflexus относится к числу немногих видов тлей трибы Aphidea с неполным циклом размножения (анолоциклических), которые размножаются только партеногенетически. Указанный вид тлей приспособился к комнатным и оранжерейным растениям и вместе с ними получил широкое распространение в Европе и Америке. Для него характерна также резко выраженная многоядность (полифагия), свойственная толь-

ко немногим видам тлей, именно имеющим неполный цикл размножения (Мордвилко, 1914, 1929; Смирнов и Келейникова, 1950).

Для решения поставленного в настоящем исследовании вопроса взятый объект представляет ряд преимуществ: наличие партеногенетического размножения, при котором развитие нового организма происходит из неоплодотворенной половой клетки, исключает возможность объяснения полученных изменений комбинаторикой при скрещивании. Быстрота размножения тлей (10—12 дней между поколениями) дает возможность получить ряд поколений в течение относительно небольшого срока. И наконец, полифагия позволяет изменять пищевой режим насекомых при пересадке их на новое кормовое растение и изучать влияние измененного режима питания в ряде поколений на их наследственность.

В недавно вышедшей из этой же лаборатории работе Смирнова и Келейниковой (1950), сделанной на том же объекте, основное внимание было уделено проблеме жизненности. В данной работе, как мы уже отмечали, преследовалась цель выяснить наследственную закрепляемость новых свойств (изменение плодовитости и формы рисунка) при длительном воздействии на насекомых различных условий питания.

МЕТОДИКА РАБОТЫ¹

При проведении исследования тли содержались на различных видах травянистых растений. Использовались преимущественно огородные растения с тем, чтобы одновременно провести испытание их на устойчивость по отношению к названному вредителю.

Предварительно была изучена размножаемость *N. circumflexus*, с доведением до состояния имаго первого поколения, на 30 видах растений, относящихся к 13 разным семействам (табл. 1).

Как показывает табл. 1, несмотря на полифагию, взятый вид тлей обладает различной приспособляемостью к питанию на разных видах растений. Наиболее благоприятными видами растений для развития *N. circumflexus* оказались: картофель, вика, горох. На большинстве остальных видов хотя тли и выживают, но имеют пониженную плодовитость и меньшие размеры тела.

На некоторых из испытанных нами видов растений *N. circumflexus* существовать не может. Сюда относятся: лук, горчица желтая и черная, редиска и, что особенно интересно, фасоль и кукуруза. Причина гибели тлей на растениях лука, горчицы, редиски, очевидно, связана с наличием в их тканях большого количества специфических ароматических веществ, неблагоприятных для развития вредителя. Что касается кукурузы и фасоли, то вопрос должен быть изучен особо. Повидимому, здесь играет роль анатомическое строение данных растений: мелкоклеточность и толщина их клеточных оболочек. Интересно отметить, что на указанных растениях, по нашим наблюдениям, не может существовать и другой представитель сем. Aphididae — *Macrosiphum solanifoliae*.

Растения, на которых содержались тли, выращивались в обыкновенных цветочных вазонах (высотой в 10 см). Земля перед каждой посадкой растений менялась. Семена проращивались на фильтровальной бумаге в чашках Петри и на второй день после прорастания высаживались в вазоны.

Для изоляции насекомых растения вначале покрывались стеклянными стаканчиками, а затем, по мере роста растений, — стеклянными банками, затянутыми марлей.

¹ Пользуюсь случаем выразить благодарность руководителю данной работы Е. С. Смирнову за ценные советы и указания в проведении настоящего исследования.

Таблица 1

Жизнеспособность и плодовитость *Neomyzus circumflexus*
на различных видах растений

Семейства	Виды растений	Способность <i>N. circumflexus</i> к размножению и достижение потомством стадии имаго *
Мотыльковые (Papilionaceae)	Горох (<i>Pisum sativum</i>)	++
	Вика (<i>Vicia sativa</i> L.)	++
	Лупин (<i>Lupinus luteus</i>)	+
	Фасоль (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	—
Пасленовые (Solanaceae)	Картофель (<i>Solanum tuberosum</i>)	++
	Перец (<i>Capsicum annuum</i> L.)	+
Гречишные (Polygonaceae)	Гречиха (<i>Fagopyrum esculentum</i>)	+
	Горчица черная (<i>Sinapis nigra</i> L.)	—
	Горчица желтая (<i>Sinapis juncea</i> L.)	—
	Редиска (<i>Raphanus sativus minor</i> L.)	—
Лилейные (Liliaceae)	Лук (<i>Allium cepa</i> L.)	—
Льновые (Linaceae)	Лен (<i>Linum usitatissimum</i>)	+
Зонтичные (Umbelliferae)	Морковь (<i>Daucus carota</i> L.)	+
	Укроп (<i>Anethum graveolens</i> L.)	+
	Тмин (<i>Carum carvi</i> L.)	+
	Кориандр (<i>Coriandrum sativum</i> L.)	+
Тыквенные (Cucurbitaceae)	Огурец (<i>Cucumis sativus</i> L.)	+
Лебедовые (Chenopodiaceae)	Шпинат (<i>Spinacia oleracea</i>)	+
Злаки (Gramineae)	Пшеница (<i>Triticum vulgare</i> Vill.)	+
	Рожь (<i>Secale cereale</i> L.)	+
	Ячмень (<i>Hordeum vulgare</i> L.)	+
	Овес (<i>Avena sativa</i> L.)	+
	Просо (<i>Panicum miliaceum</i>)	+
	Кукуруза (<i>Zea Mays</i>)	—
	Подсолнух (<i>Helianthus annuus</i> L.)	+
Сложноцветные (Compositae)	Салат (<i>Lactuca sativa</i> L.)	+
	Одуванчик (<i>Taraxacum officinale</i>)	+
	Цинерария (<i>Senecio cruentus</i>)	+
	Гортензия (<i>Hydrangea hortensia</i>)	+
Камнеломковые (Saxifragaceae)	Примула (<i>Primula officinalis</i>)	+
Первоцветные (Primulaceae)		

* ++ высокая степень плодовитости (от двух потомков в сутки и выше), + плодовитость ниже двух потомков в сутки, — плохое состояние и гибель тлей на данном растении.

Изучение темпа размножения и состояния тлей на разных растениях показало, что в большинстве случаев в связи с ростом и старением растений плодовитость насекомых падает. Исключением являются немногие виды растений (в частности вика), на которых тли чувствуют себя одинаково хорошо в течение длительного времени. Поэтому плодовитость тлей изучалась только на молодых растениях.

В вазон сажалось четыре растения, каждое из которых покрывалось отдельным стаканчиком. На каждое растение одновременно высаживалось по две (на горох и вику) или три-четыре (на перец и гречиху) взрослые особи. Количество самок, посаженных на одно растение, зависело от скорости их размножения. Плодовитость тлей определялась по интенсивности их размножения в первые дни после достижения стадии имаго, которую легко отличить у данного вида по наличию черного рисунка, образующегося вскоре после последней линьки.

Для получения следующего поколения потомки оставались из расчета пять штук на каждом растении — всего 20 особей на каждый вазон, остальные насекомые уничтожались. Это делалось с целью вырав-

нивания условий выращивания каждого поколения и возможности учета смертности отдельных особей.

Необходимо отметить, что выживаемость потомства и взрослых тлей на растениях вики, гороха, гречихи и перца оказалась фактически одинаковой. Случаев избирательной гибели насекомых не наблюдалось. Следовательно, вопрос о различной приспособляемости насекомых к питанию на разных видах растений, как следствие различной выживаемости отдельных особей, в данных опытах отпадает.

После отделения взрослых материнских особей стаканчики снимались и растения покрывались общей банкой. Вазон в таком виде этикетировался с указанием номера поколения и даты рождения, а потомство оставлялось для подрастания на 8—10 дней, до наступления половой зрелости.

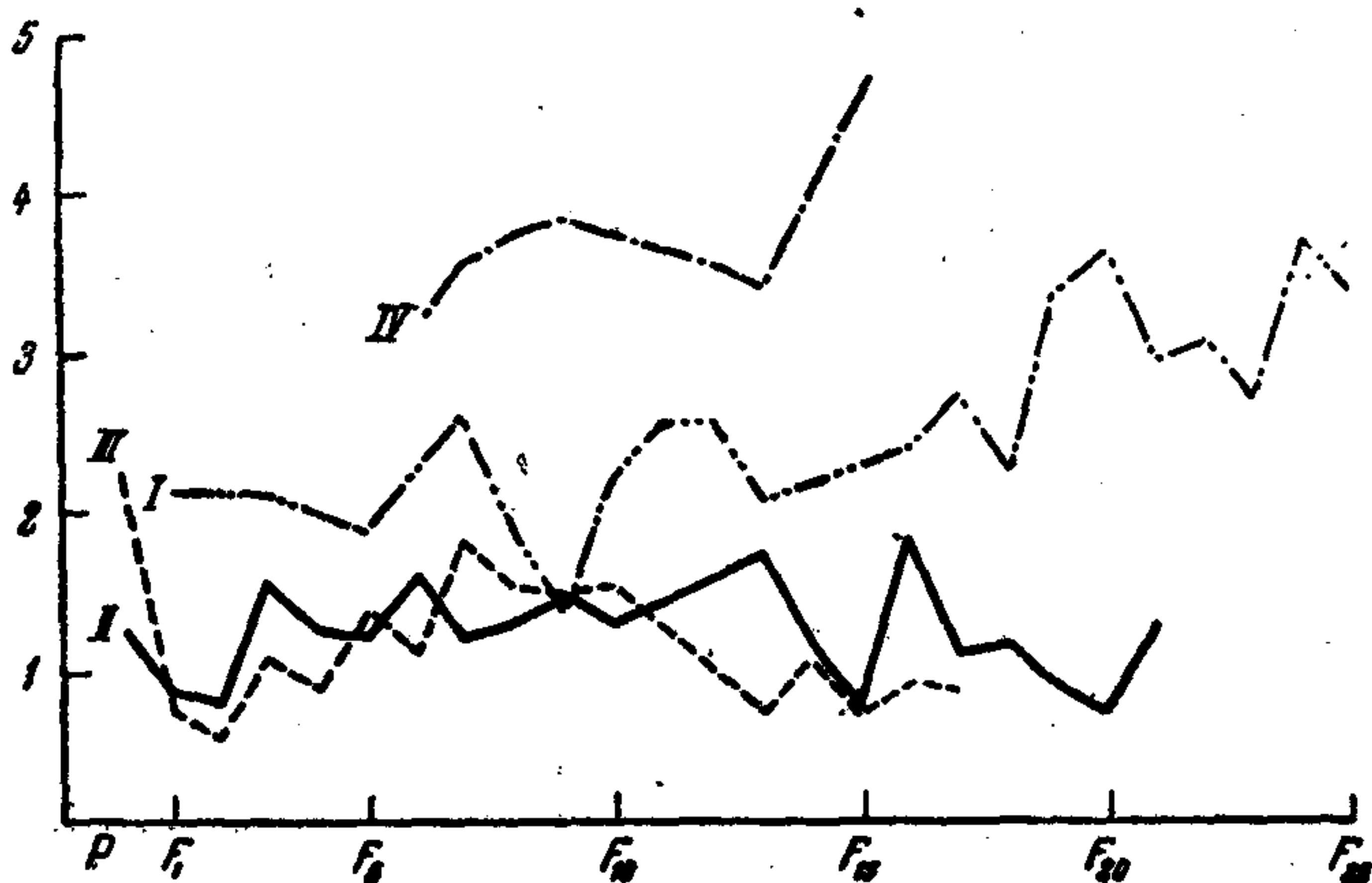


Рис. 1. Среднесуточная плодовитость *N. circumflexus* на различных растениях: I — на горохе, II — на гречихе, III — на перце, IV — на картофеле. По горизонтальной оси — номера поколений; по вертикальной — среднесуточная плодовитость каждого поколения

Обычно для получения каждого поколения мы брали не менее двух вазонов, но в ряде случаев три и четыре.

Примененный метод разведения тлей гарантировал от возможности смешения поколений, так как взрослые особи находились только сутки — двое суток на растении вместе с потомками, после чего отсаживались и таким образом изолировалось новое поколение. По прошествии 8—10 дней мы располагали потомством одного возраста (рожденным в один день) в количестве от 40 до 80 штук.

Для определения плодовитости тлей ежедневно производился подсчет рожденного потомства. Тли, рожденные за сутки, уничтожались (снимались мокрой кисточкой). Для каждой группы, как правило, просчитывалось потомство от 16 самок в течение 4 дней, а в ряде опытов — от 24—32 самок в течение 10 дней. При этом для каждого поколения в среднем просчитывалось 300—400 потомков.

Плодовитость самок разных поколений сравнивалась по среднесуточной плодовитости одной самки каждой группы, которая вычислялась исходя из общего количества потомства, количества самок в группе и продолжительности наблюдений в днях. В опытах было установлено, что на картофеле плодовитость самок выражалась тремя-пятью потомками в сутки, на горохе — от двух до трех, на перце и гречихе — около одного (рис. 1).

Чтобы исключить влияние температурных колебаний и иметь сравнимый материал по поколениям, ряд опытов был проведен строго синхрон-

но и в некоторых случаях при окончательной обработке данных, по совету Е. С. Смирнова, среднесуточная плодовитость на различных растениях относилась к таковой на горохе, которая была принята за 100. Культура на горохе велась непрерывно в течение полутора лет и служила как бы контролем к культурам на других растениях.

При изучении наследования рисунка у *N. circumflexus* нами проводилась зарисовка под микроскопом при помощи рисовального аппарата 10 особей каждого поколения при одном и том же увеличении (ок. 4, объектив 10X) для всех культур. В ряде случаев дополнительно просматривалось от 20 до 60 особей каждого поколения. Всего было зарисовано более 600 особей.

Последовательность поколений *N. circumflexus* на разных растениях обозначалась первыми буквами родового названия кормового растения и индексом, соответствующим числу поколений, воспитанных на данном растении. При перемещении насекомого на новое растение прибавлялась соответственно новая буква с указанием количества поколений, прошедших данной культурой на этом растении: например, $P_{29} F_6 P_1$ означает, что насекомые в течение 29 поколений воспитывались на горохе, затем шесть поколений на гречихе и снова одно поколение на горохе.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПЛОДОВИТОСТИ У *NEOMYZUS CIRCUMFLEXUS*

Работа по изучению наследования плодовитости у *N. circumflexus* была начата в январе 1949 г. Все опыты с данным видом были проведены с потомством от одной исходной особи № 1, рожденной на горохе.

Четыре потомка особи № 1, выросшие на горохе, были распределены 1 февраля 1949 г. между четырьмя видами растений: горох (*Pisum sativum*), красный перец (*Capsicum annuum* L.), гречиха *Fagopyrum esculentum*) и редиска (*Raphanus sativus minor* L.).

В дальнейшем потомство от этих особей содержалось на указанных видах растений, кроме редиски, в течение многих поколений. На редиске исходные тли очень плохо размножались, а их потомство, не достигнув половой зрелости, погибло.

Через два поколения часть особей с гороха была посажена на картофель, на котором культура разводилась 15 поколений, после чего была прекращена из-за отсутствия прорастающего картофеля в осенний период.

Наблюдения показали, что тли на гречихе и перце дают пониженные показатели плодовитости, мельчают и развиваются медленнее. Если на горохе и картофеле период развития *N. circumflexus* равен от 8 до 11 дней, в зависимости от колебаний температуры, то на перце и гречихе он удлиняется в среднем на 5 дней, т. е. достигает 13—16 дней.

На рис. 1 приводятся кривые плодовитости культур, содержащихся в течение ряда поколений на разных растениях. На горохе плодовитость прослежена до 25-го поколения, гречихе — до 21-го, перце — до 17-го и на картофеле — от 6-го до 15-го поколения.

Кривые показывают, что, несмотря на отдельные колебания, зависящие от колебаний внешних условий: температуры, сезона и пр., наблюдается определенная закономерность в темпе размножаемости тлей связанная с кормовым растением. У тлей, воспитанных на картофеле темп размножения значительно выше, чем у тлей на горохе. У культур на перце и гречихе — значительно ниже по сравнению с двумя предыдущими. Многочисленные наблюдения показали, что благоприятной температурой для размножения указанного вида тлей является 20—25° наиболее оптимальной температурой 22—23°. Более высокие, как и более низкие температуры, вызывают снижение темпа размножения. На

пример, на восьмом и девятом поколениях в культуре, ведущейся на горохе, наблюдалось понижение плодовитости, что было связано с перегревом культуры, попавшей на сильный солнцепек (рис. 1). В дальнейшем, после затенения, плодовитость данной культуры восстановилась.

Разница в плодовитости тлей на различных растениях еще резче выступает при вычислении ее в процентах по отношению к плодовитости на горохе.

Для выяснения наследственного характера темпа плодовитости нами была поставлена сначала серия ориентировочных кратковременных опытов по пересадкам культур *N. circumflexus* с гороха на перец и гречиху и обратно. Эти опыты показали, что плодовитость тлей в значительной мере зависит от условий выращивания материнского организма.

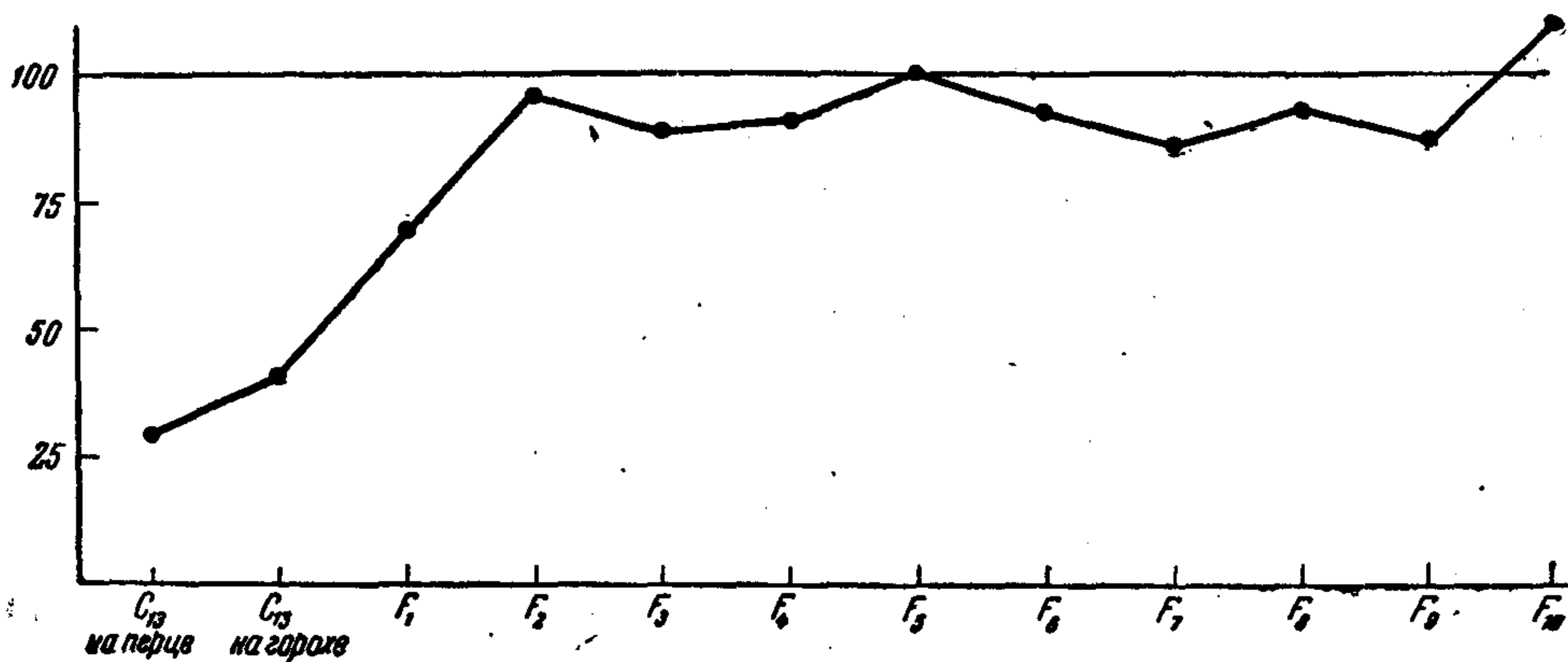


Рис. 2. Среднесуточная плодовитость культуры C_{13} , пересаженной на горох, рассчитанная в процентах к плодовитости контрольной культуры

Затем были проведены две серии длительных опытов, в одной из которых плодовитость *N. circumflexus* прослеживалась на новом растении до 10-го поколения, в другой — до 15-го.

В серии № 1 тли в течение 13 поколений воспитывались на перце, а затем были пересажены на горох. Контролем по учету плодовитости тлей служила культура, воспитывавшаяся в продолжение всего опыта на горохе. Опыт был начат в сентябре 1949 г. и закончен в январе 1950 г. Рождение 13-го поколения культуры на растениях перца совпало по времени с 15-м поколением культуры на растениях гороха, которая, как уже упоминалось выше, размножалась быстрее.

В этом опыте 10 самок с растений перца были пересажены на горох. В первые дни после пересадки они размножались очень медленно, даже медленнее, чем их сестринские формы на перце. Например, с 3 по 7 сентября среднесуточная плодовитость пересаженных особей была равна 0,50, тогда как плодовитость исходной культуры на перце равнялась 0,69. Затем с 7 по 12 сентября плодовитость пересаженных на горох самок повысилась до 1,32. Контрольная культура *N. circumflexus* имела в этот период среднесуточную размножаемость, равную 2,34.

Обе культуры велись строго синхронно. На рис. 2 приведена кривая плодовитости пересаженной культуры, вычисленная в процентах по отношению к плодовитости контрольной культуры. Каждая точка кривой получена в результате определения плодовитости группы от 16 до 32 самок одного поколения и одного возраста при подсчете от 100 до 400 потомков (в среднем 200).

Из рис. 2 видно, что при перемещении тлей с растений перца на горох наблюдается в последующих поколениях повышение плодовитости почти до уровня плодовитости культуры, разводимой на горохе. Тем не

менее опытная культура, несмотря на одинаково благоприятные условия выращивания, все же в большинстве поколений дает отставание в темпе размножения по сравнению с контрольной культурой. Эти факты мы готовы рассматривать как отражение некоторой наследственной склонности к пониженному обмену, а следовательно, и пониженному темпу размножаемости культуры, пересаженной с растений перца на горох.

Следующий опыт № 2 был поставлен по более сложной схеме. Была проведена одновременная пересадка двух культур тлей после размножения первой на горохе в течение 22 поколений (P_{22}) и второй на перце в течение 17 поколений (C_{17}) — на новое кормовое растение — вику.

Опыт был начат в сентябре 1949 г. Для того чтобы выравнять обе культуры по времени и вести их синхронно, особи C_{17} были пересажены на вику раньше на 6 дней. В опыт было взято 16 самок. В первые

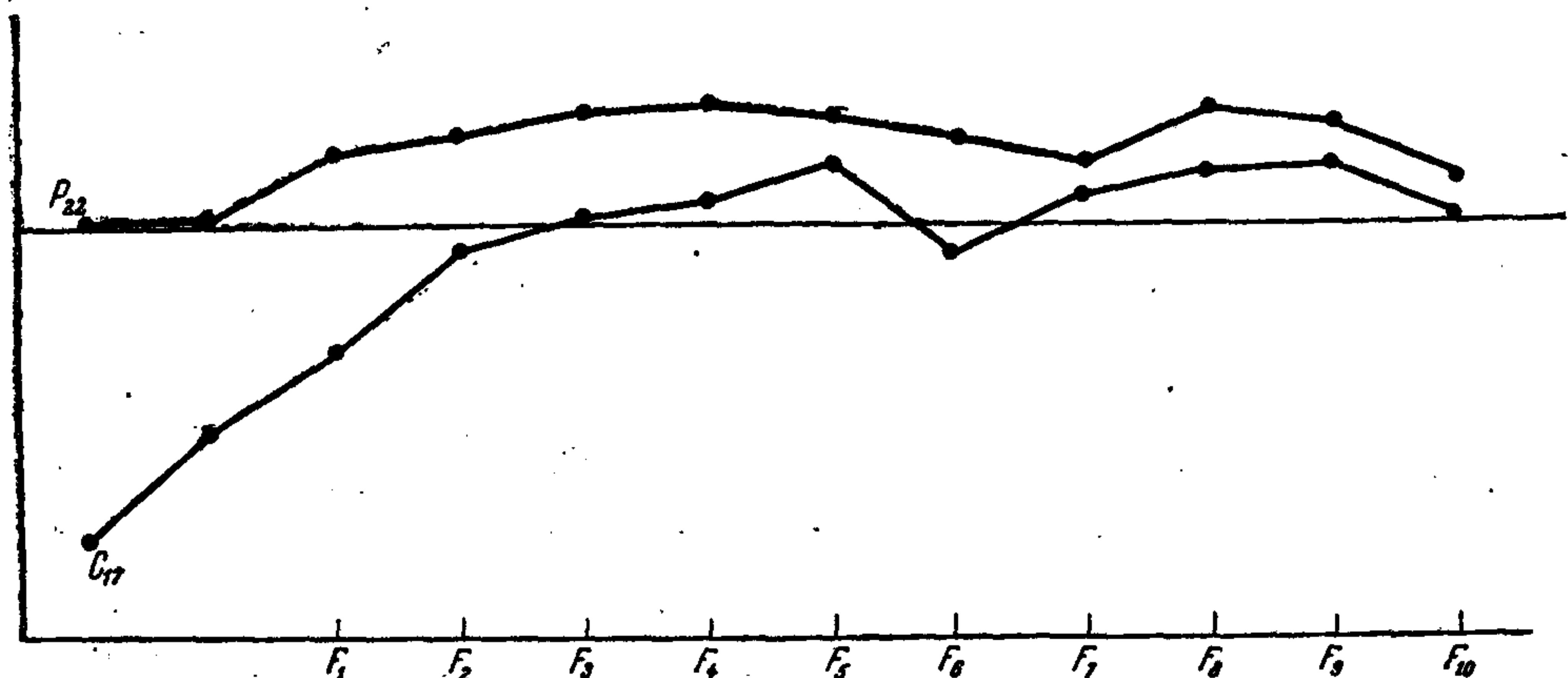


Рис. 3. Среднесуточная плодовитость культур P_{22} и C_{17} , пересаженных на вику, рассчитанная в процентах к плодовитости контрольной культуры

6 дней их среднесуточная плодовитость на вике была равна 0,75 потомка. В следующие 5 дней она повысилась до 1,10. Самки второй культуры P_{22} были пересажены на вику в количестве 15. Плодовитость их определялась в течение 4 дней и оказалась равной 3,13, т. е. была приблизительно равна плодовитости культуры, разводимой в течение ряда поколений на горохе.

На рис. 3 приводятся кривые изменения плодовитости обеих опытных культур на вике, вычисленной в процентах к плодовитости контрольной культуры на горохе. Каждая точка кривой получена в результате определения плодовитости группы (от 24 до 48) самок данного поколения при подсчете от 300 до 700 потомков (в среднем 500).

В табл. 2 приводятся результаты биометрической обработки данных опыта № 2. Для обработки выборочно взяты 1, 4, 8 и 15-е поколения данной серии и только те опыты, где подсчет потомства проводился ежедневно в строго определенный час, так как за вариант была принята суточная размножаемость каждой особи данной группы.

Сравнение цифровых материалов показывает, что при перемещении тлей с растений перца и гороха на растения вики разница в темпе размножения их реально отличается. В 1 поколении разница в восемь раз превышает ошибку, в 4 поколении — в три раза, в 8 — в 2,43 раза и, наконец, в 15-м поколении она также превышает ошибку в три раза.

В следующих после 10-го четырех поколениях плодовитость не учитывалась. В 15-м поколении мы решили провести сравнение в расчете,

Таблица 2

Сравнение плодовитости 1, 4, 8 и 15-го поколений *Neomyzus circumflexus*, пересаженных на вику с перца (C_{17}) и гороха (P_{22})

Поколения	$M \pm m$	n	σ	$M \text{ diff} \pm m \text{ diff}$	Ratio
$P_{22} V_1$	$3,56 \pm 0,16$	70	1,41	$1,72 \pm 0,21$	8,19
$C_{17} V_1$	$1,94 \pm 0,14$	70	1,19		
$P_{22} V_4$	$4,20 \pm 0,19$	120	2,10	$0,69 \pm 0,23$	3
$C_{17} V_4$	$3,51 \pm 0,14$	106	1,44		
$P_{22} V_8$	$4,87 \pm 0,13$	72	1,16	$0,51 \pm 0,21$	2,43
$C_{17} V_8$	$4,36 \pm 0,17$	72	1,46		
$P_{22} V_{15}$	$3,53 \pm 0,12$	111	1,21	$0,55 \pm 0,18$	3,05
$C_{17} V_{15}$	$2,98 \pm 0,14$	107	1,47		

что различия по плодовитости между двумя изучаемыми культурами к этому времени уже сгладятся, чего в действительности не оказалось.

Приведенные данные опыта № 2 показывают, что, несмотря на выравниенность кормовых и прочих условий выращивания насекомых, плодовитость культуры C_{17} во всех поколениях значительно ниже плодовитости культуры P_{22} .

Новые условия питания, связанные с пересадкой тлей на новое кормовое растение — вику, являются благоприятными для размножения насекомых. В первых поколениях после пересадки на вику от поколения к поколению повышается плодовитость обеих опытных культур, что очевидно, является результатом повышения жизненности организмов вследствие перемены кормового растения (Смирнов и Келейников, 1950). Однако изменение наследственности, обусловленное выращиванием предыдущих поколений на иных растениях, продолжает сказываться в ряде поколений на вике.

Разница в темпе размножения, сохраняющаяся в нескольких поколениях, указывает на наследование приобретенного свойства; в противном случае после перемещения культур в одинаковые условия они должны были бы иметь в последующих поколениях примерно одинаковую интенсивность размножения.

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ В РИСУНКЕ *NEOMYZUS CIRCUMFLEXUS*

Темный рисунок на дорзальной стороне обнаруживают только половозрелые особи *N. circumflexus*. Рисунок состоит из черной подковы, направленной открытым концом в сторону головы, и пяти пар темных пятен, каждая из которых имеет характерную форму и размеры (рис. 4).

Подкова располагается в центре рисунка, занимая площадь от первого до начала пятого тергита. Форма ее и размеры зависят от условий питания (кормового растения). Иногда подкова имеет парные боковые выросты, соответственные трем брюшным сегментам, при этом боковые края ее как бы размываются, и на боках тела насекомого темная окраска остается в виде небольших очагов разной интенсивности от светло-серой до черной. На самой подкове, а чаще на боковых сторонах ее, встречаются различные по величине просветы в виде округлых светлых пятен, а вокруг нее — нередко пигментированные участки.

Впереди подковы имеются три пары пятен, расположенных симметрично на передне-, средне- и заднеспинке. Пятна I пары располагаются по краям переднеспинки, захватывают маргинальные бугорки и имеют

неправильную форму и боковые вырезы посередине. Каждое пятно из II пары имеет вид овала, срезанного снизу.

Черные пятна на заднеспинке (III пара), по размерам меньше II пары, также овальные по форме; являются сложными, так как имеют дополнительные темные участки.

Книзу от подковы располагаются еще две пары небольших пятен (IV и V). Первая из них обычно находится на нижней стороне пятого тергита, имеет форму растянутых треугольников или полосок, которые иногда сливаются в одну, а иногда разделяются и образуют несколько рядом расположенных небольших пятен.

Недалеко от основания трубочек на седьмом тергите находится нижняя и последняя, V пара пятен, которая обычно имеет форму полукругов, слабо окрашенных и с размытым основанием.

Таким образом, у *N. circumflexus* имеется достаточно сложный рисунок, который в деталях имеет индивидуальные вариации, позволяющие отличить в ряде случаев каждый индивидуум, наряду с общими признаками, характерными для рисунка особей, воспитывающихся на определенных видах растений.

Наши наблюдения показали, что кормовое растение оказывает влияние на характер рисунка: форму подковы и отдельных пятен и интенсивность их окраски, что сохраняется в течение ряда поколений при воспитании на одном и том же виде растений (рис. 5).

Тли, воспитанные на горохе, картофеле и вике, имеют сходный рисунок, причем для культуры на горохе характерна массивная подкова треугольной формы и хорошо развитые без размывов дополнительные пятна. У тлей, воспитанных на гречихе и перце, наблюдается уменьшение подковы наряду с уменьшением внутреннего поля. Кроме того, благодаря относительно равномерному утолщению правой и левой ее сторон, она приобретает иногда четырехугольную форму. В ряде случаев, особенно у мелких особей из культур на гречихе и перце, процесс концентрации окраски приводит к тому, что вместо подковы образуется одно сплошное пятно неправильной формы, которое имеет нередко ослабленную окраску (рис. 5).

В этих же культурах на пятнах передней и задней спинки возникают центры депигментации, приобретающие иногда звездчатую форму, а дополнительные IV и V пары пятен внизу подковы исчезают.

У тлей, воспитанных на вике и картофеле, имеются большие подковы с тенденцией к увеличению центрального поля.

Наследование изменений в рисунке у *N. circumflexus* изучено на материале описанных выше опытов по изучению плодовитости, а также в трех специально поставленных для этой цели опытах.

На рис. 6, 7 и 8 приводятся дорзальные рисунки тлей 1-го, 8 и 15-го поколений культур, описанных выше в опыте № 2.

Как видно из рисунков, несмотря на 15 поколений воспитания в но-

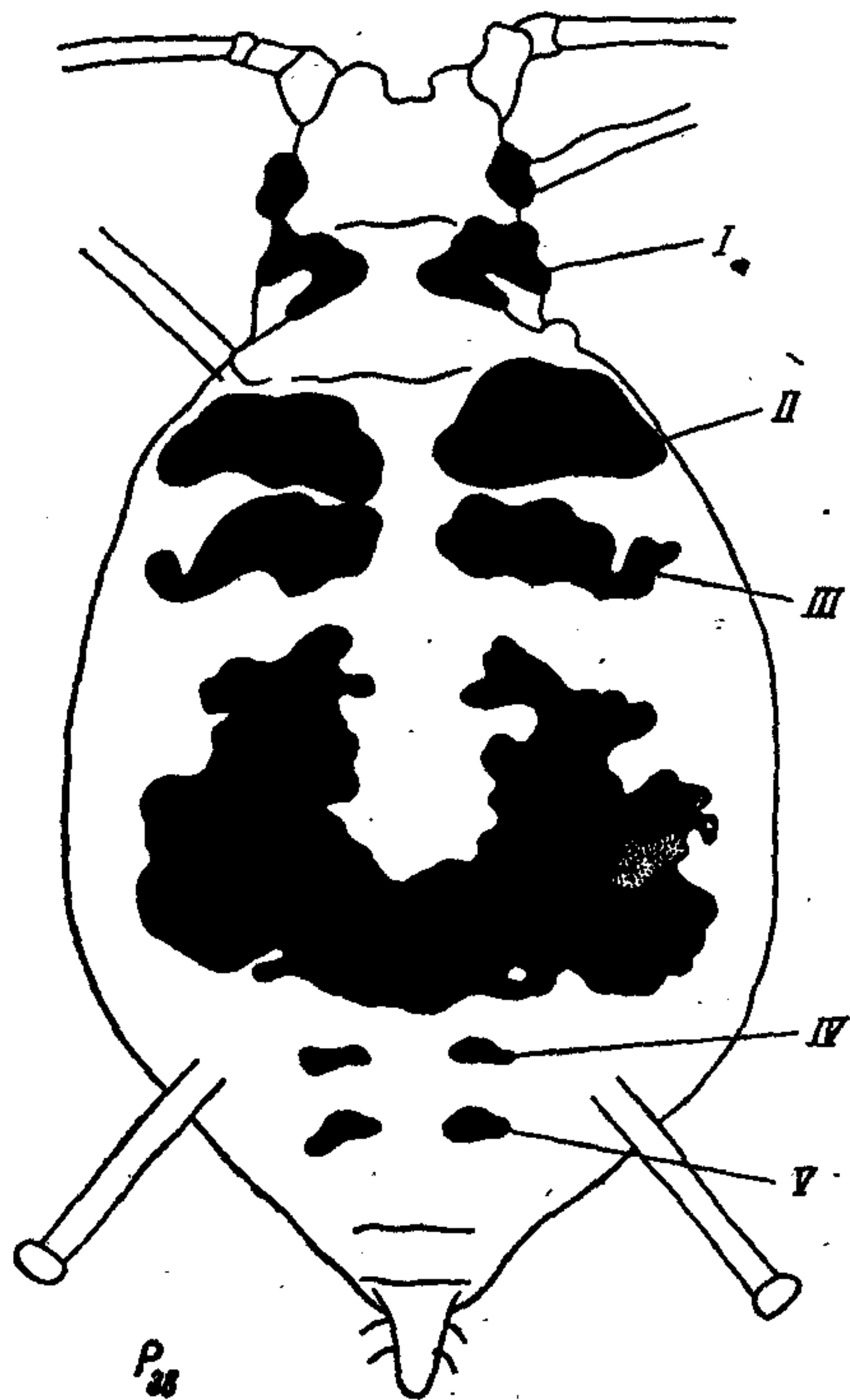


Рис. 4. Схема спинного рисунка *N. circumflexus* контрольной культуры (P_{38})

вых условиях (на вике), рисунок тлей сохраняет изменения, приобретенные в предыдущих поколениях. Так, особи, пересаженные с гороха (P_{22}) на вику, имеют рисунок, типичный для культуры с гороха. Особи, пересаженные с перца (C_{17}), сохраняют в течение 15 поколений, несмотря на благоприятные условия питания на вике, приобретенный ими в результате питания на перце измененный рисунок.

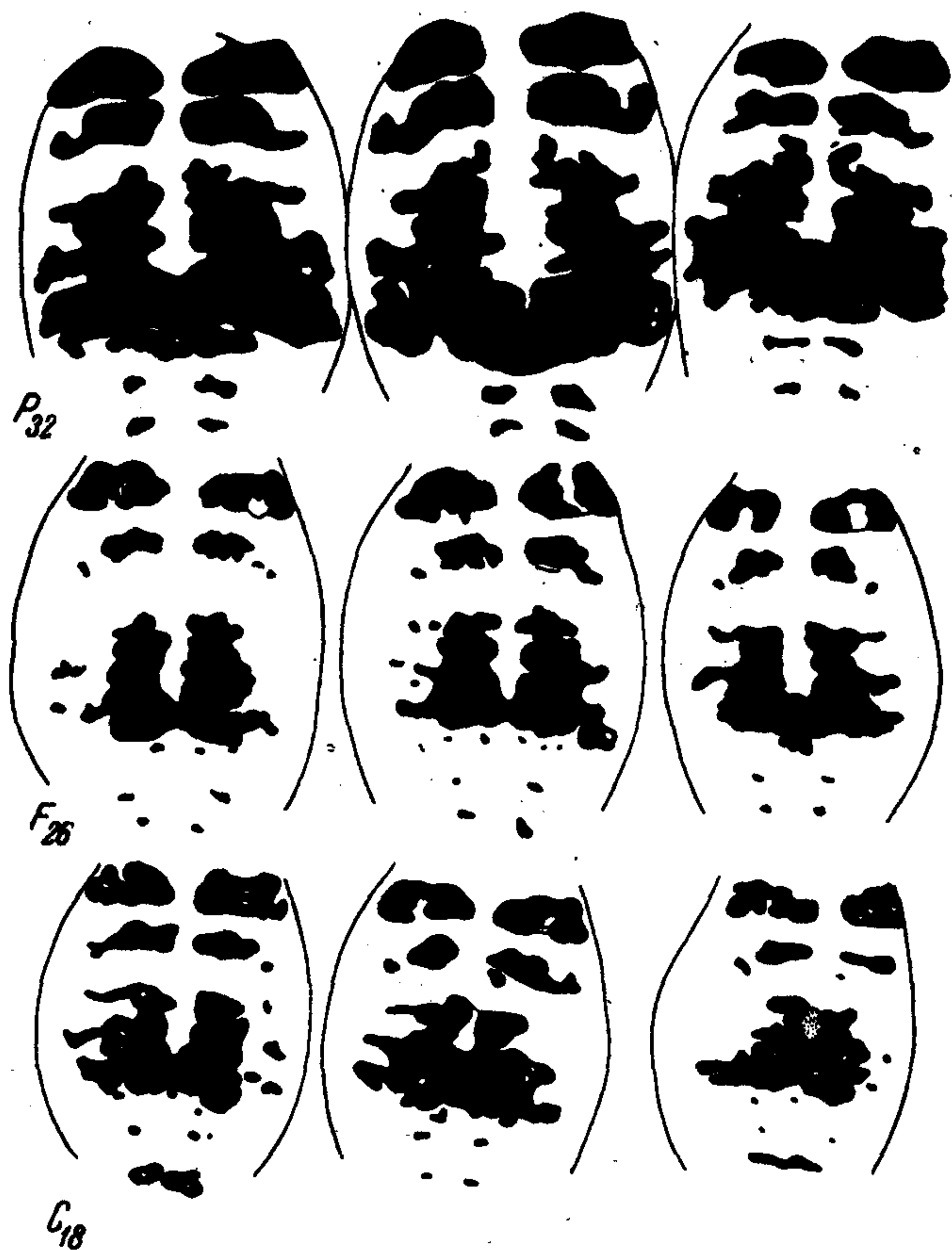


Рис. 5. Изменение рисунка *N. circumflexus* при воспитании на различных растениях. Верхний ряд — рисунки трех особей, взятых с гороха (P_{32}), средний — с гречихи (F_{26}), нижний — с перца (C_{18})

Интересно отметить, что рисунок тлей, пересаженных на вику с растений перца, а также гречихи, имеет и новые черты, а именно: увеличение центрального поля подковы, что ведет к увеличению площади, занимаемой ею, при этом стороны ее оказываются слабо развитыми и сама подкова нередко приобретает округлую форму (рис. 7).

Нужно отметить, что в 10-м поколении ($C_{17}V_{10}$), наряду с громадным большинством особей, сохранивших измененный рисунок, были найдены и отдельные экземпляры, имевшие рисунок, характерный для культуры P_{22} на вике. Проверка этих особей показала, что они передают этот признак своим потомкам.

Следующие два опыта (№ 3 и 4) по пересадке тлей с гречихи, после их воспитания на данном растении в течение 25 поколений, на горох и вику дали те же результаты и сходные изменения в рисунке. На горохе «гречишная» культура прослежена до 7-го поколения, на вике до 10-го.

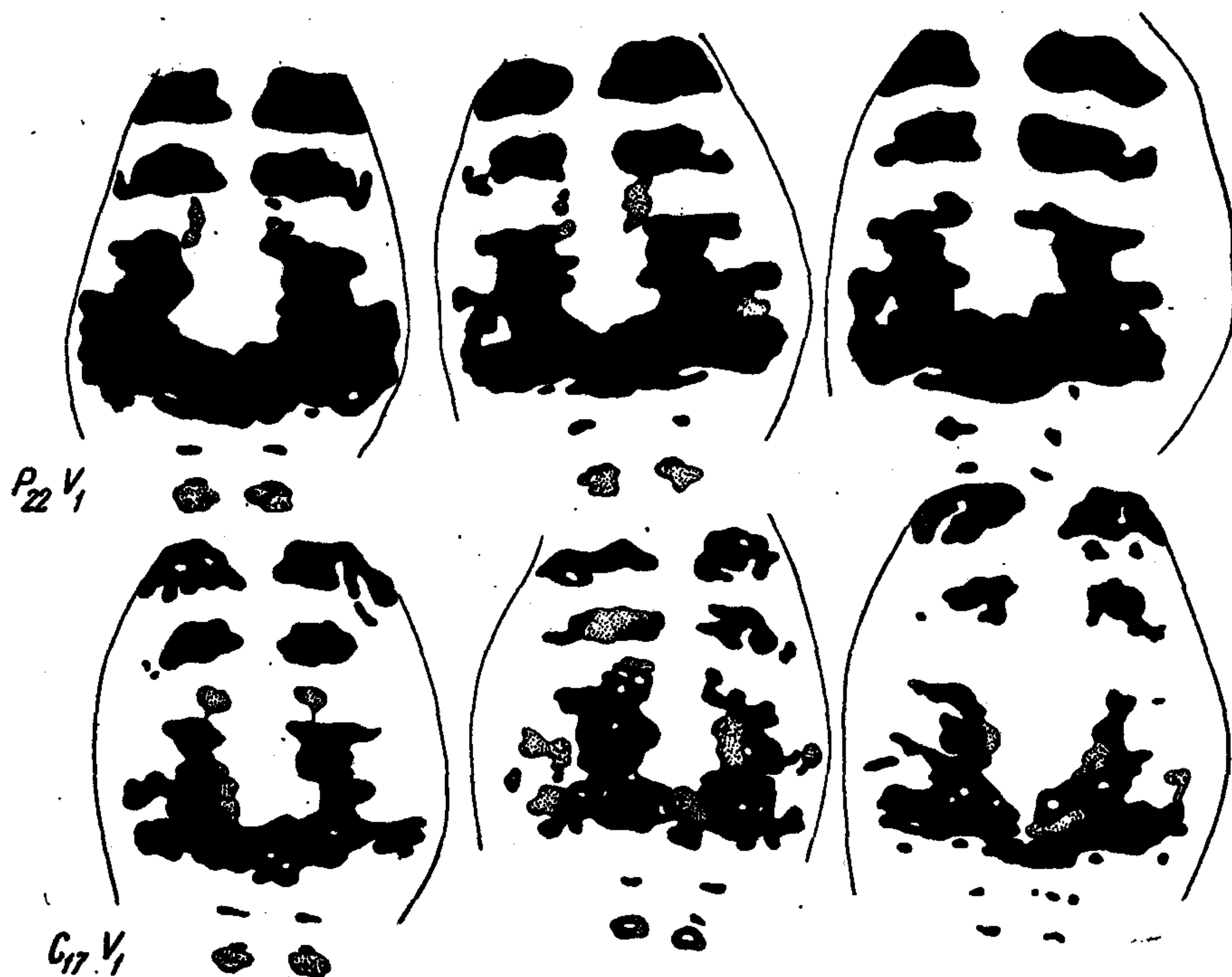


Рис. 6. Дорзальный рисунок *N. circumflexus*. Верхний ряд — три особи культуры после 22 поколений на горохе и одного поколения на вике ($P_{22}V_1$), нижний ряд — три особи культуры после 17 поколений на перце и одного поколения на вике ($C_{17}V_1$)

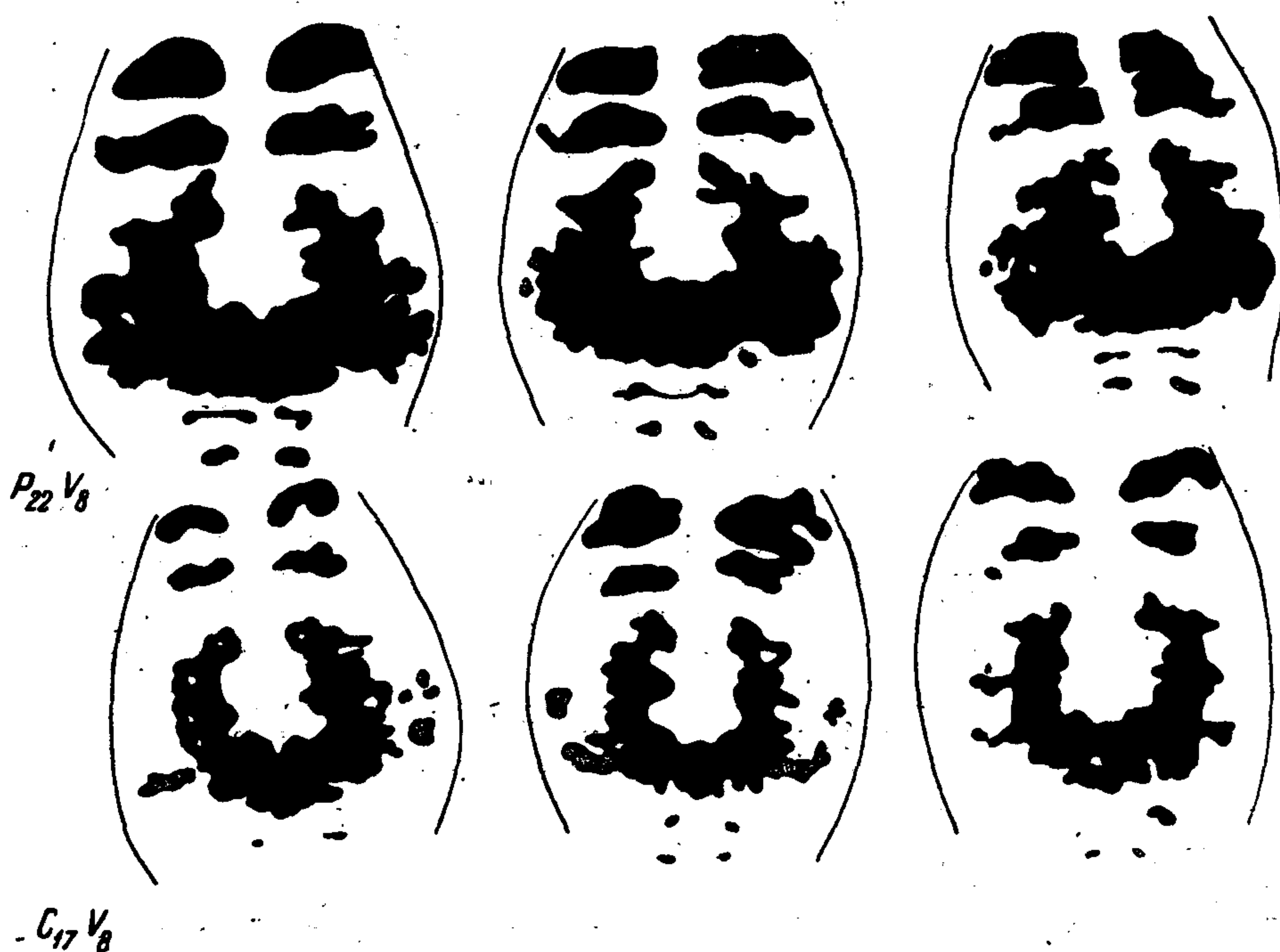


Рис. 7. Дорзальный рисунок тлей тех же культур, что и на рис. 6, после восьми поколений на вике

Наконец, последняя серия опытов № 5 по пересадке культур P_{29} и $P_{22}V_6$ на гречиху показала, что рисунок, свойственный тлям на горохе, закреплен наследственно и сохраняется в ряде поколений на гречихе.

Последние два опыта нами были поставлены с тем, чтобы выяснить, как быстро возникает наследственное изменение рисунка *N. circumflexus* при перемене кормового растения.

Для проверки закрепления наследственных изменений каждое поколение, полученное на гречихе, параллельно пересаживалось на горох и на вику, т. е. на исходные растения. Это делалось для того, чтобы уловить момент закрепления наследственных изменений, т. е. доминирования новой наследственности при возврате к прежним условиям. При этом на горох и вику производилась пересадка взрослых особей, давших потомство на гречихе. Таким образом, имелась возможность сравнивать потомство, полученное от одних и тех же матерей, но воспитанное с момента рождения в разных условиях.

Параллельно для контроля регулярно пересаживалось на вику и горох соответствующее поколение культуры, ведущейся все время на гречихе. При этих пересадках в первом поколении у всех особей наблюдались изменения, характерные для культуры на гречихе, т. е. наблюдалось полное доминирование характера рисунка, полученного при воспитании на этом растении. Данное изменение сохранялось, как упоминалось выше, после пересадки на горох в течение 10 поколений.

Интересно отметить, что во втором поколении среди 19 измененных особей опыта № 3 одна особь № 10 имела рисунок, характерный для культуры на горохе, хотя передние пятна были несколько изменены. Потомство этой самки на горохе в количестве семи особей дало разнообразие: одна особь имела типичный рисунок «гороховой» культуры, две — приближающие к рисунку гороховой культуры, одна — измененная и три — резко измененные по рисунку. Из резко измененных одна была оставлена на размножение и дала в потомстве восемь особей, все измененные. Из тлей, приближающихся к норме по рисунку, одна была также оставлена на размножение и дала 10 особей — все почти с нормальным рисунком.

Приведенные результаты мы готовы рассматривать как случай возникновения новых наследственных изменений. У особи № 10 в некоторых клетках под влиянием новых условий воспитания на горохе возникли соответственные наследственные изменения, что и сказалось на ее потомстве, которое дало разнообразие. Примененный отбор показал, что эти вновь возникшие изменения, свойственные «гороховой» культуре, так же наследственны, как и изменения, свойственные старой, «гречишной» культуре.

Это указывает на то, что уже во втором поколении, при воспитании тлей в соответствующих условиях, наряду с большим количеством особей, сохраняющих еще старую наследственность, могут возникать особи, имеющие направленные наследственно закрепленные изменения, соответственные новым условиям.

Как уже упоминалось выше, в опыте № 5 мы провели обратную пересадку P_{29} и $P_{22}V_6$ на гречиху и каждое поколение возвращали на горох. Наблюдения продолжались до 10-го поколения и показали следующее: первое поколение на гречихе имело характер рисунка, свойственный «гороховой» культуре, хотя у части особей начали появляться и признаки гречишной культуры (рис. 9).

При воспитании же потомства этих поколений на горохе и вике мы имели полный возврат к рисунку, характерному для «гороховой» культуры, т. е. особи $P_{29}F_2P_1$, $P_{22}V_6F_2V_1$, $P_{29}F_3P_1$ и $P_{22}V_6F_3V_1$ имели признаки, свойственные «гороховой» культуре (рис. 10). Воспитание в течение трех поколений на гречихе еще не закрепило наследственно. И только, начиная с 6-го поколения при пересадке на вику и горох,



Рис. 8. Дорзальный рисунок тлей тех же культур, что и на рис. 6 и 7 после 15 поколений на вике

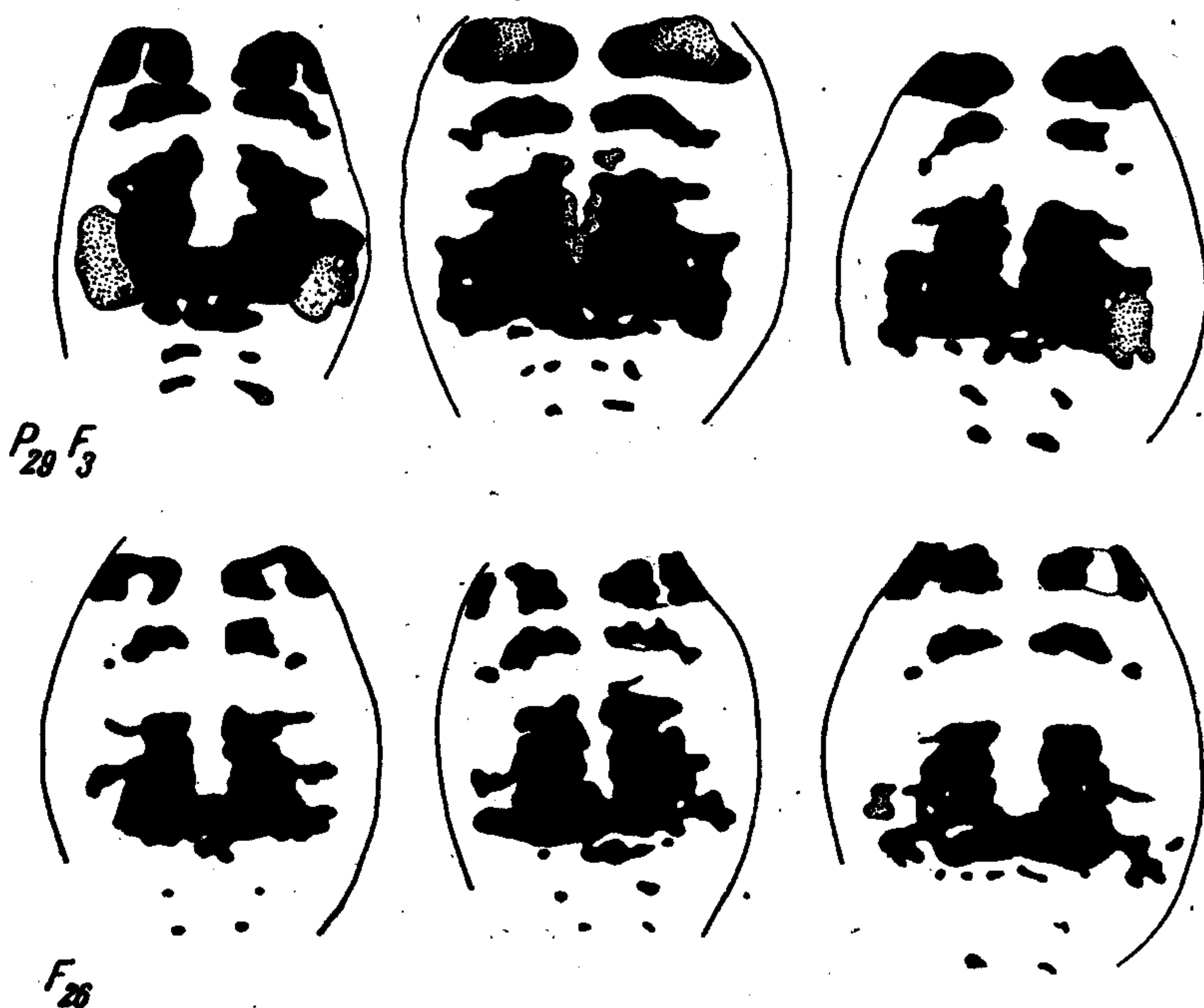


Рис. 9. Опыт № 5. Верхний ряд — дорзальный рисунок 29-го поколения «гороховой» культуры *N. circumflexus*, воспитанного в течение трех поколений на гречихе. Нижний ряд — дорзальный рисунок 26-го поколения «гречишной» культуры

начали появляться измененные особи. В шестом поколении на вики мы имели 14 измененных особей из 20, т. е. новая «гречишная» наследственность начала доминировать. На горохе после пяти поколений, воспитанных на гречихе ($P_{29}F_5P_1$), из 33 появилось три измененных особи, т. е. 9%, далее, после шести поколений появилось 54% и в последующих поколениях (седьмом, восьмом, девятом и десятом), воспитанных на гречихе, — 100% измененных особей, т. е. произошло полное закрепление новой наследственности (рис. 11).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ НАБЛЮДЕНИЙ

Проведенные в настоящем исследовании длительные наблюдения показали, что плодовитость насекомого тесно связана с кормовым растением. Удалось также выяснить, что при воспитании на определенных растениях в течение ряда поколений наблюдается наследственное изменение плодовитости, которое сохраняется в последующих поколениях при перемещении насекомого в новые условия. Плодовитость мы рассматриваем как один из показателей интенсивности обмена веществ.

Черный дорзальный рисунок на спине насекомого также бесспорно является показателем интенсивности обмена веществ. Об этом говорит тот факт, что на гречихе и перце, где имеются сходные показатели по размножаемости и размерам тела, имеются и сходные рисунки у данного вида насекомых. На это указывает и то обстоятельство, что изменения обычно захватывают весь рисунок в целом. Как правило, если мы встречаем измененную подкову, то соответствующие изменения наблюдаются и на всех пяти парах дополнительных пятен. На пятнах передне-, средне- и заднеспинки наблюдаются очаги депигментации и размывы; пятна на конце брюшка светлеют, уменьшаются в размерах, а иногда исчезают, и, наоборот, у особей, у которых хорошо развита массивная подкова, имеются и дополнительные пятна без размывов. Это указывает на то, что причины полученных изменений являются общими и захватывают весь организм и весь рисунок в целом. Под влиянием условий кормления (пищевого режима) в течение ряда поколений тли приобретают новые признаки, мощное развитие рисунка подковы при воспитании на горохе и ее изменение при выращивании насекомых на гречихе и перце, которые закрепляются и наследуются от поколения к поколению.

Потомство партеногенетической формы тлей, в течение ряда поколений находившееся на одном виде растений и приспособленное к нему, перенесенное в новые условия, на новое растение, мы рассматриваем как организм с расшатанной наследственностью, в котором происходит борьба старой наследственности (история предков) и новой (новых условий). Если условия развития организма подходящи для проявления старой наследственности, она будет доминировать. Выращивание насекомых в течение ряда поколений в измененных условиях приводит к формированию новой наследственности, которая закрепляется, вытесняя старую.

Для закрепления наследственности имеет значение длительность воздействия, т. е. количество поколений, проходимых насекомым на новом кормовом растении. Это видно из опыта № 5, в котором производилось перенесение изучаемого вида тлей с гороха и вики на гречиху и обратно.

Полученные в настоящей работе данные стоят в резком противоречии с широко распространенным представлением морганистов о постоянстве чистых линий.

Согласно Йогансену, чистая линия — потомство одного самоопыляющего гомозиготного растения, независимо от различий в условиях жизни, везде и всегда остается наследственно одинаковой, неизменной.



Рис. 10. Опыт № 5. Верхний ряд — дорзальный рисунок потомства третьего поколения *N. circumflexus* на гречихе, воспитанного на горохе, нижний ряд — дорзальный рисунок потомства 26-го поколения «гречишной» культуры, воспитанного на горохе

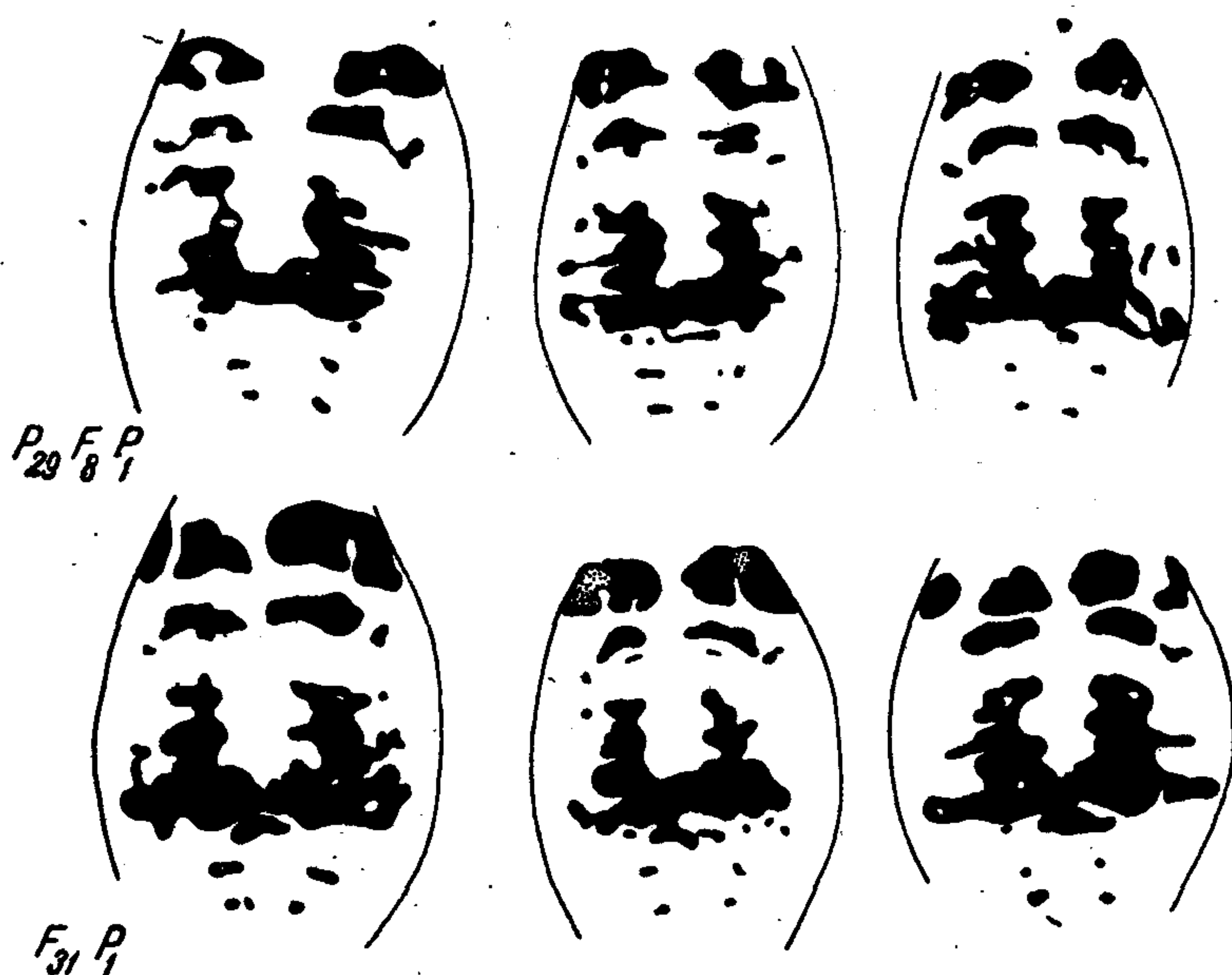


Рис. 11. Опыт № 5. Верхний ряд — дорзальный рисунок особей восьмого поколения *N. circumflexus* на гречихе, выращенного на горохе. Нижний ряд — рисунок 31-го поколения «гречишной» культуры, выращенного на горохе

В настоящей работе показано, что потомство от одной партеногенетически размножающейся особи (клон), воспитанное на разных кормовых растениях, в разных условиях, наследственно изменяется, приобретает новые наследственные качества, которые сохраняются в ряде поколений при перемещении культур в новые условия, на новые кормовые растения.

ВЫВОДЫ

Получены наследственные изменения плодовитости и формы черного рисунка на спине у тлей *Neomyzus circumflexus* при содержании их в течение ряда поколений на различных кормовых растениях.

Наследование этих признаков прослежено в специальных опытах на 15 поколениях при перемещении насекомых в новые условия.

Полученные данные с несомненностью указывают на возможность изменения наследственности организма при длительном воздействии измененного пищевого режима.

Указанные материалы стоят в резком противоречии с учением о постоянстве чистых линий и имеют значение для понимания вопроса о причинах возникновения наследственных изменений в природе и их роли в эволюционном процессе.

ЛИТЕРАТУРА

- Лысенко Т. Д. 1948а. О наследственности и ее изменчивости. Сб. статей «Вопросы мичуринской биологии». — 1948б. О положении в биологической науке. Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ.
- Мордвилко А. К. 1914. Насекомые полужесткокрылые (Insecta Hemiptera). Фауна России. 1, вып. 1. — 1929. Кормовые растения тлей СССР и сопредельных стран. Тр. по прикл. энтомологии, 14, 1.
- Сахаров П. П. 1949. Наследование приобретенных признаков у животных. Зоол. журн., 28, 1.
- Смирнов Е. С. и Келейникова С. И. 1950. Изменение жизненности и наследование приобретенных признаков у *Neomyzus circumflexus* Buckt. (Aphididae). Зоол. журн., 29, 2, 52—68.
- Buckton G. B. 1876. Monograph. of the British Aphides, 1. London.

Поступило
24 III 1951