

## ПОЛУЧЕНИЕ НАПРАВЛЕННЫХ НАСЛЕДСТВЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ У ТЛЕЙ ПРИ ПЕРЕМЕНЕ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ

### Сообщение второе

Г. В. САМОХВАЛОВА

Кафедра энтомологии биологического-почвенного факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

### Введение

За последние годы в биологической литературе уделяется большое внимание изучению вопроса о пищевой специализации насекомых.

В сводных работах В. В. Аллатова (1950), И. В. Кожанчикова (1941), Ф. К. Лукьяновича (1938), М. С. Гилярова (1949), И. А. Рубцова (1952), В. И. Кузнецова (1952), Е. С. Смирнова (1953) и др. приводится большой материал, говорящий о значении кормового растения для жизни и биологических особенностей насекомых. Установлено, что перемена кормовых растений вызывает изменение биологии, некоторых морфологических особенностей, окраски и приводит в ряде случаев к образованию новых форм (Холодковский 1910; Дмитриев, 1951; Кожанчиков, 1941; Смирнов и Келейникова, 1950; Смирнов и Чувахина, 1952, 1953; Самохвалова, 1951).

По мнению многих из вышеупомянутых авторов, процесс видообразования насекомых тесно связан с их кормовой специализацией, со сменой кормовых растений, с эволюцией и территориальным перемещением последних. Задача исследователей заключается в том, чтобы путем детального изучения на конкретных примерах использовать эти связи для хозяйственной деятельности человека, а также проводить дальнейшую разработку вопросов, связанных с проблемой наследования приобретенных признаков.

В предыдущем сообщении нами было показано, что у тлей *Neomyzus circumflexus* при изменении пищевого режима, т. е. при перемене кормовых растений, можно получить наследственные изменения дорсального рисунка и плодовитости, которые сохраняются в новых условиях, на новых растениях, в ряде поколений.

В настоящей работе была поставлена задача проследить закономерности возникновения и закрепления этих наследственных изменений. В частности, представляло интерес уточнить вопрос, являются ли они следствием беспорядочных, «случайных» изменений наследственности или возникают закономерно, в соответствии с определенными видами кормовых растений, т. е. являются строго направленными, и каков характер их возникновения — возникают ли они путем постепенного изменения наследственности и соответственного изменения признака или скачкообразно, путем резкого изменения наследственных свойств организма.

### Материалы исследования

Взятый объект — растительноядный вредитель *Neomyzus circumflexus* размножается партеногенетически, что представляет удобство для решения вопросов, связанных с наследственностью, так как при данном способе размножения наследственное изменение может быть обнаружено сразу же, в момент его возникновения у каждой особи, в то время как при наличии оплодотворения получаемые изменения нередко нивелируются.

наследственностью другого родителя и могут быть выявлены лишь при размножении потомства в последующих поколениях.

Нами проводилось изучение плодовитости тлей на разных кормовых растениях. Но с целью выбора более стойких и легко учитываемых морфологических признаков было обращено внимание и на рисунок насекомого, который является характерным для каждой особи и не меняется в течение ее жизни.

Нами было установлено, что при воспитании *N. circumflexus* на растениях гороха, вики и картофеля тли приобретают характерный рисунок на спине, который состоит из хорошо развитой подковы треугольной формы и пяти пар дополнительных пятен на спинке и задних сегментах брюшка. Среднесуточная плодовитость тлей на указанных растениях выражается тремя-шестью потомками.

При воспитании *N. circumflexus* на растениях красного перца и гречихи тли приобретают измененный рисунок подковы, а на дополнительных пятнах появляются очаги дегигментации. Среднесуточная плодовитость тлей на данных растениях снижается до 1 и 0,5 потомка.

Тли воспитывались нами на молодых растениях, выращенных из семян, в количестве пяти-шести особей на каждом растении. Для получения последующих поколений использовалось потомство молодых самок, полученное в первые 2—3 дня после начала их размножения. Методика работы подробно описана в предыдущем сообщении (Самохвалова, 1951).

Для удобства дальнейшего изложения условия развития тлей на растениях гороха, вики и картофеля мы обозначим буквой *A*, и соответствующий рисунок и плодовитость в этих условиях той же буквой *A*. Условия развития тлей на растениях перца и гречихи и соответствующий рисунок и плодовитость тлей в этих условиях мы обозначим буквой *B*.

Для решения основного вопроса о характере полученных изменений были использованы следующие варианты опыта:

1. Воспитание потомства одной матери на двух разных видах растений в течение ряда поколений с последующей пересадкой его на третий вид растения с тем, чтобы определить, сколь длительно могут сохраняться полученные различия при уравнивании условий. Этот вариант позволяет определить степень стойкости получаемых изменений в обеих культурах, ранее воспитанных на разных растениях.

2. Пересадка культуры, воспитанной в течение ряда поколений в условиях *A*, в новые для нее условия *B* с возвращением половины потомства каждого поколения в условия *A*. Этот вариант позволяет уловить момент закрепления новой наследственности, т. е. тот момент, когда возвращение в прежние условия с момента рождения дает развитие по новому типу *B* и этот тип *B* сохраняется в условиях *A* в течение ряда поколений.

3. Ведение двух параллельных культур — культуры *A* в условиях *A* и культуры *B* в условиях *A* — с применением отрицательного отбора в сторону, не соответствующую условиям, благоприятствующим развитию изучаемого признака. При этом для получения потомства в каждом поколении оставляются особи формы *B* в условиях *A* или обратно. Этот вариант опыта позволяет уловить характер получаемых наследственных изменений, а именно — определить, возникают ли они вследствие беспорядочных, случайных изменений наследственности или закономерно, в соответствии с определенным видом кормовых растений, т. е. являются строго направленными.

Первый вопрос — о степени стойкости полученных изменений — был решен нами в предыдущем исследовании, где было показано, что потомки одной матери *N. circumflexus*, воспитывавшиеся на горохе в течение 22 поколений и перце в течение 17 поколений, пересаженные

на вику, сохраняют в течение 15 поколений признаки, свойственные культурам, находящимся на исходных растениях — горохе и перце.

Последовательность поколений  $N. circumflexus$  на разных растениях обозначается первыми буквами родового названия кормового растения и индексом, соответствующим числу поколений, воспитанных на данном растении. При перемещении насекомого на новое растение прибавляется соответственно новая буква с указанием количества поколений, пройденных данной культурой на этом растении: например,  $C_{17} V_{33}$  означает что насекомые в течение 17 поколений воспитывались на перце и затем в течение 33 поколений — на вику.

В настоящем исследовании опыт продолжен при сохранении обеих культур до 35-го поколения на вику и дал те же результаты, т. е. обе культуры сохранили различия как по рисунку, так и по плодовитости.

Стоит отметить, что в ряде поколений культуры  $C_{17} V_n$  данный опыт велся по схеме 3, т. е. с применением отрицательного отбора. При этом для получения потомства в культуре  $C_{17}$  оставлялись особи, имеющие измененный рисунок типа  $B$  в условиях  $A$ .

В табл. 1 приводятся материалы по плодовитости обеих культур в 33-м поколении (опыт № 2). Определение плодовитости  $P_{22} V_{33}$  (культуры  $A$ ) и  $C_{17} V_{33}$  (культуры  $B$ ) было проведено с целью выяснения вопроса, имеется ли разница между этими культурами только в рисунке или она распространяется и на более глубокие физиологические особенности.

Таблица 1

Поколения	$M \pm m$	$n$	$\sigma$	$M_{\text{diff}} \pm m_{\text{diff}}$	Ratio
$P_{22} V_{33} \dots \dots \dots$	$3,36 \pm 0,077$	160	0,97		
$C_{17} V_{33} \dots \dots \dots$	$2,80 \pm 0,09$	160	1,13	$0,56 \pm 0,118$	4,7

В табл. 1  $n$  означает суточную плодовитость 20 самок каждой группы, размножавшихся в течение 8 дней (с 16 по 23 февраля 1951 г.). За указанный период группа самок  $P_{22} V_{33}$  дала 538 потомков, а группа самок  $C_{17} V_{33}$  — 440 потомков.

Материалы табл. 1 показывают, что и в 33-м поколении при воспитании на вику, т. е. в условиях  $A$ , культура  $A$  имеет плодовитость, большую по сравнению с культурой  $B$  на 20%.

Считаем необходимым подчеркнуть, что линия  $B$  в условиях  $A$  поддерживалась путем применения периодически после 15-го поколения отрицательного отбора, т. е. для размножения в условиях  $A$  сохранились только особи, имеющие рисунок типа  $B$ .

В табл. 2 приведены материалы опыта № 5, поставленного по второму варианту: пересадка особей  $A$  в условиях  $B$  с возвратом половины потомства каждого поколения в прежние условия.

В левой части табл. 2, во второй графе, приведен процент измененных особей типа  $B$  в каждом поколении при воспитании особей  $P_{29}$  на горохе, в правой, в графе четвертой, процент измененных особей при воспитании тех же поколений на горохе, т. е. в прежних условиях.

Опыт показывает, что изменения, свойственные новому растению (типу  $B$ ), появляются у тлей уже в первом поколении в довольно большом проценте случаев, а затем, в следующих поколениях, количество особей с признаками  $B$  увеличивается. Но наследственные изменения, соответствующие новым условиям, закрепляются не сразу. В первых поколениях возникшие изменения организации, свойственные новому растению (типу  $B$ ), еще не закреплены, так как возврат к прежним у-

Таблица 2

Поколения на гречихе	Колич. особей типа <i>B</i> в %	Те же поколения на горохе	Колич. особей типа <i>B</i> в %
$P_{29}F_1$	35	—	—
$P_{29}F_2$	61	—	—
$P_{29}F_3$	70	$P_{29}F_2P_1$	0
$P_{29}F_4$	57	$P_{29}F_3P_1$	0
$P_{29}F_5$	79	$P_{29}F_4P_1$	0
$P_{29}F_6$	55	$P_{29}F_5P_1$	9
$P_{29}F_7$	90	$P_{29}F_6P_1$	54
$P_{29}F_8$	93	$P_{29}F_7P_1$	100
$P_{29}F_9$	94	$P_{29}F_8P_1$	100
$P_{29}F_{10}$	100	$P_{29}F_9P_1$	—
	—	$P_{29}F_{10}P_1$	100

виям сразу возвращает тип развития, свойственный старой наследственности (тип *A*). И только в шестом поколении в данном опыте возникли наследственно измененные особи типа *B*. В последующих поколениях количество их возрастает.

В табл. 3 приводятся результаты аналогично поставленного опыта № 6.

Таблица 3

Поколения на горохе	Колич. особей		Колич. осо- бей <i>B</i> в %
	<i>A</i>	<i>B</i>	
$P_{46}F_1P_1$	39	0	0
$P_{46}F_2P_1$	22	0	0
$P_{46}F_3P_1$	—	—	—
$P_{46}F_4P_1$	45	4	8
$P_{46}F_5P_1$	26	15	27
$P_{46}F_6P_1$	25	24	49
$P_{46}F_7P_1$	18	47	72
$P_{46}F_8P_1$	10	33	79

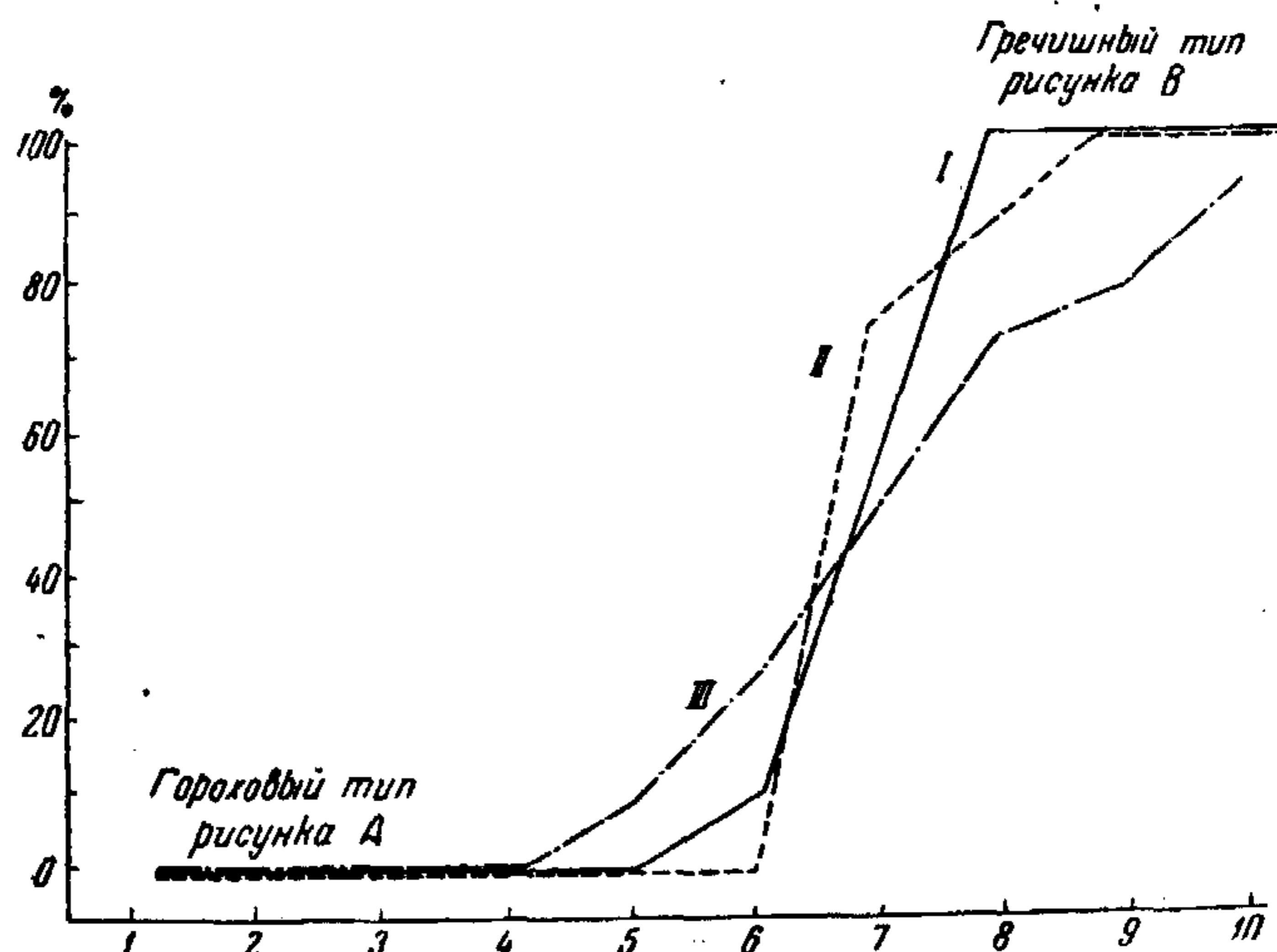
В опыте № 6 были пересажены на гречиху (*B*) особи *N. circumflexus* из культуры, ведущейся в течение 46 поколений на горохе (*A*). Как показывает табл. 3, в этом опыте наследственно измененные особи типа *B* начали появляться в пятом поколении, а в девятом количество их достигло 79 %. Общий характер появления наследственных изменений сохранился тот же, т. е. в каждом поколении мы видим появление все большего и большего количества особей с новой наследственностью, соответствующей новым условиям.

Данное увеличение происходит как за счет появления особей с новой наследственностью в новых условиях, так и за счет их размножения.

Просмотр рисунка у всех особей первого поколения ( $P_{46} F_1$ ) после пересадки культуры тлей с гороха на гречиху показал, что из 33 особей этого поколения только три имели рисунок типа *A*. Таким образом, изменения типа *B* возникли у 91 % особей первого поколения, т. е. в данном случае мы имеем то, что называется определенной изменчивостью.

Но стоит указать, что, просматривая каждую деталь рисунка, мы обнаружили, что изменения типа *B* у некоторых особей  $F_1$  незначительны и неодинаково захватывают все части рисунка. Так, например, темные пятна на среднеспинке оказываются более устойчивыми по сравнению с другими частями рисунка при смене кормового растения. С изменения-

ми этих пятен в  $F_1$  мы имели только 39% особей, в то время как у особей типа  $B$ , возникающих по прошествии нескольких поколений пребывания культуры тлей на гречихе (см. последние графы в табл. 2 и 3), одинаково изменены все части рисунка. Здесь важно отметить, что при пересадке насекомых в новые условия ( $B$ ) появляются соответственные изменения рисунка у многих особей первого поколения, которые при длительном воздействии этих условий становятся наследственными.



Появление наследственных изменений при перемещении *N. circumflexus* из условий  $A$  в условия  $B$  и воспитании половины каждого поколения в условиях  $A$  (на горохе)

На оси абсцисс — номера поколений в условиях  $B$ , на оси ординат — количество измененных особей типа  $B$  в процентах; I — опыт № 5а, II — опыт № 5в, III — опыт № 6

Результаты всех трех аналогичных опытов приводятся на рисунке. График показывает, что в этих опытах, два из которых поставлены одновременно и один — № 6 — спустя 17 поколений, наблюдается одинаковая закономерность: наследственные изменения начинают появляться не сразу после пересадки культуры в новые условия, а в небольшом проценте в пятом и шестом поколениях, больший процент их падает на седьмое поколение, и затем через несколько поколений культура в основном вся наследственно изменяется соответственно новому растению типа  $B$ .

Для того, чтобы решить вопрос о характере возникающих наследственных изменений, нами был использован третий вариант опыта. В табл. 4 приводим соотношение особей  $A$  и  $B$  в культурах тлей *N. circumflexus*  $P_{22}$  и  $C_{17}$  в последующих поколениях при воспитании на вике.

В табл. 4 приводятся материалы по просмотру рисунка особей из опыта № 2, в котором, как упоминалось выше, были пересажены культуры с гороха  $P_{22}$  и перца  $C_{17}$  на вику, в условия  $A$ . В этом опыте в течение 10 поколений, начиная с 25-го поколения, в культуре  $C_{17}$  велся строгий отбор родителей по схеме 3; при этом оставлялись для дальнейшего размножения только особи типа  $B$  с наибольшим изменением рисунка, т. е. велся отрицательный отбор.

Всего в данном опыте было получено и просмотрено в 30 поколениях культуры  $P_{22}V_n$  1170 особей — из них все особи имели рисунок  $A$  — и культуры  $C_{17}V_n$  1165 особей — среди них имелись 976  $B$ , 147  $A$  и 42  $A'$ .

Материалы показывают, что в культуре  $A$  на вику ни разу не было встречено ни одной особи типа  $B$ . В то же время в культуре  $B$  в тех же условиях  $A$ , наряду с большим количеством особей  $B$ , возникает некоторый процент особей  $A$  (от 0 до 50% в разных поколениях, в среднем

Таблица 4

Число поколений на виже ( <i>A</i> )	$P_{21} V_n$	$C_1 V_n$		
25	30 <i>A</i>	19 <i>B</i>	7 <i>A</i>	—
26	20 <i>A</i>	23 <i>B</i>	3 <i>A</i>	1 <i>A'</i>
27	20 <i>A</i>	14 <i>B</i>	3 <i>A</i>	—
28	22 <i>A</i>	35 <i>B</i>	4 <i>A</i>	7 <i>A'</i>
29	23 <i>A</i>	24 <i>B</i>	—	3 <i>A'</i>
30	32 <i>A</i>	37 <i>B</i>	4 <i>A</i>	3 <i>A'</i>
31	30 <i>A</i>	34 <i>B</i>	—	—
32	38 <i>A</i>	38 <i>B</i>	—	—
33	31 <i>A</i>	38 <i>B</i>	1 <i>A</i>	12 <i>A'</i>
34	15 <i>A</i>	16 <i>B</i>	—	4 <i>A'</i>
35	43 <i>A</i>	20 <i>B</i>	3 <i>A</i>	2 <i>A'</i>
Итого . . . .	314 <i>A</i>	298 <i>B</i>	25 <i>A</i>	32 <i>A'</i>

около 15%), которые при дальнейшем размножении дают только особей *A*. Эти вновь возникшие особи *A* иногда имеют рисунок, еще резче выраженный, чем у особей из культуры *A*, и потому таких особей мы назвали сверхнормальными.

В то же время, наряду с особями с резко выраженным признаками *A*, в культуре *B* попадаются в некотором проценте особи, имеющие тот или иной небольшой дефект в рисунке типа *B*, но в основном — признаки *A*. Таких особей мы обозначили *A'* и назвали приближающимися к норме.

Наследственные особенности особей *A* и *A'* проверялись индивидуально по потомству.

Следует отметить, что формы *A'* являются промежуточными только внешне, но наследственно они не являются переходными, так как дают в потомстве или измененных особей типа *B*, или типа *A*, или тех и других. Как правило, такие особи в потомстве дают в большем проценте особей типа *A* и в небольшом — типа *B*.

Табл. 4 показывает, что в течение последних 10 поколений особи типа *A* в культуре *B* в условиях *A* появляются в 7% случаев и примерно в таком же особи *A'*, в общем — в 15% случаев.

Появление особей типа *A* в культуре *B* в условиях *A* говорит о том, что наследственные изменения возникают направленно, соответственно новым условиям. Несмотря на то, что в ряде поколений оставлялись для размножения только особи *B*, в их потомстве появлялись особи *A*. Этот факт с несомненностью указывает на то, что наследственные изменения возникают скачкообразно в отдельных половых клетках особей *B*.

Появление особей *A'* говорит также о том, что у некоторых особей наследственные изменения возникают на какой-то стадии развития и не во всех клетках; этим и объясняется, вероятно, тот факт, что эти особи частично имеют небольшие изменения типа *B* и дают разнообразное потомство.

### Обсуждение полученных данных

Проблема наследования приобретенных признаков тесно связана с вопросами эволюции животного и растительного мира. Работами ряда авторов (Холодковский, 1910; Дмитриев, 1951; Кожанчиков, 1941 и др.) показано, что перемена кормовых растений вызывает изменения в биологии и некоторых морфологических особенностях насекомых, что приводит в ряде случаев к образованию новых форм с новой пищевой специализацией. Как известно, Н. А. Холодковский, изучая хермесов, один из

первых высказал мысль о возможности образования биологических форм в пределах вида под воздействием пищевого режима. В последнее время ряд авторов (Дмитриев, 1951; Лукьянович, 1938; Рубцов, 1952) высказывают мысль о возможности возникновения новых видов при изменении кормовых растений у насекомых.

Совершенно очевидно, что образование новых форм должно быть связано с изменением наследственных свойств организма.

Данное исследование, как нам кажется, проливает свет на вопрос о некоторых причинах возникновения наследственных изменений в природе. В работе с очевидностью удалось выяснить, что при перемене кормовых растений у тлей *N. circumflexus* возникают направленные наследственные изменения.

Если культура тлей находится в условиях *A* — на растениях гороха или вики, то возникают наследственные изменения типа *A*, если в условиях *B* — на растениях гречихи и перца, — типа *B*.

Тот факт, что культура *A* в условиях *A* никогда не дает формы *B*, а культура *B* в условиях *B* — формы *A* и, наоборот, культура *A* в условиях *B* дает наследственно измененные формы *B*, а культура *B* в условиях *A* — наследственно измененные формы *A*, говорит о том, что наследственные изменения в данном случае возникают не случайно и не благодаря внутреннему автогенетическому процессу в половых клетках, а строго направленно, в соответствии с измененными условиями среды (новым кормовым растением).

Опыты показали, что эти наследственные изменения, полученные в результате изменившихся условий, возникают у немногих отдельных особей. Тем не менее, если мы популяцию или культуру тлей оставим для свободного размножения в течение многих поколений на новом растении, происходит замена старой формы новой, возникшей под влиянием изменившихся условий.

Математический расчет показывает, что при наличии направленной наследственной изменчивости, при постоянно действующих измененных условиях этот процесс протекает неизбежно. Скорость его зависит от количества наследственно измененных особей, возникающих в каждом поколении.

В табл. 5 для примера приводится изменение соотношения форм *A* и *B* в популяции при наличии направленной наследственной изменчивости в 10 и 15%. При этом практически уже в 15-м поколении мы видим замещение формы *B* формой *A* при изменении условий в сторону *A*.

Таблица 5

Поколения	Направленная наследственная изменчивость			
	в 10%		в 15%	
	<i>B</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>A</i>
1	100,0	0,0	100,0	0,0
2	90,0	10,0	85,0	15,0
3	81,0	19,0	72,0	28,0
4	73,0	27,0	61,0	39,0
5	66,0	34,0	52,0	48,0
6	59,0	41,0	44,0	46,0
7	53,0	47,0	37,0	53,0
8	48,0	52,0	31,0	69,0
9	43,0	57,0	26,0	74,0
10	39,0	61,0	22,0	78,0
11	35,0	65,0	19,0	81,0
12	31,5	68,5	16,0	84,0
13	28,0	72,0	14,0	86,0
14	25,0	75,0	12,0	88,0
15	22,0	78,0	10,0	90,0
	20,0	80,0	8,5	91,5

К данному случаю может быть применена формула сложных процентов, т. е. формула, отражающая изменения численности исходных форм при появлении в каждом поколении новой формы с постоянной частотой:

$$N_t = N_0(1 - K)^t,$$

где  $N_0$  — численность группы,  $N_t$  — численность исходных форм в поколении  $t$ ,  $K$  — частота появления новой формы.

Время уравнивания числа исходных форм, т. е. поколение, в котором обе формы будут в равных численностях, может быть найдено из условия:  $N_t = \frac{1}{2}N_0$ , отсюда  $\frac{1}{2} = (1 - K)^t$ , или  $\log \frac{1}{2} = t \log (1 - K)$ , и  $t = \frac{0,30103}{\log (1 - K)}$ , т. е. при 10%-ной направленной изменчивости  $K = 0,1$ , тогда  $t = \frac{0,30103}{0,04576} = 6$  поколениям.

Время в поколениях, когда останется один носитель исходной формы, может быть найдено из условия:

$\frac{1}{N_0} = N_0(1 - K)^t$ , отсюда  $0 = 2 \log N_0 + t \log (1 - K)$  и  $t = -\frac{2 \log N_0}{\log (1 - K)}$  при  $K = 0,1$ , если  $N_0 = 30$ , т. е.  $t = \frac{2 \log N_0}{0,04576} = 43,6 \log N_0$ , т. е.  $t = 66$  поколениям.

Приведенный расчет может быть использован как схема при изучении направленной наследственности изменчивости.

В отдельных опытах мы видим колебания в количестве наследственно измененных особей от поколения к поколению, которые могут зависеть от неучтенных условий, благоприятствующих и неблагоприятствующих их появлению.

Данная схема замены одной формы другой нами приводится только для того, чтобы показать, что при наличии направленной наследственной изменчивости в новых условиях мы наблюдаем появление все большего и большего количества особей с новой наследственностью даже в том случае, если новая форма возникает в небольшом проценте случаев и в отношении жизнеспособности и размножаемости не отличается или незначительно отличается от старой. Но очевидно, что в ряде случаев новая форма в новых благоприятных для нее условиях, возникшая под их влиянием, может иметь большую выживаемость, более повышенную жизнеспособность, большую продолжительность жизни и большую размножаемость по сравнению со старой. В этом случае новая форма будет вытеснять старую в более короткий срок.

Анализируя материалы табл. 2 и 3 при пересадке тлей из условий  $A$  в условия  $B$  и табл. 4 — при пересадке тлей из условий  $B$  в условия  $A$ , мы видим некоторую разницу в характере появления направленных наследственных изменений рисунка в одном и другом случае. В первом случае мы наблюдаем в первом же поколении появление большого количества измененных соответственно новым условиям особей, т. е. то, что носит название определенной изменчивости. Наследственные же изменения начинают появляться только по прошествии нескольких поколений. Материалы табл. 2 и 3 показывают, что в потомстве линии  $A$ , перенесенной в условия  $B$ , происходит от поколения к поколению накопление количественных изменений, которые только в пятом и шестом поколениях реализуются в форме качественных наследственных изменений, и далее сам характер появления их идет более быстрыми темпами, чем это предусматривается табл. 5. Очевидно, что схема, представленная на табл. 5, здесь усложняется тем, что происходит предварительное накопление количественных изменений, которые затем переходят в качественные — наследственные.

На данном примере в целом мы видим то, что принято называть наследованием приобретенных свойств.

Во втором случае, при пересадке тлей из условий *B* в условия *A*, тли увеличиваются в размерах соответственно новым условиям, и постепенно от поколения к поколению происходит увеличение их плодовитости (Самохвалова, 1951, рис. 2 и 3). Также несколько изменяется и рисунок, но характер его изменения у большинства особей остается все же в течение ряда поколений соответственным прежним условиям — *B*. Отдельные наследственно измененные особи типа *A* начинают появляться в небольшом проценте со второго поколения.

На фоне отрицательного отбора (табл. 4) мы видим, что они продолжают появляться почти в каждом поколении. Характер появления их соответствует схеме, представленной на табл. 5.

Стоит отметить, что сам по себе характер рисunka у тлей, повидимому, не имеет приспособительного значения. Тем не менее он наследственно изменяется в соответствии с изменившимися условиями — новыми кормовыми растениями.

Материалы настоящего исследования позволяют понять появление и сохранение в некоторых случаях в процессе эволюции неприспособительных изменений (рисунок на спине насекомого).

Таким образом, на основании анализа частного случая наследования признаков у тлей мы можем сказать, что определенная направленная наследственная изменчивость должна играть немалую роль при образовании новых форм животных и растений в природе.

## Выводы

1. Наследственные изменения возникают у тлей под влиянием измененного пищевого режима строго направленно, т. е. в соответствии с кормовым растением.

2. Наследственные изменения при воздействии измененных условий на взрослый организм возникают в отдельных клетках скачкообразно. Так, в некоторых половых клетках формы *B* в условиях *A* возникают наследственные изменения, соответствующие условиям *A*, а в половых клетках формы *A* в условиях *B* возникают наследственные изменения, соответствующие условиям *B*.

3. При наличии направленной наследственной изменчивости в новых условиях новая форма неизбежно стремится заменить старую, что и происходит благодаря появлению при свободном размножении от поколения к поколению все большего и большего в процентном отношении количества особей с новой наследственностью.

## Литература

- Алпатов В. В., 1950. Передача приобретенных признаков на примере насекомых. Усп. совр. биологии, т. 30, вып. 2.
- Гиляров М. С., 1949. О наследовании изменений инстинкта у насекомых, Агробиология, № 5.
- Дмитриев Г. В., 1951. О пищевой специализации и возникновении биологических форм у насекомых, Агробиология, № 4.
- Кожанчиков И. В., 1941. Об условиях возникновения биологических форм у *Gastroidea viridula* Deg., Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VIII.—1951. О значении сезонных изменений химизма пищевых растений в питании дубового шелкопряда и некоторых других дендрофильных чешуекрылых, там же, т. IX, вып. 3.
- Кузнецов В. И., 1952. Вопросы приспособления чешуекрылых к новым пищевым условиям, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XI.
- Лукьянович Ф. К., 1938. Значение и задачи кормовых отношений у растительноядных насекомых, Защита растений, т. XVII.
- Рубцов И. А., 1952. О возникновении и наследовании приобретенных в онтогенезе пищевых реакций у насекомых, Усп. совр. биологии, т. XXXIV, вып. 1 (4).
- Самохвалова Г. В., 1951. Получение наследственных изменений у тлей при перемене кормовых растений, Журн. общ. биологии, т. XII, № 3.

- Смирнов Е. С., 1953. О наследовании приобретаемых свойств у животных, Вопросы мичуринской биологии, вып. III.
- Смирнов Е. С. и Келейникова С. И., 1950. Изменение жизненности и наследование приобретенных признаков у *Neomyzus circumflexus* Buckt (Aphididae), Зоол. журн., т. XXIX, вып. 2.
- Смирнов Е. С. и Чувакина З. Ф., 1952. Возникновение наследственной адаптации к новому кормовому растению у *Neomyzus circumflexus* Buckt (Aphididae). Зоол. журн., т. XXXI, вып. 4.— 1953. Наследование приобретаемых свойств и проблема возникновения вредителей, Вестн. МГУ, № 5.
- Холодковский Н. А., 1910. О биологических видах, Известия Академии наук, т. 4.