

Я. Я. ЛУС

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ
ADALIA BIPUNCTATA L.

БЕССАМЦОВЫЕ ЛИНИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 6 III 1947)

Отсутствие самцов в некоторых семьях *Adalia bipunctata* впервые нами было подмечено в 1932 г. при скрещивании ленинградских самок подвида *A. b. bipunctata* L. с монгольскими самцами *A. b. fasciatopunctata* Fald. и было принято сначала за результат отдаленной гибридизации. Вскоре, однако, стало ясным, что между этими явлениями нет связи, так как оказалось, что некоторые самки вообще дают лишь бессамцовое потомство при скрещивании с любым самцом — независимо от его происхождения. Определив путем вскрытия соотношение полов в индивидуальных культурах, выкормленных за предшествующие годы, мы тогда же установили, что бессамцовость одного и того же типа распространена в столь отдаленных друг от друга местах, как Ленинград и его окрестности, с одной стороны, и сел. Жаланаш в юго-восточном Казахстане, с другой (3500 км по прямой). В ближайшие годы для опытов был привлечен материал из г. Фрунзе (Киргизия), и выяснилось, что в этой популяции (подвид *A. b. turanica* mihl), как, повидимому, и в монгольской, бессамцовые линии отсутствуют. В дальнейшем явлению бессамцовости уделялось в наших исследованиях специальное внимание.

Было изучено распределение исследованных природных самок различных популяций *Adalia bipunctata* по проценту самцов в их потомстве. Изучение показало, что в популяциях Средней Азии (Фрунзе, Ташкент, Джелалабад и Андижан), где обитает подвид *turanica*, а также в популяции подвида *fasciatopunctata* из Монголии распределение следует нормальной биномиальной кривой с модальными классами 45—50—55% ♂♂, что отвечает теоретически ожидаемому соотношению полов; в популяциях же подвида *bipunctata* из Ленинграда и Москвы и в переходной популяции *bipunctata* - *turanica* в сел. Жаланаш кривая распределения имеет явно бимодальный характер, причем первая (максимальная) вершина слегка смещена влево от 50% ♂♂,

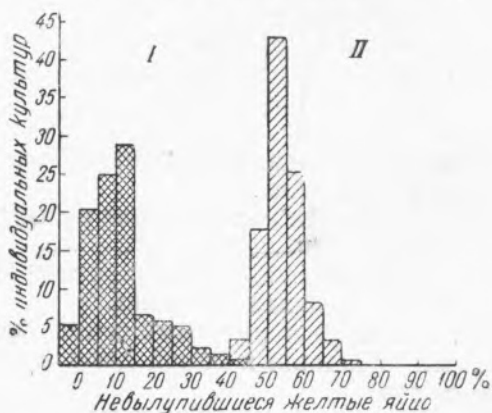


Рис. 1. Невылупившиеся желтые яйца. I — в нормальных бисексуальных культурах ($n = 138$, $M = 11,5 \pm 0,77$); II — в бессамцовых культурах ($n = 334$, $M = 51,35 \pm 0,29$)

а вторая вершина падает на нулевой класс. Обе вершины соединяются промежуточными по проценту самцов классами самок. Наличие бессамцовых линий в природных популяциях *A. bipunctata*, таким образом, можно рассматривать в качестве своеобразного случая диморфизма.

Путем подсчета яиц было установлено, что в тех культурах, где самцы отсутствуют полностью или появляются в виде единичных исключительных особей, около половины яиц не дают вылупления (рис. 1), оставаясь налитыми и белесовато-желтыми. Следовательно,

Таблица 1

Наследование бессамцовости (данные за 1932—37 гг.)

		Процент ♂♂ в семьях дочерей						n
		0—2,5	2,5—12,5	12,5—22,5	22,5—32,5	32,5—42,5	42,5 и выше	
% ♂♂ в семьях матерей	0—2,5	71,5	17,5	3,3	2,8	2,45	2,45	245
	2,5—12,5	47,1	18,4	6,9	9,2	5,7	12,6	87
	12,5—22,5	52,1	9,1	4,55	4,55	13,6	9,1	22
	22,5—32,5	21,2	15,1	6,0	3,0	—	54,5	33
	32,5—42,5	20,0	—	10,0	—	30,0	40,0	10
	42,5 и выше	—	—	—	—	13,8	86,2	29
n		238	66	18	17	21	66	426

отсутствие самцов зависит от гибели мужских зигот на какой-то стадии развития яйца.

В отношении наследования бессамцовости установлены следующие факты.

1. Ответственной за конкретное соотношение полов в потомстве данной пары является самка.

2. Самки из нормальных семей при спаривании с самцами из таких же нормальных семей дают в потомстве нормальное соотношение полов.

3. Самки из унисексуальных семей при скрещивании (на поглощение) с самцами из нормальных семей в преобладающем большинстве случаев дают такие же бессамцовые семьи, в единичных случаях — семьи с нормальным половым соотношением и несколько чаще — семьи с уменьшенным в разной степени процентом самцов. Самки из семей последнего типа продуцируют эти же категории семей, но в иных соотношениях: чем выше процент самцов в материнской семье, тем больше в ней самок, продуцирующих нормальное по половому соотношению потомство. Самки из семей с восстановленным нормальным половым соотношением дают только нормальные семьи. Сказанное иллюстрируется следующей суммарной таблицей, в которой объединены разные поколения поглотительного скрещивания по нескольким бессамцовым линиям (табл. 1).

4. При отборе в пределах одной генеалогической бессамцовой линии (№ 651) к самкам, происходящим только из бессамцовых семей, самцов из линий с нормальным половым соотношением, производившемся на протяжении 11 генераций, с нарастанием поколений не обнаружилась тенденция снижения процента самок, продуцирующих бессамцовые семьи (беспорядочные колебания от 70 до 90% при числе проверенных самок от 10 до 50 на генерацию).

5. Исключительные самцы в бессамцовых семьях не показывают каких-либо отклонений от нормы по жизнеспособности и плодовитости. При скрещивании таких самцов с самками из нормальных линий

в течение первых двух генераций в погомстве последних снижения полового индекса не наблюдалось. Систематических поглощений исключительными самцами на протяжении многих поколений, к сожалению, не удалось провести.

В свете изложенных фактов не представляется возможным дать удовлетворительное объяснение наследования бессамцовости в простых менделистических терминах. Наиболее вероятно, что здесь мы имеем дело с комплексом нескольких доминантных аутозомальных летальных генов, действие которых усложнено материнским эффектом и ограничено мужским полом. Возможность допущения леталей в половых хромосомах исключена. Для дальнейших суждений о биологическом значении бессамцовости у *Adalia bipunctata* существенно то, что механизм, лежащий в основе бессамцовости, с одной стороны, обеспечивает избыточную продукцию самок, а с другой, не исключает полностью возможности образования нормальных полноценных самцов.

Так как наличие в популяциях бессамцовых линий должно снижать средний процент самцов в них, то по последнему можно обратно судить о распространении бессамцовости. Нами было произведено определение полового соотношения в природных популяциях *A. bipunctata* для различных точек СССР и Монголии. Так как недостаток места не позволяет привести обширную таблицу, ограничимся только выводами из этих определений. По некоторым точкам мы имеем наблюдения за ряд лет, которые показывают, что соотношение полов в данной природной популяции удерживается на близком уровне на протяжении многих лет. Так, процент самцов в популяциях *Adalia bipunctata* составлял: в Ленинграде — 31,43% в 1934 г. и 29,24% в 1941 г.; в Ст. Петергофе — 28,2% в 1925 г. и 30,34% в 1939 г.; в Москве в 1930 г. — 40,5%, в 1935 г. — 41,85%, в 1936 г. — 27,80%, в 1940 г. — 36,72%, в 1945 г. — 40,3% и в 1946 г. — 33,5%; в Киеве в 1917 г. — 41,42%, в 1918 г. — 37,41%, в 1919 г. — 39,60%, в 1946 г. — 38,40%; в сел. Жаланаш (ю.-в. Казахстан) в 1937 г. — 30,91%, в 1938 г. — 31,0%, в 1941 г. — 40,23%, в 1946 г. — 32,2%; во Фрунзе (Киргизия) в 1938 г. — 51,85%, в 1939 г. — 52,77%, в 1940 г. — 54,33%, в 1941 г. — 54,60%, в 1942 г. — 51,80%, в 1945 г. — 49,30%; в Ташкенте в 1908 г. — 50,28%, в 1946 г. — 52,80%. Полиморфизм по бессамцовости, таким образом, носит равновесный характер.

Смещение полового соотношения от нормы в пользу самок наблюдается только в популяциях подвида *bipunctata* и в некоторых популяциях, переходных от этого подвида к подвиду *turanica*. Оно выражено наиболее сильно в северных районах и в приподнятых горных долинах с аналогичным более суровым климатом. Для тех и других характерно также более пятнистое распределение ограниченных по размерам биотопов, используемых *Adalia bipunctata*. В южных популяциях (Крым, Кавказ, Средняя Азия), а также в монгольской, которые могут использовать более обширные, не прерывающиеся растительные ассоциации, пригодные для жизни этого вида, соотношение полов, как правило, варьирует в узких пределах около нормы (1:1). Показательно, что бессамцовые линии наиболее распространены в тех популяциях, которые испытывают, как естественно полагать, более сильные сжатия численности при зимовках, восстановление которых происходит при более ограниченном числе поколений за сезон размножения (1—2), а само размножение происходит при более скученных условиях вынужденно колониального образа жизни.

При широкой полигамии *Adalia bipunctata*, когда один самец может оплодотворить большое число самок, значение последних для восстановления популяций выше, нежели самцов; поэтому, чем больше самок сохранится в критические периоды, тем это будет выгод-

нее для вида. Так как часть самок вступает в зимовку, будучи покрытыми, а у осемененной осенью самки, как нами точно установлено, жизнеспособная сперма сохраняется в половых путях до весны, и она может приступить к размножению без новой копуляции, то даже при полной гибели в течение зимы всех самцов данной популяции последняя способна к самовосстановлению.

Наличие бессамцовых линий, обеспечивая более высокий процент самок в популяциях, тем самым при подобных условиях приобретает определенное положительное биологическое значение. Это значение увеличивается благодаря тому, что присутствие бессамцовых линий создает преграду близко родственным спариваниям, столь вредным у данного вида, как это было показано в сообщении (15). Последнее особенно важно именно при вынужденном узко колониальном образе жизни в сезоны размножения. Наконец, нельзя не отметить, что оставшиеся желтыми яйца в бессамцовых кладках поедаются вылупившимися личинками, которые на этом корме могут просуществовать почти до первой линьки, выходя таким образом на арену свободной жизни уже подростками и окрепшими. Все это делает понятным, почему бессамцовость у *Adalia bipunctata* получила столь широкое распространение. Понятно, что бессамцовые линии могут существовать в популяциях только в виде примеси к нормальным линиям, т. е. в виде полиморфизма. Баланс тех и других, очевидно, поддерживается естественным отбором в конкретных условиях среды.

Смещение полового соотношения от „нормы“ (1:1) — вообще довольно распространенное явление у животных. Унисексуальные линии как закономерное явление известны у некоторых видов *Sciara* (7) и *Cecidomyiidae* (2) из *Diptera*, у двух видов мокриц (6, 12) (наземные *Isopoda*), а также у головной вши (5) и в других группах. Спорадические однополые (чаще бессамцовые) линии констатированы в популяциях *Drosophila melanogaster* (3, 9, 10), *D. phalerata* (13), *D. obscura* (4, 14), *D. affinis*, *D. athabasca*, *D. azteca* и как более частое явление в обеих расах *D. pseudoobscura* (11). Явление это изучалось в опытах, причем показано, что механизм наследования весьма различен в разных случаях.

Характерно, что многие из видов, которым свойственны унисексуальные линии, ведут скученный образ жизни в изолированных колониях. Банга (1) полагает, что бессамцовые или почти бессамцовые расы у животных, размножающихся партеногенетически, эволюционировали в условиях периодического скучивания и при больших плотностях населения.

Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
6 III 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ A. M. Banta, Amer. Nat., 71, 34 (1937). ² H. F. Barnes, Genetics, 24, 225 (1931). ³ G. Bonnier, Z. Ind. Abst. u. Vererbh., 31, 153 (1923). ⁴ S. Gershenson, Genetics, 13, 488 (1928). ⁵ E. Hindle, J. Genet., 8, 267 (1919). ⁶ H. W. Howard, ibid., 40, 83 (1940). ⁷ C. W. Metz, Amer. Nat., 72, 485 (1938). ⁸ W. I. Moenkhaus, J. Morphol., 22, 123 (1911). ⁹ T. H. Morgan, J. Exp. Zool., 17, 315 (1914). ¹⁰ H. Redfield, Genetics, 11, 482 (1926). ¹¹ A. H. Sturtevant and Th. Dobzhansky, ibid., 21, 473 (1936). ¹² A. Vandel, Bull. Biol., 72, 147 (1925). ¹³ А. Гайсинович, Ж. эксп. биол., А, 4, 233 (1928). ¹⁴ С. М. Гершензон, там же, А, 3, 147 (1927). ¹⁵ Я. Я. Лус, ДАН, 57, № 8 (1947). ¹⁶ С. Л. Фролова, Ж. эксп. биол., А, 4, 226 (1928).