

Р. В. ХЕСИН

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ДВУМЯ
ПОПУЛЯЦИЯМИ *DROSOPHILA MELANOGASTER***

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 17 IX 1947)

До сих пор имеется сравнительно мало данных относительно генетического механизма внутривидовой дивергенции. Особенно это относится к наиболее важным — физиологическим признакам. Между тем надлежащая разработка указанного вопроса, несомненно, важна для понимания процесса эволюции.

Как и для большинства теоретических генетических исследований, лучшим объектом при решении данной проблемы может служить *Drosophila melanogaster*. Но, к сожалению, в литературе почти совершенно нет сведений о внутривидовых различиях по физиологическим признакам у этого объекта. Следовательно, прежде чем заниматься генетическим механизмом дивергенции, надо выяснить ряд вопросов. В настоящей работе мы разбираем следующие вопросы:

1) Различаются ли между собой популяции *D. melanogaster* по физиологическим признакам? 2) Насколько резки эти различия? 3) Долго ли они сохраняются при разведении природных линий в лаборатории? 4) Одинаково ли выражена внутривидовая дивергенция у самок и у самцов?

Решение указанных вопросов даст возможность перейти непосредственно к анализу генетики внутривидовых физиологических различий. Для того чтобы получить ответ на эти вопросы, было проведено сравнение двух популяций *Drosophila melanogaster*, обитающих в различных экологических условиях. Первая из них — прибрежная популяция района г. Сухуми (прибрежная линия). Вторая исследованная популяция (горная линия) обитает в селе Ахалшени (18 км от Сухуми в сторону Кавказского хребта) и хорошо изолирована от приморья.

Для исследования мы избрали ряд комплексных по своей природе признаков, важных в процессе приспособления организма к условиям среды: интенсивность метаболизма, вероятно, связанные с ней скорость развития и плодовитость и, наконец, вес тела имаго. Эти признаки исследовались у F_2 — F_4 от мух, пойманных в природе (отлов проводился в течение июля 1946 г. одновременно в обоих районах). Линии велись в больших банках, без перенаселения. Рассмотрим данные, полученные по каждому признаку.

1. Интенсивность метаболизма. Интенсивность метаболизма определялась по интенсивности дыхания мух. Исследование проводилось в аппаратах Баркрофта (объем каждого сосуда равен $11,5 \text{ см}^3$). Мухи помещались в оба сосуда одновременно: в один — мухи горной, а в другой — прибрежной линии. Сдвиг жидкости в манометре позволял судить о сравнительной интенсивности дыхания. Опыты проводились при температуре $25,0 \pm 0,2^\circ \text{C}$ и длились 2 часа. Во всех случаях вес срав-

ниваемых мух был одинаков (с точностью до 0,1 мг при общем живом весе партии в 98—102 мг).

Самцы сравнивались в 10 опытах. Во всех 10 случаях оказалось, что дыхание у мух горной линии идет более интенсивно, чем у прибрежной. Сравнение самок из этих же линий не выявило никакой разницы.

Описанные опыты дают лишь качественный ответ и поэтому встает вопрос: какова же величина разницы интенсивности дыхания между этими двумя линиями?

Были проведены измерения поглощения O_2 отдельными самцами в аппарате Баркрофта с сосудах объемом в $2,6 \text{ см}^3$ в течение 8 час. Каждая муха предварительно взвешивалась, чтобы можно было вычислить количество O_2 на 1 мг живого веса (чувствительность весов 0,03 мг). Результаты приведены в табл. 1.

Таблица 1

Л и н и я	n	Средн. интенс. дыхания (в делениях манометра на 1 мг живого веса за 1 час)	$M_{\text{diff}} \pm m_{\text{diff}}$	R	M_{diff} в % от горной
Горная	15	$38,4 \pm 1,26$			
Прибрежная	18	$36,2 \pm 1,11$	$2,2 \pm 1,67$	1,3	$5,7 \pm 4,34$

Постановка опытов технически довольно сложна, и поэтому нам удалось собрать лишь небольшой материал. Однако полученные данные показывают, что разница между самцами исследуемых линий равна, вероятно, нескольким процентам от общего объема поглощения O_2 .

2. Скорость развития. Скорость развития, начиная с момента откладки яиц до вылета имаго, была определена путем подсчета вылупления мух по часам.

Таблица 2

Длительность развития с момента откладки яиц до вылета имаго (в часах)

Линия	С а м к и					С а м ц ы				
	n	$M \pm m$	$M_{\text{diff}} \pm m_{\text{diff}}$	R	M_{diff} в % от горной	n	$M \pm m$	$M_{\text{diff}} \pm m_{\text{diff}}$	R	M_{diff} в % от горной
Горная	561	$\pm$				591	$198,1 \pm 0,35$			
Прибрежная	667	$197,3 \pm 0,3$	$3,5 \pm 0,53$	6,6	$1,8 \pm 0,27$	646	$203,3 \pm 0,37$	$5,2 \pm 0,51$	10,2	$2,6 \pm 0,25$

Из результатов, собранных в табл. 2, видно, что мухи горной линии (как самцы, так и самки) развиваются быстрее, чем мухи прибрежной линии. Разница между самцами более значительна, чем между самками.

Интересно было установить, насколько рано в развитии уже наблюдается разница между линиями. Для этого мы определили длительность развития эмбрионов. В табл. 3 приведены данные, показывающие, что различия в скоростях развития исследуемых линий проявляются уже на эмбриональной стадии.

Из сопоставления данных табл. 2 и 3 вытекает, что на протяжении онтогенеза разница увеличивается.

Таблица 3

Л и н и я	n	Среднее время развития с момента оплодотворения до вылупления личинок	$M_{diff} \pm m_{diff}$ в мин.	R	M_{diff} в % от общего срока развития эмбрионов горной линии
Горная	257	29 час. 36,8 мин. $\pm$ $\pm 2,86$ мин.	$21,4 \pm 3,74$	5,7	$1,2 \pm 0,21$
Прибрежная	319	29 час. 58,2 мин. $\pm$ $\pm 2,42$ мин.			

3. Плодовитость самок. Говоря о плодовитости самок, мы имеем в виду не общее число отложенных в течение всей жизни яиц, а скорость откладки, число яиц за единицу времени. Относительная плодовитость была определена с помощью подсчета числа яиц, отложенных двумя самками на пластинку с кормом за 24 часа. Результаты этих опытов приведены в табл. 4: естественно сделать вывод, что самки изучаемых линий отличаются по плодовитости.

Таблица 4

Л и н и я	Число пар самок	Общее число отложенных яиц	Среднее число яиц на 2 ♀ за 24 часа	$M_{diff} \pm m_{diff}$	R	M_{diff} в % от средней плодовитости горной линии
Горная	44	5192	$118,0 \pm 3,52$	$20,3 \pm 6,50$	3,1	$17,2 \pm 5,50$
Прибрежная . . .	43	4197	$97,7 \pm 5,46$			
Лабораторная . .	33	2915	$88,3 \pm 3,15$	—	—	—

Мы включили в таблицу данные по лабораторной линии, чтобы показать, что наши опыты отражают действительную разницу по плодовитости линий, а не различия в корме, необходимом той или иной линии для откладки яиц: в последнем случае лабораторные мухи, приспособившийся к нашей среде, показали бы большую плодовитость, чем остальные. Конечно, это не служит решающим доказательством правильности первого предположения, но все же делает различие между популяциями по плодовитости самок более вероятным.

4. В е с и м а г о. Мухи взвешивались через 4 дня после вылупления из куколок партиями по 10 шт. на весах с чувствительностью в 0,2 мг. Данные по весу мух сведены в табл. 5. Достоверно отличаются друг от друга только самцы: горная линия характеризуется меньшим живым весом тела, чем прибрежная. Самки из горной линии также меньше по своему весу, чем самки из прибрежной линии, но эта разница недостоверна.

Для решения вопроса о том, насколько долго сохраняются физиологические различия между природными линиями, культивируемыми в лабораторных условиях, был поставлен следующий опыт. Линии разводились в лаборатории с августа 1946 г. по июнь 1947 г., т. е. около 11 месяцев, в течение 25 поколений. При этом соблюдались два условия: 1) отсутствие перенаселения и 2) мухи собирались в течение всего периода вылупления, до его конца. Тем самым до известной степени устранялась селекция на тот или другой признак. Мухи 25-го поколения были исследованы на скорость развития; опыт проводился при $22 \pm 2^\circ \text{C}$. Оказалось, что разница между горной и прибрежной линиями сохранилась (табл. 6), хотя и с некоторыми изменениями.

Таблица 5

Линия	С а м к и					С а м ц ы				
	Число десятков	Ср. вес одной самки в мг	$M_{diff} \pm m_{diff}$	R	M_{diff} в % от веса самок горной линии	Число десятков	Ср. вес одного самца в мг	$M_{diff} \pm m_{diff}$	R	M_{diff} в % от веса самцов горной линии
Горная . .	30	$1,48 \pm 0,008$	$0,02 \pm 0,014$	1,4	$1,3 \pm 0,94$	30	$0,86 \pm 0,005$	$0,04 \pm 0,008$	5,0	$1,6 \pm 0,93$
Прибрежная	30	$1,50 \pm 0,011$				30	$0,90 \pm 0,006$			

Наконец, остановимся на последнем из поставленных в начале данной работы вопросов: одинаково ли выражена внутривидовая диверген-

Таблица 6

Длительность развития с момента откладки яиц до вылета имаго (в часах)

Линия	С а м к и					С а м ц ы				
	n	$M \pm m$	$M_{diff} \pm m_{diff}$	R	M_{diff} в % от горной	n	$M \pm m$	$M_{diff} \pm m_{diff}$	R	M_{diff} в % от горной
Горная . .	108	$240,1 \pm 0,65$	$7,4 \pm 1,40$	5,2	$3,1 \pm 0,58$	126	$249,4 \pm 0,80$	$5,4 \pm 1,32$	4,1	$2,2 \pm 0,53$
Прибрежная	117	$247,5 \pm 1,25$				117	$254,8 \pm 1,04$			

ция у самцов и у самок? Как видно из приведенных данных, различия между самцами разных популяций по всем трем изученным признакам больше, чем между самками.

Можно ли считать установленным правилом, что внутри вида *Drosophila melanogaster* дивергенция в первую очередь проявляется у самцов?

С помощью студенток Н. Кузнецовой, М. Шмановой и Г. Ивановой была проведена следующая работа. Мы сравнили веса мух из линий, выделенных из четырех популяций: кроме двух описанных выше, были взяты из районов Сочи и Ашэ. Были вычислены разницы между линиями. Сопоставление суммы разниц по самцам с таковой по самкам должно было показать, какой из полов сильнее дивергирует в результате обитания в различных экологических условиях. Сумма разниц (без знаков) по самкам оказалась равной $25,11 \pm 2,083\%$, а по самцам $46,22 \pm 1,364\%$ (средний вес тела горной сухумской принимался за 100%). Разница между M_{diff} для самок и самцов следующая: $21,1 \pm 2,49\%$ ($R = 8,4$).

Из этого опыта и из приведенных выше данных мы можем заключить, что внутри вида *Drosophila melanogaster* различия между отдельными линиями, как правило, больше у самцов, чем у самок.