

Р. А. МАЗИНГ

АНАЛИЗ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ МУХ *DROSOPHILA MELANOGASTER*, ГЕТЕРОЗИГОТНЫХ ПО ЛЕТАЛЯМ, ВОЗНИКШИМ В ПРИРОДЕ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 21 VII 1939)

При цитогенетическом анализе леталей, возникших в природных условиях у мух *Drosophila melanogaster*, нами⁽¹⁾ были обнаружены факты повышенной жизнеспособности⁽¹⁾ мух, гетерозиготных по леталю, по сравнению с мухами без леталей. Но эти факты были обнаружены случайно. Вместе с тем интересно было провести систематическое исследование сравнительной жизнеспособности гетерозигот по леталю какой-либо одной природной популяции и посмотреть, как часто встречается подобное явление и не наблюдается ли также пониженная жизнеспособность, т. е. полудоминантное проявление леталей.

С этой целью осенью 1937 г. были взяты мухи *Drosophila melanogaster* из Крымской популяции (Никитский сад).

Обычным методом $\frac{Cy}{L^2}$ были выявлены летали во II хромосоме. При просмотре культур F_3 на летали мы специально искали гены повышенной жизнеспособности, но на 150 хромосом нам не удалось обнаружить ни одного случая⁽²⁾.

В данной популяции процент леталей оказался высоким (22%). Все летали были сбалансированы при помощи линии *Cy*.

В 32 линиях была изучена сравнительная жизнеспособность мух, гетерозиготных по леталю.

Для анализа жизнеспособности, так же как и в предыдущей работе⁽¹⁾, самцы $\frac{Cy}{l}$ из исследуемой линии скрещивались с самками из длительно инбридированных линий нормальных и ебону. Инбридинг велся с девственными самками. В каждом поколении ставилось несколько индивидуальных культур и для продолжения линии выбиралась наилучшая культура; тем самым велся отбор на хорошую жизнеспособность.

От скрещивания самцов $\frac{Cy}{l}$ с нормальными самками получались мухи $\frac{Cy}{+}$ и $\frac{+}{+}$, от скрещивания с самками ебону мухи $\frac{Cy}{+}$ и $\frac{+}{l}$. Контролем служило скрещивание самцов $\frac{Cy}{+}$ с самками нормальными и ебону из тех же инбридированных линий. Во всех скрещиваниях ожидаемое отношение мух *Cy* к мухам нормальным по фенотипу должно быть 1 : 1.

⁽¹⁾ Под жизнеспособностью мы понимаем жизнеспособность в течение развития, а не жизнестойкость взрослых мух.

⁽²⁾ Для половой хромосомы ген повышенной жизнеспособности описан Тимофеевым-Ресовским. Он был получен им при опытах с рентгенизацией мух.

Отклонения от данного отношения в опытных культурах указывали на случаи повышенной и пониженной жизнеспособности мух, гетерозиготных по леталю (1).

Культуры велись в колбах Эрленмейера в строго одинаковых внешних условиях. В каждую колбу сажалось по 5 самок и 5 самцов, через 4 дня родители удалялись. Подсчет мух велся по каждой колбе отдельно, причем, если в разных колбах получались различные результаты, то не вычислялась средняя величина, а данная культура относилась в разряд неясных культур. В каждой культуре мухи просчитывались до конца лета, так как было замечено, что в некоторых линиях нормальные мухи вылетают раньше мух *Cy*, и преждевременное прекращение счета мух могло исказить результаты.

В табл. 1 приведены данные по анализу жизнеспособности наиболее характерных линий. Мы видим весьма различную жизнеспособность гетерозигот по леталю в разных линиях. В табл. 2 показано, сколько линий каждого типа (если можно так выразиться) жизнеспособности встретилось в исследуемых линиях.

В 16 линиях из 32 наблюдается пониженная жизнеспособность мух, гетерозиготных по леталю, если в эту группу включить линии, дающие пониженную жизнеспособность хотя бы с одной из скрещиваемых линий. Это противоречит наблюдениям Стертеванта (3), показавшего полную рецессивность леталей, возникших в природных условиях у *Drosophila pseudoobscura*. В 4 линиях наблюдается повышенная жизнеспособность гетеро-

Таблица 1

№ культуры самцов $\frac{Cy}{l}$	Скрещивание		Наблюдаемый % нормальных мух	Ожидаемый % нормальных мух	$\frac{Dif}{m}$	n
	самки					
505	ebony		24.1	50 ± 1.53	16.9	1 075
	нормальн.		32.3	50 ± 2.08	8.5	579
627	ebony		58.2	50 ± 1.75	4.7	818
	нормальн.		59.9	50 ± 2.31	4.3	466
513	ebony		41.7	50 ± 1.77	4.7	793
	нормальн.		56.8	50 ± 1.23	5.4	1 576
614	ebony		41.9	50 ± 1.19	6.8	1 767
	нормальн.		53.9	50 ± 2.22	1.8	510
518	ebony		61.5	50 ± 0.88	13.0	3 215
	нормальн.		47.4	50 ± 1.35	1.9	1 370
Контроль	ebony		51.7	50 ± 1.31	1.2	1 461
	нормальн.		50.9	50 ± 1.40	0.6	1 267

Таблица 2

самцы $\frac{Cy}{l}$	Скрещивание		Число культур
	самки		
	ebony	нормальн.	тур
—	—	—	8
—	—	нет	6
—	—	+	1
—	—	0	1
+	+	+	2
+	+	0	2
+	+	+	6
?	?	?	6
	Всего		32

зигот по леталю и из них только в 2 линиях повышенная жизнеспособность обнаруживается при скрещивании с обеими линиями. В 3 линиях наблюдается отмеченное уже в предыдущем исследовании (1), своеобразное резкое различие в показателях жизнеспособности в зависимости

(1) Хромосома с *Cy* тоже летальна, но поскольку она присутствует во всех исследуемых линиях, ее наличие не мешает анализу.

от того, с какими самками (нормальными или ebony) производилось скрещивание. В 6 линиях получался противоречивый результат или в разных колбах или при повторении опыта, и, наконец, в 6 случаях ожидаемое совпадало с наблюдаемым.

Все 32 летали были идентифицированы. Идентичных леталей оказалось мало. Одна леталь встретилась 3 раза и одна 2 раза. Интересно отметить, что идентичные летали дали разные показатели жизнеспособности для гетерозигот по леталям. Повидимому, в данных случаях не только летали влияют на жизнеспособность гетерозигот. Но без анализа данных линий по отдельным участкам хромосом с леталью и без летали никаких определенных выводов сделать нельзя.

Нам представляется крайне интересным, что в целом ряде исследованных линий (20 из 32) гетерозиготное состояние по летали в той или иной форме отражается на жизнеспособности особей.

Но все обнаруженные нами явления были получены при скрещивании самцов $\frac{Cy}{l}$ из исследуемой линии с самками из лабораторных линий, и возникает вопрос, получится ли тот же результат при скрещивании самцов $\frac{Cy}{l}$ с самками своей же крымской популяции.

Для выяснения этого вопроса осенью 1938 г. снова были взяты летали во II хромосоме из той же крымской популяции, полученные Р. Л. Берг.

Самцы $\frac{Cy}{l}$ исследуемых линий были скрещены с самками из своей же популяции. Для контроля такие же самки скрещивались с самцами $\frac{Cy}{\text{Ник. сад}}$. В данном случае в контроле получалось значительное преобладание мух Cy над нормальными (табл. 3).

В табл. 3 приведены результаты исследования жизнеспособности гетерозигот по леталям наиболее характерных линий, полученных в 1938 г. В табл. 4, составленной по типу табл. 2, показано, сколько линий каждого типа жизнеспособности встретилось в 26 исследуемых линиях.

Т а б л и ц а 3
Скрещивание самцов с самками крымской популяции

№ культуры самцов $\frac{Cy}{l}$	Наблюдаемый % нормальных мух	Ожидаемый % нормальных мух	$\frac{Dif}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$	n
63	33.6 ± 1.71	42.8 ± 0.69	4.9	758
155	48.5 ± 1.33		4.4	1926
11	37.7 ± 1.42		3.2	1160
129	46.8 ± 1.58		2.3	992
Контроль	42.8	50 ± 0.69	10.4	5188

В 8 линиях гетерозиготы по леталям характеризуются пониженной жизнеспособностью и только в 2 случаях повышенной. В сравнительно многих линиях (15 из 26) жизнеспособность гетерозигот была такой же, как и в контроле.

Была сделана попытка одновременно со скрещиванием с самками своей популяции провести анализ жизнеспособности путем скрещивания с самками той же нормальной инбридированной линии, с которой проводился анализ в 1937 г. Но в данной нормальной линии в течение 4 месяцев не велся инбридинг и не производился отбор на хорошую жизнеспособность, и в ней накопилось так много леталей¹, что она оказалась совершенно непригодной для анализа.

¹ Летали были обнаружены специальным скрещиванием.

В основном скрещивание самцов $\frac{Cy}{l}$ с самками своей популяции дало тот же результат, как и при скрещивании с лабораторными линиями. Мы снова, что особенно важно, встретились с фактами как повышенной, так и пониженной жизнеспособности гетерозигот по леталю.

Явление пониженной жизнеспособности гетерозигот по леталю находит хорошее объяснение в полудоминантном проявлении леталей. Труднее объяснить повышенную жизнеспособность за исключением случаев доминантных генов повышенной жизнеспособности с рецессивным летальным действием, которые, повидимому, иногда встречаются [Мазинг⁽²⁾].

Т а б л и ц а 4

Показатель жизнеспособности	Число культур
—	8
+	2
0	15
?	1
Всего	26

Может быть, она объясняется накоплением модификаторов в процессе эволюции, не только обезвреживающих действие летали, но даже приводящих к повышению жизнеспособности гетерозигот. В детально изученной нами линии T201 повышенная жизнеспособность обуславливается взаимодействием между леталью и модификатором.

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 2.

Предварительные опыты по сравнительной жизнестойкости взрослых мух обеих изучаемых групп показали независимость жизнестойкости от жизнеспособности в течение развития. Повидимому, борьба за существование между особями $\frac{Cy}{+}$ и $\frac{l}{+}$ происходит на ранних стадиях развития. Впервые явление повышенной жизнеспособности было обнаружено при изучении леталей методом Пайнтера. Для получения личинок, гетерозиготных по леталю, самцы $\frac{Cy}{l}$ скрещивались с самками ebony. В некоторых культурах бросалось в глаза очень малое число личинок Cy.

Обращает на себя внимание, что в большинстве линий при длительном ведении культур $\frac{Cy}{l} \times \frac{Cy}{l}$ обнаруженные свойства как повышенной, так и пониженной жизнеспособности гетерозигот по леталю исчезают. Вследствие этого анализ на жизнеспособность гетерозигот по леталю надо проводить сразу по получении леталей из природы.

Во всяком случае мы видим, что летали в гетерозиготном состоянии часто бывают не безразличны для жизни особей. Поскольку в 3 линиях (см. Мазинг) нами была показана зависимость повышенной жизнеспособности мух от наличия летали в гетерозиготном состоянии, мы с большим правом, чем раньше, имеем основание предположить, что в динамике популяций отбор по гетерозиготам играет значительную роль, причем по леталю он может идти и в положительном и в отрицательном направлении, но чаще в отрицательном.

Государственный институт
усовершенствования врачей им. Кирова
Ленинград

Поступило
23 VI 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Р. А. Мазинг, ДАН, т. XX, № 2—3 (1938). ² Р. А. Мазинг, ДАН, т. XXIII, № 8 (печатается). ³ Sturtevant A. H., Biol. Bull. vol. 73, № 3 (1937). ⁴ N. W. Timofeeff-Ressovsky, Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Biol. N. F. I (1935).