

Н. Н. СОКОЛОВ и Н. П. ДУБИНИН

**ХРОМОСОМНЫЕ МУТАЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ КАК ОСНОВА  
ЭВОЛЮЦИИ КАРИОТИПА**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 30 IX 1940)

Дубинин, Соколов, Тиняков<sup>(1, 2)</sup>, Стертевант и Добжанский<sup>(3, 4)</sup> установили картину внутривидовой хромосомной изменчивости у ряда видов *Drosophila*. Оказалось, что единично возникающие хромосомные мутации размножаются внутри популяций, распространяются во многих случаях по значительной части ареала, достигая различных концентраций. В результате исторического процесса размножения отдельных мутаций в природных населенных оказывается накопленной огромная хромосомная изменчивость, отличительной чертой которой является наличие в диких популяциях, главным образом, инверсий. Эта внутривидовая хромосомная изменчивость составляет ту основу, на которой протекает эволюция отдельных хромосом и эволюция всего кариотипа в целом при образовании видов и кариотипических рас.

Цито-генетические исследования по *D. melanogaster* производились нами на территории Советского Союза в течение последних пяти лет. При этих исследованиях в популяциях *D. melanogaster* были найдены 19 различных инверсий, для большинства из которых границы были точно определены по карте Бриджеса. Во II хромосоме было найдено семь инверсий и в III хромосоме—двенадцать.

Для пяти инверсий установлено широчайшее распространение по изученному ареалу в СССР (СЗР; С2R NS; С2L и С2R—Кутаиси; СЗР—Кутаиси). При сравнении этих инверсий с отдельными находками инверсий в Европе и в Америке мы убедились, что указанные инверсии имеют мировое распространение по всему ареалу этого космополитического вида. Остальные 14 инверсий имеют эндемический характер.

Наряду с изучением популяций *D. melanogaster* мы изучали популяции *D. funebris* и *D. obscura*, хотя и в меньшем объеме. Для этих видов также обнаружено широчайшее распространение инверсий по ареалу вида, несмотря на наличие большей изоляции для популяций этих видов. То обстоятельство, что внутри диких популяций *Drosophila* распространены, главным образом, инверсии, объясняется дифференциальным действием естественного отбора на разные типы хромосомных мутаций. У *Drosophila* мы имеем относительно малый темп появления новых хромосомных мутаций. У *D. melanogaster* нами было проанализировано 59 235 хромосом, среди которых не было ни одного случая возникновения транслокаций, нехваток, перестановок или инверсий. Очевидно, что в истории вида, охватывающей огромные промежутки времени при огромном количестве

особей, живущих в каждом поколении (например, у *D. melanogaster*), возникло бесчисленное количество хромосомных мутаций.

Все это бесчисленное количество разнообразнейших хромосомных aberrаций исчезло. Огромное количество их не вышло за пределы единичных вкраплений или, удерживаемое отбором, не поднималось выше уровня низких концентраций. Часть из них имела более продолжительную историю, так как не подвергалась отрицательному отбору, но все же и они постепенно были выброшены из популяций. На современном этапе истории популяций только малая часть хромосомных мутаций представлена во внутривидовой хромосомной изменчивости.

Сравнительное исследование ряда видов *Drosophila* ясно показало, что общие закономерности внутривидовой хромосомной изменчивости выражаются по-разному в условиях разных систем вида, в свою очередь обусловленных историческими эколого-биологическими особенностями.

У *D. melanogaster* мы имеем: 1) широчайшее расселение внутри вида отдельных, единично возникающих мутаций; 2) доминирующее распределение стандартного порядка генов, так что концентрации инверсий в среднем по популяциям не превышают 3—4%, отсутствие популяций, гомозиготных по каким-либо инверсиям, и нормальное распределение гомозигот и гетерозигот в популяциях в соответствии с концентрациями aberrаций; 3) элементарность aberrаций, так что все aberrации в популяциях представляют собой единичные инверсии, возникшие из того же исходного стандартного порядка генов. Распределение инверсий у *D. obscura* и *D. funebris* свидетельствует о большей степени изоляции популяций у этих видов; здесь концентрации aberrаций достигают до 50%.

У *D. pseudoobscura* и у *D. azteca* по данным Добжанского и Стертеванта<sup>(4)</sup> и Добжанского и Соколова<sup>(5)</sup> мы имеем внутривидовую хромосомную изменчивость, резко отличную от изменчивости у *D. melanogaster*. У *D. pseudoobscura* мы имеем: 1) известную ограниченность в распространении каждого из 19 найденных в III хромосоме порядков генов, каждый из которых имеется на известном участке и не распространен на весь ареал вида (в том числе и стандартный порядок); 2) наличие очень больших концентраций aberrаций в популяции вплоть до появления популяций, гомозиготных по aberrациям; 3) возникновение сложных перестроек хромосом, отличающихся от стандартных целым рядом последовательных мутаций, прошедших внутри одной и той же хромосомы.

Очевидно, что существенные различия, которые мы находим между характером внутривидовой хромосомной изменчивости у разных видов, исторически обусловлены различиями систем этих видов.

Эколого-биологические особенности жизни разных видов обуславливают определенное соотношение изоляции, кроссбридинга и миграций, в условиях которых мутационный процесс, естественный отбор и генетико-автоматические процессы создают разные картины внутривидовой хромосомной изменчивости.

Описанные нами особенности в системах видов внутри рода *Drosophila*, которые достигают, как мы видели, существенных различий, имеют первостепенное значение для процессов эволюции кариотипов. Дивергенция видов типа *D. melanogaster* дает картину малых филогенетических различий кариотипов (мало существенные различия кариотипов *D. melanogaster* и *D. simulans*). Дивергенция видов типа *D. pseudoobscura* приводит к сложнейшим кариотипическим различиям (сложные различия кариотипов *D. pseudoobscura*—*D. miranda*; *D. azteca*—*D. athabaska*).

Фактические данные по хромосомной изменчивости в популяции позволяют обсудить ряд новых вопросов о значении естественного отбора для эволюции. Остановимся на двух вопросах.

Во-первых, необходимо отметить, что действие отбора создает преграду к распространению подавляющего числа мутаций, вследствие чего внутри вида возникает дифференциация, в основном независимая от обычных факторов изоляции.

Преграда к распространению таких мутаций связана с тем, что в силу действия отрицательного отбора они не могут подняться до высоких концентраций, а находятся в популяции в концентрациях, подчас приближающихся к величине мутационного процесса. В связи с этим очевидно, что целый ряд различий в популяциях у *D. melanogaster*, которые описывались под понятием экогенотипов, с чем связывалась идея о мутационной изоляции, на самом деле в значительной степени обусловлен дифференциацией вида, основанной на прямом соотношении мутаций и отбора.

Во-вторых, остановимся на некоторых особенностях эволюции хромосом в популяциях, которые определяются действием отбора на гетерозиготные инверсии. В этом случае действие отбора связано с нарушением направленной редукции двух частично совпадающих аберраций.

Благодаря кроссинговеру на совпадающих участках различные порядки генов, имеющие такие совпадающие участки, показывают антагонизм друг по отношению к другу, ибо гаметы, несущие кроссоверные хромосомы, оказываются нежизнеспособными. Наш анализ показал общее значение такого антагонизма для эволюции хромосом внутри вида, который обладает сильно выраженной изоляцией его популяций.

Благодаря наличию антагонизма естественный отбор позволяет сохраняться только тем вторичным инверсиям, которые заходят за границу прежней инверсии на очень малый участок. В силу этого возникает направленная эволюция хромосом, которая, в частности, приводит к появлению многих малых перестроек, появляющихся вследствие целого ряда заходящих инверсий, различающихся малыми участками захождения.

Открытие направляющего действия отбора на процесс эволюции хромосомных структур в популяциях показывает совершенно новую конкретную область приложения дарвиновской теории естественного отбора.

Эволюция хромосом обнаруживает взаимодействие между биологическими особенностями жизни видов (степень изоляции) и других факторов отбора и между сложными закономерностями в поведении и эволюции внутриклеточных структур. Приложение теории естественного отбора ярким светом осветило сущность и сложность своеобразных явлений направленной эволюции внутриклеточных структур в популяциях дрозофилы.

Кроме того разбор природы эволюции хромосом дает нам пример того, каким образом действие отбора осуществляет направленную эволюцию по пути ортоселекции.

Все сказанное показывает, что только лишь после выяснения роли естественного отбора мы получили, наконец, необходимые элементы для построения общей теории о природе эволюции кариотипа и о значении этой эволюции для процессов трансформации и дивергенции видов.

Институт экспериментальной биологии  
Москва

Поступило  
30 VIII 1940

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> N. P. Dubinin, N. N. Sokolov, G. G. Tiniakov, *Nature*, **137**, 1035—1036 (1936). <sup>2</sup> Н. П. Дубинин, Н. Н. Соколов, Г. Г. Тиняков, *Биол. журн.*, **6** (1937). <sup>3</sup> A. H. Sturtevant, Th. Dobzhansky, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **22**, 448—450 (1936). <sup>4</sup> Dobzhansky, Sturtevant, *Genetics*, **23**, 28—64 (1938). <sup>5</sup> Dobzhansky, Sokolov, *Journ. of Heredity*, **30**, 3—19 (1939).