

П. О. СИТЬКО

ВАРИАЦИЯ МУТАБИЛЬНОСТИ АУТОСОМНЫХ ЛОКУСОВ В ДИКОЙ ПОПУЛЯЦИИ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 8 VII 1940)

Эволюция организмов может строиться только на наследственной изменчивости. А так как последняя связана с изменениями наследственного вещества, то в процессе исторического преобразования организмов эволюционирует и их наследственное вещество. Из эволюции наследственного вещества вытекает эволюция самой способности организмов к изменчивости как в качественном, так и в количественном отношении. Таким образом эволюционное понимание организмов приводит к историческому подходу—к проблеме наследственной изменчивости. Однако современная мутационная теория рассматривает наследственную изменчивость, главным образом, как физико-химическую проблему состояния молекул—генов (Muller, Timofeeff-Ressovsky) вне связи с эволюционным процессом.

За последнее время все более и более появляются данные, особенно по сравнению мутабельности близких видов (⁵) и разных географических рас (¹, ²), указывающие на исторические изменения в качественном и количественном отношении самой изменчивости. Но эти данные все-таки не исключают и прямо противоположного толкования, ибо вполне допустимо, что изменчивость не изменяется, но разнo проявляется в разных группах организмов, каковыми служат виды, разновидности и расы. Найденные отдельные высокомутабельные линии (⁶) в пределах одной популяции не могут характеризовать типичную изменчивость.

Более убедительный материал можно получить при изучении мутабельности типичных локусов нескольких линий, взятых из одной дикой популяции. Обнаруженная изменчивость указывала бы на те элементарные процессы, на которых, посредством естественного отбора, может строиться эволюция мутабельности в том или другом направлении.

Ранее нами была исследована мутабельность X-хромосомы в дикой популяции *Drosophila melanogaster* (⁴). Было обнаружено различие мутабельности по видимым мутациям и отсутствие такового различия по леталлям, нехваткам и делециям.

В этой работе исследована мутабельность некоторых аутосомных локусов в упомянутой выше дикой популяции, но последующего сезона. Исследовалась мутабельность локусов III хромосомы: *ru*—(III—0,0), *st*—(III—44,0), *e*—(III—70,7) и *ca*—(III—100,7) в 6 линиях: 44^a, 89^a, 123^a, 259^a, 522^a, 789^a. Линии были огомозиготные по I, II и III хромосомам из природы (³). Облученные самцы дозой в 4 000 r скрещивались с виргин-

ными самками *ru st e ca*, и в F_1 проявлялись мутации, затрагивающие соответственные локусы. Опыт проводился по всем линиям одновременно. В таблице приведены данные по мутабельности в исследованных локусах. Приняв среднюю частоту мутаций отдельных локусов для всех линий за типичную мутабельность для дикой популяции, можно вычислить теоретические частоты мутаций для каждой линии соответственно количеству исследованных мух. Сравнение этих теоретических с соответствующими эмпирическими данными посредством χ^2 дает следующие величины: для локуса *ru*— $\chi^2=18,4$, *st*— $33,2$ и *ca*— $26,04$. Этим величинам χ^2 соответствует P меньше $0,01$, что вполне доказывает статистически достоверные различия в мутабельности по этим локусам данных линий.

Для *e*— $\chi^2=7,75$, которому соответствует $P=0,20$, т. е. различие статистически недостоверно.

Линии	44 ^a	89 ^a	123 ^a	259 ^a	522 ^a	789 ^a	Средняя частота мутаций для всех линий
Число мух	20 426	24 186	22 314	24 130	22 310	20 822	134 188
Локусы							
<i>ru</i>	12 0,0586	14 0,0578	4 0,0179	23 0,0953	6 0,0268	7 0,0336	66 0,0491
<i>st</i>	6 0,0293	24 0,0992	7 0,0313	2 0,0082	4 0,0179	6 0,0288	49 0,0365
<i>e</i>	12 0,0586	12 0,0496	10 0,0448	20 0,0828	19 0,0851	7 0,0336	80 0,0596
<i>ca</i>	16 0,0783	6 0,0248	2 0,0090	7 0,0290	16 0,0717	18 0,0864	65 0,0484

Общая частота мутаций по каждой линии

46	56	23	52	45	38	260
0,2248	0,2276	0,1030	0,2153	0,2015	0,1824	0,1936

По мутабельности локуса *ru* намечаются приблизительно 3 группы линий: наиболее мутабельная 259^a линия— $0,0953 \pm 0,0197$, вторая группа, куда относятся 44^a и 89^a линии со средней мутабельностью $0,0582 \pm 0,0114$, и, наконец, наименее мутабельные 123^a, 522^a и 789^a линии со средней мутабельностью $0,0260 \pm 0,0063$. Различие статистически достоверное обнаружено только между I и III группами— $0,0953 - 0,0260 \pm 0,0207$ —коэффициент достоверности 3,3. Коэффициент достоверности между I и II—1,6 и II и III группами—2,4, т. е. различие статистически недостоверно.

Различие в мутабельности по *st* локусу обусловлено высокой мутабельностью 89^a линии. Коэффициенты достоверности различия между этой и остальными линиями следующие: 44^a—3,0; 123^a—2,9; 259^a—4,3; 522^a—3,7 и 789^a—3,0, т. е. статистически достоверные различия.

По локусу *e* обнаружены две группы линий: 259^a и 522^a со средней мутабельностью $0,0840 \pm 0,0134$ и 44^a, 89^a, 123^a и 789^a со средней мутабельностью $0,0467 \pm 0,0153$. Различие между этими двумя группами статистически недостоверно—коэффициент достоверности 2,4.

По мутабельности локуса *ca* обнаружены две группы линий—44^a, 522^a и 789^a со средней мутабельностью $0,0787$ и 89^a, 123^a и 259^a со средней мутабельностью $0,0212 \pm 0,0055$.

Различие между этими группами статистически достоверно— $0,0789 - 0,0212 \pm 0,0124$ —коэффициент достоверности 4,6.

Таким образом, за исключением локуса *e*, во всех остальных локусах обнаружены статистически достоверные различия в их мутабельности

в исследованных линиях, причем это различие обусловлено не случайно какой-нибудь высокомутабильной линией, а локусами с повышенной и пониженной мутабельностью, встречающимися во всех линиях и, например, по локусу *ca* 50% линий имеют повышенную мутабельность и 50% — пониженную. Необходимо подчеркнуть, что различие мутабельности не резкое, как характерно для мутабельных генов, а незначительное, обнаруживаемое только при биометрической обработке.

Подтверждением того, что локусы с разной мутабельностью встречаются во всех линиях и каждая линия характеризуется своим комплексом по мутабельности локусов, отличающихся от других линий, являются данные по сравнению мутабельности каждой линии со всеми остальными по четырем изученным локусам. Для каждой пары сравниваемых линий высчитывались две величины X^2 : первая, когда данные одной из сравниваемых линий принимались за теоретический ряд и к ним приравнивались данные второй линии, и вторая величина X^2 , когда данные второй линии принимались за теоретический ряд и к ним приравнивались данные первой линии. Из 30 полученных таким способом X^2 28 X^2 соответствуют P меньше 0,01, т. е. статистически достоверное различие, и только для линий 44^a и 789^a получено $P=0,20$ и $P_2=0,05$, т. е. статистически недостоверное, хотя большая вероятность различия.

Таким образом мутабельность каждой линии отлична от остальных и это различие статистически достоверно.

Вместе с тем сравнение линий по общей мутабельности показывает, что за исключением 123^a линии между ними нет различия — X^2 равен 2,24, которому соответствует $P=0,70$. Это показывает, что общая мутабельность линий не может характеризовать специфику мутабельности локуса, ибо она обнаруживает только тот случай, когда вариирование мутабельности во всех или в большинстве локусов происходит в одном направлении и эффект суммируется; если же вариирование мутабельности происходит в любом направлении, что бывает в большинстве случаев, то в общей мутабельности они могут и не обнаружиться. Мутабельность 123^a линии понижена по сравнению с другими линиями. Коэффициент достоверности различия этой линии с 44^a и 89^a линиями 3,1; 259^a — 3,05; 522^a — 2,7 и 789^a — 2,17. Различие между мутабельностью 123^a и общей мутабельностью для всех линий статистически достоверно — 0,1936 — 0,1030 ± 0,0138, коэффициент достоверности 6,5.

В ы в о д ы. Как обнаружено, дикая популяция *Drosophila* гетерогенна по своим мутационным свойствам, причем вариации мутабельности локусов вовсе нерезкие и не связаны с особыми мутабельными линиями, а представляют незначительные отличия мутабельности типичных локусов. Эти вариации типично мутабельных локусов встречаются как нормальное явление в дикой популяции, и они по всей вероятности лежат в основе эволюции мутабельности.

Действие естественного отбора в дикой популяции, имеющей вариации мутабельности локусов, приводит к выживанию организмов с определенной качественной и количественной наследственной изменчивостью. В этом отношении естественный отбор выступает как творческий фактор, направляющий эволюцию мутабельности.

Поступило
9 VII 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Demerec, Genetics, 22 (1937). ² Дубовский, ДАН, IV (1935).
³ Гершензон, Збірник праць з генетики, Київ, № 4 (1940). ⁴ Ситко, Збірник праць з генетики, Київ, № 4 (1940). ⁵ Timofeeff-Ressovsky, ZS. ind. Abst. u. Vererb., 6 (1936). ⁶ Тиняков, ДАН, XXII (1938).