

Н. П. ДУБИНИН, член-корреспондент АН СССР, и Г. Г. ТИНЯКОВ

МИГРАЦИЯ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР В ОПЫТЕ С ПРИРОДНЫМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ

Открытие нами того факта, что популяционные инверсии у *Drosophila funebris* имеют экологическое значение⁽¹⁻³⁾, позволяет поставить вопрос об экспериментальном исследовании процессов эволюции на созданных в природе популяциях.

Мы не имеем еще ни одного примера экспериментального создания таких природных популяций, которые содержали бы в себе генотипическое разнообразие, прошедшее долгий путь приспособительной эволюции в природных условиях. Имелись попытки внести в природу отдельные мутации с последующим анализом их судьбы⁽⁴⁻⁷⁾.

Особое направление в анализе искусственно создаваемых в природе мутантных популяций касается изучения способности разных видов к миграции⁽⁸⁻¹¹⁾.

В наших экспериментах мы использовали инверсию II—I у *Drosophila funebris*. Эта инверсия является постоянным приспособительным элементом в популяциях этого вида. Как показано раньше, она имеет характерный экологический оптимум для разных условий и прошла длительный путь эволюции.

18 мая 1945 г. мы привезли на биологическую станцию Института цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР в селе Кропотово (115 км на юго-запад от Москвы) 10 000 особей *Drosophila funebris*, гомозиготных по инверсии II—I, и поставили их на размножение. В первых числах июня из теплой комнаты, где стояли массовые культуры, вылетело в природу около 100 000 мух (подсчитывались куколки). Вылетевшие мухи не имели фенотипических отличий от местных форм. Предстояло путем цитологического анализа проследить судьбу вылетевшей в природу мутантной популяции.

Кариотип местной популяции Кропотово изучался Г. Г. Тиняковым в 1940 г. Среди 108 особей была найдена одна особь, гетерозиготная по инверсии II—I (0,92%). В 1944 г. на большом материале мы изучили эту же популяцию. Среди 1286 особей было обнаружено 9 гетерозигот (0,70%). Таким образом, в Кропотове мы имеем устойчивую сельскую расу с малыми концентрациями инверсии II—I. Какое же влияние на эту популяцию оказали 100 000 гомозигот, выпущенных в природу?

Анализ популяции биологической станции, проведенный 23—31 июля, показал, что за 2 прошедших месяца (3 поколения) масса внесенных инверсий органически включилась в природную популяцию и произвела в ней радикальную кариотипическую перестройку.

В настоящей работе мы впервые проводили прямой микроскопический анализ для установления всех трех кариотипов по II хромосоме, которые возникают в популяции в связи с расщеплением по инверсии II—I. По характерному рисунку хромосомы мы устанавливали

гомозиготность по инверсии II—I и гомозиготность по норме. Гетерозиготы устанавливались обычным методом обнаружения петли при конъюгации гомологов.

Анализ в июле 1945 г. 116 особей из популяции биостанции показал следующее распределение кариотипов: гомозигот по инверсии II—I 28 особей, гетерозигот 57, нормальных гомозигот 29. Это показывает, что местная популяция, имевшая ранее концентрацию инверсии II—I, равную 0,35%, теперь приобрела огромную концентрацию, равную 49,5%. По насыщенности инверсией II—I популяция биостанции стала тождественной с популяцией центра Москвы (50%). Таким образом, внесение в природу массы инверсий привело к появлению на биостанции популяции типа высокоиндустриального города, которой, однако, предстояло размножаться в условиях сельской местности.

Анализ количественного распределения трех кариотипов в популяции показывает, что оно близко к соответствию с равновесным распределением по формуле Гарди. Это обстоятельство очень важно. Во-первых, оно свидетельствует, что скрещивание выпущенных особей с особями природной популяции привело к образованию единой новой свободно перекрещивающейся популяции. Во-вторых, эта популяция не испытывает заметного миграционного давления из окружающих популяций. Очевидно, что при наличии заметных миграций класс нормальных особей должен превышать число, ожидаемое по формуле Гарди. Однако уже в приведенном первом анализе число нормальных особей на 6% меньше ожидаемого. Это нарушение не случайно.

Приведенные факты позволяют нам установить сезонность в движении мигрантов. Ранней весной после выпуска мутантной популяции произошло интенсивное движение особей. В короткий срок, 2—3 недели, выпущенные особи распределились, хотя и не равномерно, во всей системе популяций. После этого миграционного периода в жизни популяции наступил период оседлости, возможно, связанный с избытком пищи на месте.

Цитологический анализ показал, что по мере прохождения месяцев размножения во всех популяциях происходит интенсивное падение исходных концентраций инверсий.

На биостанции мы имеем: в июле концентрация инверсии II—I равна 49,5%, в августе 24%, в сентябре 17%, в октябре 9,9%; в ближнем Кропотове: в июле 25%, в августе 25%, в сентябре 15%; в дальнем Кропотове: в июле 14%, в августе 12%; в Бесово в августе 9,8%, в сентябре 3%; в Малом Кропотове в августе 14%, в сентябре 3%.

Падение концентраций по месяцам размножения связано с определенным нарушением равновесного распределения. Имеет место систематическая недостача обоих классов гомозигот (по стандарту и по инверсии) и систематическое превышение количества гетерозигот над ожиданием.

Перед нами ясная картина дифференциального влияния отбора на различные кариотипические группы. Для выяснения степени влияния отбора на каждую из кариотипических групп мы суммировали данные по всем анализам, исключая данные июльской популяции на биостанции. Эта популяция уникальна по величине концентрации, и здесь еще не исключено влияние самого выпуска мух. Сводка результатов дана в таблице.

Отсутствие уловимого миграционного давления в изученных нами летних популяциях позволило нам изучить влияние естественного отбора на эволюцию популяций.

Биостанция находится на западной окраине деревни Кропотово. Эта деревня пересечена глубоким оврагом, заросшим деревьями. Восточнее Кропотова, за кладбищем и за аллеей деревьев расположено

село Бесово, на расстоянии около 1 км от биостанции. На запад от биостанции, за лесом и глубокими оврагами в лесу, также на расстоянии 1 км, расположено Малое Кропотово.

Исследование хромосомных структур у особей из всех перечислен-

Суммарно по всем популяциям, кроме июльской популяции биостанции	Карิโอטיפы, число особей		
	гомозиготы по стандарту	гетерозиготы по инверсиям	гомозиготы по инверсиям
Ожидалось	949,1	317,5	36,4
Наблюдалось в природе	924	359	20
Разница между распределением, найденным в природе и ожидаемым по формуле Гарди	-25,1	+41,5	-16,4
Разница, %	2,6%	13%	45%

ных популяций показало, что выпуск в природу 100 000 гомозигот по инверсии II—I отразился на всей системе популяций. Весь участок равен не менее 400 000 м² (2000 × 200 м).

В июле на биостанции мы имели концентрацию, равную 49,5%. В то же время в районе Кропотово, вблизи биостанции, концентрация равнялась 25%. В районе, удаленном от биостанции, она была равна 14%; в Бесово, в августе, концентрация равнялась 9,8% и в Малом Кропотове — 14%. Перед нами отчетливая картина диффузии, которая идет из точки насыщения (биостанция). Диффузия идет во все окружающие районы, и степень проникновения инверсии в каждую из популяций зависит от расстояния популяции от точки насыщения.

Обращает на себя внимание факт очень быстрой диффузии хромосом. Анализ, проведенный через 2 месяца, показал, что во всех популяциях диффундировавшие инверсии вступили в равновесное распределение с местными хромосомами. Во всех случаях мы обнаружили распределение генотипов по формуле Гарди.

Используя косвенные данные, мы можем получить суждение о сроках диффузии. Полное объединение между выпущенной и природной популяциями может осуществиться только во втором поколении после рекомбинации всех генотипов. Для развития двух поколений в природе требуется около 40 дней. Поскольку мы обнаружили равновесное распределение через 60 дней после вылета мух в природу, очевидно, что максимальным сроком диффузии инверсий по всем популяциям следует принять 20 дней.

Биостанция находится в центре системы изученных популяций; отсюда следует, что скорость миграции была в среднем около 50—100 м в день.

Вопреки данным Тимофеевых-Рессовских (миграция по 4 м в сутки) и соображениям Добжанского и Райта о том, что *Drosophila funebris* относится к слабо мигрирующим формам, а *D. pseudoobscura* — к сильно мигрирующим, мы видим, сравнивая данные Добжанского и Райта по *D. pseudoobscura* с нашими данными по *D. funebris*, что степень миграции обоих видов является величиной одного и того же порядка.

Мы видим, что влияние отрицательного отбора на нормальных гомозигот и на гомозигот по инверсии различно. Уменьшение числа нормальных гомозигот против ожидаемого по формуле Гарди составляет 2,6%. Для гомозигот по инверсии оно равно 45%. Таким образом, отрицательный отбор в 11 раз сильнее действует на гомозигот по инверсии.

Гетерозиготы показывают обратную зависимость в отношении действия отбора. Число гетерозигот в природе оказывается заметно выше ожидаемого по формуле равновесных распределений.

Превышение числа гетерозигот над ожидаемым равно 13%. Очевидно, что в отношении гетерозигот мы имеем явление внутрипопуляционного гетерозиса. Повышенное переживание гетерозигот поддерживает в популяциях внесенную нами инверсию. Однако отбор против гомозиготных инверсий так велик, что все популяции претерпевают направленные изменения в сторону освобождения от внесенной инверсии.

В опыте по зимовке⁽³⁾ мы обнаружили резкое и почти равное отрицательное влияние отбора на гетерозигот и гомозигот по инверсии. Летом при нарастающем размножении популяций, в природе, в условиях сельской местности мы видим другую картину. В отношении гетерозигот изменилось само направление отбора. Этот факт показывает всю сложность природного влияния естественного отбора на генетическую структуру популяций. В связи с этим следует упомянуть, что в сельских популяциях, где имеются низкие концентрации инверсий, нет возрастания количества инверсий по месяцам летнего цикла. Полученные данные о вытеснении инверсии в созданной нами популяции городского типа при ее размножении в сельской местности показывают, что условия эволюции популяций в городе и сельской местности резко отличаются и в период летнего расцвета популяций.

Материалы настоящей работы впервые для хромосомных мутаций установили факт внутрипопуляционного гетерозиса в природе. Отбор направлен против гомозигот и поддерживает размножение гетерозиготных форм. Этим доказано ранее теоретически высказанное соображение Стертеванта и Мазера⁽⁹⁾ и Малиновского⁽¹⁰⁾.

Для условий искусственных популяций в ящиках типа Тесье и Леретье аналогичная картина большего переживания гетерозигот у *Drosophila melanogaster* по инверсии С II—L, С II—R была получена в нашей лаборатории С. Я. Бессмертной (1939—1940 гг.).

Данные по внутрипопуляционному гетерозису реально обнаружили, что причиной сохранения инверсии в малых концентрациях в сельских популяциях является отбор в пользу гетерозигот. Отбор против гомозигот не позволяет размножиться инверсиям до сколько-нибудь заметных концентраций. Возможно, что существуют и более сложные взаимоотношения между инверсиями и средой, однако роль гетерозиса уже несомненна.

Поступило

16 XII 1946

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. П. Дубинин и Г. Г. Тиняков, ДАН, 51, 151 (1946). ² N. P. Dubinin and G. G. Tiniakov, The Am. Naturalist, 80, No. 792, 393, (1946). ³ Н. П. Дубинин и Г. Г. Тиняков, ДАН, 51, № 9, 715 (1946). ⁴ С. М. Гершензон, Журн. общ. биол., 2, № 3 (1941). ⁵ S. Gordon, The Am. Naturalist, 64, 381 (1935). ⁶ S. Gordon, Experimental Biology, 16, № 3, 278 (1939). ⁷ Ю. М. Оленов, И. С. Хормац, К. Ф. Галковская, Н. И. Княжева, А. Д. Лебедева, З. Ф. Попова, ДАН, 15, № 2, 97 (1937). ⁸ Th. Dobrhansky and S. Wright, Genetics, 28, 304 (1943). ⁹ A. H. Sturtevant and K. Mather, The Am. Naturalist, 72, 447, (1938). ¹⁰ А. А. Малиновский, Журн. общ. биол., 1, № 4, 565 (1940). ¹¹ N. W. Timofeeff-Ressovsky and E. A. Timofeeff-Ressovsky, Z. i. A. V., 79, 28 (1940). ¹² N. W. Timofeeff-Ressovsky, Z. i. A. V., 79, 35 (1940). ¹³ N. W. Timofeeff-Ressovsky, Z. i. A. V., 79, 44 (1940).