

В. Б. СОЛОДОВНИКОВ

**О ЕСТЕСТВЕННОМ МОДИФИКАЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ
В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *DROSOPHILA MELANOGASTER***

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 25 XI 1946)

Для сравнительно-экспериментального анализа модификационной и мутационной изменчивости нами⁽²⁾ были выбраны такие ненаследственные изменения, которые меньше всего зависят от сложных онтогенетических корреляций, выработанных исторически, а скорее являются результатом выключения их (рентгеноморфозы, термоморфозы, фенокопии). Этот выбор мотивирован желанием отыскать наиболее элементарные нарушения морфогенетических процессов.

В отдельных исследованиях было замечено, что морфозы, фенокопии можно наблюдать не только в материале, который испытал то или иное сублетальное воздействие (рентген, шоковые температуры), но и в культурах, которые не получали никакого воздействия, а развивались в обычных оптимальных условиях. Подобные ненаследственные изменения, возникающие без обнаруживаемых изменений во внешней среде, мы, по аналогии со спонтанными мутациями, называем спонтанными модификациями. Гольдшмидт⁽³⁾, исследуя контрольный материал различных культур дрозофилы, отмечает крайне редкое появление aberrантных ненаследственных форм. Например, для орегонской линии им на 6000 особей обнаружена всего одна aberrантная ненаследственная форма типа *cut—notch*. Обнаружив в изучаемых нами популяциях большое количество спонтанных модификаций, мы решили посвятить им специальное исследование. Результаты этого исследования, как нам казалось, могли бы в совокупности с другими наблюдениями и экспериментами способствовать расширению сведений о модификационной изменчивости.

Применяя термин „спонтанные модификации“, мы все время имели в виду зависимость их от внешних и внутренних факторов развития организма. Значение внутренних факторов нами выявлялось при использовании различных популяций. Значение внешней среды изучено при учете колебаний температуры в пределах жизненного оптимума.

Этиологию спонтанных модификаций мы склонны видеть в нарушениях морфологических процессов в результате резких изменений во внешней среде при развитии организма. Такие изменения, сходные с сублетальными агентами, возможны и в тех условиях, которые суммарно считаются оптимальными. Действительно, если принять во внимание постоянный рост, развитие и смену форм существования в онтогенезе организма, то следует считать, что редкие встречи с повреждающими факторами возможны и при этих условиях.

Нами исследовались фенокопии, затрагивающие крыловую пластину дрозофилы, сходные с мутациями *cut*, *notch*, *beaded*, *beadex*. Проверка на наследование всех этих морфозов показала их ненаследственную

природу, так как в трех — четырех поколениях потомство мух, имеющих тот или иной морфоз, не имело никаких отличий от изученного на морфозы исходного материала.

В табл. 1 приведены сводные материалы исследования спонтанной частоты модификаций в различных популяциях (в ‰). Так как спонтанные изменения относительно редко встречаются, то для статисти-

Таблица 1

Спонтанная частота изменений крыловой пластинки
в различных популяциях *Drosophila melanogaster*

Популяции	Результаты просмотра мух			m, ‰
	общее количество просмотр. мух	количество обнаруженных морфозов	‰ морфозов	
«Самара», популяция из г. Куйбышева	1 726	13	0,75	±0,20
	991	11	1,12	±0,39
	1 289	14	1,09	±0,30
	1 183*	9	0,76	±0,25
Всего	5 189	47	0,91	±0,27
«Симферополь» (по данным Грацианского 1941 г.)	638	1	0,14	±0,11
	637	0	0,00	—
	484	1	0,21	±0,20
	973	1	0,10	±0,11
Всего	2 732	3	0,11	±0,0363
«Флорида» (по Грацианскому 1941 г.)	1 763	—	0,23	±0,12
«Алма-Ата» № 6	838	2	0,24	±0,165
	1 433	4	0,27	±0,128
Всего	2 321	6	0,26	±0,1
«Алма-Ата» № 232	624	4	0,64	±0,32
	1 847	10	0,54	±0,17
Всего	2 471	14	0,56	±0,141
«Кутаиси»	451	3	0,66	±0,385
	651	5	0,77	±0,24
	921	7	0,76	±0,284
Всего	2 023	15	0,74	±0,189

ческого анализа во всех популяциях учитывались морфозы, затрагивающие любую деталь крыловой пластинки. Табл. 1 показывает, что спонтанная частота модификаций значительно колеблется, если рассматривать все природные популяции (lim 0,00—1,105).

Однако в пределах каждой популяции различные выборки дают сходный процент „спонтанных модификаций“ (табл. 2).

Эти данные, хотя и не имеют статистической достоверности, говорят о том, что у каждой популяции имеется свой собственный, характерный для нее и только для нее процент „спонтанных“ модификаций.

Общий процент модификаций, вычисленный для каждой популяции на основании всех выборок, статистически оценен и сравнен в преде-

лах всех имеющихся у нас в распоряжении популяций. Из 15 возможных сочетаний сравнения 4 показывают полную статистическую достоверность*:

$$(t_1=6,17; t_2=4,10; t_3=3,48; t_4=4,70),$$

и три сочетания близки к статистической достоверности

$$(t_5=2,56; t_6=2,47; t_7=2,33).$$

Таким образом, около половины исследуемого материала показывает существование межпопуляционных различий по спонтанным мор-

Таблица 2
Колесание спонтанной частоты
модификаций и средние частоты

Л и н и и	Пределы изменчивости частоты спонтанных модификаций	Среднее
„Самара“	0,754—1,105	0,928
„Симферополь“	0,00 —0,20	0,09
„Алма-Ата“ № 232	0,543—0,642	0,592
„Кутаиси“	0,665—0,758	0,727
„Алма-Ата“ № 6	0,238—0,269	0,253

фозам. Отсутствие достоверных различий между остальными популяциями, по всей видимости, объясняется относительно небольшой „спонтанной“ частотой модификации.

Вышеуказанное соображение подкрепляется тем, что размах изменчивости „спонтанной“ частоты модификаций у всех без исключения популяций разный. Этот размах у отдельных популяций („Кутаиси“), насколько позволяют говорить наши данные, незначителен; у других популяций („Самара“) достигает большой величины и статистически достоверен. Данный факт может говорить, с одной стороны, о генетическом различии отдельных выборок в смысле их реактивности или модификабельности, с другой стороны, о том, что от опыта к опыту нельзя получить вполне идентичных условий воспитания культур.

Экспериментальные данные говорят о правомерности второй точки зрения, так как для популяции „Самара“, действительно, крайние варианты получены в различных условиях развития. Эти данные взяты из контрольных серий экспериментов по влиянию различных температурных условий развития на частоту рентгеноморфозов. В одном из вариантов этих серий, где весь цикл развития от яйца до взрослого насекомого проходил при $t=15-27^\circ$, процент спонтанных морфозов равнялся 1,085, в другом варианте, при $t=25-27^\circ$, он был равен 0,759.

Таким образом, оказывается более вероятным предположением, что все отклонения в частоте „спонтанных“ модификаций в различных выборках одной и той же популяции, в основном, определяются отклонениями в условиях воспитания культур.

В наших наблюдениях возможные отклонения в условиях воспитания культур не затемняют межпопуляционных различий, так как приведенные данные ясно говорят о том, что каждой популяции присуща своя собственная частота спонтанных модификаций.

В целях дальнейшего сравнительного анализа наследственной и ненаследственной изменчивости нами приведена попытка сопоставления спонтанных модификаций и мутаций в пределах выбранных линий.

* $t = Diff/m_{diff}$.

Индукцированные модификации ранее уже были сопоставлены со спонтанными мутациями Берг (4). В данной работе установлена прямая корреляция между мутабельностью линий и их способностью под влиянием холода давать морфозы.

В нашей работе мы не проводили специального исследования мутабельности популяций. Однако для ряда популяций, на которых проведено исследование, известна спонтанная мутабельность, так как они служили для ряда экспериментов по мутационному процессу в работах других авторов.

Чрезвычайно низкая, по сравнению с другими изученными популяциями, общая мутабельность обнаружена в популяции „Симферополь“ (5).

Из линий, полученных от Н. П. Дубинина („Алма-Ата“ № 6, „Алма-Ата“ № 232, „Кутаиси“), линия „Алма-Ата“ № 232 значилась как высоко мутабельная (особенно разительны данные по yellow — 0,097% мутаций). Так как эксперименты по мутационной и модификационной изменчивости произведены почти одновременно, позволительно использовать вышеуказанные данные для сравнительного анализа наследственной и ненаследственной изменчивости.

Низкомутабельная лабораторная линия „Флорида“ также может быть использована для этих целей.

Статистически достоверные различия в модификабельности имеют место именно между линиями, у которых имеется более или менее повышенная мутабельность, и низкомутабельными линиями.

	$Diff \pm m_{diff}$	t
„Самара“ — „Флорида“	$0,812 \pm 0,173$	4,70
„Самара“ — „Симферополь“	$0,802 \pm 0,130$	6,17
„Самара“ — „Алма-Ата“ № 6	$0,812 \pm 0,160$	6,10

Если не совсем рельефна большая модификабельность линий с высокой мутабельностью, то наблюдается полное соответствие между частотой модификаций и мутаций у низкомутабельных линий (см. „Симферополь“, „Флорида“). Таким образом, в этих сравнениях мы можем констатировать намечающуюся корреляцию между модификабельностью и мутабельностью выбранных линий.

Обнаруженные корреляции делают вероятной гипотезу о том, что модификации и мутации могут быть не только сходны по своему дефинитивному проявлению, но и аналогичны по своей первичной природе, сущность которой лежит в субстанциональных повреждениях, причем изменяющийся субстрат при модификационной изменчивости связан по генезису с субстратом мутационной изменчивости. Об этом, как нам кажется, и говорит намечающаяся корреляция между мутационной и модификационной „спонтанной“ изменчивостью.

С нашей точки зрения, особенно важно, что в ряде исследований, в которых была показана высокая мутабельность отдельных линий, было вместе с тем выяснено, что мутабельными являются не отдельные локусы, а целые хромосомы или даже генотип в целом (6—10).

Если обычно на основании громадного количества фактов можно говорить о мутационном процессе, то на основании наших исследований следует учитывать и постоянный модификационный процесс, имеющий место при любых условиях существования популяций.

Поступило
25 XI 1946

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. К. Лобашев и В. Б. Солодовников, ДАН, 22, № 8 (1939). ² В. Б. Солодовников, ДАН, 30, № 5 (1940). ³ R. Goldschmidt, Z. ind Abst. u. Vererbungs, 1 (1935). ⁴ Р. Л. Берг, Изв. АН СССР, сер биол., № 3 (1945). ⁵ Ю. М. Оленов, И. С. Хармац и др., ДАН, 24, № 5 (1939). ⁶ Demeges, Genetis, 22, 5 (1937). ⁷ Ю. М. Оленов, ДАН, 19, № 5 (1933). ⁸ Р. Л. Берг, Дисс. Ленингр. гос. ун-т, 1939. ⁹ Г. Г. Тиняков, ДАН, 22, № 9 (1939). ¹⁰ Н. П. Дубинин, Рефераты отд. биол. наук АН СССР, 1945.