

Член-корреспондент АН СССР Н. П. ДУБИНИН

ГЕНЕТИКА АДАПТИВНОГО АБЕРРАТИВНОГО ПОЛИМОРФИЗМА  
В ПОПУЛЯЦИЯХ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Исследования по полиморфизму в популяциях дрозофилы, проведенные раньше, показали, что некоторые случаи aberrаций в природе характеризуются очень своеобразной наследственностью. Было показано, что при скрещивании таких aberrативных особей с нормаль-

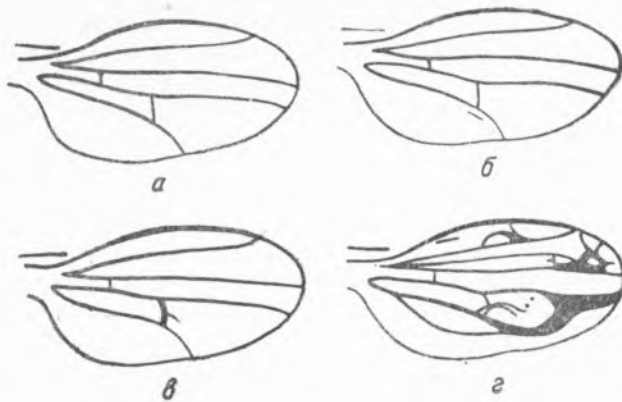


Рис. 1

ными в следующих поколениях гибридов нет обычного менделевского расщепления. Наследование имеет очень сложный, запутанный характер. Признаки имеют полудоминантный характер и при этом неполное проявление, в силу чего они проявляются и у гетерозиготных и у гомозиготных особей. С другой стороны, и гетерозиготы и гомозиготы бывают внешне нормальными. В число этих своеобразных природных изменений входит изменчивость по добавочному жилкованию на крыле у дрозофилы. В настоящей работе был проведен подробный анализ изменчивости по этому признаку в популяциях и его генетики. Открытые факты оказались имеющими общее значение для проблем генетики популяций и для ряда вопросов о происхождении видов.

Полиморфизм по жилкованию в природных популяциях связан с появлением на крыле добавочных жилок. Нормальное крыло у дрозофилы имеет 5 продольных жилок и 2 поперечные (рис. 1, а). Аберрации представлены тремя основными формами: а) добавочная свободная жилка (рис. 1, б); б) добавочная отвилка-2 (рис. 1, в); в) сеть жилок на крыле (рис. 1, г).

Исследование 15 популяций показало, что эти aberrации в среднем, в 0,29% случаях, вкраплены в массив нормальных особей. Ромашов и Беляева<sup>(3)</sup> установили широкое распространение этого вида aberrативного полиморфизма по многим видам отряда *Diptera*.

Проявление признаков добавочного жилкования обнаруживает половой диморфизм. Среди измененных особей в природе 73,3% были самки и только 26,7% самцы. По мере увеличения степени проявления признака половой диморфизм уменьшается, и для изменения „сеть жилок на крыле“ уже нет сколько-нибудь заметной разницы между самками и самцами.

При исследовании более 27000 диких особей в популяции Алма-Ата (1943 г.) на протяжении  $1\frac{1}{2}$  мес. с момента перехода популяции к массовому размножению и кончая моментом максимального расцвета популяций, была обнаружена ясная картина непропорционального увеличения числа aberrаций по мере роста популяций. Оба эти факта были первыми указаниями на то, что в изменчивости добавочного жилкования мы встречаемся с полиморфизмом, имеющим отборное значение.

Как было указано выше, изменчивость по добавочному жилкованию касается очень небольшого числа особей. В популяции Алма-Ата было найдено 0,57% измененных форм. Однако оказалось, что в потомстве от диких нормальных самок также появляются измененные особи. Встает вопрос о том, какова же наследственная зараженность популяций по этой особенности. Предварительный ответ был получен на основании первого поколения от диких нормальных особей. Общая сумма изменчивости здесь была равна природной (0,67%), однако, при этом выяснилось, что отдельные изменения появились от 17% самок (в 60 линиях из 348). Это показало, что мы имеем дело с широко распространенной наследственной системой. Дальнейший анализ вскрыл, что распространение этой наследственности имеет еще более широкий характер. Анализ состоял в изучении эффективности отбора и инбридинга, которые проводились в 240 линиях на протяжении 30 поколений. Было установлено, что в 67,9% случаев линии стали проявлять признаки добавочного жилкования. Эти опыты установили факт огромной, скрытой насыщенности популяций наследственными элементами добавочного жилкования. Картина аналогичной насыщенности оказалась широко распространенной. Она была обнаружена при анализе инбредных линий из популяций: Кутаиси (65,6%), Иваново (73,9%), Москвы (75,0%), Воронежа (77,1%) и Сталинабада (82,3%). Больше того, оказалось, что обнаруженная система наследственности по добавочному жилкованию не ограничивается только одним видом.

Предварительный анализ изменчивости по добавочному жилкованию у трех других видов рода *Drosophila* показал, что та же наследственная система скрытого насыщения однородной наследственностью, проявляющейся лишь в малом aberrативном полиморфизме по добавочным жилкам, имеется у *Drosophila transversa*, *Drosophila faterata* и у *Drosophila obscura*.

Опыты по отбору установили, что он имеет очень большую эффективность. Отбор не только обнаружил те линии, где вначале наследственность добавочного жилкования не проявлялась, но и резко усилил проявление и выражение этих признаков. Для учета влияния отбора была произведена регистрация картины жилкования у всех особей в 240 линиях на протяжении 30 поколений отбора. Среди 240 линий последнего поколения в 27 линиях выщепилось изменение сети жилок на крыле. Среди измененных линий по простому добавочному жилкованию максимальные линии имели 2—5 добавочных жилок на особь. Признаки добавочного жилкования появлялись в потомстве диких самок на разных поколениях отбора. Основная масса изменений выщепилась в первые поколения инбридинга, однако, в известном числе линий изменения появились позднее, вплоть до 22-го поколения. В основной массе измененных линий имелось колеблю-

щееся неустойчивое проявление признаков добавочного жилкования. Общая масса изменчивости быстро растет по мере протекания отбора. Так например, к 10-му поколению число добавочных жилок выросло в 160 раз сравнительно с первым поколением от диких самок.

Изменения „сеть жилок“ в основном выщепились на первых поколениях отбора. Характер быстрого и последовательного нарастания добавочных жилок в этих линиях указывает, что здесь имеет место консолидация тех более элементарных наследственных структур, которые самостоятельно были способны проявляться только в виде отдельных добавочных жилок. Громадное увеличение в проявлении признаков добавочного жилкования во всех линиях в целом также обязано накоплению однородной наследственности при помощи отбора.

Изученные 240 инбредных линий из популяции Алма-Ата распались на 5 групп. 25 линий проявили добавочное жилкование только в форме наличия свободных жилок; 16 линий только в виде наличия отвилков-2; 95 линий имели одновременно оба признака; 27 линий приобрели изменение „сеть жилок“, и, наконец, 77 линий остались нормальными. Измененные линии резко отличаются друг от друга. Так, максимально измененная линия, имевшая 1,5 добавочных жилки в среднем на одну особь, за все поколения отбора проявляет в 300 раз большее насыщение сравнительно с минимальной (0,005 жилки на особь). Особенно велико насыщение природных самок наследственностью добавочного жилкования в тех случаях, когда в их потомстве появляются изменения в виде сети жилок на крыле. Как правило, отбор в этих линиях идет очень быстро.

Для понимания подобной сложной наследственности в популяциях очень большое значение имеет уровень доминантности в разных популяциях. Для анализа этого вопроса была изучена доминантность трех типов добавочного жилкования: 1) одна добавочная жилка на особь; 2) две добавочные жилки (по жилке на каждом крыле); 3) изменения „сеть жилок“. Все изменения имеют полудоминантную природу с разной степенью проявления в гетерозиготах. У гетерозигот по первому типу в самках добавочные жилки появляются в 12,3%, а у самцов в 0,4% случаев. У гетерозигот по второму типу имеем 0,7% у самцов и 33,8% у самок. У гетерозигот третьего типа проявление у самцов равно 42,1%, а у самок 80,4%.

Гетерогенность популяции по системе модификаторов, влияющих на доминантность по добавочным жилкам, изучалась при помощи скрещивания самцов тех же трех типов изменений с самками из инбредных нормальных линий. Было показано, что эти линии в результате инбридинга приобрели различные наборы модификаторов. Так, при скрещивании самцов первого типа с самками линии № 21 изменение оказалось полностью рецессивным, а в гибридах с линией № 13 оно было резко полудоминантным и проявлялось у 38,1% самок. Та же картина дифференцировки разных линий была обнаружена и при скрещивании двух других типов самцов. Вопрос об уровне набора модификаторов по разным географически удаленным популяциям изучался при помощи скрещивания четырех разных изменений сети жилок с самками из пяти разных популяций (Алма-Ата, Иваново, Кутаиси, Кропотово, Москва). Изменение сети жилок № 103 в наименьшей степени проявлялось у самок гибридов, полученных при скрещивании с популяцией Кропотово — 84,9%, а в наибольшей степени с популяцией Москва — 95,3%. Изменение № 128 колебалось в проявлении от 37,6 до 50,7%. Изменение № 50 — от 61,4 до 94,9%. Изменение № 127 — от 66,4 до 83,4%. Эти результаты показали, что каждое из изменений имеет свой индивидуальный уровень доминантности, выражающийся в разном проявлении и выражении признака у гибридов. Имеет место известное различие в доминантности при

скрещивании с разными популяциями. Однако при этом все же на первый план выступает удивительное сходство этого явления в разных, удаленнейших друг от друга популяциях. Анализ разных инбредных линий, как то описано выше, показал, что этот средний уровень доминантности покоится на сложной гетерогенной основе. Если суммировать влияние всех линий на доминантность, то мы получаем величину, очень близкую к уровню доминантности популяции.

Приведенные факты показывают существование сложной наследственной системы, которая насыщает все популяции вида и оказывается свойственной даже целой группе видов в роде *Drosophila*. Внешне эта сложная наследственная система проявляется в популяциях очень слабо. Все исследование вопроса началось с популяционного и генетического анализа мало заметного морфологического нарушения жилок на крыле дрозофилы. Однако приведенные данные, а также дополнительный экспериментальный анализ, результаты которого будут изложены в следующем сообщении, показали, что за этим незначительным полиморфизмом скрываются сложные явления адаптивной эволюции физиологических систем, которые имеют серьезное значение.

Анализ этой эволюции позволяет в новом свете понять ряд основных проблем генетики и эволюции популяций и некоторые вопросы происхождения видов.

Поступило  
15 VII 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Д. Д. Ромашов и Е. Л. Балкашина, Журн. exper. биологии, сер. А, 5 и 6 (1929—30). <sup>2</sup> П. П. Дубинин, Д. Д. Ромашов, М. А. Гептнер и З. А. Демидова, Биол. журн., 6, № 2 (1936). <sup>3</sup> Д. Д. Ромашов и В. Н. Беяева, ДАН, 54, № 9 (1946).