

Э. Д. МАНЕВИЧ

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В КОНЦЕНТРАЦИИ ЛЕТАЛЕЙ
И ВЫЩЕПЛЕНИИ ГОМОЗИГОТ В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ
*DROSOPHILA MELANOGASTER***

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 26 IV 1947)

Рядом авторов (1, 3-6) было показано, что природные популяции насыщены огромным количеством летальных мутаций, которые благодаря своей рецессивности могут распространяться и существовать в скрытом виде в популяции. Мутационный процесс постоянно увеличивает количество летальных изменений в популяции. Однако часть популяции в каждом поколении элиминируется благодаря действию отрицательного отбора, устраняющего выщепляющиеся гомозиготы. Степень насыщения популяции летальными, следовательно, зависит от динамического равновесия между скоростью мутационного процесса и скоростью выщепления гомозигот. В какой-то момент жизни популяции должно быть достигнуто равновесие между этими двумя процессами.

Однако при анализе популяций не удалось обнаружить этого равновесия. Стертевант (7), анализируя данные Дубинина по Геленджику, показал, что скорость элиминации по крайней мере в 7 раз меньше, чем темп мутирования. Добжанский (7) высказал два возможных предположения, объясняющих это несоответствие:

1) Возможна элиминация гетерозигот по летальным (гипотеза Райта).

2) Степень элиминации гомозигот может зависеть от сезонных изменений в размножении популяции, а именно, элиминация может быть велика в период уменьшения численности популяции и значительно меньше в период увеличения численности популяции.

В отношении предположения о гибели гетерозигот имеются противоречивые данные. Несмотря на отрицательные результаты опытов в этом направлении, Добжанский все же считает, что отбор против гетерозигот в различных популяциях не исключен.

Дубинин (4, 5) приводит анализ популяций в течение ряда лет, который позволил ему разделить сезонный цикл на четыре периода. Наименьшая частота выщепления гомозигот была найдена в июле (0,019—0,0283%) и наибольшая в ноябре (0,248—0,36%). В том же году для популяции Кутаиси, в которой была найдена наибольшая частота гомозиготизации (0,248—0,39%), был рассчитан темп мутирования для II хромосомы, который оказался равным $0,33 \pm 0,07\%$. Таким образом, темп мутирования оказался равным частоте выщепления гомозигот в ноябрьской популяции. Однако, как указывает сам автор, эти данные страдают одним существенным недостатком, а именно они получены в разные годы и для различных популяций. Июльские популяции исследовались в 1933—1934 гг. в Геленджике, а ноябрьская популяция была взята из Кутаиси в 1939 г. Следовательно, они не могут правильно характеризовать процессы, происходящие в сезонном цикле одной, отдельно взятой популяции.

Для того чтобы выяснить, действительно ли существует цикличность в соотношении между темпом мутирования и скоростью рекомбинации, необходимо изучить одну и ту же популяцию в течение одного и того же года и повторить такие наблюдения в течение ряда лет. Самое важное в подобном анализе заключается в том, чтобы уловить тот момент сезонного цикла, когда начинается процесс очищения популяции от гомозигот, т. е. когда ожидается превышение гомозиготизации над скоростью мутирования, ибо в силу причин, изложенных выше, трудно получить картину постепенного нарастания скорости выщепления гомозигот по леталем, возникшим после полного очищения популяции от перезимовавших леталей.

С этой целью мною были предприняты исследования популяции *Drosophila melanogaster* из г. Мичуринска. Популяция Мичуринска была избрана по нескольким причинам. Во-первых, в климатических условиях средне-русской полосы сезонные колебания значительно более резки, чем в южных районах Советского Союза. В тех районах, где весна наступает медленно, а питание в первые летние месяцы затруднено, больше шансов найти сокращенную, не очень интенсивно размножающуюся популяцию, в которой можно было бы ожидать значительного увеличения скорости выщепления гомозигот. Во-вторых, в Мичуринске хорошо развито плодоводство, так что имеются необходимые условия для существования довольно обширной популяции. В-третьих, популяция Мичуринска в достаточной мере эндемична. Фрукты и овощи, перерабатываемые в плодоовощном комбинате, доставляются из окрестных колхозов и совхозов. Случайное занесение мух или личинок из других частей Советского Союза сведено к минимуму.

Сбор мух производился в сентябре 1945 г. и в июне 1946 г. Были исследованы скорость мутирования и скорость рекомбинации для II хромосомы путем скрещивания природных мух с лабораторной линией $\frac{Cy}{S Sp}$. В сентябре 1945 г. на плодоовощном комбинате Мичурин-

ска в течение 2 дней было поймано 1125 мух. Было поставлено 200 скрещиваний на выявление общей концентрации леталей в популяции. На 200 II хромосом были найдена 21 леталь, т. е. 10,5% II хромосом несли летальные мутации.

При анализе идентичности найденных леталей оказалось, что по две идентичных мутации встречались три раза, остальные 15 леталей встречались по одному разу. Процент выщепления гомозигот был высчитан двумя способами: методом, предложенным Дубининым, и методом Стертеванта. Последний метод заключается в следующем. Исходя из общей концентрации леталей — в нашем случае 10,5% — вероятность встречи двух любых леталей в одной зиготе в популяции будет равна c^2 или $0,105^2 = 0,011$. Чтобы узнать, какое количество из них представляет собой встречу двух идентичных леталей в одной зиготе, привлекаются данные, полученные из опыта по идентичности. На идентичность была изучена 21 леталь, для чего согласно формуле

$x = \frac{k^2 - k}{2}$, где k равно числу исследуемых леталей, было поставлено

210 скрещиваний. Из них в 3 скрещиваниях, т. е. в 1,42% случаев, летали оказались идентичными. Отсюда процент нежизнеспособных зигот равняется $0,011 \times 0,0143 = 0,0156\%$.

Дубинин считает, что метод Добжанского преуменьшает частоту гомозигот, так как в ограниченной выборке не осуществляются все возможные встречи идентичных леталей, ибо многие летали попадают в опыт в виде единичных гетерозигот. Он предлагает метод прямого пересчета, исходя из концентраций (q) каждой отдельно взятой ле-

тали в определенной выборке. Частота выщепления гомозигот по данной летали будет равна q^2 . Общая частота выщепления гомозигот будет равна величине q^2 , умноженной на повторность, рассчитанную на основании данных из опыта по идентичности. В нашем случае расчет будет таким (табл. 1):

Таблица 1

| Число изученных леталей | Число скрещиваний $\frac{k^2 - k}{2}$ | Повторность | Концентр. каждой летали в % | Частота гомозигот в % |
|-------------------------|---------------------------------------|-------------|-----------------------------|-----------------------|
| 21 | 210 | 1—15 | 0,476 | — |
| | | 2—3 | 0,952 | 0,027 |

Если первый метод несколько занижает действительную частоту выщепления гомозигот, то второй метод преувеличивает ее, ибо он придает определенную концентрацию единичным популяционным леталем, случайно попавшим в опыт. Дубинин считает, что действительная частота гомозиготизации находится между коэффициентами, полученными по этим двум методам.

Параллельно мною были поставлены опыты по изучению мутабельности во II хромосоме. В потомстве от 126 самцов на 1626 хромосом возникло 6 леталей. Процент мутабельности равен $0,37 \pm 0,15\%$.

В июне 1946 г. я снова выехала в Мичуринск для исследования данной популяции. В этом году, в конце мая и в начале июня была сильная засуха. За восемь дней интенсивных поисков было собрано всего 570 мух.

Для исследования концентрации леталей было поставлено 132 скрещивания. Найдена 31 леталь. Общая концентрация леталей равна $23,5\%$. При скрещивании леталей между собой на идентичность оказалось, что подавляющее большинство являются повторными. Только 7 леталей оказались единичными. По одному разу встретились 2, 4, 5, 6 и 7 идентичных леталей. Рассчитывая по методу Стертеванта, получаем следующую величину рекомбинации в весенней популяции:

| | |
|---|---|
| Общая концентрация c | —23,5% |
| Вероятность встречи двух любых леталей в одной зиготе c^2 . . | —5,52% |
| Процент повторности (рассчитанный из опыта по идентичности) | —11,4% |
| Процент выщепления гомозигот | — $0,0552 \times 0,1140 = 0,0063$ или 0,63% |

Следовательно, в весенней популяции процент выщепления гомозигот почти в два раза превышает мутабельность. Расчет по методу Дубинина еще больше увеличивает эту разницу. В табл. 2 даны расчеты по обоим методам.

Таким образом, выщепление гомозигот в весенней популяции в момент, когда она приступает к размножению после ее максимального сжатия, в 41 раз больше, чем в момент ее расцвета. Интересно отметить, что процент повторных мутаций в обеих популяциях резко отличается. В осенней популяции было найдено $28,4\%$ повторных леталей, в весенней популяции оказалось 80% повторных леталей. Это ясно показывает, что повышенная концентрация леталей в начинающей размножаться популяции является результатом размножения в ней нескольких исходных леталей, которые несли перезимовавшие особи.

Таблица 2

| Число леталей, изучавшихся на идентичность | Число скрещиваний $\frac{k^2 - k}{2}$ | Повторность | Концентрация каждой летали в % | Частота выщепл. гомозигот по Дубинину в % | Частота выщепл. гомозигот по Стертеванту |
|--|--|-------------|--------------------------------|---|--|
| 31 | 465 | 1—7 | 0,76 | — | — |
| | | 2—1 | 1,52 | 0,0231 | — |
| | | 4—1 | 3,04 | 0,0924 | — |
| | | 5—1 | 3,80 | 0,1444 | — |
| | | 6—1 | 4,56 | 0,2079 | — |
| | | 7—1 | 5,32 | 0,2830 | — |
| | | — | — | 0,7508 | 0,63 |

Выводы. Результаты этого небольшого опыта показали, что сезонные изменения действительно влияют на соотношение между давлением мутаций и выщеплением гомозигот. Из вышеизложенного очевидно, что для выявления наиболее резких различий необходимо найти тот момент в жизни популяции, когда она начинает размножаться после наиболее сильного сжатия. Если упустить этот момент, то дальнейшие исследования в течение всего лета и осени могут не дать правильного представления о процессах, происходящих в популяции в течение годовичного сезонного цикла. Меньше всего следует ожидать нарастания гомозиготизации с расцветом популяции, так как в безгранично размножающейся популяции вероятность встречи двух гетерозигот по одной и той же летали очень невелика.

Напротив, как бы ни было мало количество леталей, сохранившихся в популяции после ее максимального сокращения, все же частота выщепления гомозигот неизбежно возрастет, как только сжатая популяция снова приступит к размножению. Ясно, что абсолютная величина этого процесса может варьировать из года в год и по-разному для разных популяций.

Поступило
26 IV 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Р. Л. Берг, Журн. общ. биол., **2**, 143 (1941). ² Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов, Биол. журн., **1**, в. 5—6 (1932). ³ Н. П. Дубинин и др., там же, **3**, 166 (1934). ⁴ Н. П. Дубинин, Зоол. журн., **25**, в. 3 (1946). ⁵ Н. П. Дубинин, там же, **25**, в. 4 (1946). ⁶ Ю. М. Оленов и др., ДАН, **24** (1936). ⁷ Th. Dobzhansky, Biol. Review, **14**, 339 (1939).