

Ю. М. ОЛЕНОВ, К. Ф. ГАЛКОВСКАЯ и А. Д. ПУШНИЦЫНА

## ФЕНОКОПИИ МУТАЦИЙ, ОБЕЗВРЕЖИВАЕМЫХ ЕСТЕСТВЕННЫМ ОТБОРОМ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 10 X 1947)

Значительная часть, иногда большинство видимых мутаций в природных популяциях *Drosophila melanogaster* относится к своеобразной группе изменений, характеризующихся следующей основной особенностью: один и тот же признак имеет в разных линиях различную наследственную обусловленность даже в пределах одной популяции ((<sup>1,2</sup>), ср. (<sup>3</sup>)). Эти изменения часто дают сложную картину наследования, и обычно им свойственно колеблющееся и неполное проявление.

Давно уже отмечено удивительное сходство популяций разных видов *Drosophila* по ряду признаков, затрагиваемых у них такими „плохими“ (т. е. трудными для исследования) мутациями (<sup>4</sup>).

Анализируя собранные нами данные о широко распространенных и часто встречающихся мутациях, фенотипически сходных, но неидентичных даже внутри одной популяции, мы пришли к следующим выводам. Обилие этих мутаций в природе свидетельствует о незавершенном подавлении вредных сторон действия плейотропных генов, включаемых естественным отбором в нормальный генотип. Их фенотипическое сходство обусловлено наличием в онтогенезе особо чувствительных, легко уязвимых пунктов, в которых обеспеченность нормального фенотипа наименьшая и, следовательно, затруднен процесс, названный И. И. Шмальгаузенем (<sup>5</sup>) стабилизирующим отбором. Параллелизм популяций разных видов *Drosophila* по признакам, затрагиваемым у них многочисленными „плохими“ мутациями, демонстрирует общность уязвимых пунктов в онтогенезе сравниваемых видов.

Лучший способ проверить правильность наших взглядов состоит в том, чтобы выяснить чувствительность признаков, затрагиваемых фенотипически сходными, но неидентичными мутациями, к воздействию того или иного внешнего фактора, например рентгеновых лучей или теплового шока, т. е. изучить частоту возникновения соответствующих этим мутациям фенокопий. Если бы оказалось, что признаки, затрагиваемые наиболее частыми неидентичными мутациями, являются наиболее чувствительными и при возникновении морфозов, то такое совпадение было бы решающим доказательством наличия в онтогенезе дрозофилы уязвимых пунктов, обуславливающих распространенность в природе фенотипически сходных неидентичных мутаций.

Четыре наиболее частые в природе группы неидентичных мутаций характеризуются следующими признаками: 1) нарушение жилкования в области задней поперечной жилки (ср. (<sup>6,7</sup>)), 2) расставленные крылья, 3) вырезки на крыльях, 4) нерасправленные крылья. Наиболее

многочисленны в популяциях первые две группы; относящиеся к ним линии составляют 70—90% общего числа неидентичных мутаций. Их мы и выбрали для настоящего исследования\*. Рентгенизация (доза 3000 г) дала следующие результаты (табл. 1).

Таблица 1

	0—6-часовые куколки					6—24-часовые куколки				
	всего про- смотрено мух	„расставлен- ные крылья“	нарушения св. post.	другие мор- фозы		всего про- смотрено мух	„расставлен- ные крылья“	нарушения св. post.	другие мор- фозы	
				всего	в том чис- ле наруш. жилко- вания				всего	в том чис- ле наруш. жилко- вания
Нормальная линия Алма-Ата	378	248 (65,6%)	0 (0%)	114 (30,2%)	1 (0,3%)	279	53 (19,0%)	0 (0%)	22 (7,9%)	1 (0,4%)
Нормальная линия Бобров	327	151 (46,2%)	17 (5,2%)	62 (18,9%)	25 (7,6%)	516	117 (22,7%)	2 (0,4%)	40 (7,8%)	2 (0,4%)

Ясно, таким образом, что постановка крыльев принадлежит к числу признаков, высокочувствительных к вызывающему появлению морфозов действию рентгеновых лучей (ср. (8)). Мы получали значительный (до 20) процент мух с расставленными крыльями и при облучении личинок перед закукливанием. Наоборот, нарушения жилкования в области задней поперечной жилки в наших опытах никогда не возникали при облучении личинок (просмотрено свыше 10 000 мух). При облучении 6—24-часовых куколок число этих нарушений, как и вообще изменений жилкования, тоже значительно меньше, чем при рентгенизации 0—6-часовых куколок. Ширина чувствительного периода двух сравниваемых морфозов различна. Другой вывод, вытекающий из представленных данных, касается различия изучавшихся линий. В линии Алма-Ата, в отличие от линии Бобров, изменения в области задней поперечной жилки в данном опыте не были получены, что свидетельствует о разной чувствительности этого признака у сравниваемых линий.

Иной результат мы получили, подвергнув воздействию теплового шока (36°) в течение 18 час. 0—6-часовых куколок (табл. 2).

Таблица 2

	Всего про- смотрено	„Расставлен- ные крылья“	Нарушения св. post.	Другие морфозы	
				всего	в том числе наруш. жил- кования
Нормальная линия Алма-Ата . . . . .	131	0 (0%)	20 (15,3%)	7 (5,4%)	2 (1,5%)
Нормальная линия Бобров . . . . .	183	0 (0%)	55 (30,0%)	6 (3,3%)	1 (0,5%)

Данные этого опыта показали, что жилкование в области задней поперечной жилки весьма чувствительно к действию теплового шока, причем в этом случае соответствующие изменения возникают

\* О признаках, характеризующих 3-ю и 4-ю группы, здесь достаточно сказать, что их фенотипы принадлежат к числу обычных морфозов. При рентгенизации личинок за сутки до закукливания (доза 2000 г) мы получали до 25% морфоза „вырезки на крыльях“. Подвергая только что закуклившихся индивидуумов действию теплового шока (36°) в течение 18 час., мы отмечали до 10—12% морфоза „нерасправленные крылья“.

в обеих изучавшихся линиях. Однако и здесь линия Бобров обнаружила по жилкованию бóльшую чувствительность. Вторая особенность теплового шока — почти полное отсутствие морфоза „расставленные крылья“ (в некоторых опытах с 0—6-часовыми куколками появлялись единичные экземпляры этого морфоза). Он не возникает и при воздействии на личинок 6—24-, 24—48-часовых куколок. Причину различия между рентгенизацией и тепловым шоком в их действенности как фактора, нарушающего постановку крыльев, нам выяснить не удалось.

Сопоставление приведенных данных приводит к выводу о том, что оба изучавшихся признака высокочувствительны к тем или иным воздействиям. Рентгеноморфоз „расставленные крылья“ возникает настолько часто, что по отношению к нему не требуется дополнительных данных. Несколько иначе обстоит дело с жилкованием крыла. Здесь к тому же требуется весьма тщательный просмотр, чтобы уловить все самые незначительные изменения. Поэтому мы сочли полезным поставить опыт со специальной целью сравнить частоту разных изменений жилкования. Рентгенизации (доза 3000 г) были подвергнуты 0—6-часовые куколки, т. е. была выбрана стадия развития, дающая наибольший процент изменений жилкования (табл. 3).

Таблица 3

	Всего просмотрено мух	Изменения жилкования крыла	В том числе нарушения в области поперечной жилки
Нормальная линия Алма-Ата	979	31 (3,2%)	10 (1,0%)
Нормальная линия Бобров	1584	157 (9,9%)	49 (3,1%)

И в этом опыте изучавшиеся линии отличаются друг от друга по частоте возникновения интересующего нас признака (а также по общей частоте изменений жилкования). Для нас, однако, важнее то, что изменения в области задней поперечной жилки в обеих линиях составляют примерно 1/3 всех вызванных рентгенизацией нарушений жилкования. Таким образом, не остается сомнений в том, что область задней поперечной жилки весьма чувствительна к внешним воздействиям.

Подводя итоги, следует прежде всего отметить, что, как показывают полученные данные, наиболее частые морфозы являются фенотипами наиболее распространённых в природе „плохих“ мутаций. Следовательно, признаки, затрагиваемые этими многочисленными фенотипически сходными, но неидентичными мутациями, действительно соответствуют особо чувствительным, легко уязвимым пунктам в онтогенезе *Drosophila melanogaster* (и, очевидно, и других видов рода *Drosophila*\*), пунктам, в которых обеспеченность нормального фенотипа наименьшая. Тогда становится понятным, почему при исследовании природных популяций мы столь часто находим эти „плохие“ мутации. Естественный отбор, постоянно включающий часть мутантных генов в нормальный генотип, одновременно охраняет фенотипическую норму. Группы фенотипически сходных, но неидентичных мутаций — показатель трудностей, с которыми сталкивается стабилизирующий отбор, препятствий, которые ему приходится преодолевать, восстанавливая

\* Так как морфозы у дрозофилы представляют результат несовершенной репарации поврежденных имагинальных дисков, то отсюда следует, что в нормальном ходе онтогенеза и в процессе репарации наиболее легко затрагиваются определенные, одни и те же детерминационные связи.

фенотипическую норму. Эти препятствия обусловлены особенностями онтогенеза, хрупкостью некоторых детерминационных связей.

Вывод, к которому мы пришли, имеет большое значение для генетики популяции, или, говоря и более широко и более точно, для понимания начальных стадий видообразовательного процесса. В руководимой отбором постоянно идущей в природе трансформации нормального генотипа своеобразно преломляются особенности онтогенеза вида. Закономерности онтогенеза, его особенности у данного вида, данной систематической группы, не только определяют в значительной мере характеристику видимых мутаций, находимых в природе, но и являются одним из важнейших факторов, обуславливающих специфику деятельности отбора, те задачи, которые отбор должен решать.

Центральный рентгенологический,  
радиологический и раковый институт

Поступило  
10 X 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Ю. М. Оленов и И. С. Хармац, ДАН, 24, № 5 (1938). <sup>2</sup> Ю. М. Оленов, ДАН, 31, № 2 (1941). <sup>3</sup> C. Gordon, H. Spigway and P. Street, J. Genet., 38, № 1—2, 37 (1939). <sup>4</sup> Е. И. Балкашина и Д. Д. Ромашов, Биол. журн., 4, № 1, 81 (1935). <sup>5</sup> И. И. Шмальгаузен, Организм как целое в индивид. и историч. развитии, изд. АН СССР, 1942. <sup>6</sup> В. Н. Беляева, ДАН, 54, № 7 (1946). <sup>7</sup> В. Н. Беляева и Д. Д. Ромашов, ДАН, 54, № 8 (1946). <sup>8</sup> М. Е. Лобашов, ДАН, 28, № 9 (1940).