

Член-корреспондент АН СССР Н. П. ДУБИНИН и В. В. ХВОСТОВА

**ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ПОВЫШЕННОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ НА ГРАНИЦАХ АРЕАЛОВ ВИДА
*DROSOPHILA MELANOGASTER***

В свете новых идей эволюционной генетики разрешение вопроса о факторах эволюции требует исследования всех основных генетических процессов, и в первую очередь идущих внутри главных подразделений вида (^{1,2}). Поэтому большой интерес имеет генетика популяций, обитающих на границе ареала вида.

Настоящее исследование началось после того, как в экспериментах, проводимых с другой целью, были обнаружены факты особого насыщения мутантными генами нескольких диких особей *Drosophila melanogaster*, пойманных в одной популяции, обитающей на северной границе ареала этого вида. Осенью 1944 г. в Иванове было поймано 9 диких самок. От каждой самки была получена линия потомков в виде двух инбредных и одной массовой культуры. Просмотр этих линий обнаружил, что исходные самки обладали рядом резких мутаций в гетерозиготном состоянии. Три исходные самки были гетерозиготны по мутации ebony (черное тело), три по мутации seria (коричневые глаза) две по мутации net (сеть жилок на крыле), две по мутации яркокрасных глаз типа cinnabar, две по мутации analis incompletus (неполная анальная жилка на крыле) и одна по мутации divergent (расставленные крылья). Кроме этих крупных мутаций, был зафиксирован и ряд других изменений.

Столь необычайная по своей массовости гетерозиготность природных особей не могла не привлечь к себе внимания. Естественно, что в этом случае напрашивалась связь между высокой изменчивостью популяции и ее положением на границе ареала, т. е. обитанием в крайних экологических условиях. Зоогеографические данные (²) показывают, что виды на границе своего ареала, находясь в условиях пессимума, малочисленны и распространены спорадически. Недавно было показано, что в этих условиях численность популяций испытывает особо большие колебания (⁴). В ряде случаев обнаружено, что популяции на границах ареалов проявляют повышенную индивидуальную и популяционную изменчивость. В силу малой численности и спорадического распространения отдельных популяций на границе ареала должно усилиться влияние отбора и генетико-автоматических процессов, ведущих к локальной дифференцировке популяций.

Более того, если повышенная изменчивость на границе ареалов видов является полезной, то можно ожидать и преобразования самой способности к появлению мутаций.

Данные по популяции *Drosophila melanogaster* из Иванова сами по себе недостаточны, ибо столь высокая насыщенность особей из этой популяции разными мутациями могла быть обусловлена особыми причинами, не обязательно связанными с положением этой популя-

ции на границе ареала. Чтобы выяснить, в какой мере факты, обнаруженные при изучении особей из популяции Иванова, действительно характеризуют таксономическое положение этой популяции, мы в качестве материала для подробного изучения вопроса взяли особей *D. melanogaster*, собранных в разных подмосковных популяциях. Популяции состояли из редких экземпляров и были очень малочисленны. Сбор дрозофил производился при помощи приманок с бродящим кормом, расставленных в разных местах под Москвой в июле — августе 1946 г.

На станции Турист (Савеловской ж. д.), Кудиново (Нижегородской ж. д.), Загорск и Мытищи (Северной ж. д.) и в районе с. Кропотова (Каширский район) было поймано всего 26 одиночных самок, от которых получено 24 линии (2 самки погибли). Кроме того, на овощном консервном заводе в с. Коломенском в сентябре того же года была обнаружена сравнительно многочисленная популяция, где было поймано 103 самки, от которых получено 95 линий. Для сравнения изменчивости в популяциях, обитающих на границе ареала, с изменчивостью популяций, живущих в условиях оптимума, были взяты 134 самки из популяции Астрахани, пойманные в сентябре 1946 г., от которых было получено 100 линий.

Во всех 295 природных линиях была изучена изменчивость как самих природных особей, так и их потомства в первом, втором и третьем поколениях. Изменчивость изучалась в одной инбредной и в одной массовой отводке от каждой исходной самки. Результаты представлены в табл. 1.

Таблица 1

Число измененных особей среди мух, пойманных в природе, и среди особей F_1 , F_2 и F_3 поколения в инбредных и массовых отводках, полученных от природных самок

	Подмосковные (одиночные мухи)			Популяция из Коломенского			Популяция из Астрахани		
	общее число мух	число измененных	%	общее число мух	число измененных	%	общее число мух	число измененных	%
Природные . .	26	1	3,8	260	6	2,3	216	1	0,5
F_1	1234	95	$7,6 \pm 0,75$	5781	104	$1,8 \pm 0,55$	4805	34	$0,7 \pm 0,12$
F_2	3839	235	$5,1 \pm 0,35$	9882	264	$2,7 \pm 0,16$	13207	357	$2,7 \pm 0,14$
F_3	3551	184	$5,1 \pm 0,36$	12565	435	$3,5 \pm 0,16$	9225	246	$2,6 \pm 0,16$
Итого F_1-F_3 .	8722	484	$5,6 \pm 0,24$	28226	803	$2,8 \pm 0,098$	27237	637	$2,3 \pm 0,09$

При рассмотрении данных по изменчивости во всех трех поколениях необходимо учитывать, что каждое из них было получено от фенотипически нормальных особей, так как все измененные мухи выбирались для проведения генетического анализа. Мы видим, что одиночные особи, собранные в подмосковных популяциях, и их потомство проявляют наибольшую изменчивость. Особи из популяции Коломенского занимают промежуточное положение, но и их изменчивость статистически достоверно превышает изменчивость среди особей из популяций Астрахани.

Табл. 2 и рис. 1 показывают, что распределение разных изменений в линиях разного происхождения имеет отчетливые различия. В большом проценте линий из популяций Астрахани совсем не обнаружено

Различия линий по числу найденных в них разных изменений
(по данным анализа F_1 , F_2 и F_3)

	Число линий													Общее число линий
	Без изменений		С 1 изменением		С 2 изменениями		С 3 изменениями		С 4 изменениями		С 5 изменениями			
	число линий	%	число линий	%	число линий	%	число линий	%	число линий	%	число линий	%		
Подмосковье . . .	—	—	6	25	3	12,5	9	37,5	2	8,3	4	16,6	24	
Коломенское . . .	9	9,6	30	30,2	30	30,2	18	19,1	5	5,3	2	2,1	94	
Астрахань	29	29	36	36	17	17	10	10	5	5	3	3	100	

резких изменений, среди линий из Коломенского число таких линий гораздо меньше и, наконец, потомство всех самок из популяций Подмосковья заражено такими изменениями.



Рис. 1. Распределение линий по количеству обнаруженных в них изменений из популяций: 1 — Подмосковья, 2 — Коломенского и 3 — Астрахани

На рис. 1 характеристика линий из Астрахани представлена кривой с вершиной, расположенной налево, линий из-под Москвы — направо; кривая, характеризующая линии из Коломенского, занимает промежуточное положение.

Изучение качественной изменчивости в линиях из разных популяций не может, однако, ограничиться только установлением факта степени зараженности линий разными изменениями. Необходимо установить, какие типы мутаций здесь представлены, и на основании этого выяснить, имеются ли различия по степени мутационного разнообразия для каждой популяции. Для этого опыта нужно было изучить все найденные мутации. Но некоторая часть мух, проявивших изменения, погибла, не дав потомства, некоторые оказались бесплодными, от некоторых было получено нормальное потомство и, наконец,

Таблица 3

Число мутационных линий, выведенных из разных популяций (в скобках проставлены символы для тех мутаций, для которых установлен аллеломорфизм с известными лабораторными мутациями)

Мутации	Подмосковье, 24 линии	Коломенское, 94 линии	Астрахань, 100 линий	Мутации	Подмосковье, 24 линии	Коломенское, 94 линии	Астрахань, 100 линий
	Количество линий, проявивших данное изменение				Количество линий, проявивших данное изменение		
1. Желтое тело (yellow)	0	1	1	15. Загнутые крылья (jaunty)	0	1	1
2. Черное тело (ebony)	0	2	0	16. Расставленные крылья (divergent)	0	4	1
3. Сеть жилок на крыле (pet)	1	0	0	17. Вырезка на крыльях	0	1	0
4. Отвилка-2	0	11	3	18. Коричневые глаза (seria)	4	1	6
5. Свободная жилка	0	4	2	19. Яркие глаза (scarlet)	2	2	5
6. Отвилка-2 и свободная жилка	2	4	0	20. Красно-коричневые глаза	2	0	0
7. Расширение конца медиальной жилки	1	0	0	21. Узкие глаза	0	1	0
8. Неполная анальная жилка	3	3	3	22. Белые глаза (white)	3	2	0
9. Вырезка на крыльях и неполная анальная жилка	0	1	0	23. Маленькие щетинки	0	0	1
10. Неполная поперечная жилка	1	1	6	24. Короткое тело	0	1	0
11. Вырезки на крыльях и нарушенное жилкование	0	1	0	Всего изученных измененных линий	22	46	32
12. Шагреновые крылья	2	4	2	Процент от общего числа линий	91,7	48,9	32,0
13. Пузыри на крыльях	1	0	0	Число разных мутаций	11	19	12
14. Волнистые крылья	0	1	0	Процент разных мутаций от общего числа линий	45,8	19,6	12

от некоторых были получены константные мутационные линии. Данные табл. 3 касаются только последней группы изменений.

Данные табл. 3 вскрывают замечательную особенность в изменчивости изученных популяций. Популяция одиночных самок из Подмосковья в 45,8% линий содержит разные мутации, популяция из Коломенского в 19,6% и из Астрахани в 12% линий. Эти данные несколько преуменьшают истинное разнообразие в популяциях, ибо они получены при изучении только части выделенных нами мутаций. Тем не менее они достоверно показывают относительные различия в многообразии мутаций по трем популяциям.

Данные, полученные в настоящей работе, показывают факт повышенной изменчивости в популяциях дрозофилы, обитающих на границе ареала вида в условиях пессимума.

Резкое преобладание качественного разнообразия мутаций в популяциях, живущих на границах ареала вида, заставляет подозревать, что в этих условиях мы встречаемся с большей частотой появления мутаций.

Поступило
17, IV 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов, Биол. журн., 1, в. 5—6 (1932).
² Н. П. Дубинин, Зоол. журн., 17, в. 4 (1946). ³ В. Г. Гептнер, Общая зоогеография, 1936. ⁴ Н. П. Наумов и С. С. Фолитарек, Журн. общ. биол., 6, в. 5 (1945).