

А. С. ЗУРАБЯН

## РЕАКЦИИ МОДЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *DROSOPHILA* *MELANOGASTER* НА $\gamma$ -ОБЛУЧЕНИЕ

К настоящему времени изучению действия облучения на молекулы, клетки и отдельные организмы посвящено большое количество работ. Популяциям и биоценозам уделено значительно меньше внимания, в то время как изучение действия облучения может пролить свет не только на протекание микроэволюционных процессов, но и на «судьбу» популяций, подвергнутых однократному или хроническому облучению. Последнее особенно важно в связи с общим увеличением радиоактивного фона Земли.

Генетике облученных популяций посвящены серии работ Уолеса [19—21], Санкаранараянана [15], Бонье [7] и Праута [14], работающих на модельных популяциях дрозофилы, а также работы Стоуна с сотрудниками [8], Грегга [13] и др., проведенные на природных популяциях дрозофилы, обитающих близко от мест испытаний американских термоядерных бомб.

Однако мало работ имеется по изучению влияния облучения на такую важную характеристику популяции, как численность. Это работа Карсона [8], в которой учитывался общий вес бутылочной модельной популяции, находящейся под облучением и Аялы [4], в которой учет численности популяции проводился для установления факта лучшей приспособляемости популяций, подвергнутых облучению. И только в работе Д. С. Билевой [1] имеются сведения об изучении действия различных доз облучения стартовой популяции на динамику ее численности.

Нами исследовано влияние различных режимов облучения на динамику численности модельных популяций дрозофилы в течение 20 поколений, а также проведен генетический анализ по определению концентрации генных (рецессивные летали во II хромосоме), хромосомных (инверсии) и геномных (нерасхождение X-хромосом) мутаций.

**Материал и методика.** Опыты проводились в фанерных ящиках (40×40×25 см), у которых одна стенка была из стекла, чтобы можно было следить за популяциями, другая—для доступа воздуха из мельничного газа. В одной из фанерных стенок было отверстие с матерчатым рукавом, через который проводилась смена кормушек, уборка ящиков и стлов популяций для подсчета. На дне ящика расположены 16 лунок для кормушек.

Материалом для опытов служила нормальная форма *Drosophila melanogaster*, взятая из лабораторной инбердной культуры Berlinwild, 50 пар мух запускались в ящик и туда же ставилась кормушка с 50 г

стандартного корма. Через день ставилась другая и так по порядку до заполнения всех лунок, дальше новая кормушка ставилась на место первой и т. д. Непрерывный 32-дневный турнус корма осуществлялся таким образом.

Опыт был поставлен в трех вариантах: первый—контроль, второй—дробное облучение 500 р в поколение и третье—однократное облучение стартовой популяции 5000 р. Облучение проводилось на установке «gamma-cell» при мощности дозы 78 р в секунду. Все популяции стартовали одновременно, на каждый вариант было поставлено по три повторности.

В опытах по влиянию облучения на динамику численности каждые 14 дней (одно поколение дрозофилы) популяции извлекались из ящика и раздельно по полам подсчитывалось число мух, причем популяции второго варианта подвергались облучению. Так как между повторностями каждого варианта существенной разницы не обнаружено, данные по повторностям высчитываются средние.

Для определения концентрации рецессивных леталей во II хромосоме использовалась известная методика обнаружения рецессивных леталей при помощи линии *CyL/r*. Из каждой популяции выбирались самцы, которые скрещивались с девственными самками из линии *CyL/r*. Из  $F_1$  от каждого Р самца выбирался один самец *CyL/+* и скрещивался с самкой *CyL/r*. В каждом скрещивании братья и сестры *CyL/+* из  $F_2$  ставились на  $F_3$ . Отсутствие нормальных мух в  $F_3$  свидетельствовало о наличии рецессивной летали во II хромосоме.

С целью установления концентрации хромосомных мутаций проводился анализ инверсий в давленных препаратах хромосом слюнных желез личинок, которые брались прямо из кормушек, находящихся в «популяционных ящиках». Для анализа брались личинки самок, так как у личинок самцов идентификация инверсий в X-хромосоме затруднена. Препараты готовились по обычной методике с окраской ацетоорсеином. Из каждого ящика выборочно взяты по 200 личинок.

В опытах по изучению влияния облучения на геномные мутации исследовалась частота первичного нерасхождения X-хромосом. Девственные самки из популяций скрещивались с самцами из культуры *Bag*. При нормальном расхождении хромосом в первом поколении ожидаются гетерозиготные по *Bag* самки и нормальные самцы. Появление фенотипически нормальных самок (2ХУ) и самцов (ХО) свидетельствует о нерасхождении X-хромосом. Для того чтобы выяснить появились ли исключительные особи в результате первичного или вторичного нерасхождения X-хромосом, самцы проверялись на стерильность.

**Результаты опытов и обсуждение.** а) Влияние облучения на динамику численности. Результаты опытов приведены на рис. 1, из которого видно, что численность популяций первых и вторых вариантов увеличивается по кривой, близкой к S-образной. Численность популяций третьего варианта вначале растет медленно, затем в 4—5 поколении происхо-

дит резкий скачок и позже численность популяций всех трех вариантов становится одинаковой. Эта стабилизация происходит примерно на уровне 2000 особей и в дальнейшем численность популяций колеблется около него.

Таким образом, облучение в условиях нашего эксперимента не влияет на уровень стабилизации численности популяции во всех трех вариантах. Лишь однократное облучение 5000 р стартовой популяций

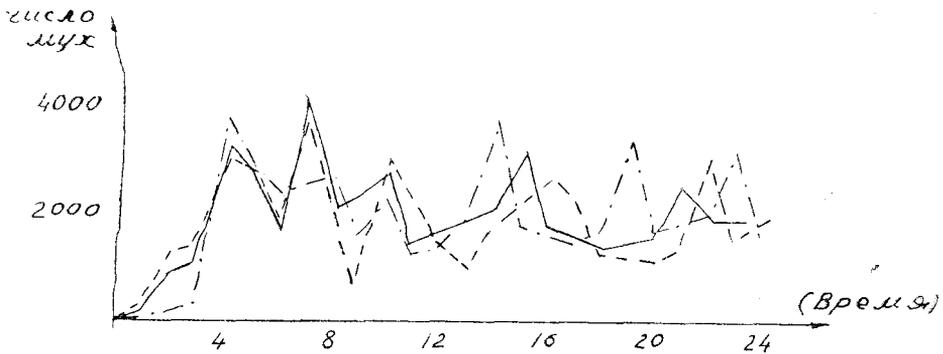


Рис. 1.

вызывает заметное отставание роста численности популяций от контроля в начальной стадии на протяжении 4—5 поколений. Объяснение этих результатов вытекает из опытов различных авторов. Так, Таучберри и Де Фриз [18] показали, что дозы до 1500 р не влияют на величину кладки и вылупляемость у дрозофилы, в то время как дозы выше 2000 р влияют на эти же факторы, заметно снижая их. Этим можно объяснить начальное отставание популяций третьего варианта. Динамика численности этих популяций не отличается от динамики численности контрольных популяций. Эти результаты согласуются с данными Санкаранараянана [15], который исследовал влияние облучения на смертность эмбрионов и личинок в модельных популяциях дрозофилы и обнаружил, что при однократном действии 5000 р смертность эмбрионов и личинок сильно возрастает, а через 4—6 поколений постепенно возвращается к контролю.

б) Влияние облучения на генные мутации (рецессивные летали во II хромосоме). Через 19—20 поколений все популяции были подвергнуты анализу для определения концентрации рецессивных леталей. Так как рецессивные летали в X-хромосоме быстро элиминируются из популяции в силу гомозиготности самцов по X-хромосоме, нами определялась концентрация рецессивных леталей в аутосоме, а именно во II хромосоме, потому что для нее существует хорошо разработанная методика  $SyL/r$ . Результаты анализа приведены в табл. 1.

Из данных таблицы видно, что облучение 500 р в поколение заметно ускоряет накопление аутосомных рецессивных леталей, а процент леталей в популяциях третьего варианта несколько выше, чем в контроле.

Концентрация леталей, согласно Уолесу [19, 20], после облучения

Таблица 1

## Концентрация леталей во II хромосоме

Варианты опыта	№ популяции	Число исследованных хромосом	Число хромосом, несущих леталь	Частота в %
I	19	238	24	$8,06 \pm 1,76$
	20	318	31	$9,76 \pm 1,68$
	21	256	18	$7,04 \pm 1,59$
	Суммарно по всем популяциям	812	73	$8,38 \pm 0,94$
II	22	226	60	$26,53 \pm 2,93$
	23	289	72	$24,51 \pm 2,53$
	24	301	70	$23,24 \pm 2,44$
	Суммарно по всем популяциям	816	202	$24,83 \pm 1,51$
III	25	320	38	$11,87 \pm 1,81$
	27	311	47	$15,09 \pm 2,02$
	Суммарно по всем популяциям	631	85	$13,47 \pm 1,36$

популяции дозой 7000 p в первом поколении достигает 40%, но через 6—7 поколений снижается до 10%. По данным Праута [14], в контрольных безлетальных популяциях происходит накопление леталей и через 80—100 поколений процент леталей достигает 30; в хронически же облучаемых популяциях (приблизительно 1000 p в поколение) концентрация леталей достигает 80%.

Таким образом, становится понятным несколько большая концентрация леталей в популяциях третьего варианта по сравнению с контрольными. Так как в контрольных безлетальных популяциях за счет спонтанного мутационного процесса происходит накопление рецессивных леталей, которые в гетерозиготном состоянии создают, по Уолесу, гетерозисные структуры, повышающие жизнеспособность, то популяции, имеющие вследствие однократного облучения большую частоту леталей (40%), естественно будут иметь некоторое преимущество перед контрольными. В опытах Праута концентрация рецессивных леталей в облучаемых популяциях через 20 поколений достигала 60% в отличие от 25 в наших опытах, что объясняется несколько иной методикой анализа. Если мы брали самцов прямо из популяции, то Праут на несколько минут ставил отдельную кормушку в ящик и исследовал самцов, вылупившихся из яиц, отложенных в эту кормушку. Тем самым, самцы, которых исследовал Праут, не подвергались естественному отбору, в то время

как личинки в популяциях испытывают сильное давление отбора в силу того, что в кормушку откладывается значительно больше яиц, чем вылупляется мух.

в) Влияние облучения на хромосомные мутации (инверсии). Важная роль инверсий в процессах видообразования была показана Добжанским на примере *Drosophila miranda*, *Drosophila pseudoobscura* и *Drosophila persimulans*. Серия работ Добжанского [9, 10, 11, 12] была посвящена анализу распространения различных типов инверсий в природных популяциях и их взаимодействию в модельных популяциях. В наших опытах определялись концентрации различных типов инверсий и их распространенность в модельных контрольных и облученных популяциях. Как видно из табл. 2, в контрольных популяциях обнаружен толь-

Таблица 2

Типы инверсий и их концентрация в модельных популяциях

Варианты опыта	№ популяции	Объем выборки	Типы инверсий	Число инверсий	%
I	19	201	—	—	—
	20	200	III (63B—73B)	3	1,5±0,86
	21	217	—	—	—
	22*	200	II (42C—105A)	2	1,0±0,98
	201	III (91E—96A)	2	1,0±0,98	
II	23	200	III (84B—92E)	1	0,5±0,70
			III (71C—83F)	2	1,0±0,98
			II (46A—56A)	1	0,5±0,70
	24	200	III (96A—98A)	1	0,5±0,70
			III (64C—72B)	3	1,5±0,86
			II (40F—51C)	1	0,5±0,70
25	200	III (72F—80C)	1	0,5±0,70	
		III (82D—88D)	10	5,0±1,54	
III	27	100	III (89C—96A)	48	48,0±5,32

Примечание: В популяции 22, кроме инверсий была обнаружена одна личинка с транслокацией.

ко один тип инверсий, в дробнооблучаемых 8 типов инверсий в низких концентрациях, а в популяциях третьего варианта 5 типов инверсий, причем одна из них инверсия III (89C—96A) достигла концентрации 48%. Полученные данные свидетельствуют о том, что облучение повышает частоту возникновения инверсий в популяциях.

По литературным данным [3, 5, 6], при облучении 5000 р у *Drosophila melanogaster* процент инверсий достигает 17. В наших однократно облученных популяциях обнаружено значительно меньше инверсий. Это говорит о том, что подавляющее большинство инверсий даже в гетерозиготном состоянии обладает пониженной жизнеспособностью и элиминируются из популяций. В то время как инверсии, имеющие какое-либо селективное преимущество, могут распространиться и достигнуть высокой

концентрации, как это случилось и с инверсией III (89С—96А). Пробирочные анализы показали, что эта инверсия в гомозиготном состоянии летальна. Концентрация инверсий зависит от их адаптивной ценности. По тем же литературным данным при облучении 500 р процент инверсий невелик (около 1) и вероятность образования инверсий с высокой адаптивной ценностью совсем мала. Поэтому в популяциях с дробным облучением все инверсии имеют низкую концентрацию (около 1%) и, очевидно, они являются следствием одного-двух последних облучений.

г) Влияние облучения на геномные мутации (нерасхождение X-хромосом). Геномные мутации, в частности анеуплоидия, имеют широкое распространение в растительном и животном мире [2]. Большая часть хромосомных болезней у человека также связана с анеуплоидией. Здесь интересным представляется оценка вклада радиационно-индуцированных анеуплоидов. В данной работе определялась частота нерасхождения X-хромосом (точнее, частота анеуплоидных особей) у самок из наших опытных популяций.

Таблица 3

Частота нерасхождения X-хромосом в модельных популяциях  
(для каждого варианта даны суммарные данные по всем позторностям варианта)

Варианты опытов	Число нормальных самок	Число нормальных самцов	Число исключительных самок	Число исключительных самцов	% самок	% самцов
I	10256	10606	4	7	$0,039 \pm 0,0195$	$0,066 \pm 0,0248$
II	9722	9783	7	9	$0,072 \pm 0,0268$	$0,092 \pm 0,0306$
III	8621	8750	5	4	$0,058 \pm 0,0259$	$0,046 \pm 0,0226$

Как видно из данных табл. 3, в которой приведены результаты опытов, статистически достоверной разницы между вариантами не наблюдается, хотя в дробнооблучаемых популяциях проценты выше, чем в контроле. Полученные результаты можно объяснить тем, что внутри модельных популяций существует сильное давление отбора, элиминирующее исключительных особей. Полученные данные не отвергают возможности увеличения частоты геномных мутаций в популяции, подвергающейся облучению, а количественно незначительный эффект хорошо согласуется с данными Тимофеева-Ресовского и Глотова [17], изучавших кривые доза — эффект в отношении первичного нерасхождения X-хромосом в разных линиях *Drosophila melanogaster*. Не исключено, что при более высоких дозах дробного облучения этот эффект проявится в большей степени.

### Заключение

Таким образом, полученные данные позволяют сделать некоторые выводы относительно действия облучения на такие характеристики популяции, как динамика численности и генетический состав.

Как видно в условиях нашего эксперимента облучение не влияет на уровень стабилизации численности популяции и на частоту анеуплоидных особей. Однако в дробнооблучаемых популяциях заметно повышена концентрация леталей, а в однократно облученных популяциях обнаруживаются инверсии в высоких концентрациях.

Здесь уместно обсудить вопрос: почему популяции с высоким процентом содержания рецессивных леталей (дробнооблучаемые) по численности не отличаются от контроля? Тут существенны два момента. Первый—это то, что, как уже указывалось, в каждую кормушку откладывается гораздо больше яиц, чем вылупляется мух; так что, если концентрация рецессивных леталей будет 20%, и, следовательно, гомозиготных по рецессивным леталем яйцеклеток будет только 4%, то это никак не отразится на общем количестве мух, вылетевших из кормушки. И второе—летали необязательно аллельны, что еще больше уменьшает процент яйцеклеток, гомозиготных по данной рецессивной летали. Хочется напомнить о способности рецессивных леталей создавать в гетерозиготном состоянии гетерозисные структуры.

### В ы в о д ы

1. Облучение в условиях нашего эксперимента не влияет на уровень стабилизации и динамику численности популяций во всех трех вариантах, за исключением того, что популяции треть его варианта на протяжении первых 4—5 поколений заметно отстают от контроля.

2. Концентрация рецессивных леталей во II хромосоме достигает в дробнооблучаемых популяциях 24%, против 8 в контроле. Концентрация леталей в однократно облученных популяциях—13%.

3. Инверсий в дробнооблучаемых популяциях заметно больше, чем в контроле, но все они находятся в низких концентрациях и могут быть следствием последних двух-трех облучений. В одной из однократно облученных популяций была обнаружена инверсия, достигшая концентрации 48%.

4. В наших экспериментах влияние облучения на частоту нерасхождения X-хромосом не было обнаружено.

Институт медицинской радиологии  
АМН СССР,  
отдел общей радиобиологии

Поступило 4.IV 1967 г.

Ա. Ս. ԶՈՒՐԱՔՅԱՆ

**DROSOPHILA MELANOGASTER-ի ՄՈՂԵԼԱՅԻՆ ՊՈՊՈՂԱՅԱՅԻԱՆՆԵՐԻ  
ՀԱՆՍՋԳՐՈՒՄՆԵՐԸ Դ-ՃԱՌԱԳՈՅԹԱՎՈՐՄԱՆ ՎՐԱ**

Ա մ փ ո փ ու մ

Հետազոտվել է Դ-ճառագայթավորման ազդեցությունը *Drosophila melanogaster*-ի փորձնական պոպուլյացիայի քանակության դինամիկայի և գենետիկական կազմի վրա:

Փորձը կատարվել է 3 վարիանտով՝

I—կոնտրոլ,

II—յուրաքանչյուր սերնդին 500 ունեցե՞ն կոտորակային ճառագայթավորում,

III—սկզբնական պոպուլյացիայի 5000 ունեցե՞նով միանվագ ճառագայթավորում:

Հայտնաբերվել է, որ փորձի պայմաններում ճառագայթավորումը բոլոր 3 վարիանտներում էլ չի ազդում պոպուլյացիաների քանակային հաստատունության մակարդակի վրա, միայն III վարիանտի պոպուլյացիաները առաջին 4—5 սերունդների ընթացքում զգալիորեն ետ են մնում կոնտրոլից:

Ճառագայթավորման ազդեցությունից II վարիանտի պոպուլյացիաներում մեծանում է ունեցելի լեռաների տոկոսը II քրոմոսոմում (մինչև 24%), կոնտրոլ պոպուլյացիաների 8%-ի դիմաց: Երկրորդ վարիանտի պոպուլյացիաներում նկատված է ցածր խտություններում ինվերսիաների 8 տիպ, որոնք հետևանք են, ըստ երևույթին, վերջին 2—3 ճառագայթավորումների, այն դեպքում, երբ III վարիանտի պոպուլյացիաներից մեկում հայտնաբերված է մինչև 48% խտության հասնող ինվերսիա:

X—քրոմոսոմների չբաժանման հաճախականության վրա ճառագայթավորման ազդեցությունը չի հայտնաբերված:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Билева Д. С. ДАН СССР, 164, 191—194, 1965.
2. Бочков Н. П., Глотов Н. В. Генетика, 3, 28, 1967.
3. Дубинин Н. П., Хвостова В. В., Мансурова В. В. ДАН СССР, 31, 4, 1941.
4. F. J. Ajala, Genetics, 51, 527—544, 1965.
5. H. Bauer, M. Demerec, B. P. Kaufman, Genetics, 23, 610—631, 1938.
6. H. Bauer, Chromosoma, 1, No 4, 1939.
7. G. Bonnier Hereditas, 44, 378, 1958.
8. H. L. Carson, Genetics, 49, 521, 1962.
9. Th. Dobzhansky, Genetics and the origin of species, New York, 1937.
10. Th. Dobzhansky, Genetics, 24, 391—412, 1939.
11. Th. Dobzhansky, Genetics, 28, 162—186, 1943.
12. Th. Dobzhansky, Genetics, 28, 309—340, 1943.
13. T. Gregg, Biol. Contr. Univ. of Texas, 15, 207, 1959.
14. T. Prout, Genetics, 39, 529, 1953.
15. K. Sankaranarayanan, Genetics 50, 131—150, 1964.
16. W. S. Stoun, F. D. Wilson Biol. Contr Univ. of Texas 15, 223, 1959.
17. N. W. Timofeoff—Pessovsky, N. W. Glotoff, Studia biophysika, 2, 27—31, 1967.
18. R. w. Touchverri. J. C. De Fries, Genetics, 49, 387, 1964.
19. B. Wallace, Genetics, 36, 612, 1951.
20. B. Wallace, G. C. King, Am. Naturalist, 85, 202, 1951.
21. B. Wallace J. Genet, 54, 280—293, 1956.