

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ДРОЗОФИЛЕ

Сообщение 1

ВРЕМЕННОЕ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ DROSOPHILA НА МЕСТНОСТИ

Популяционно-генетические исследования имеют своей целью более глубокое проникновение в механизмы микроэволюции. Непосредственная задача заключается в том, чтобы проследить судьбу разных аллелей, хромосомных мутаций и других генетических характеристик в природных популяциях организмов

© Н.В. Готов, перевод с немецкого, 1992.

разных видов с тем, чтобы сделать выводы о факторах постоянства или изменений генетического состава популяций. Сегодня получить такие выводы относительно легче, так как уже проведена обширная математико-теоретическая предварительная работа в генетико-эволюционной области. Однако проводя конкретное изучение генетического состава природных популяций, мы лишены в подавляющем большинстве случаев, и прежде всего для объектов, о которых идет речь, конкретного точного знания качественной и количественной структуры популяций в динамике. В связи с этим у некоторых видов *Drosophila* наряду с генетическими были предприняты и популяционно-статистические исследования. В этой работе кратко сообщается о полученных к настоящему времени результатах изучения временного и пространственного распределения особей *Drosophila* на местности.

Описываемые ниже исследования проводились на участке площадью около 12 га на территории Института Кайзера Вильгельма в Берлин-Бухе. Участок представляет молодой смешанный парковый биотоп с множеством строений (рис. 1), свободные пространства перемежаются с молодыми деревьями. Применяли следующую методику. Участок был разбит на 120 квадратов, в середине каждого квадрата примерно на высоте 1 м подвешивалась банка с кормом для отлова дрозофил; пойманных мух подсчитывали в каждой банке и записывали отдельно по видам. Каждый такой отлов, таким образом, давал определенное представление об относительном распределении видов *Drosophila* по участку. Отлов проводился в течение двух лет на протяжении всего сезона раз в две недели, каждый отлов продолжался неделю, в течение которой ежедневно просматривали ловчие банки и результаты протоколировали. Время от времени проводили отловы, не отличающиеся по существу от обычных, но предназначенные для решения других, специальных задач (например, в течение 24 ч все банки просматривали и протоколировали результаты каждые 3 ч). Раздельно учитывали виды *Drosophila*: 1) *Drosophila melanogaster*, 2) *Drosophila funebris*, 3) виды группы *obscura* и 4) все другие виды. В группе *obscura* объединены 2—3 разных вида; среди «других видов» чаще всего встречались *Drosophila phalerata*, *Drosophila transversa* и *Drosophila busckii*. Используемый нами метод не позволяет, разумеется, определять абсолютное число особей, он оценивает лишь относительные численные соотношения разных видов в разных частях участка. Необходимо также обратить внимание, разумеется, на источники возможных ошибок: во-первых, очень вероятно, что разные виды с разной относительной частотой садятся в одни и те же (с одинаковым кормом) ловушки (обычная среда, содержащая кукурузную муку, сироп, агар, только лучше ферментирующая); во-вторых, погодные условия и, как

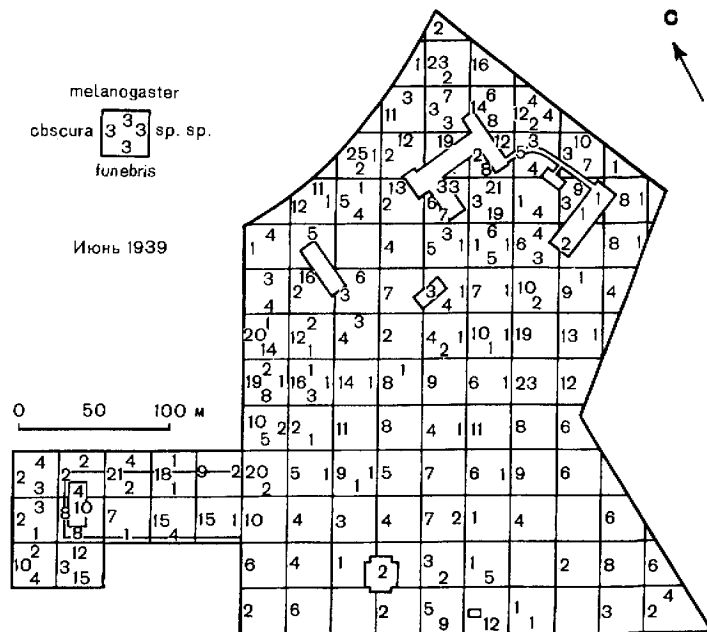


Рис. 1. Результат опыта по отлову видов *Drosophila* с помощью «метода сетки квадратов» на участке в Берлин-Бухе в июне 1939 г.

Участок был разделен на квадраты со стороной 30 м; примерно в середине каждого квадрата на высоте около 1 м были подвешены ловчие банки с кормом. Просмотр банок и учет результатов проводили ежедневно в течение многих дней. Числа, стоящие по сторонам каждого квадрата, соответствуют числу отловленных мух: верхние числа — *Drosophila melanogaster*, нижние — *Drosophila funebris*, слева — виды группы *obscura*, справа — другие виды (*Drosophila phalerata*, *Dros. transversa* и *Dros. busckii*).

мы увидим в дальнейшем, время суток играют большую роль при количественных учетах. Первый источник ошибок не может быть исключен, значение второго существенно было снижено тем, что отдельные отловы продолжались каждый раз в течение нескольких дней, и поэтому они отражают не столько случайные эффекты погоды, сколько условия сезона; просмотр и учет результатов проводили большей частью в одно и то же время суток. На рис. 1 в качестве примера приведен результат такого рода отлова.

Активность мух на участке, естественно, различается в разное время суток. Чтобы определить суточную активность *Drosophila*, отлов проводили каждые 3 ч в течение 24 ч. Общие результаты этих отловов графически приведены на рис. 2; можно видеть 2 совершенно четких пика утром и вечером, в то время как в ночные часы и в середине дня число отловленных мух гораздо меньше. В табл. 1 приведен один такой опыт, сутки разделены на четыре периода (утро, день, вечер, ночь) и результаты

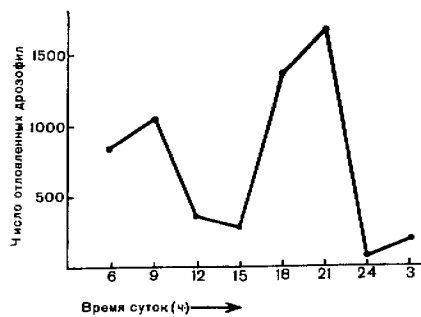


Рис. 2. Общее число имаго *Drosophila* из опытов на участке, изображенном на рис. 1, повторные отловы на интервале в 24 ч каждые 3 ч.

и можно было ожидать, существенные различия для разных видов. Самый высокий пик в начале сезона показывает *Drosophila funebris*, наибольшее число особей приходится на май—июнь; затем число пойманных особей быстро снижается, хотя *Drosophila funebris* обнаруживается и в ноябре. *Drosophila melanogaster* появляется лишь в конце мая, и численность ее растет до августа, когда она достигает наивысшего пика; затем число отловленных особей очень быстро снижается и в ноябре *Drosophila melanogaster* найдена не была. Группа *obscura* обнаруживается на протяжении всего сезона с двумя пиками в июне и октябре. Группа других видов *Drosophila* дает два пика (в августе и ноябре), причем первый пик дает в основном *Drosophila phalerata*, а второй — *Drosophila busckii*. В табл. 2 представлен соответствующий числовой материал. Таким образом, каждый вид имеет типичные и выраженные, сезонно обусловленные популяционные волны. Хотя с помощью нашего метода можно определить лишь относительные численности особей, однако они достаточно надежно отражают соотношения абсолютных численностей особей на участке; так как для некоторых видов

Таблица 1. Результаты 8-кратного повторного в течение суток отлова разных видов *Drosophila* на участке в Берлин-Бухе (см. рис. 1) в июне 1938 г.

Вид	Утро, 5—10 ч	День, 12—16 ч	Вечер, 18—22 ч	Ночь, 24—4 ч
<i>melanogaster</i>	46	3	84	—
<i>funebris</i>	157	48	104	1
« <i>obscura</i> »	743	303	1539	65
Другие виды	23	5	47	2
Всего:	969	359	1774	68

даны отдельно по упомянутым выше четырем группам *Drosophila*; таблица показывает, что все четыре группы имеют оба характерных пика активности утром и вечером; однако у *Drosophila funebris* более высокий пик приходится на утро, в то время как у всех остальных видов — на вечер.

На рис. 3 показано распределение результатов отлова 4 групп *Drosophila* в течение всего сезона, с апреля по ноябрь. Здесь обнаружены, как

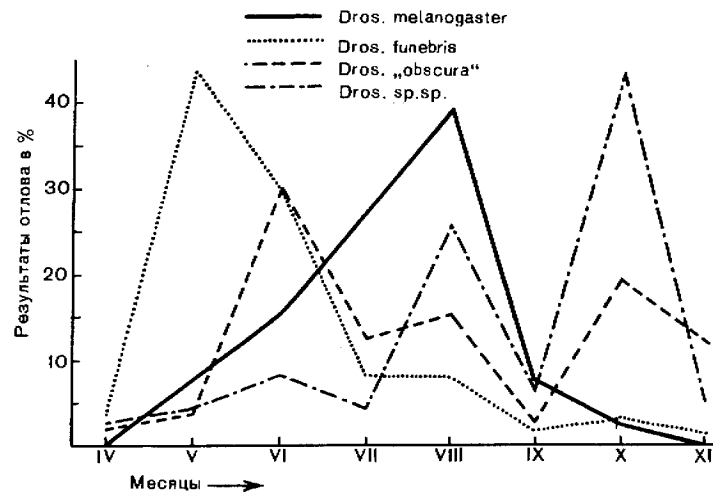


Рис. 3. Результаты многих повторных опытов по отлову мух на участке в Берлин-Бухе (см. рис. 1) в течение вегетационного периода отдельно по видам (группам видов) *Drosophila*.

(прежде всего *Drosophila melanogaster* и *Drosophila funebris*) численности особей, отловленных в разные месяцы сильно различаются, то можно предположить, что по меньшей мере соответствующие, а скорее всего, еще много большие колебания абсолютных численностей особей в популяции имеют место в течение сезонно обусловленных популяционных волн.

Примененный метод отлова мух позволяет установить относительное распределение особей различных групп *Drosophila* по

Таблица 2. Результаты повторных отловов разных видов *Drosophila* на участке (см. рис. 1) в Берлин-Бухе в течение 8 мес отлова. Среди «других видов» преобладает *Drosophila phalerata*, кроме сентября и октября; в сентябре и октябре — *D. busckii*

Месяц	Общее число отловленных мух	<i>melanogaster</i>		<i>funebris</i>		« <i>obscura</i> »		Другие виды	
		число	%	число	%	число	%	число	%
Апрель	191	2	1,0	58	30,4	117	61,3	14	7,3
Май	1026	100	9,7	678	66,1	224	21,8	24	2,4
Июнь	2520	201	8,0	460	18,2	1813	71,9	46	1,9
Июль	1264	351	27,8	126	10,0	762	60,3	25	2,0
Август	1704	511	30,0	124	7,3	924	54,2	145	8,5
Сентябрь	335	100	29,8	30	9,0	168	50,1	37	11,1
Октябрь	1489	32	2,2	48	3,3	1168	78,4	241	16,1
Ноябрь	892	2	0,2	23	2,6	836	93,8	30	3,4

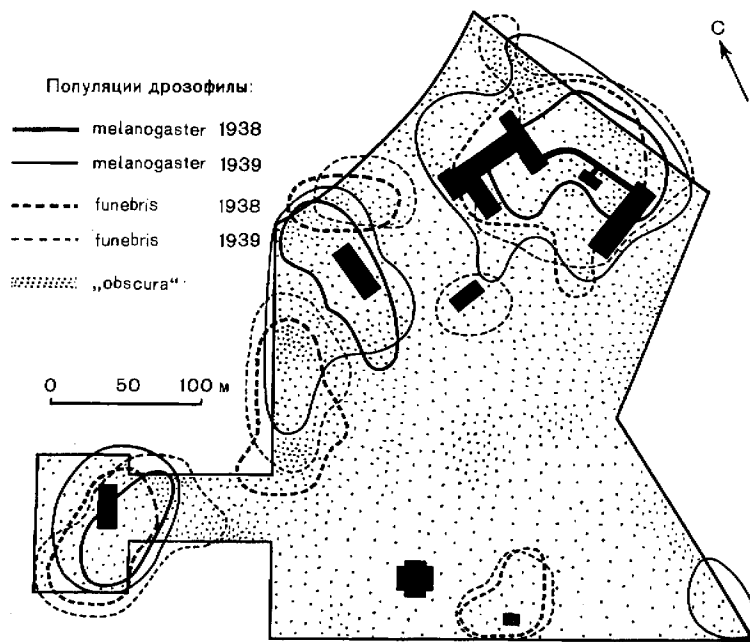


Рис. 4. Распределение особей *Drosophila melanogaster*, *D. funebris* и *D. obscura* на участке в Берлин-Бухе по результатам многих, продолжавшихся в течение двух лет опытов с помощью «метода сетки квадратов» (см. рис. 1). Мухи группы *obscura* встречаются повсюду, но с разной частотой (различия в плотности точек соответствуют различиям в числе особей, отловленных в разных квадратах); *Drosophila melanogaster* и *Drosophila funebris* образуют несколько отделенных друг от друга популяций, за пределами обозначенных популяционных границ лишь изредка встречались отдельные особи.

участку. Результаты таких отловов в течение 2 лет схематично представлены на рис. 4. Мухи группы «*obscura*» были обнаружены повсюду на участке; в некоторых местах показана лишь большая плотность популяции, чем в других; однако ни один из изученных квадратов не был свободен от мух «*obscura*». Совершенно другую картину дают *Drosophila melanogaster* и *Drosophila funebris*. На изученном участке *Drosophila melanogaster* образует 3 не трансгрессирующих, территориально отделенных друг от друга популяции, центр которых, как можно было ожидать для этого вида, связанного с человеком, находится вблизи заселенных зданий. В оба изученных года локализация популяций *melanogaster* остается той же самой, хотя от года к году границы могут, по-видимому, очень сильно смещаться. Сходную картину показывает и *Drosophila funebris*, у которой на изученном участке обнаружены 5 разделенных популяций; и у этого

вида популяционные границы могут от года к году несколько смещаться. В одном месте *Drosophila melanogaster* и в одном *Drosophila funebris* были найдены лишь на втором году исследования и не найдены в первом. Таким образом, распределение особей по участку у разных видов принципиально различно. Одни (группа *obscura*, вероятно, *Drosophila phalerata* и *Drosophila transversa*) образуют континуум по всему участку, лишь плотность популяции различна в разных местах; они связаны с пригодным для них макробиотопом как с целым. Другие виды (*Drosophila melanogaster*, *Drosophila funebris* и, вероятно, *Drosophila busckii*) образуют территориально разделенные субпопуляции, которые связаны с совершенно определенными микробиотопами (помойка, овощехранилища, продуктовые склады); как показывают обобщающие наблюдения, они не зависят от характера макробиотопа.

Описанные исследования, таким образом, показали, что популяции разных видов дрозофилы принципиально различаются как по временному, так и по пространственному распределению особей. Ясно, что особенность популяционной структуры каждого вида должна приниматься во внимание при теоретических обобщениях, прежде всего при количественных популяционно-генетических оценках.

Резюме. С помощью метода сетки квадратов изучен суточный цикл активности (см. рис. 2), временное распределение в течение всего сезона (см. рис. 3) и пространственное распределение особей разных видов *Drosophila* на участке (см. рис. 4).

Сообщение 2

ОБЛАСТИ АКТИВНОСТИ *DROSOPHILA FUNEBRIS* И *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Среди различных форм внутривидовой изоляции важную роль играет и территориально-географическая. В более крупном географическом масштабе значение территориальной изоляции достаточно известно, и мы знаем из зоогеографии и систематики целый ряд различных очень демонстративных примеров таких форм изоляции и их эффекта. Особое значение для процессов микроэволюции, судьбы отдельных генотипов в природных популяциях и прежде всего для колебаний концентраций отдельных генов и хромосомных aberrаций имеет распад видовой популяции на небольшие, изолированные территориально субпопуляции. Несомненно, нет видов, совершенно равномерно распределенных в пространстве; всякая большая географическая популяция представляет мозаику территориально разорванных, приуроченных к определенным биотопам субпопуляций. В первой работе этой серии [1] было показано, что некоторые виды

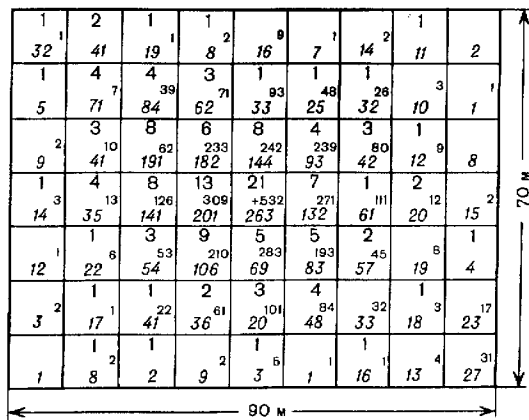


Рис. 2. Второй опыт по определению «области активности» *Drosophila funebris*, проведенный 5.08—19.08.1930. Место, методика и обозначения как на рис. 1; число маркированных мух — 1800.

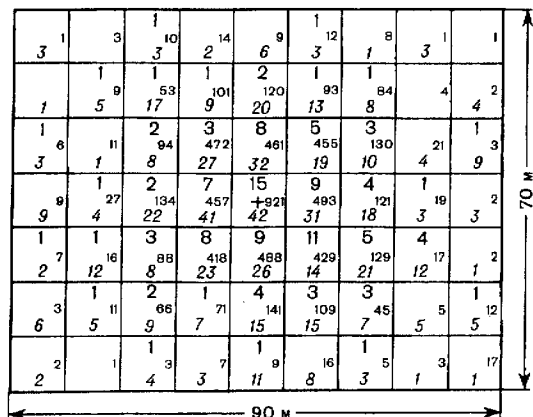


Рис. 3. Третий опыт по определению «области активности» *Drosophila funebris* 10.09—23.09.1930г. Число маркированных мух 1200; все остальное как на рис. 1.

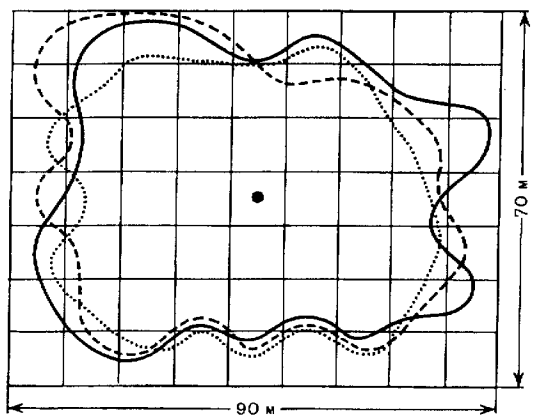


Рис. 4. Протяженность и форма «областей распространения» *Drosophila funebris* в 3 опытах (см. рис. 1—3): сплошная линия — первый опыт, прерывистая линия — второй опыт, пунктирная линия — третий опыт. Точкой обозначено место, в котором были выпущены маркированные мухи.

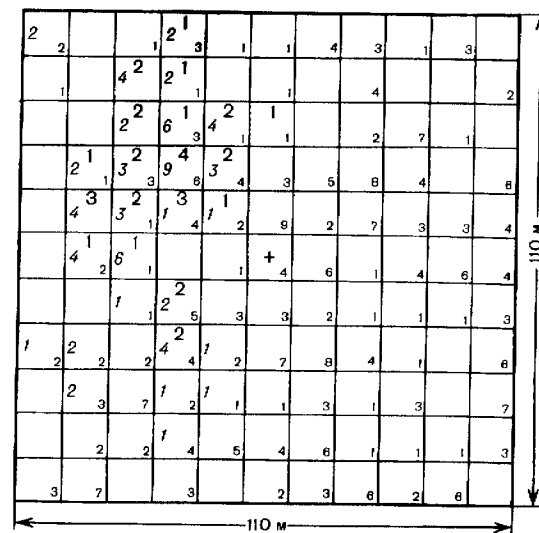


Рис. 5. Опыт по определению «области активности» *Drosophila melanogaster* на участке в парковом биотопе в Берлин-Бухе 23.06.—30.06.1939 г. В середине участка (квадрат, обозначенный крестом) было выпущено 2000 мух *Drosophila melanogaster*, маркированных мутацией white; в банках с кормом, расставленных на равных расстояниях (около 10 м), ежедневно просматривали и регистрировали отловленных мух; мух вновь выпускали на месте их отлова. Жирные верхние цифры в квадратах обозначают число маркированных мух *Drosophila melanogaster*; левые, наклонные — число нормальных *Drosophila melanogaster*; более мелкие, стоящие внизу — числа особей других видов *Drosophila* (преимущественно «obscura»), которые были зарегистрированы в соответствующих банках в течение всего опыта.

С *Drosophila melanogaster* было проведено 3 опыта также в течение одного сезона. На определенном месте на участке в парковом биотопе в первом опыте (рис. 5) было выпущено 2000 мух *Drosophila melanogaster*, маркированных мутацией white; вокруг этого места на равном расстоянии около 10 м были выставлены банки с кормом, которые просматривали в течение 8 дней ежедневно, пойманных мух просматривали и регистрировали; отловленных мух вновь выпускали на волю на том же месте, где их поймали. В этом опыте было отловлено только 34 маркированные мухи. Область распространения мух была очень маленькой, кроме того, она полностью сдвинута в одну сторону от первоначального места выпуска; этот сдвиг не может быть объяснен влиянием направления ветра, так как не совпадает с последним. На рис. 6 показан 2-й опыт, проведенный на том же месте и таким же образом, однако было выпущено 1750 маркированных мух. Область распространения в этом опыте

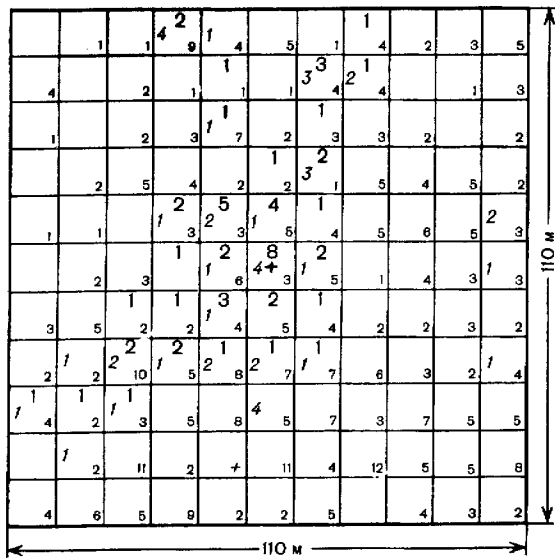


Рис. 6. Второй опыт по определению «области активности» *Drosophila melanogaster*, проведенный 7.07. — 15.08.1939 г. Было выпущено 1750 мух, маркированных мутацией eosin; все остальное как на рис.5.

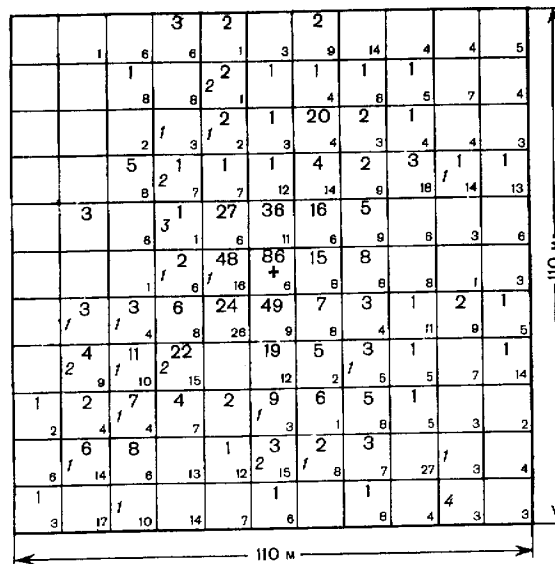


Рис. 7. Третий опыт по определению «области активности» *Drosophila melanogaster*, проведенный 31.07. — 5.08.1939 г. Было выпущено 2800 мух, маркированных мутацией sinabar; все остальное как на рис.5.

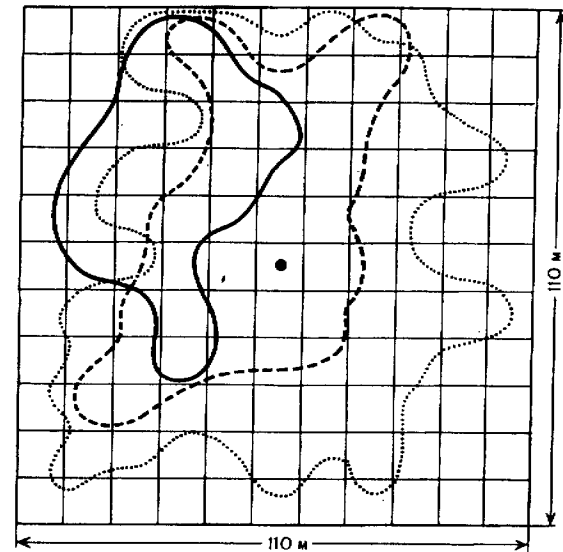


Рис. 8. Протяженность и форма «областей активности» *Drosophila melanogaster* в 3 опытах (см. рис.5—7); сплошная линия — первый опыт, прерывистая линия — второй опыт, пунктирная линия — третий опыт. Точкой обозначено место, в котором были выпущены маркированные мухи.

была довольно маленькой и смещенной в том же направлении, хотя и не столь резко. На рис. 7 представлены результаты 3-го опыта, в котором было выпущено 2800 маркированных мух и который был проведен точно таким же образом. В этом опыте было отловлено 475 маркированных мух и протяженность области распространения была несколько больше.

На рис. 8 показаны границы областей распространения во всех трех опытах с *Drosophila melanogaster*. Три опыта дали области распространения разной величины с очень нерегулярными контурами; наибольшая протяженность в третьем опыте равна площади около 100x100 м.

Таким образом, можно утверждать, что у *Drosophila melanogaster* и *Drosophila funebris* области активности одного поколения простираются на относительно небольшой площади. Можно ожидать, что на протяженность и форму области активности существенно влияют различные факторы, вероятно, погодные условия, характер биотопа, распределение источников корма на участке, состав биоценоза и многие другие трудно контролируемые факторы важны для протяженности и очертаний области активности. Однако пока для нас важно лишь установить в первом приближении порядок величины области активности, чтобы иметь возможность оценить, какой масштаб терри-

ториального членения ареала на субпопуляции приводит к существенной изоляции у соответствующих видов. Само собой разумеется, протяженность области активности, измеренная тем или иным образом, представляет только, так сказать, нормальную область территориального рассеивания особей одного поколения. И в обычных условиях для территориально хорошо изолированных субпопуляций, которые удалены друг от друга на много большее расстояние по сравнению с областью активности, скрещивание может и должно происходить время от времени под влиянием особенных факторов. Случайный занос отдельных особей на различных стадиях развития может происходить, вероятно довольно регулярно. Несмотря на это, исходя из знания территориального удаления и протяженности нормальных областей активности можно в первом приближении оценить степень изоляции между отдельными субпопуляциями.

Резюме. С помощью метода сетки квадратов, путем повторного отлова мух *Drosophila*, маркированных мутациями, была определена приблизительная протяженность области активности (площадь), которая охватывается перемещением особей одного поколения) *Drosophila funebris* (см. рис. 4) и *Drosophila melanogaster* (см. рис. 8).

Л и т е р а т у р а

1. Timofeeff-Ressovsky N. W. u. E. A. Populations genetische Versuche and *Drosophila*. I.; Zeitliche und raumliche Verteilung der Individuen einiger *Drosophila* — Arten über das Gelände//Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. — 1940. — Bd 79. — Heft 1. — S. 28—34.

С о о б щ е н и е 3

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЙ DROSOPHILA

Для популяционно-генетических представлений огромное значение имеет знание абсолютной величины популяции, т.е. абсолютного числа особей в популяции. В противоположность ботанике (применение «метода сетки квадратов» при учете определенных мелких участков для изучения растительного покрова лугов и степей) и гидробиологии (количественные пробы планктона) количественные популяционные исследования наземной фауны проводили лишь в редких случаях. Действительно, они наталкиваются у многих видов животных на очень большие трудности. Для крупных диких животных, гнездовых птиц и мелких млекопитающих и для видов, оставляющих зимой на снегу четкие следы, разными авторами предложены различные методы количественной оценки числа особей на единицу площади. Для большинства видов животных с помощью некоторых из этих методов в первом прибли-

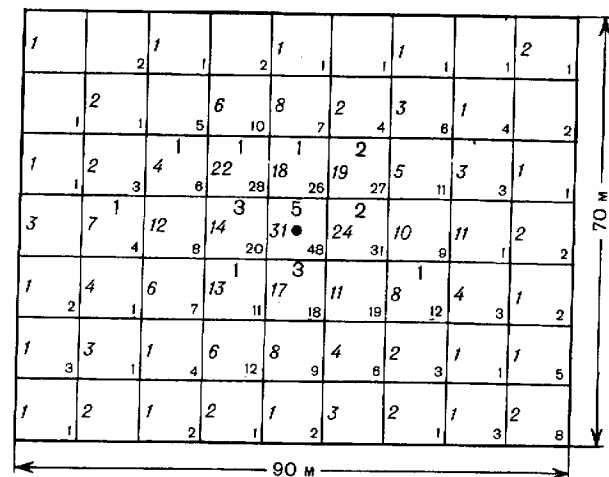


Рис. 1. Результаты отлова в течение одного дня на участке садового биотопа в Берлин-Бухе (вокруг помойки), где обитает замкнутая популяция *Drosophila melanogaster* и *Drosophila funebris*.

В середине участка 5.08.1930 г. было выпущено 1800 мух *Dros. funebris*, маркированных двумя не сцепленными мутациями (st и gi); в течение 2 нед ежедневно мух, отловленных в размещенных на одинаковом друг от друга расстоянии (около 10 м) банках с кормом, просматривали и регистрировали; затем их вновь выпускали на волю на месте их отлова. На рисунке представлен результат, полученный 9.08.1930 г. Полужирным шрифтом обозначено число маркированных мух *Drosophila funebris*; курсивом — число нормальных *Dros. funebris*; светлым — число мух *Dros. melanogaster*, зарегистрированных в тот же день в соответствующей банке.

жении можно определить и порядок величины числа животных. У объектов, отлавливаемых относительно легко в большом количестве, число особей можно точно определить с помощью метода кольцевания. Если в определенной популяции отловить, пометить и вновь выпустить на волю большое число особей, то с достаточной точностью можно вычислить, исходя из знания чисел меченых и немеченых повторно отловленных особей и общего числа выпущенных меченых, общую численность популяции. Такого рода опыты уже были проведены на мелких млекопитающих. У *Drosophila* можно воспользоваться в принципе тем же методом, выпуская в природную популяцию достаточно большое число особей, маркированных мутациями, и проводя затем с помощью метода сетки квадратов опыты по отлову. Один из таких методов послужил нам для определения примерного числа особей в некоторых популяциях *Drosophila*.

Методика эксперимента была той же самой, что описана в более ранней работе этой серии, посвященной определению области активности [1]. Было проведено две серии опытов, одна с маркированными мухами *Drosophila funebris*, другая с *Drosophila melanogaster*. С *Drosophila melanogaster* было проведено 3 опыта в течение одного сезона в одной ограниченной популяции вокруг

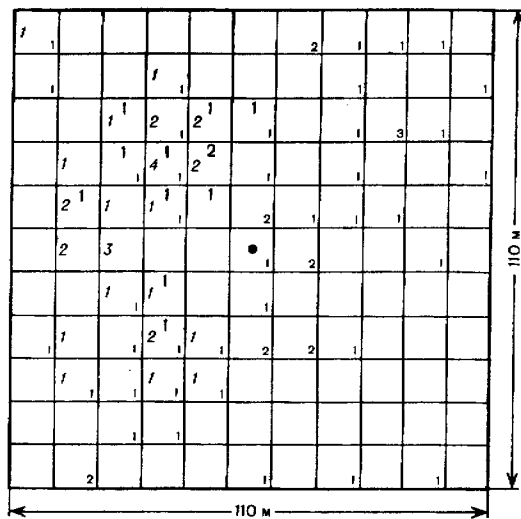


Рис. 2. Результаты отлова в течение одного дня на участке паркового биотопа в Берлин-Бухе. В середине участка 22.06.1939 г. было выпущено 2000 мух *Drosophila melanogaster*, маркированных мутацией white; ежедневно в течение 1 нед мух, отловленных в размещенных на одинаковом друг от друга расстоянии (около 10 м) банках с кормом, просматривали и регистрировали; затем мух вновь выпускали на волю на месте их отлова. На рисунке представлен результат, полученный 26.06.1939 г. Полужирным шрифтом обозначено число маркированных мух *Dros. melanogaster*; курсивом — число нормальных *Dros. melanogaster*; светлым — число особей других видов *Drosophila* (преимущественно «obscura»), зарегистрированных в тот же день в соответствующей банке.

помойки, в которой имела смесь *Drosophila funebris* и *Drosophila melanogaster*, в центре этой популяции каждый раз выпускали большое количество особей, маркированных двумя не сцепленными мутациями, после этого в течение 2 нед ежедневно проводили отлов с помощью метода сетки квадратов; на рис. 1 в качестве примера приведен результат отлова в этом опыте за один день. С *Drosophila melanogaster* также было проведено 3 опыта в течение одного сезона на участке паркового биотопа, каждый раз выпускали большое количество маркированных особей в центре этого участка и затем в течение 1 нед ежедневно проводили отлов с помощью метода сетки квадратов; в качестве примера на рис. 2 представлены результаты отлова в один из дней в этом опыте.

В табл. 1 приведены результаты опыта с маркированными мухами *Drosophila funebris*. Общее число особей в изучавшейся популяции было вычислено из соотношения отловленных маркированных и немаркированных мух и знания общего числа выпущенных маркированных мух. Общее число мух возросло приблизительно от 1000 в конце мая — начале июня до 35 000 в первой по-

Таблица 1. Опыт по определению общего числа *Drosophila funebris* и *Drosophila melanogaster* в изолированной популяции вокруг помойки в садовом биотопе в Берлин-Бухе (см. рис. 1). Мухи *Drosophila funebris*, маркированные двумя не сцепленными мутациями (st и ri), были выпущены на помойке; затем в течение 2 нед 63 банки, размещенные вокруг помойки, ежедневно просматривали для подсчета отловленных мух, которых затем выпускали на волю. Общее число мух в популяции было вычислено по формуле $x = a \cdot c / b$, где x — вычисляемое общее число мух, a — число выпущенных маркированных мух, b — число отловленных маркированных и c — число отловленных нормальных мух.

Продолжительность и дата проведения опыта	Число выпущенных маркированных мух <i>Drosophila funebris</i>	Число мух, отловленных на протяжении опыта			Вычисленное общее число мух в популяции	
		<i>funebris</i> маркированные	<i>funebris</i> нормальные	<i>melanogaster</i>	<i>Drosophila funebris</i>	<i>Drosophila melanogaster</i>
27.05–7.06.1930	1100	197	184	143	995	785
6.08.–19.08.1930						
всего	1800	153	2924	3728	34 500	43 990
в день	1800	21	324	416	27 860	35 780
10.09–23.09.1930	1200	131	610	6572	5610	60 460

ловине августа и затем вновь упало примерно до 5500 в середине сентября. В этих опытах по отлову учитывали также число пойманных мух *Drosophila melanogaster*. Хотя очень вероятно, что относительная частота отлова обоих видов различна, можно все же, с определенной оговоркой и только в первом приближении, вычислить таким же образом и число особей *Drosophila melanogaster* (исходя из знания чисел отловленных маркированных *Drosophila funebris* и немаркированных мух *Drosophila melanogaster*, а также общего числа выпущенных маркированных мух *Drosophila funebris*); вычисленное таким способом общее число особей *Drosophila melanogaster* в этой популяции было почти 800 в конце мая — начале июня, около 44 000 в первой половине августа и свыше 60 000 в середине сентября.

В табл. 2 приведены результаты опыта с маркированными мухами *Drosophila melanogaster*. Эти опыты были проведены таким же образом, как и с *funebris*, только здесь речь идет не о строго очерченной популяции, а об участке территории, по которому распределена *Drosophila melanogaster*; кроме маркированных и немаркированных *Drosophila melanogaster*, суммарно учитывались все другие виды *Drosophila*, среди которых господствовала группа «obscura». Число особей *Drosophila melanogaster* на изученном участке составило в июне около 4500, в июле около 1500 и в начале августа менее 200. Общее число мух других видов (с упомянутой оговоркой) составило около 17 500 в первом, около 13 500 во втором и около 4500 особей в третьем опыте.

Таблица 2. Три опыта по определению общего числа *Drosophila melanogaster* и других видов *Drosophila* (почти исключительно видов группы «obscura» с отдельными мухами *funebris* и *phalerata*) на участке парка в Берлин-Бухе (см. рис. 2). Мухи *Drosophila melanogaster*, маркированные white (1-й опыт), eosin (2-й опыт), cinnabar (3-й опыт), были выпущены в середине изучаемого участка; затем в течение недели 120 банок, размещенных вокруг этого места, ежедневно просматривали для подсчета отловленных мух, которых затем выпускали на волю. Общее число мух на изученной территории было вычислено по формуле $x = a \cdot c/b$, где x — вычисленное общее число мух, a — число выпущенных маркированных мух, b — число отловленных маркированных и c — число отловленных нормальных мух.

Продолжительность и дата проведения опыта	Число выпущенных маркированных мух <i>Drosophila melanogaster</i>	Число мух, отловленных на протяжении опыта			Вычисленное общее число мух в популяции	
		<i>melanogaster</i> маркированные	<i>melanogaster</i> нормальные	другие виды	<i>Drosophila melanogaster</i>	другие виды <i>Drosophila</i>
23.06–30.06.1939						
всего	2000	34	74	297	4350	17 470
за день	2000	12	32	58	5333	10 000
7.07–15.07.1939	1750	56	45	429	1410	13 410
31.07.–5.08.1939	2500	475	32	731	190	4310

Итак, описанным ранее способом можно легко определить общее число особей в популяции у разных видов *Drosophila*. Правда, нужно учитывать, что и эти методы имеют целый ряд возможных источников ошибок, из которых ближайшим является допущение о неравной частоте гибели и неравной относительной частоте отлова маркированных и немаркированных особей. Несмотря на это, мы полагаем, что эти методы дают верный порядок величин и во всяком случае они применимы уже по той причине, что путем качественной оценки порядок величин числа особей в популяции или на единице территории для большинства объектов популяционной генетики даже приближенно не может быть определен. В заключение нам хотелось бы еще заметить, что опыт по отлову методом сетки квадратов, описанным в двух первых и в этой работе настоящей серии, пригоден для целого ряда популяционно-динамических, а также экологических проблем. В будущем было бы нужно наряду с детальным изучением проблем, затронутых уже в этой работе, провести также целый ряд опытов по изучению влияния самых разных факторов на точность самого метода, т.е. прежде всего на относительную частоту отлова разных видов и рас *Drosophila*. Кроме того, было бы очень желательно провести количественные популяционные исследования на близких видах в разных местностях и в разных биотопах и биоценозах. Таким образом с течением времени были бы получены необходимые количественные данные для обстоятельных теоретических соображений о механизмах микроэволюции.

Резюме. Методом сетки квадратов были проведены опыты по отлову в ограниченной популяции и на участке паркового биотопа, куда выпускали определенное число особей *Drosophila funebris* или *Drosophila melanogaster*, соответственно маркированных мутациями, для определения примерного абсолютного числа особей видов *Drosophila* в популяции соответственно на территории в разное время сезона (см. табл. 1–2).

Л и т е р а т у р а

1. *Timofeeff-Ressovsky N.W. u. E.A.* Populations genetische Versuche an *Drosophila*. I. Zeitliche und räumliche Verteilung der Individuen einiger *Drosophila*-Arten über das Gelände//Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. — 1940. — Bd 79. — Heft 1. — S. 28–34.