

Р. А. МАЗИНГ

**ПОВЫШЕННАЯ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ГЕТЕРОЗИГОТНЫХ ПО
ЛЕТАЛИ МУХ *DROSOPHILA MELANOGASTER***

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 14 V 1938)

При генетическом и цитологическом анализе летальных мутаций во второй хромосоме, возникших в природных условиях у мухи *Drosophila melanogaster* (6), мы столкнулись с весьма интересным и парадоксальным фактом повышенной жизнеспособности мух, гетерозиготных по летали, по сравнению с мухами, не несущими летали.

Все изучавшиеся нами летали были сбалансированы при помощи линии *Sy*. Как показал анализ (6), они не были связаны с хромосомальными аберрациями, что совпадает с данными В. В. Сахарова (8) и М. Демерец (2), показавших точечную природу леталей, возникающих спонтанно в лабораторных условиях.

Для цитологического анализа леталей в слюнных железах по методу Пайнтера самцы $\frac{Cy}{l}$ (*l*—леталь) скрещивались с самками *ebony** и для проверки девственности самок просматривались мухи, получающиеся от данного скрещивания. При этом бросилось в глаза, что в некоторых линиях вместо ожидаемого отношения 1:1 мух *Sy* к нормальным появляется значительно больше нормальных мух, чем *Sy*. Повторный анализ показал, что это явление закономерно повторяется, и 19 леталей из различных географических мест были изучены тем же методом в отношении различной жизнеспособности мух $\frac{Cy}{+}$ и $\frac{l}{+}$. В девяти линиях была обнаружена повышенная жизнеспособность мух, гетерозиготных по летали. Никакой связи с определенным географическим районом обнаружено не было; повышенная жизнеспособность наблюдалась у мух из различных районов.

Кроме скрещивания самцов $\frac{Cy}{l}$ с самками *ebony* в некоторых линиях самцы $\frac{Cy}{+}$ скрещивались также с нормальными самками, взятыми из длительно инбридированной линии, чтобы установить, не повышается ли жизнеспособность в результате специфического взаимодействия между геном *ebony* и изучаемой хромосомой с леталью.

Контролем служило скрещивание самцов $\frac{Cy}{+}$ как с *ebony*, так и с нормальными самками из той же инбридированной линии. При этом обращает на себя внимание (табл. 1), что в нашем опыте мухи *Sy* не оказались обладающими повышенной жизнеспособностью, как это принято думать. Вместе с тем в опытах по локализации леталей при помощи линии $\frac{Cy}{BlL}$ в F_2 наблюдалось значительное преобладание мух *Sy* по сравнению с мухами не

* Ген *ebony* находится в третьей хромосоме.

Cy. Повидимому, имеется особое взаимодействие между *Cy* и генами *B^l*, *L* и изучаемой леталью (интересно, что в опытах по локализации леталей при помощи линии $\frac{Cy}{SSp}$ такого преобладания мух *Cy* в *F₂* не наблюдалось). Результаты скрещиваний, давшие наиболее своеобразные результаты, приведены в табл. 1 и 2. При первом взгляде на таблицы бросаются в глаза индивидуальные особенности каждой приведенной линии.

Таблица 1

Скрещивание	Ташкент 95				Контроль			
	$\frac{+}{+} \frac{e}{e} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{e}{e} \times \frac{Cy}{+} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{+} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{+} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{+} \frac{+}{+}$
Генотип полученного потомства . . .	$\frac{Cy}{+} \frac{e}{+}$	$\frac{l}{+} \frac{e}{+}$	$\frac{Cy}{+} \frac{+}{+}$	$\frac{l}{+} \frac{+}{+}$	$\frac{Cy}{+} \frac{e}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{e}{+}$	$\frac{Cy}{+} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+}$
Наблюдаемый	479	649	684	983	496	530	518	521
Ожидаемый	564 ± 16.8	564 ± 16.8	833.5 ± 20.4	833.5 ± 20.4	513 ± 16.0	513 ± 16.0	519.5 ± 16.1	519.5 ± 16.1
$\frac{Diff.}{m}$	5.1		7.3		1.06		0.09	

Таблица 2

Скрещивание	Куйбышев 73				Ташкент 201			
	$\frac{+}{+} \frac{e}{e} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{e}{e} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$	$\frac{+}{+} \frac{+}{+} \times \frac{Cy}{l} \frac{+}{+}$
Генотип полученного потомства . . .	$\frac{Cy}{+} \frac{e}{+}$	$\frac{l}{+} \frac{e}{+}$	$\frac{Cy}{+} \frac{+}{+}$	$\frac{l}{+} \frac{+}{+}$	$\frac{Cy}{+} \frac{e}{+}$	$\frac{l}{+} \frac{e}{+}$	$\frac{Cy}{+} \frac{+}{+}$	$\frac{l}{+} \frac{+}{+}$
Наблюдаемый	473	656	403	418	385	379	423	745
Ожидаемый	564.5 ± 16.8	564.5 ± 16.8	410.5 ± 14.3	410.5 ± 14.3	382 ± 13.8	382 ± 13.8	574 ± 17.0	584 ± 17.0
$\frac{Diff.}{m}$	5.4		0.5		0.29		9.47	

Леталь Ташкент 95 (табл. 1) дает в гетерозиготном состоянии повышенную жизнеспособность как при скрещивании с *ebony*, так и при скрещивании с нормальными самками. Разница между наблюдаемым и ожидаемым в обоих случаях совершенно достоверна (при скрещивании с самками *ebony* $\frac{Diff.}{m} = 5.1$, а с нормальными $\frac{Diff.}{m} = 7.3$).

Леталь Куйбышев 73 (табл. 2) дает повышенную жизнеспособность только при скрещивании с *ebony*. Скрещивание с нормальными самками дает два класса мух с одинаковой жизнеспособностью.

Для летали Ташкент 201 (табл. 2) характерно обратное явление, а именно: только при скрещивании с нормальными мухами наблюдается повы-

шенная жизнеспособность мух, гетерозиготных по летали, и притом очень значительная: $\frac{\text{Diff.}}{m} = 9.47$.

В первом случае (Куйбышев 73) наличие *ebony* в гетерозиготном состоянии повышает жизнеспособность мух, несущих летали, а во втором случае препятствует появлению повышенной жизнеспособности, которая, как указывалось, очень значительно сказывается при скрещивании с нормальными мухами. Отношения получаются в высшей степени своеобразные.

Нам представляются три возможных объяснения описанному явлению.

1) Изучаемый нами летальный ген может быть доминантным геном повышенной жизнеспособности с рецессивным летальным действием.

Большинство доминантных генов у дрозофилы летально в гомозиготе, как например, *Bl*, *S* и т. п.

2) Летальный ген при своем возникновении вреден для жизни особи, и повышенная жизнеспособность, наблюдаемая нами в лабораторных условиях, есть результат накопления в процессе эволюции модификаторов, обезвреживающих действие летали в природе.

3) Изучаемый летальный ген случайно сцеплен с геном повышенной жизнеспособности.

За первое предположение, что повышенная жизнеспособность объясняется доминантным геном жизнеспособности, летальным в гомозиготе, говорит тот факт, что подобное же явление повышенной жизнеспособности гетерозигот по летали обнаружено нами среди леталей, возникших спонтанно в лабораторных условиях и под влиянием химических агентов. Ясно, что в данном случае ни о каких модификаторах, накапливающихся в процессе эволюции, говорить не приходится. За второе предположение говорит тот факт, что в некоторых из изученных нами линиях с течением времени наблюдается ослабление повышенной жизнеспособности. В табл. 3 приведены данные по летали Андиган 95, иллюстрирующие это положение.

В мае 1937 г. при скрещивании мух из этой линии с *ebony* $\frac{\text{Diff.}}{m} = 5.6$, в ноябре того же года для той же линии $\frac{\text{Diff.}}{m} = 3.4$, т.е. значительно меньше.

Поскольку все линии сбалансированы при помощи *Cy*, а *Cy* не полностью заширует перекрест во II хромосоме, можно предположить, что в лабораторных условиях при ослаблении борьбы за существование модификаторы, повышающие жизнеспособность постепенно, рассеиваются.

Третье предположение, что летальный ген случайно сцеплен с геном повышенной жизнеспособности, кажется нам мало вероятным. Повидимому, нелетальные гены повышенной жизнеспособности встречаются очень редко. Один такой случай, правда, описан был, получившим соответствующую мутацию в половой хромосоме при воздействии рентгеновскими лучами. При просмотре на летали 150 хромосом крымской популяции и 170 хромосом, облученных X-лучами, мы специально искали гены повышенной жизнеспособности, но нам не удалось обнаружить ни одного случая.

Приведенные нами данные по повышенной жизнеспособности мух, гетерозиготных по летали, представляются нам крайне интересными тем более, что они обнаружены в природных популяциях.

Поскольку пока нами изучалась только вся хромосома целиком, мы не можем утверждать, что обнаруженная нами повышенная жизнеспособность связана с летальным геном, но все же мы решаемся высказать предположение, что леталь в гетерозиготном состоянии не всегда безразлична для жизни особи и иной раз, что звучит парадоксально, даже повышает ее жизнеспособность.

Не менее интересным представляется нам, что ген *ebony*, казалось бы,

Таблица 3

	А н д и ж а н 95			
	Май 1937 г.		Ноябрь 1937 г.	
Скращивание	$\frac{Cy \pm}{l \pm} \times \frac{\pm e}{\pm e}$		$\frac{Cy \pm}{l \pm} \times \frac{\pm e}{\pm e}$	
Генотип полученного потомства	$\frac{Cy e}{+ +}$	$\frac{\pm e}{l +}$	$\frac{Cy e}{+ +}$	$\frac{\pm e}{l +}$
Наблюдаемый	207	337	338	489
Ожидаемый	272 ± 11.7	272 ± 11.7	438.5 ± 14.8	438.5 ± 14.8
Diff. <i>m</i>	5.6		3.4	

довольно безразличный с точки зрения жизнеспособности, может даже в гетерозиготном состоянии оказывать существенное влияние на жизнеспособность особей.

Как известно (^{9, 3, 4, 5}), природные популяции дрозофилы чрезвычайно насыщены летальными и нелетальными генами в гетерозиготном состоянии. В свете наших данных в динамике популяций может играть большую роль отбор по гетерозиготам, и в таком случае генетико-автоматические процессы отходят на задний план. Важно, конечно, установить, как часто встречается подобное явление в природе (повидимому, не так уже редко: из 19 исследованных леталей 9 оказались с повышенной жизнеспособностью) и связано ли это действительно с гетерозиготностью по летали. Если это подтвердится, то, может быть, поднятый Альтшулером, Борисенко и Поляковым⁽¹⁾ вопрос относительно того, рационально ли считать конечной желанной целью при селекции выведение гомозиготной линии, и вопрос о пользе и вреде инцухта получат новое освещение. Недостаток места не позволяет нам обсудить подробнее этот вопрос.

Интересно отметить, что подобный же летальный ген, который повышает жизнеспособность гетерозиготных по нему особей по сравнению с нормальными, не несущими летального гена, описали в 1934 г. R. K. Nabours и L. L. Kingsley⁽⁷⁾ у кузнечика *Apotettix eurycephalus*.

Государственный институт
усовершенствования врачей
им. С. М. Кирова.

Поступило
19 V 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. Е. Альтшулер, Л. Л. Борисенко, А. Н. Поляков, Биол. журн., IV, вып. 3 (1935). ² M. Demerec, Genetics, 22, № 5 (1937). ³ Н. П. Дубинин, Ж. эксп. биол., VII, вып. 5—6 (1931). ⁴ Дубинин и др., Биол. журн., III, вып. 1 (1934). ⁵ Дубинин и др., Биол. журн., V, вып. 6 (1936). ⁶ Р. А. Мазинг, ДАН, XIX, № 4 (1938). ⁷ R. K. Nabours and L. L. Kingsley, Genetics, 19, № 4 (1934). ⁸ В. В. Сахаров, Бюлл. экспер. биол. и мед., I, вып. 3 (1936). ⁹ С. С. Четвериков, Тр. III съезда гистол., анат. и зоол. (1928).