

Н. Н. СОКОЛОВ

ЭЛИМИНАЦИЯ ХРОМОСОМ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ДРОЗОФИЛЫ И ПРОБЛЕМЫ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

(Представлено академиком Л. А. Орбели 19 IX 1947)

Нами установлено, что обитающий в Европе вид дрозофилы *Drosophila littoralis* Meig. принадлежит к видам так называемой группы *virilis*. Этот вид очень близок к виду *D. virilis* Sturt. и может быть скрещен с ним, в результате чего получаются частично плодовитые гибриды.

Хромосомный набор *D. littoralis*, так же как и *D. virilis*, содержит пять пар палочкообразных хромосом и одну пару малых, точкообразных хромосом. Анализ хромосом гибридов F_1 из ядер клеток слюнных желез показал наличие пяти инверсий, которыми различаются хромосомы этих видов.

Скрещивание между видами идет в обоих направлениях, однако, значительно легче и с большим эффектом оно осуществляется тогда, когда берется самка *D. virilis* и самец *D. littoralis*, а не наоборот. При скрещивании $\text{♀ } virilis \times \text{♂ } littoralis$ особи F_1 обнаруживают сильное нарушение развития. Наиболее резкие из них касаются формы, размеров и структуры глаз, крыльев и щетинок. Во многих скрещиваниях более 50% особей обнаруживают отклонения от нормы. В реципрокных скрещиваниях подобных изменений почти не наблюдалось.

В табл. 1 приведены сравнительные частоты уродств среди гибридов первого поколения с более или менее сильной степенью выражения.

Таблица 1

Частота отклонений от нормального развития среди гибридов F_1 от скрещивания *D. virilis* $\times$ *D. littoralis*

Скрещивание	n	Число отклонений	%
♀ <i>D. virilis</i> $\times$ ♂ <i>D. littoralis</i> . .	2297	826	33,9
♀ <i>D. littoralis</i> $\times$ ♂ <i>D. virilis</i> . .	1510	9	0,6

Данные, приведенные в табл. 1, дают возможность сделать существенный вывод о различиях между реципрокными скрещиваниями. Перед нами налицо материнский эффект. Отклонения в развитии гибридов возникают тогда, когда они развиваются из яйца, плазма которого принадлежит виду *virilis*. Этих отклонений не возникает, или они наблюдаются в ничтожном проценте случаев, если плазма приходит со стороны вида *littoralis*.

Изучение характера отклонений от нормального развития у гибридов обнаружило три особенности: 1) асимметрию (один глаз изменен, другой нормален; одно крыло нормально, другое изменено и т. д.); 2) мозаичность, что особенно ясно выступало на щетинках (например группа щетинок правой половины торакса уменьшенных размеров и т. п.); 3) зависимость между изменениями глаз, крыльев и щетинок, в частности, часто наблюдалось билатеральное разделение особи на нормальную и измененную половину тела.

Дальнейший анализ показал, что причиной ненормального развития гибридов первого поколения является нарушение митоза, связанное с элиминацией некоторых хромосом на той или иной стадии онтогенеза.

Ниже мы приводим результаты генетического и цитологического анализа, дающие доказательства элиминации хромосом. Эти данные касаются только одной из хромосом, именно точкообразной хромосомы VI пары

Генетические эксперименты сводились к следующему. Самки *Drosophila virilis* гомозиготные по рецессивной мутации VI хромосомы — glossy, характеризующейся уменьшенными, грубыми глазами светложелтой окраски, скрещивались с самцами *D. littoralis* дикого типа, несущими своей VI хромосоме доминантный, нормальный аллеломорф glossy, характеризующийся красной окраской глаз и нормальной структурой фасеток. Все потомство от такого скрещивания должно пойти в отца, т. е. быть нормальным в отношении признаков глаза.

В случае же, если бы произошла утеря VI хромосомы *Drosophila littoralis*, появились бы особи, которые в той или иной степени проявили бы рецессивный признак glossy, полученный ими от матери.

Результаты этого скрещивания приведены в табл. 2.

Данные табл. 2 показывают, что около 50% особей проявили рецессивный признак glossy, полученный от матери. Большинство этих особей были мозаиками, т. е. только часть глаза или один глаз были glossy, остальная же часть глаза или другой глаз оставались нормальными (рис. 1, а). Мозаичные пятна glossy вариировали в размерах от целого глаза до отдельной фасетки. Следовательно, у 50% особей происходила потеря VI хромосомы *Drosophila littoralis*, полученной от отца, причем эта потеря происходила на разных стадиях развития.

Таблица 2

Частота особей, проявивших рецессивный признак glossy среди F₁ от скрещивания ♀ *D. virilis* × ♂ *D. littoralis*

С к р е щ и в а н и е	n	Нормальные особи	Особ. проявившие признак glossy	Мозаики по щетинкам	Прочие изменения	% особей, проявивших признак glossy
♀ <i>D. virilis</i> gl. × ♂ <i>D. littoralis</i> М-37	582	221	163	87	111	28,0
♀ <i>D. virilis</i> gl. × ♂ <i>D. littoralis</i> М-15	500	46	287	103	64	57,4
♀ <i>D. virilis</i> gl. × ♂ <i>D. littoralis</i> Б-4	157	14	127	8	8	80,9
Итого	1239	281	577	198	183	46,6

Среди особей F₁, проявивших glossy, встречались такие, у которых оба глаза были полностью glossy, т. е. полностью пошли в мать. Это бы-

ли особи гапло-VI, потерявшие VI хромосому *littoralis* в момент первого митоза.

Реципрокное скрещивание, поставленное по тому же типу, ♀ *littoralis* × ♂ *virilis* glossy, дало гибридов F₁, среди которых не было мозаиков по glossy, что говорит о том, что хромосома *D. littoralis*, пришедшая от матери, не претерпевает элиминации. Также не было обнаружено мозаиков и по щетинкам (табл.3). Это означает, что здесь происходит и потери VI хромосомы *D. virilis*, пришедшей от отца.

Таблица 3

Частота мозаиков по щетинкам и глазам
в реципрокном скрещивании ♀ *D. littoralis* ×
♂ *D. virilis* glossy

n	Нормальные особи	Мозаики по glossy	Мозаики по щетинкам	Прочие отклонения
783	777	—	—	6

Цитологический анализ хромосом из ядер слюнных желез гибридов F₁ от скрещивания ♀ *Drosophila virilis* × ♂ *D. littoralis* давал возможность, благодаря наличию инверсии, различать VI хромосомы обоих видов. Этот анализ, приведенный для одного из скрещиваний, показал наличие трех категорий особей. Одна, наибольшая, имела слюнные железы с ядрами, содержащими только одну из VI хромосом, всегда пришедшую от *D. virilis*. Вторая категория особей, наименьшая, имела обе VI хромосомы, как *D. virilis*, так и *D. littoralis*. Наконец, третья категория особей имела слюнные железы мозаичного строения с тремя типами ядер: 1) только с одной VI хромосомой, всегда *D. virilis*; 2) с обеими VI хромосомами, *D. virilis* и *D. littoralis*; 3) с одной VI хромосомой *D. virilis* и двумя хромосомами *D. littoralis*.

Кроме того, анализ хромосомных наборов в овогониях 15 самок этого же скрещивания, отобранных по фенотипу в качестве гапло-VI особей, показал во всех случаях наличие только одной хромосомы VI пары (рис. 1, б).

Таким образом, результаты цитологического анализа полностью совпали с результатами генетического анализа. Они показали элиминацию хромосомы определенного вида. Цитологический анализ показал также, что хромосома *D. littoralis*, иногда запаздывая в делении, попадает только в одно из дочерних ядер. Эти данные безусловно имеют большое значение для выяснения механизма элиминации и характера нарушений в митозе гибридных клеток.

Расстройство митоза и элиминация хромосом в онтогенезе гибридов для *Drosophila* установлены нами впервые. Это явление представляет большой интерес для проблем отдаленной гибридизации и эволюции.

Точный генетический и цитологический анализ описанных явлений, а также частичная плодовитость указанных гибридов позволяют осветить и привести в систему старые цитологические данные о гибридах у иглокожих⁽¹⁻³⁾, у костистых рыб⁽⁴⁾, а также и другие сходные случаи отдельных наблюдений.

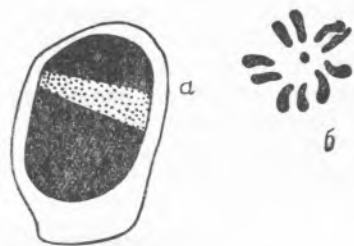


Рис. 1. а — мозаичный глаз гибрида, б — хромосомный комплекс некоторых гибридных особей F₁

При скрещивании морских ежей, часто принадлежащих к разным родам, была установлена элиминация хромосом, повидимому, всегда отцовских, во время онтогенеза гибридов. Элиминации подвергалась только часть хромосом одного из видов.

Это явление наблюдалось только в одном из реципрокных скрещиваний, и тогда гибриды уклонялись в материнскую сторону. Другое скрещивание давало нормально развитых личинок гибридов промежуточного типа, без элиминации хромосом.

Повидимому, частичная элиминация отдельных хромосом находится в тесной связи со случаями полной дегенерации отцовского ядра, наблюдаемыми при гетерогенных скрещиваниях и случаях гиногенеза. Наконец, следует заметить, что элиминация хромосом в онтогенезе ржанопшеничных гибридов была констатирована Плотниковой⁽⁵⁾.

Таким образом, мы видим, что как у гибридов *Drosophila*, так и у вышеупомянутых гибридов различных форм (включая и растения), стоящих на отдаленных друг от друга эволюционных ступенях, происходит нарушение онтогенеза из-за расстройства митоза, характеризующегося определенными и одинаковыми особенностями, в основном сводящимися к взаимодействию плазмы и ядра; характер этого взаимодействия будет освещен в другой работе. Перед нами общая биологическая закономерность. Поэтому следует ожидать, что ее следствия более широко распространены, чем думали до сих пор. Они не всегда должны приводить к отрицательным результатам. Возьмем, например, элиминацию половой хромосомы, которая будет приводить к переопределению пола, что, повидимому, и имеет место в целом ряде случаев, в частности, у гибридов голубей разных видов, описанных Ридлом⁽⁶⁾. Шавинской была установлена элиминация хромосом после оплодотворения при скрещивании капусты с редечноклаустным амфидиплоидом.

Исходя из высказанных нами соображений, следует пересмотреть вопрос об интерсексах у *Lymantria*, где можно предполагать мозаичное строение их, на основе изменения хромосомного баланса в онтогенезе гибридов, за счет элиминации половой хромосомы (самцовая интерсексуальность $ZZ+ZO$; $ZO+3Z$; женская интерсексуальность $Zw+2Zw$).

Таким образом, наряду с расстройством мейоза у гибридов, мы наблюдаем также широкое распространение закономерного нарушения митоза, вызванное взаимодействием чуждых друг другу плазмы и ядра. Это явление, повидимому, принимает относительно различные формы на разных ступенях эволюции и, вероятно, имеет определенное отношение к особым типам размножения организмов, например у *Sciara* и пр.

Полное обсуждение всех указанных проблем будет дано в другой работе.

Институт цитологии, гистологии
и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
19 IX 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ F. Baltzer, Arch. f. Zellf., 2 (1909). ² F. Baltzer, ibid., 5 (1910).
³ D. H. Tennent, J. E. Z., 12 (1912). ⁴ E. Pinney, J. Morph., 31 (1918).
⁵ T. W. Plotnikova, Planta, 16 (1932). ⁶ O. Riddle, Am. Nat., 50 (1916).