

Р. В. ХЕСИН

**ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ВЛИЯНИЯ ГЕНОТИПА МАТЕРИ
НА ХАРАКТЕР РАЗВИТИЯ ПОТОМСТВА У *DROSOPHILA*
*MELANOGASTER***

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузом 12 XI 1947)

Ранее было показано (^{1,2}), что первые стадии развития *Drosophila melanogaster* находятся под сильным влиянием материнского генотипа. При этом имеется в виду то влияние на потомство со стороны генома матери, которое осуществляется через детерминацию свойств яйца хромосомами, находившимися в нем до редукционного деления и оплодотворения. Оказалось, что характер развития на ранних стадиях примерно в такой же мере зависит от генотипа матери, как и от собственного генотипа эмбриона.

Интересно выяснить, насколько долго в онтогенезе сказывается влияние материнского генома. Для того чтобы получить ответ на этот вопрос, надо исследовать не конечный результат развития, а его ход.

Мы решили проследить в течение всего онтогенеза одну из характеристик развития — его скорость. В предыдущем сообщении (²) было показано, что скорость развития гибридов, во всяком случае на эмбриональной стадии, в значительной степени зависит от генотипа матери (речь идет о гибридах от скрещивания линий, отличающихся по скорости развития). Установив, в какой момент скорости развития реципрокных гибридов уравнились, мы сможем сказать, что к этому моменту прекратилось влияние материнского генома. Для решения этой задачи необходимо проследить скорости развития в течение всех стадий онтогенеза.

Но прежде всего, не исчезает ли разница между гибридами к концу эмбрионального периода?

Ранее мы нашли, что разница между сроками развития эмбрионов от реципрокных скрещиваний равна $20,25 \pm 3,43$ мин. При этом в скрещиваниях, описанных как в предыдущей, так и в данной работах, участвовали те же линии: 1) „лабораторная“, сравнительно медленно развивающаяся, и 2) „горная“, характеризующаяся быстрым развитием. Г. Иванова определила разницу между сроками развития гибридов, начиная от момента оплодотворения яиц и кончая вылетом имаго. Выяснилось, что весь период развития самок F_1 от реципрокных скрещиваний отличается на $1,84 \pm 0,39$ часа ($R=4,7$). Отсюда следует, что разница между гибридами в течение постэмбриональных стадий возросла. Это значит, что материнское влияние на развитие потомства продолжает сказываться и после окончания эмбриональной стадии.

Дальнейшую работу мы проводили с целью точно установить, как изменяется разница между реципрокными гибридами в течение стадий развития. Для решения этой задачи были поставлены опыты, заключавшиеся в следующем.

Таблица 1

Разница между сроками развития самок первого поколения от различных скрещиваний в течение отдельных стадий онтогенеза

Скрещивания, от которых сравниваются самки	Эмбриональный период				Эмбр. + личиночный периоды				Эмбр. + личин. + кукол. периоды			
	$M_{\text{diff}} \pm m_{\text{diff}}$ в часах	M_{diff} в %	n	R	$M_{\text{diff}} \pm m_{\text{diff}}$ в часах	M_{diff} в %	n	R	$M_{\text{diff}} \pm m_{\text{diff}}$ в часах	M_{diff} в %	n	R
I. ($\varnothing$ $\varnothing$ лаб. $\times$ σ σ горн.) — ($\varnothing$ $\varnothing$ горн. $\times$ σ σ лаб.)	$+0,350 \pm 0,166$	$+1,35$	170 242	2,1	$+1,766 \pm 0,475$	$+1,51$	350 529	3,7	$+1,712 \pm 0,512$	$+0,78$	298 507	3,3
II. ($\varnothing$ $\varnothing$ горн. $\times$ σ σ лаб.) — ($\varnothing$ $\varnothing$ горн. $\times$ σ σ горн.)	$+0,039 \pm 0,131$	$+0,34$	242 544	0,7	$-3,023 \pm 0,405$	$-2,59$	529 414	7,5	$-2,204 \pm 0,463$	$-1,00$	507 598	4,8
III. ($\varnothing$ $\varnothing$ лаб. $\times$ σ σ лаб.) — ($\varnothing$ $\varnothing$ лаб. $\times$ σ σ горн.)	$+0,198 \pm 0,163$	$+0,76$	190 170	1,2	$+8,820 \pm 0,480$	$+7,54$	297 250	18,3	$+14,343 \pm 0,587$	$+6,51$	291 298	24,4
IV. ($\varnothing$ $\varnothing$ лаб. $\times$ σ σ лаб.) — ($\varnothing$ $\varnothing$ горн. $\times$ σ σ горн.)	$+0,784 \pm 0,099$	$+3,03$	190 544	7,9	$+7,261 \pm 0,444$	$+6,21$	297 484	16,4	$+16,920 \pm 0,524$	$+7,68$	291 598	32,3

Проводилось определение сроков развития в течение эмбриональной, эмбриональной плюс личиночной и эмбриональной плюс личиночной плюс куколочной стадий. Определения длительности развития гибридов от разных скрещиваний проводились параллельно, чтобы избежать влияния неодинаковых условий, главным образом колебаний температуры.

В отдельном опыте для наблюдения за всеми стадиями развития использовалась одна и та же кладка яиц. Техника получения яиц и определения сроков эмбрионального развития описана (2). Длительность эмбрионального плюс личиночного периодов и всего развития была установлена с помощью подсчета каждые 12 час. числа вновь образовавшихся куколок самок или выплывших мух.

В отдельном опыте параллельно ставилось четыре скрещивания: 1) $\varnothing\varnothing$ горные $\times$ $\sigma\sigma$ горные; 2) $\varnothing\varnothing$ лабораторные $\times$ $\sigma\sigma$ лабораторные; 3) $\varnothing\varnothing$ лабораторные $\times$ $\sigma\sigma$ горные; 4) $\varnothing\varnothing$ горные $\times$ $\sigma\sigma$ лабораторные.

Ставились не только реципрокные скрещивания, но и скрещивания внутри исходных линий по следующим соображениям.

1. Возможно, что линии отличаются неодинаково на разных стадиях. Между тем, о силе материнского влияния в течение определенного периода можно судить лишь с учетом разницы между исходными линиями именно по данной стадии.

2. Представляет интерес выяснение удельного веса участия генотипов матери и самой зиготы в определении характера развития в течение различных периодов онтогенеза. Выяснить это также возможно только при одновременном сопоставлении развития гибридов и исходных линий.

Перейдем к рассмотрению полученных данных.

В табл. 1 представлена разница между сроками развития самок первого поколения* от различных скрещиваний. Надо отметить три обстоятельства:

1. При вычислении относительного значения разницы за 100% во всех случаях принимались сроки развития в течение соответствующей стадии самок горной линии. Эти сроки развития следующие: эмбриональный период 25, 895 час., эмбриональный плюс личиночный 116,90 час., все развитие до вылета имаго 220,21 час.

2. Сумма первых трех разниц ($M_{\text{diff I}} + M_{\text{diff II}} + M_{\text{diff III}}$) должна была бы быть равной четвертой разнице ($M_{\text{diff IV}}$). В данной таблице этого нет, так как все разницы вычислялись как средние из разниц, полученных в отдельных опытах, с учетом n каждого опыта. Но понятно, что n изменялось в зависимости от того, результаты каких двух скрещиваний мы в данный момент сопоставляли.

3. В случае эмбрионального периода не получено достоверной разницы между реципрокными гибридами. Мы не сочли нужным набирать дополнительный материал по двум причинам: 1) ранее реальность этого различия была доказана; 2) опыты, описанные в предыдущей работе, показали, что разница между реципрокными гибридами равна $0,338 \pm 0,041$ час. ($R=8,2$), т. е. такая же, что и полученная в последних экспериментах, вошедших в таблицу.

Из данных табл. 1 мы можем сделать следующие выводы.

1. Исходные линии отличаются по скорости развития неодинаково на разных стадиях: во время эмбрионального периода разница меньше, чем в течение стадий личинки и куколки.

2. Абсолютная величина материнского эффекта возрастает в течение личиночного периода по сравнению с эмбриональным. Следовательно, влияние материнского генотипа продолжается и во время личиночной стадии.

3. Графы II и III показывают, что развитие гибридов отличается от развития исходных линий, следовательно, о полной матроклинности развития гибридов говорить не приходится. Графа II демонстрирует четко выраженный гетерозис.

Посмотрим, насколько изменяется величина материнского эффекта на разных стадиях. Для этого мы должны из абсолютного значения разницы между реципрокными гибридами в течение данных стадий вычесть разницу из предыдущей стадии.

Получаем: стадия эмбриона $+0,350$ час.; стадия личинки $+1,766 - 0,350 = +1,416$ час.; стадия куколки $+1,712 - 1,766 = -0,054$ час.

Следовательно, влияние материнского генома, обуславливающее разницу между гибридами, продолжается в течение эмбриональной и личиночной стадий. Во время кукольного периода генотип матери на развитие потомства не влияет.

Как же изменяется сила материнского влияния в течение различных стадий? Чтобы ответить на этот вопрос, надо учесть величины разниц между скоростями развития самок исходных линий в течение разных периодов развития. Естественно, что разница между гибридами зависит от разницы между исходными линиями. Лучший способ учесть последнюю — разделить разницы между гибридами на таковые между использованными линиями. Тогда мы получим величины, которые покажут, какую часть от исходных разниц составляют разницы между гибридами.

Получаем: эмбриональная стадия $\frac{+0,350}{+0,780} = +0,446$; личиночная стадия $\frac{+1,416}{+7,263 - 0,784} = +0,219$; кукольная стадия $\frac{-0,054}{+16,920 - 7,261} = -0,006$.

Эти величины показывают ту долю, которая приходится на влияние материнского генотипа при определении признака (скорость развития) потомства на данной стадии. Мы видим, что влияние матери велико в течение эмбриональной стадии (почти такое же, как и воздействие собственного генотипа эмбриона, равное $1,000 - 0,446 = 0,554$). Оно резко падает (до 0,219, т. е. примерно вдвое) на стадии личинки и полностью отсутствует после окукливания.

Выше был поставлен вопрос: когда прекращается влияние генотипа матери на развитие потомства? На основании полученных данных мы можем ответить, что материнский геном перестает сказываться на характере развития потомства не позднее, чем к моменту окукливания,

В предыдущем сообщении мы говорили о том, что скорость развития — признак, комплексный по своей генетической природе. Полигенная основа этого признака позволяет обобщать полученные данные, считая их применимыми к большому количеству генов.

Мы сделали вывод о том, что материнское влияние проявляется только на ранних стадиях развития. Отсюда следует, что материнский эффект, который часто наблюдается на взрослых особях, надо рассматривать как результат изменения хода первых стадий развития.

Мы показали, что влияние материнского генома сказывается в течение эмбриональной и личиночной стадий. Детерминация таких признаков, как, например, число фасеток глаза или размер крыльев, также происходит до окукливания. И поэтому в ряде случаев на подобных признаках обнаруживается влияние материнского генотипа (³⁻⁵). Пигмент в глазах *Drosophila* развивается лишь во время куколочной стадии — материнский эффект никогда не обнаруживается. Но пигментация мальпигиевых трубок личинки, зависящая от тех же генов, но рано развивающаяся, обнаруживает влияние материнского генома (⁶).

Мы можем, следовательно, сделать вывод, что проявление материнского влияния на характер данного признака зависит от того, детерминируется признак рано или поздно в онтогенезе. В первом случае мы обнаружим материнский эффект, во втором — не обнаружим.

Конечно, у нас слишком мало данных, чтобы считать этот вывод применимым ко всем генам и признакам. Вероятно, ряд генов проявляется на ранних стадиях развития независимо от генотипа матери. Но ко многим генам и признакам сделанные выводы, несомненно, применимы.

Поступило
12 XI 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Р. В. Хесин, ДАН, 58, № 4 (1947). ² Р. В. Хесин, ДАН, 59, № 1 (1948).
³ A. H. Hersh, J. Exp. Zool., 47, No. 2, 227 (1927). ⁴ A. H. Hersh and E. Ward, ibid., 61, No. 2, 223 (1932). ⁵ H. Riedel, Arch. Entw.-Mech., 132, 463 (1935). ⁶ G. W. Beadle, Amer. Nat., 71, No. 734, 277 (1937).