

А. И. ЗУЙТИН

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНЫХ КОНТРАСТОВ НА ЧАСТОТУ ЛЕТАЛЬНЫХ МУТАЦИЙ У *DROSOPHILA MELANOGASTER***

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 9 IV 1937)

Если данная органическая форма приспособлена (при прочих равных условиях) к некоторому среднему размаху колебаний какого-нибудь природного агента (температуры, влажности, давления и т. п.), то реакцию организма в смысле жизнедеятельности при таких условиях мы можем назвать оптимальной. Резкое изменение этого внешнего фактора за пределы средних колебаний в сторону максимума или минимума при некоторой длительности нового состояния окажется сублетальным и приведет к замене оптимума жизнедеятельности на пессимум для данной группы особей с возможной последующей гибелью значительной части последних. Одностороннее резкое изменение фактора либо в сторону минимума, либо в сторону максимума дает «полуконтраст», а двустороннее колебание в виде резкого перехода через максимум к минимуму, или наоборот, дает «полный контраст» в различных состояниях фактора.

С точки зрения этой схемы мутационный эффект, полученный разными авторами с сублетальными высокими температурами [Muller, 1928, 1932; Goldschmidt, 1929; Jollos, 1930—1933; Plough and Ives, 1932—1935; Timofeeff-Ressovsky, 1935; Рокицкий, 1930; Эфроимсон, 1932 и др.] и Готчевским с сублетальными низкими температурами (Gottschevsky, 1934), представляет собой результат от полуконтрастного изменения температурного фактора. Однако в большинстве опубликованных работ о действии температурных полуконтрастов полученные положительные результаты либо вообще не подвергнуты точному количественному учету либо же после статистической оценки оказались недостаточно определенными. К тому же ряд других авторов, применяя те же температурные воздействия, не получил никакого положительного эффекта (Ferry, Shapiro, Sidoroff, 1930; неопубликованные результаты у Pedfield и Schultz, Demerec и Sturtevant; согласно сообщению Меллера, 1932; Эфроимсон, 1930).

Такая неопределенность в отношении действия температурных полуконтрастов побудила автора к использованию полных температурных контрастов в качестве фактора мутационной изменчивости.

В качестве объекта для исследования послужила кровная линия *Drosophila melanogaster* с абрикосовыми глазами—apricot, которая на

протяжении многих поколений разводилась в нашей лаборатории путем инбридинга. Воздействию подвергались личинки на разных стадиях развития от однодневных до 6—7-дневных, включая частично молодых куколок. До воздействия и после него подопытные личинки и развившиеся из них мухи содержались в термостате при 25°. В этих же условиях находились контрольные культуры. Самое воздействие заключалось в создании температурных контрастов, из которых применялись следующие. Полные контрасты: А) (25°) → 36° на 12 час. → 0° на 12 час. → (25°); В) |25°| → 0° на 12 час. → 36° на 12 час. → |25°|. Полу-контрасты: А) |25°| → 36° на 12 час. → |25°| или |25°| → 36° на 24 час. → |25°|; В) |25°| → 0° на 12 час. → |25°| или |25°| → 0° на 24 час. → |25°|.

Выявление возникших как в опыте, так и в контроле летальных и полuletальных мутаций производилось при помощи метода *CIB* и следовательно ограничивалось учетом изменений, возникших в *X*-хромосоме. Попутно отмечались и видимые мутации главным образом в линиях с леталью, а также менее обычные модификации, но подробнее о них здесь не сообщается, не приводятся и данные по нерасхождению, которые учитывались независимо от леталей.

В соответствии с постановкой вопроса главное внимание в работе было уделено действию полных двусторонних контрастов. В табл. 1 представлены итоговые данные по обеим сериям (*A* и *B*) опытов с полными контрастами. Возрастные группы сведены в двухдневные интервалы.

Таблица 1

Итоги опытов по влиянию полных температурных контрастов на появление леталей в *X*-хромосоме у мужских личинок *Drosophila melanogaster* в линии *apricot*

Возраст личинок	1—3 дня	3—5 дней	5—7 дней	Итого 1—7 дней	Конт- роль
Число исследованных <i>X</i> -хромосом (культ. $F_2$ )	2 199	1 995	902	5 096	3 488
Число леталей и полuletалей . . . . .	5	9	6	20	3
% летальных мутаций . . . . .	0.227	0.451	0.665	0.392	0.086
Сравнение опыта с контролем . . . . .	$\frac{0.141}{0.069} = 2.0$	$\frac{0.365}{0.088} = 4.1$	$\frac{0.579}{0.115} = 5.0$	$\frac{0.306}{0.077} = 4.0$	—
Сравнение объединенного средн. и старш. возр. (3—7 дн.) с контролем . . . . .	$\frac{0.518 - 0.086}{0.089} = \frac{0.432}{0.089} = 4.85$				

Сравнение опыта с контролем проведено путем деления соответственной разности на ее вероятную ошибку, вычисленную по формуле:

$$E_{m_{diff}} = 0.6745 \sqrt{\frac{a+b}{n_1 \cdot n_2}} \cdot 100\%.$$

Из табл. 1 мы прежде всего видим, что разные возрасты ведут себя неодинаково по отношению к изучаемому фактору. Старший личиночный возраст втрое, а средний вдвое более мутабилен, чем младший возраст. Таким образом мутабельность трех учитываемых возрастов при сравнении абсолютных процентных чисел дает отношение 1 : 2 : 3. При сравнении

относительных чисел последнего ряда таблицы получается с небольшим отступлением примерно такой же результат.

Самым существенным результатом является полноценная статистическая значимость полученного от действия полных контрастов мутационного эффекта. Старший личиночный возраст дает в сравнении с контролем почти 8-кратное усиление мутационной изменчивости, причем существенность и определенность разности достаточно убедительно удостоверяется тем, что она в 5 раз превосходит свою вероятную ошибку. Средний личиночный возраст уступает в мутабельности старшему, но тем не менее обнаруживает в сравнении с контролем 5-кратное повышение частоты мутирования, причем соответственная разность в 4 раза превосходит свою вероятную ошибку.

В нижней строчке дано сравнение частоты мутаций в среднем и старшем возрасте, взятых вместе, с контрольными данными, которое дополнительно подчеркивает статистическую значимость полученных результатов.

Так как возрастное нарастание мутабельности за личиночный период жизни дрозофилы идет более или менее равномерно, то данные по младшему возрасту можно себе представить как начало восходящей линии регрессии. Это говорит о том, что младший возраст органически укладывается в общей картине изменений мутабельности с возрастом.

Таблица 2

Результаты опытов по сравнению мутационного эффекта у 5—6-дневных личинок от действия полного контраста А и полуконтрастов А и В разной длительности (24 час. и 12 час.)

Характер воздействия	Полн. контраст А (36° 12час., 0° 12 час.)	Полу-контраст А (36° 24 час.)	Полу-контраст В (0° 24 час.)	Полу-контраст А (36° 12 час.)	Полу-контраст В (0° 12 час.)	Суммар. результ. по всем полу-контр.	Конт-роль (25°)
Число исходных культур (Р) . . . . .	20	55	50	10	10	125	25
Число просмотренных F <sub>2</sub> -культур. (учтенных X-хромосом) . . . . .	59	433	468	159	315	1 375	1 113
Число леталей и полу-леталей . . . . .	1	1	1	0	1	3	1
% летальных мутаций	1.695	0.231	0.214	0.000	0.317	0.218	0.090
Сравн. опыта с контролем . . . . .	$\frac{1.605}{0.372} = 4.3$	$\frac{0.141}{0.137} = 1.0$	$\frac{0.124}{0.159} = 0.8$	—	$\frac{0.227}{0.161} = 1.4$	$\frac{0.128}{0.108} = 1.2$	—

Сравнение действия полного контраста с суммированным действием всех полуконтрастов . . . . .  $\frac{1.695 - 0.218}{0.473} = 3.1$

Данные табл. 2 служат для сравнения действия полного контраста с действием полуконтрастов. Так как для этой серии опытов послужила линия argicot иного происхождения, чем в предыдущих опытах, то контроль по этой линии дается отдельно, без объединения с контролем табл. 1.

В этой серии опытов воздействию были подвергнуты во всех случаях личинки старшего, 5—6-дневного, возраста.

Как видно из табл. 2, сравнение отдельных опытных данных с контрольными дает статистически существенную разницу только в отношении действия полного контраста, так как в этом случае разность в 4.3 раза превосходит свою вероятную ошибку. Этот результат при небольшом числе учтенных X-хромосом и всего лишь одной мутации по полному кон-

трасту не мог бы сам по себе иметь серьезного значения, если бы он не находился в полном соответствии с данными табл. 1. Сходство отдельных полуконтрастов по мутационному эффекту выразилось в том, что все они, и 24-часовые и 12-часовые, не дали эффекта, существенно отличающегося от контрольного. Суммарный результат по всем 4 полуконтрастам, представленный в предпоследнем вертикальном столбце, обнаруживает в сравнении с контролем вдвое большую частоту мутирования, но это различие лишено статистической значимости. Между тем эффект от действия полного контраста при сравнении его с суммарным результатом по полуконтрастам, как видно из нижней строчки, обнаруживает статистически значимую разность в пользу большей эффективности полного контраста.

Сопоставление данных табл. 1 и 2 делает мало вероятным объяснение эффекта от полного контраста простым сложением эффектов от 2 полуконтрастов.

Вышеприведенные данные показывают, что резкие контрастные температурные колебания являются весьма определенным фактором мутационной изменчивости. Из этого конечно не следует, что они являются единственным существенным фактором природных мутаций. Вероятнее всего, что резкое изменение любого другого фактора в окружающей организм среде (контраст влажности, давления и др.) может тоже привести к наследственным изменениям. Но среди всех возможных в природе внешних контрастных изменений несомненно первое по значению место должно принадлежать температурным колебаниям.

Само собой разумеется, что справедливость этого положения может подтвердиться лишь в том случае, если наравне с внешними факторами учитываются и внутренние, заложенные в самом организме условия мутационной изменчивости. Что последние могут играть существенную роль в определении мутационной эффективности какого-либо внешнего агента, является общеизвестным фактом, который лишней раз подчеркивается данными этой работы о зависимости частоты мутирования от возраста личинок.

Думается, что для объяснения причин природного или так называемого спонтанного мутационного процесса нет необходимости обращаться к необычным факторам, как радиоактивная энергия, космические лучи, искусственные химические вещества и т. п., а достаточно тех обычных факторов внешней среды, в окружении которых развивался и развивается органический мир, но при условии, что характер воздействия обычных факторов является необычным или контрастным.

Лаборатория генетики и экспериментальной зоологии.

Поступило  
9 IV 1937.

Петергофский зоологический институт  
Ленинградского государственного университета.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> W. Buchmann u. N. W. Timofeeff-Ressovsky, ZS. ind. A. V., 70 (1935). <sup>2</sup> L. Ferry, N. I. Shapiro, B. N. Sidoroff, Amer. Nat., 64, (1930). <sup>3</sup> R. Goldschmidt, Biolog. Zbl., 49 (1929) <sup>4</sup> G. Gottschewsky, ZS. ind. A. V., 67 (1934) <sup>5</sup> V. Jollos, Biol. Zbl., 50 (1930); Biol. Zbl., 51 (1931); Naturwiss., 19 (1931); Naturwiss., 21 (1933), u. a. H. I. Muller, Genetics, 13 (1928); Proc. 6th Intern. Congr. Genet., I (1932). <sup>6</sup> H. H. Plough a. P. T. Ives, Genetics, 20, (1935). <sup>7</sup> Timofeeff-Ressovsky, ZS. ind. A. V., 70 (1935). <sup>8</sup> П. Ф. Рокницкий, Журн. exper. биол., 6 (1930). <sup>9</sup> В. П. Эфроимсон, Журн. exper. биол., 6 (1930); Биол. журн., 1 (1932).