

М. Е. НЕЙГАУЗ

ПРОЯВЛЕНИЕ И ВЫРАЖЕНИЕ ЭФФЕКТА ГЕНОВ С НЕАВТОНОМНЫМ ДЕЙСТВИЕМ. ПРОЯВЛЕНИЕ ГЕНА cn у *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 1 II 1939)

1. Под термином ген с неавтономным действием понимают то, что первичные или вторичные продукты данного гена могут произвести свое действие не только в тех клетках, где они образовались, но и в других клетках. Соответственно под термином ген с автономным действием понимают, что продукты данного гена производят свое действие только в той клетке, где они образовались. Интересно отметить, что некоторые гены с плейотропным действием по нашим неопубликованным данным являются автономными в своем действии по отношению к одним признакам и неавтономными в своем действии по отношению к другим признакам.

2. Известно (^{1,3}), что если личинкам $w^{a}cn$ или $w^{e}cn$ давать в корм кашу из личинок или куколок дикой линии, то окраска глаз у мух меняется в сторону w^a или w^e . Исходя из этого, можно было допустить, что если в одной пробирке развиваются нормальные личинки и личинки генотипа $w^{e}cn$, то окраска глаз у последних изменится в сторону w^e . В пользу этого допущения говорит, во-первых, то, что многие личинки гибнут до окукливания, и следовательно они могут служить пищей другим личинкам.

Во-вторых, известно (⁴), что вещество cn +
имеется в мальпигиевых сосудах, а так как последние являются органами выделения, то не исключена возможность, что нормальные личинки выделяют наружу вещество cn .

3. Был проведен ряд экспериментов следующего типа. В пробирке, где развивались личинки из дикой линии *Florida*, помещались личинки из линии $w^{e}cn$. Окраска глаз у мух генотипа $w^{e}cn$, вылупившихся из этих пробирок, была изменена и очень сильно в сторону w^e . Было замечено, что в первые дни вылупления окраска глаз была не очень сильно изменена. Но в последующие дни окраска глаз у мух не отличалась от w^e . Кроме того наблюдается, что если развитие личинок протекает при 18—22°, то глаза менее интенсивно окрашены, чем при 25—28°.

4. Исходя из предыдущего, надо ожидать искажения ожидаемого отношения 3 : 1 при скрещивании между собою гетерозигот по гену *cinabar*. Чтобы это проверить, был произведен следующий опыт. Мухи $w^{e}cn$ (окраска глаз у таких мух белая с еле заметным оттенком желтизны) скрещивались с мухами w^e (у самок w^e глаза розовые, а у самцов — желто-розовые). В F_1 окраска глаз была у всех, как ожидалось, w^e . Для получения F_2 мухи F_1 скрещивались между собою. В стандартные пробирки с обычным кормом помещалось разное количество самок и самцов.

$$\text{Результаты скрещивания } \frac{\omega^e}{\omega^e} \frac{cn \ b}{++ \ b} \times \frac{\sigma\sigma}{\sigma\sigma} \frac{\omega^e \ cn \ b}{++ \ cn \ b}$$

№ серий	ω^e	Окраска, промежуточная между ω^e и cn			$\frac{+}{b}$	b	ω^e	Окраска промежуточная между ω^e и cn			$\frac{+}{b}$	b
		$\omega^e \ cn$						$\omega^e \ cn$				
1-гетерозиготная самка												
I. Получено . .	336	25	93	299*	109	271	24	56	261	87		
Ожидалось . .	340.5	0	113.5	306	102	263	0	87.75	261	87		
II. Получено . .	390	3	140	374	150	301	31	65	250	86		
Ожидалось . .	399.75	0	133.25	393	131	297.75	0	99.25	252	84		
III. Получено . .	88	0	31	89	32	130	1	55	124	56		
Ожидалось . .	89.25	0	29.75	89.25	29.75	139.5	0	46.5	135	45		
Итого получено	814	28	264	762	291	702	56	176	635	229		
Ожидалось . .	829.5	0	276.5	782.25	260.75	7005	0	233.5	648	216		
2-гетерозиготные самки												
4-гетерозиготные самки												
I. Получено . .	581	73	62	532	184	186	24	18	169	47		
Ожидалось . .	537	0	179	537	179	171	0	57	162	57		
II. Получено . .	609	87	87	570	183	271	45	22	254	83		
Ожидалось . .	587.25	0	195.75	564.75	188.25	253.5	0	84.5	252.75	84.25		
III. Получено . .	194	26	12	166	66	160	20	5	144	41		
Ожидалось . .	174	0	58	174	58	132.75	0	44.25	132.75	44.25		
IV. Получено . .	130	15	38	132	50	207	35	40	198	84		
Ожидалось . .	137.25	0	45.75	136.5	45.5	211.5	0	70.5	377.25	70.5		
V. Получено . .	150	36	43	149	59	142	47	39	140	52		
Ожидалось . .	171.75	0	57.25	156	52	171	0	57	144	48		
VI. Получено . .	—	—	—	—	—	124	17	15	106	48		
Ожидалось . .	—	—	—	—	—	117	0	39	115.5	38.5		
VII. Получено . .	—	—	—	—	—	171	28	26	169	56		
Ожидалось . .	—	—	—	—	—	168.75	0	56.25	168.75	56.25		
Итого получено	1 664	237	242	1 549	542	1 261	216	165	1 180	411		
Ожидалось . .	1605.25	0	535.75	1568.25	52 275	123.15	0	410.5	1193.25	397.75		
8-гетерозиготные самки												
16-гетерозиготные самки												
I. Получено . .	250	34	23	193	69	100	12	7	96	23		
Ожидалось . .	230.25	0	76.75	196.5	65.5	89.25	0	29.75	89.25	29.75		
II. Получено . .	274	31	25	244	86	189	15	22	169	55		
Ожидалось . .	247.5	0	82.5	247.5	82.5	169.5	0	56.5	168	56		
III. Получено . .	236	18	22	207	67	148	12	7	124	41		
Ожидалось . .	207	0	69	205.5	68.5	125.25	0	41.75	123.75	41.25		
IV. Получено . .	381	55	67	348	155	150	26	24	140	60		
Ожидалось . .	377.25	0	125.75	377.25	125.75	150	0	50	150	50		
V. Получено . .	121	13	44	121	58	104	18	33	102	53		
Ожидалось . .	133.5	0	44.5	134.25	44.75	116.25	0	38.75	116.25	38.75		
VI. Получено . .	258	27	23	236	72	98	14	4	82	32		
Ожидалось . .	231	0	77	231	77	87	0	29	85.5	28.5		
Итого получено	1 520	178	204	1 349	507	789	97	97	713	264		
Ожидалось . .	1426.5	0	475.5	1 392	464	737.5	0	245.75	732.75	244.25		
32-гетерозиготные самки												
64-гетерозиготные самки												
VII. Получено . .	221	39	30	205	85							
Ожидалось . .	217.5	0	72.5	217.5	72.5							
Итого получено	221	39	30	205	85							
Ожидалось . .	217.5	0	72.5	217.5	72.5							

* Окраска глаз определялась непосредственно после вылупления, окраска тела только через сутки; этим повидимому объясняется то, что общее количество мух в первом подсчете было больше, чем во втором подсчете.

Окраска глаз у мух F_2 тщательно отмечалась. Все полученные материалы сведены в таблицу. Просмотрев эту таблицу, можно, во-первых, заметить, что наряду с мухами w^e и $w^e sn$ появились мухи с окраской глаз промежуточной между w^e и $w^e sn$. В эту группу включены все особи с окраской глаз темнее, чем у $w^e sn$, и светлее, чем у w^e . Количество таких особей невелико в пробирках, где матерей было меньше, чем 4, но число их относительно велико в культурах, где матерей было больше, чем 4. Изменилось не только выражение действия гена *cinnabar*, но во многих случаях ген *sn* вовсе не проявился. Это видно из того, что в тех культурах, где матерей было больше, чем 4, появилось гораздо больше мух w^e , чем ожидалось. Можно было бы думать, что жизнеспособность мух $w^e sn$ понижена по сравнению с мухами w^e . Но это не так, ибо мух гомозиготных по гену *black*, который расположен на расстоянии 10 морганид от гена *cinnabar*, получились не меньше, чем ожидалось. Наблюдается обратная картина, мух *black* появилось больше, чем ожидалось. Повидимому мухи генотипа $w^e snb$ лучше жизнеспособны, чем w^e . Таким образом наше предположение о том, что проявление и выражение гена *cinnabar* должно измениться при скрещивании между собою мух гетерозиготных по *sn*, оправдалось. Любопытно отметить, что хотя выражение действия гена *cinnabar* изменилось в сериях V, VI и VII, но подавление проявления действия гена *cinnabar* не везде заметно. Возможно это объясняется тем, что культуры этих серий развивались по случайным причинам при t° 18—20°. Это проверяется.

5. У мух гомозиготных по генам $w^e sn$ наблюдается, хотя и не очень большая, изменчивость по окраске глаз. Встречаются особи с белыми глазами, а наряду с ними встречаются особи, у которых глаза имеют разные оттенки желтизны (причем сравниваются между собою только молодые мухи). Особенно велик процент таких животных в массовых культурах. Этот факт можно объяснить, если допустить, что тот аллель гена *cinnabar*, с которым мы работаем, является гипоморфным. Следовательно личинки $w^e sn$ содержат в небольшом количестве вещество *sn*.

6. Гены с неавтономным действием встречаются относительно редко у *Drosophila melanogaster*. Из 25 изученных генов, влияющих на окраску глаз (4), только два гена оказались с неавтономным действием. Среди мутаций, которые очень часто генетики получают у *Drosophila*, встречаются так называемые семилетали. Среди последних имеются повидимому настоящие летали, но мы их учитываем как семилетали, потому что нормальные аллели этих мутаций обладают неавтономным действием. А так как личинки гомозиготные по этим летальным развиваются в одной среде с нормальными личинками, то последние, возможно, иногда поедаются личинками гомозиготных по летальному гену, и благодаря этому они выживают. Также возможно, что в некоторых случаях неполное проявление или выражение некоторых мутаций у *Drosophila* объясняется тем, что эти мутации гипоморфные, и продукты этих генов обладают неавтономным действием.

В ы в о д ы: 1. При совместном развитии в одной пробирке нормальных личинок и личинок $w^e sn$ окраска глаз у последних меняется в сторону w^e . 2. Проявление и выражение действия мутантного гена *sn* у животных, происшедших от родителей генотипа $w^e sn$, сильно меняется.

Лаборатория генетики
Московского государственного университета.

Поступило
29 I 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ G. Beadle a. L. Law, Proc. Soc. Exp. Biol. Med., **37** (1938). ² G. Beadle, Proc. Nat. Acad. Sci., **23** (1937). ³ М. Нейгауз, ДАН, **XX**, № 1 (1938). ⁴ G. Beadle a. B. Ephrussi, Genetics, **21** (1936).