

П. А. КОСМИНСКИЙ

К ВОПРОСУ ОБ ИНТЕРСЕСУАЛЬНОСТИ У НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (*LYMANTRIA DISPAR* L.)

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 19 II 1939)

В ряде работ (1930, 1935 гг.) я изложил результаты моих исследований двух линий непарного шелкопряда, дававших в течение ряда поколений в каждой выводке или только нормальных самок, или нормальных самок и самцов-мозаиков, у которых были соединены черты мужского и женского строения, или нормальных самок, а самцов нормальных и мозаиков. На основании своих исследований я пришел к выводу, что способность давать мозаичных самцов передается через мать и что самцы-мозаики являются интерсексами, но целый ряд особенностей, наблюдаемых у них, не может быть объяснен так называемым «законом времени» (time-law of intersexuality) Гольдшмидта, по которому изменение органов идет в определенной последовательности: чем позже дифференцируется орган, тем легче он изменяется.

Гольдшмидт, обсуждая полученные мною данные, несколько раз менял свое мнение об отношении наблюдаемых мной явлений к явлениям интерсексуальности в зависимости от того, удавалось ли ему найти подходящую гипотезу для объяснения появления мозаиков с точки зрения его общей теории или нет. В своей последней работе (1938 г.) он приходит к окончательному выводу, что найденные мной линии, дающие мозаиков, ничего общего с истинной интерсексуальностью не имеют и что указанные в моей работе факты, необъяснимые с точки зрения «time-law», не противоречат этому закону.

Свои выводы Гольдшмидт основывает на следующих положениях: 1) в моих данных доказательства передачи свойства давать мозаиков через мать очень скудны, если не отсутствуют вовсе («are very meager if not absent»); появление таких линий произошло вследствие мутации аутосомальных генов, а различная степень выражения и проявления зависит от наличия ряда модификаторов, 2) в однородных скрещиваниях в моих линиях получают разнообразные результаты в смысле выражения и проявления, чего не бывает у истинных интерсексов, и 3) наблюдается определенная разница в морфологических особенностях моих мозаиков и истинных интерсексов.

В виду того, что я в своих прежних работах не подвергал обсуждению вопрос о возможности получения мозаиков в результате аутосомальных мутаций, я считаю необходимым теперь остановиться на этом и показать, почему гипотеза Гольдшмидта является неприемлемой.

Мое положение, что свойство давать мозаиков передается только через мать, Гольдшмидт считает недоказанным, потому что получение нормального потомства в 16 скрещиваниях самцов-мозаиков с самками нормальных линий при постоянном получении мозаиков в потомстве от скрещивания самок мозаичных линий с самцами нормальных линий может быть объяснено наличием некоторого количества аутосомальных генов, причем для проявления мозаичности необходимо наличие одного из них в гомозиготном состоянии.

Гольдшмидт считает, что можно принять для моих исключительных линий наличие свойственного только им летального гена, действие которого ограничено мужским полом, и некоторого количества модификаторов. Под эту схему он пробует подогнать некоторые из моих скрещиваний.

Действительно, предполагая наличие любого количества модификаторов, приняв, что свойственный нашим исключительным линиям ген, обуславливающий появление мозаиков, не является летальным, а гибель самцов происходит при определенной комбинации модификаторов, что у одних рас имеются одни модификаторы, а у других другие, мы сможем подогнать результаты ряда наших скрещиваний под схему, предполагающую наличие у моих исключительных линий мутации аутосомальных генов.

Однако у нас имеется ряд данных, которые ни при каких условиях не могут быть объяснены этим способом.

При допущении любых гипотез мы обязательно должны принять, что наши исключительные линии отличаются от прочих, нормальных линий наличием особого гена, без которого мозаики не могут получиться, так как только при скрещивании с этими линиями получились мозаики.

Разберем с этой точки зрения серию скрещиваний одной из моих линий (полтавской).

Самки из выводка с большим избытком самок, но где особенности самцов не были известны, так как они были зафиксированы для гистологических целей на стадии гусеницы, были скрещены с нормальными самцами из популяции и дали в потомстве мозаиков (1-е поколение). Самки из этого потомства были скрещены с самцами из нормального выводка с большим числом бабочек (около 300), полученного от скрещивания особей из нормальных выводков, и дали 2 выводка нормальных и 13 выводков с мозаиками или только с самками, кроме того 5 выводков нормальных, но с ничтожным числом особей (2-е поколение).

Самки из нормальных выводков этого поколения, скрещенные с нормальными самцами из проверенных* нормальных линий, дали в потомстве мозаиков. Все самки из двух выводков, давших только самок, были скрещены с самцами нормальных выводков. В одном случае было получено 46 выводков, из них большинство дало исключительно самок или самок и мозаиков, и только в 4 выводках получено отношение самцов-мозаиков к нормальным, которое с некоторой натяжкой можно признать соответствующим 1: 1 (1 норм.: 5 моз., 1 норм.: 4 моз., 8 норм.: 8 моз., 12 норм.: 12 моз.); в другом было получено 20 выводков, также только с самками или с избытком самок и мозаиками, и только в двух выводках с отношением самцов-мозаиков к нормальным, близким к 1: 1 (22 норм.: 27 моз., 12 норм.: 5 моз.) (3-е поколение).

10 самок из одного из выводков этой серии, скрещенных с нормальными самцами из проверенных линий, дали в 9 случаях мозаиков, а в одном случае 5 ♀ и одного нормального ♂, что указывает на ненормальное

* Проверялись в течение трех поколений инбридинга и скрещиванием с нормальными линиями других рас.

отношение, так как при сильном вымирании всегда получается избыток самок (4-е поколение).

Если мы предположим, что исходные самки были гомозиготны по основному гену, необходимому для проявления мозаичности, то при скрещивании с нормальными самцами мы должны были получить всех самок генотипа Ll (обозначаем этот основной ген по Гольдшмидту буквой L). В потомстве таких самок при скрещивании с нормальными самцами мы должны были получить в каждом выводке половину особей генотипа Ll и половину ll , т. е. в каждом выводке половину нормальных самцов и половину мозаиков. В действительности же во 2-м поколении в 4 выводках из 15 мы получили только самок. Скрещивая всех самок одного выводка 2-го поколения с нормальными самцами, мы должны были получить в 3-м поколении в половине выводков нормальное потомство, а в другой половине поровну нормальных и мозаичных самцов, что совершенно не соответствует действительности.

Можно допустить, что нормальные самцы, взятые для скрещивания с исходными самками (1-е поколение) из популяции, имели ген L , но мозаичность у них не проявлялась вследствие отсутствия нужных модификаторов; в таком случае в 3-м поколении мы должны были ожидать в каждом выводке среди самцов половину нормальных, а в 4-м поколении половину нормальных выводков, чего не получилось.

Наконец можно предположить, что в скрещиваниях для получения 2-го поколения нормальная линия была недостаточно проверена и что в ней также все самцы имели ген L , не проявлявший своего действия вследствие отсутствия модификаторов или вследствие гетерозиготности по тому модификатору, который для проявления мозаичности должен быть в гомозиготном состоянии*. Однако при скрещивании с такими самцами мы должны были получить или все нормальное потомство или в каждом выводке половину нормальных и половину мозаичных самцов, а у нас в ряде выводков получились только самки, а в других только мозаики.

Таким образом, даже допустив ряд мало вероятных предположений, мы не сможем объяснить наблюдаемые нами явления наличием у моих исключительных линий аутоматической мутации.

Все приведенные выше факты достаточно убедительно доказывают, что способность давать мозаиков передается исключительно через мать.

Второе различие между моими мозаиками и истинными интерсексами, на которое указывает Гольдшмидт, — большое разнообразие при однородных скрещиваниях в моих линиях, легко может быть объяснено наличием модификаторов; да, и у Гольдшмидта, как я уже указывал в своей работе 1935 г., иногда наблюдается такое же разнообразие, как и у меня, в тех случаях, когда было поставлено много однородных скрещиваний (например скрещивание расы *Toyota* с расой *Berlin*).

Третье положение Гольдшмидта опровергается уже ранее указанным (1930 г.) полным отсутствием различия между моими мозаиками и интерсексами, полученными мной в результате скрещивания сильных и слабых рас. Единственная замеченная разница, которую подчеркивает Гольдшмидт (1938 г.), — отсутствие у интерсексов измененных задних отростков при нормальных передних — несущественна, так как такое изменение редко встречается и у моих мозаиков**.

* Наличие такого модификатора необходимо для объяснения, почему при скрещивании самцов-мозаиков с нормальными самками получается нормальное потомство (3).

** Гольдшмидт, ссылаясь на мою работу 1935 г., в доказательство принципиальных различий между интерсексами и моими мозаиками указывает, что при скрещивании с сильной расой японской *Akita* я не получил изменений усиков у интерсексов сам-

Таким образом высказанные мной ранее положения о сходстве наблюдаемых мной явлений с явлениями интерсексуальности не снимаются приведенными Гольдшмидтом возражениями. С тем, что наблюдаемые у моих мозаиков изменения не объяснимы с точки зрения «time-law», согласен и сам Гольдшмидт.

Остается сказать несколько слов относительно некоторых явлений, не объяснимых, по моему мнению, с точки зрения «time-law». Такими явлениями я считаю: 1) неизменяемость даже у «сильных» мужских интерсексов кольца 9-го сегмента брюшка и связанного с ним *saccus*, 2) наличие женских половых клеток в семенниках женских интерсексов, у которых имеется уже нормальный мужской копулятивный аппарат и нет *bursa copulatrix*, и 3) изменение у самок интерсексов типа «*Gifu*» сначала заднего ряда отростков усиков, а у самцов интерсексов переднего.

Относительно последнего пункта Гольдшмидт не говорит ничего. Большую стойкость 9-го сегмента и *saccus* он объясняет тем, что органы, не имеющие гомологов у другого пола, являются стойкими, хотя бы они дифференцировались поздно. Но у самки апофизы, не имеющие гомологов у самца и развивающиеся подобно *saccus*, как выпячивание межсегментной складки, изменяются на самых низших степенях интерсексуальности.

Наличие женских половых клеток в семенниках «сильных» женских интерсексов Гольдшмидт объясняет тем, что развитие шло до определенного момента в женском направлении, после чего часть женских клеток погибает, часть сохраняется. Однако копулятивный аппарат начинает дифференцироваться еще до выхода гусеницы из яйца, следовательно при полном превращении женского копулятивного аппарата в мужской «поворотный пункт» должен происходить еще на эмбриональной стадии, и в это время еще нет никакого различия между женскими и мужскими половыми клетками.

На прочие возражения Гольдшмидта имеется уже ответ в моих прежних работах.

Поступило
15 II 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. А. Косминский, Зоол. журн., X, ч. I (1930); XIV, ч. II, ч. III, ч. IV (1935). ² R. Goldschmidt, Bibl. Genetica, II (1934). ³ R. Goldschmidt, Genetica, XX (1938).

цов. При дальнейших скрещиваниях мне удалось получить изменения усиков того же типа, что у моих мозаиков, у особей со сравнительно слабым изменением в других органах.