

М. Е. ЛОБАШЕВ

СМЕШЕНИЕ СПЕРМЫ В СЛУЧАЕ ПОЛИАНДРИИ У *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 13 IV 1939)

Изучая динамику зачаткового отбора у самцов дрозофилы разного географического происхождения, нам удалось установить⁽¹⁾, что сперматозоиды их различаются по своей жизнеспособности или физиологической активности. Представлялось интересным выяснить поведение этих сперматозоидов в случае их смешения в семеприемнике самки.

Рядом исследований над дрозофилой^(1, 2, 3), прямокрылыми⁽⁴⁾ и шелкопрядом⁽⁵⁾ было установлено, что в случае полиандрии происходит полное или частичное смешение спермы. Однако в противоречии с имеющимися данными стоит ранняя работа Дубинина⁽⁶⁾, в которой автор довольно категорически заявляет, что «новая порция спермиев, вступающая в семеприемники, нацело элиминирует старую, которая уже никогда не проявляется вновь».

Почти все авторы, исследовавшие интересующий нас вопрос, не уделяли должного внимания сравнительному изучению жизнеспособности спермиев разной генетической конституции; лишь Нахтсгейм⁽³⁾ в своем кратком реферате указывает, что продолжительность жизни спермиев самцов как у разных видов дрозофилы, так и в пределах одного вида (*D. obscura*), но различающихся по своей генетической конституции, различна. Ясно, что при копуляции различных самцов с одной и той же самкой количество потомства от того или иного самца, принимавшего участие в копуляции, будет зависеть в первую очередь от количества спермы в эякуляте; но очевидно, что в этом случае жизнеспособность спермиев также является одним из решающих факторов в их дальнейшей судьбе.

В нашем кратком сообщении мы коснемся двух основных вопросов: во-первых, происходит ли смешение спермы в семеприемнике самки при повторных копуляциях; во-вторых, происходит ли и в какой мере происходит элиминация спермы, если окажется смешанной сперма разной конституции или разного происхождения.

М е т о д и к а. Во всех одновременно проводившихся опытах самцы разной конституции были примерно одного возраста. Перед скрещиванием как самцы, так и самки выдерживались «холостыми» несколько дней. Копуляция самки с первым самцом контролировалась, со вторым—нет. К самкам, прокопулировавшим с первым самцом, после удаления его подсаживался второй самец не более, чем на 20 часов; затем в послекопуляционный период самки перегонялись индивидуально через каждые двое суток на новую питательную среду, до тех пор, пока они переставали

откладывать оплодотворенные яйца. Потомство дважды прокопулировавших самок учитывалось по дням кладки.

Скрещивание производилось двояко: 1) по схеме ♀ $\frac{sc\ v\ f\ car}{sc\ v\ f\ car} \times 1^{ый} \text{♂}$ «Самара»; 2) $\text{♂ } \frac{sc\ v\ f\ car}{sc\ v\ f\ car}$, и в этом случае потомство учитывалось по фенотипу самок F_1 ; 2) по схеме ♀ $\widehat{yy} \times 1^{ый} \text{♂}$ «Бухара»; 2) $\text{♂ } white$ (или в обратном порядке), где потомство учитывалось по фенотипу самцов в F_1 . Во всех опытах учитывалось все потомство от дважды прокопулировавших самок; в каждом опыте таких самок было не менее 20 ♀ ♀, чаще было гораздо больше. Кроме обычных скрещиваний, как это только что было описано, нами проводились опыты с предварительной рентгенизацией спермы первого самца, а также был проведен опыт с центрифугированием дважды прокопулировавших самок. Результаты опытов сведены в таблице.

Эти опыты позволяют кратко резюмировать следующие положения: 1) после двойной копуляции происходит полное смешение спермы в семеприемниках самки (опыты 1, 2, 3 и контроль к оп. 6); 2) динамика численности потомства первого или второго самцов зависит от количества наличной спермы того или другого из самцов в семеприемниках самки, а также от жизнеспособности спермы, в свою очередь зависимой от генетической конституции самца (ср. оп. 4 с оп. 3 и контроль к оп. 6); 3) предварительная рентгенизация первых самцов дозой 4 000 r сказывается на их сперме таким образом, что ослабляется ее жизнеспособность (возможно, что часть ее гибнет под непосредственным действием X-лучей), о чем можно судить по изменению соотношения потомства от рентгенизованного самца по сравнению с потомством от второго (ср. оп. 5 с оп. 1 и 2); 4) центрифугирование (2 000 оборотов в минуту, экспозиция 10 минут), так же как X-лучи, понижает жизнеспособность спермы первого самца (оп. 6).

Преобладание потомства того или иного самца в двойных скрещиваниях возможно объяснить количественным преобладанием спермы в двойном эякуляте одного из самцов, как это и сделал Беляев (5) в работе по шелкопряду. Но если бы это было только так и не происходило элиминации спермиев, то мы в наших опытах в случае «прямого» и «реципрокного» скрещиваний (оп. 4 и 3 или контроль к оп. 6) должны получить в общем одинаковое соотношение потомства обоих самцов. Мы в наших опытах этого не наблюдаем. При скрещивании ♀ $\frac{cs\ v\ f\ car}{cs\ v\ f\ car} \times 1^{ый} \text{♂}$ «Флорида», 2) $\text{♂ } \frac{sc\ v\ f\ car}{sc\ v\ f\ car}$, появляется 56.4% потомства от первого ♂ и 43.6% от второго; при обратном скрещивании появляется только 13.0% потомства $\text{♂ } \frac{sc\ v\ f\ car}{sc\ v\ f\ car}$. То же явление мы наблюдаем и в скрещивании: ♀ $\widehat{yy} \times 1^{ый} \text{♂}$ «Бухара», 2) $\text{♂ } white$, где 34.7% потомства появляются от первого ♂ и 65.3% — от второго самца; при обратном скрещивании от $\text{♂ } white$ получается только 10.0% от общего числа потомства. Эти факты убеждают нас, что элиминация спермиев имеет место и что для спермиев самцов $sc\ v\ f\ car$ и $white$ смертность значительно выше, чем для спермиев самцов из нормальных линий. Оказывается, что наследственная и определяемая ею физиологическая конституция сперматозоидов является одним из решающих факторов для поведения сперматозоидов в смеси.

В качестве объяснения элиминации спермиев первого самца при повторных копуляциях Дубининым (6) была выдвинута под влиянием работы Годлевского (7) гипотеза биохимического антагонизма «старой» и «новой» спермы. Если и есть взаимно антагонистическое влияние спермиев (надо иметь в виду и секрецию половых желез), то оно может быть характерным для далеко отстоящих друг от друга систематических единиц (например при смешении спермы круглых червей и иглокожих в работах Годлевского)

№ опы-тов	Условия опытов	Схема двойного скрещивания и происхождения самцов	Показатель	Дни пересадки ♀ после двойной копуляции										Всего потомства	
				1*		2-4		4-6		6-8		8-10-12		от 1 ♂	от 2 ♂
				от 1 ♂	от 2 ♂	от 1 ♂	от 2 ♂	от 1 ♂	от 2 ♂	от 1 ♂	от 2 ♂	от 1 ♂	от 2 ♂		
1	Нормально скрещивающиеся	$\frac{sc\ v\ f\ car}{sc\ v\ f\ car} \times$	Колич. %	252	47	366	344	206	78	128	34	71	944	796	
84.4				15.6	51.6	48.4	49.1	37.8	62.2	32.3	67.7	54.2	45.8		
202				46	425	624	584	171	69	1069	1494				
81.5				18.5	40.5	59.5	64.3	36.7	63.3	41.7	58.3				
3	То же	$\frac{sc\ v\ f\ car}{sc\ v\ f\ car} \times$	Колич. %	257	403	447	128	131	9	—	—	—	480	376	
70.7				29.3	53.5	46.5	36.1	63.9	18.1	81.9	—	—	56.4	43.6	
83				539	57	452	19	77	—	—	—	—	159	1068	
13.3				86.7	11.2	88.8	19.7	80.3	—	—	—	—	13.0	87.0	
5	Первые ♂♂ перед копуляцией рентгенизовались	$\frac{sc\ v\ f\ car}{sc\ v\ f\ car} \times$	Колич. %	445	382	650	239	436	1769	50	974	7	108	1588	5472
53.8				46.2	22.4	77.6	19.7	80.3	4.8	95.2	6.0	94.0	22.4	77.6	
617				227	507	2509	441	2364	99	854	15	77	1679	6031	
73.1				26.9	16.4	83.6	15.7	84.3	10.4	89.6	16.3	83.6	21.7	78.3	
6	♀♀ после двойной копуляции центрифугировались	$\frac{vu}{vu} \times$	Колич. %	—	—	95	244	71	190	13	140	0	28	179	602
—				—	28.0	72.0	27.2	72.8	8.5	91.5	0	100	22.9	77.1	
—				—	236	345	121	303	85	201	22	24	464	873	
—				—	40.6	59.4	28.5	71.5	29.6	70.4	47.8	52.2	34.7	65.3	
	Контроль	$\frac{white}{white} \times$	Колич. %	—	—	63	569	27	208	4	46	—	18	94	841
—				—	9.9	90.1	11.4	88.6	8.0	92.0	—	—	10.0	90.0	
—				—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—				—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* Потомство из оплодотворенных яиц, отложенных самками в период от первой копуляции до пересадки их после двойной копуляции на новую питательную среду.

и мало вероятно для смеси спермиев разных самцов одного вида. Полиандрия внутри одного вида является чрезвычайно выгодным приспособлением для сохранения вида, и предполагать биохимический антагонизм спермиев внутри одного вида, как общую закономерность, значит отрицать целесообразность полиандрии. При полиандрии и смешении спермы разных самцов создаются чрезвычайно выгодные моменты для вида: повышается напряженность селективного оплодотворения, увеличивается возможность сочетаний в комбинативной изменчивости и т. д.

С нашей точки зрения элиминация спермиев той или иной конституции определяется конкурентной способностью их в процессе оплодотворения, а степень напряженности элиминации зависит от силы отбора. Поэтому слабая по жизнеспособности сперма при одной копуляции (судя по получаемому потомству) используется в процессе оплодотворения всегда больше, т. е. самки больше откладывают оплодотворенные яйца, чем они же при двойной копуляции.

В яйцо дрозофилы может попадать более 30 спермиев, и лишь один спермий удаляется «чести» оплодотворить яйцеклетку, причем, если учесть данные Лилли⁽⁸⁾ о том, что повышение концентрации спермиев увеличивает полиспермию, то станет еще более убедительным наш вывод, что отмирание спермиев совершается в процессе оплодотворения через селективное оплодотворение.

Мы здесь не можем детально разбирать все имеющиеся в нашем распоряжении опыты и результаты наших предшественников, но заметим, что все они подтверждают, как нам кажется, наш общий вывод относительно наличия селективного оплодотворения у животных.

Лаборатория генетики и экспериментальной зоологии
Ленинградского государственного университета.

Поступило
15 IV 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. Е. Лобашев, Труды Ленингр. о-ва естествоиспытат., LXVII, вып. 4 (1938). ² Nonidez [по Bibliograph. *Drosophila*, Morgan, Bridges, Sturtevant (1925)]. ³ Nachtsheim, ZS. f. induct. Abst. u. Vererbungsl., 46, № 1 (1927). ⁴ Nabours, American Naturalist, 61, № 677 (1927). ⁵ Н. П. Беляев, Генетика и селекция тутового шелкопряда (1937). ⁶ Н. П. Дубинин, Журн. эксп. биол., с. А, IV, вып. 2 (1928). ⁷ Godlewsky, Winterstein's Handbuch der vergl. Physiolog., Lief. 40 (1913). ⁸ Лилли, Проблемы оплодотворения (1923).