

С. М. ГЕРШЕНЗОН

ВЫЗЫВАНИЕ НАПРАВЛЕННЫХ МУТАЦИЙ У *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 4 VI 1939)

Среди наследственных изменений, дающих материал для естественного и искусственного отбора, Дарвин различал два типа—определенные и неопределенные изменения. Под первыми он понимал изменения, возникающие в результате специфической реакции организма на то или иное воздействие среды; под вторым—изменения, возникновение которых не удается связать с каким-либо определенным внешним фактором. Основное эволюционное значение он приписывал неопределенным изменениям, но в то же время от считал, что и определенные изменения также играют роль в эволюции. Со времени Дарвина было сделано множество попыток получить экспериментальным путем определенные наследственные изменения. Часть этих попыток была направлена по ложному пути доказательства возможности наследственной передачи приспособительных специфических модификаций организма; эти работы закончились полной неудачей и в настоящее время можно считать, что принцип наследования приспособительных приобретенных признаков совершенно опровергнут. Другие попытки были направлены на искусственное вызывание направленных, но не обязательно приспособительных мутаций. Попытки последнего рода особенно усилились после открытия Меллером возможности искусственного вызывания обычных (ненаправленных) мутаций с помощью рентгеновских лучей. Однако и здесь до сих пор не удавалось добиться решительного успеха. Только в самое последнее время Блексли и ряд других генетиков несколько приблизились к получению положительного результата, показав возможность специфического вызывания полиплоидных мутаций у растений с помощью химических факторов (колхицин; аценафтен). Экспериментальное вызывание направленных генных мутаций, имеющих наибольшее эволюционное значение, до сих пор оставалось неосуществленным и некоторые генетики даже высказывали сомнение в том, что оно принципиально возможно.

Исходя из ряда теоретических соображений относительно природы хромосом, а также основываясь на фактах, добытых за последние годы в отношении роли, играемой в осуществлении наследственных признаков нуклеиновой кислотой, мы остановились в нашей работе именно на этом последнем веществе. Натриевая соль тимонуклеиновой кислоты, добытая по методу Нейманна из телячьей зубной железы,скармливалась личинкам *Drosophila melanogaster*. Употреблялась сублетальная доза—5% раствора этой соли в обычной дрожжевой среде, на которой воспитывались

мухи. Воздействию подвергались мухи из четырех различных линий—*w*^a, *ywfb/scvf*, *urp* и *w*. Работа велась с потомством индивидуальных пар, причем каждая пара давала потомство в двух пробирках: первой—контрольной (на обычной среде) и второй—опытной (на среде с натриевой солью тимонуклеиновой кислоты). Таким образом, половина потомства каждой пары воспитывалась в обычных условиях, а половина подвергалась в течение всего цикла развития воздействию избранного фактора.

Во всех четырех сериях получились сходные результаты. В опытных пробирках наблюдался большой отход личинок и куколок, среди же вышедших мух появлялось довольно значительное количество изменений (табл. 1).

Таблица 1

Линия	Контроль			Опыт		
	Число скрещив.	Число мух	Изменения	Число скрещив.	Число мух	Изменения
<i>w</i> ^a	3	181	нет	3	38	2 ♂ типа <i>crossveinless</i>
<i>ywfb/scvf</i>	4	351	2 ♀ 1 ♂ ненорм. брюшко	6	78	1 ♀ вырезка на крыле 6 ♀ 4 ♂ укороч. ан. жилка 2 ♀ вырезки на кр., 1 ♀ типа <i>crossveinless</i>
<i>urp</i>	3	108	2 ♀ ненорм. брюшко	10	129	3 ♀ 4 ♂ ненорм. брюшко 1 ♂ укор. ан. жилка— —2 ♂ типа <i>crossveinless</i> 2 ♀ вырезк. кр., 1 ♀ 1 ♂ таксов. ноги
<i>w</i>	20	1 268	1 ♀ ненорм. брюшко	25	485	6 ♀ 9 ♂ укор. ан. жилка, 8 ♀ вырезки, 3 ♀ вырезки и укор. ан. жилка, 2 ♂ типа <i>Beadax</i> 6 ♀ 1 ♂ ненорм. брюшко, 1 ♂ измен. форма глаза

Приведенные в табл. 1 данные показывают, что применявшееся воздействие вызывает у *D. melanogaster* ряд «морфозов», носящих специфический характер. К числу их относятся в первую очередь вырезки на крыльях¹ и укорочение анальной жилки; реже возникают отсутствие 2-й поперечной жилки (типа *crossveinless*) и таксовидные ноги. Считать специфическими «морфозами» остальные изменения—изменение формы глаза и ненормальное брюшко—с уверенностью нельзя, так как первое возникло у единичной особи, а второе встречалось (правда, в меньшем проценте) и в контроле.

Измененные мухи были скрещены со своими братьями и сестрами. Кроме того, были поставлены подобные же скрещивания нормальных мух, вышедших как в опытных, так и в контрольных пробирках.

В полученном от этих скрещиваний потомстве в контроле на 208 скрещиваний не было обнаружено ни одного наследственного изменения. В опытной же серии из 228 скрещиваний в 13, т. е. примерно в 5%, были найдены мутации (табл. 2).

¹ В 1938 г. Тарновский в нашей лаборатории получил под действием нуклеиновой кислоты несколько мух типа *Beadax*, не оставивших потомства. Вероятно, их природа была такой же, как и в нашем случае.

Таблица 2

Линия	Контроль		Опыт	
	Число скрещив.	Мутации	Число скрещив.	М у т а ц и и
ywfB/scvf	26	нет	21	1 возникновение crossveinless (пучок)
yрп	20	нет	19	1 возникновение отвилков (пучок) 1 возникновение типа Beadex
w	162	нет	188	6 разных возникновений типа Beadex (4 пучка) 3 разных возникновения crossveinless 1 возникновение ширококрылых таксоногих (пучок)
Итого .	208	нет	228	13 возникновений мутаций (7 пучков)

Эти мутации относятся к очень небольшому числу типов. Наиболее часто (7 возникновений) возникала мутация типа Beadex—сцепленная с полом доминантная мутация, вызывающая образование глубоких вырезок на крыльях и укорочение анальной жилки, в гомозиготном состоянии не летальная. Идентификация ее с настоящим Beadex еще не проведена, но по всей вероятности они тождественны. На втором месте (4 возникновения, в одном из которых наследование не проверено) идет мутация crossveinless (аллельная известной)—рецессивная сцепленная с полом мутация, обуславливающая отсутствие 2-й поперечной жилки. Наконец, две мутации (широкие крылья—таксовидные ноги и отвилки от различных жилок крыла) возникли по одному разу. Вторая из них—неполнопроявляющийся аутосомный доминант, первая еще не локализована.

Рассмотрение полученных данных показывает, что применявшееся воздействие вызывает возникновение специфических мутаций. Мутации типа Beadex и мутация crossveinless относятся к редко возникающим у *D. melanogaster* (при обычных условиях порядка не более 1 на несколько сот тысяч особей для Beadex и нескольких десятков тысяч для crossveinless). Между тем здесь они возникли на маленьком материале многократно; в то же время другие мутации, обычно гораздо чаще появляющиеся, не возникли ни разу. Почти все мутации появились в виде «пучков» из нескольких особей (5 случаев типа Beadex, 1 случай crossveinless, отвилки, широкие крылья—таксовидные ноги). Очевидно, что они возникли на ранних стадиях развития под влиянием применявшегося воздействия.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что полученные в F_1 мутации очень сходны по своему фенотипическому выражению со специфическими «морфозами», возникшими у мух, непосредственно подвергшихся воздействию. Вероятно эти «морфозы» являются ничем иным, как соматическими мутациями тех же генов. В двух случаях это доказано непосредственно. Один самец типа Beadex, полученный в результате непосредственного воздействия, дал при скрещивании с посторонней самкой уу 36 нормальных самцов и 8 самцов типа Beadex. Другой, полученный таким же путем самец, имевший одно крыло crossveinless, дал при аналогичном

скрещивании 12 нормальных самцов и 24 самца crossveinless. Обе эти мутации—полно проявляющиеся и, очевидно, что оба изменных самца имели по этим мутациям мозаичное строение.

Вызывает ли применявшееся воздействие аутосомные и летальные мутации, на основании полученных данных сказать еще нельзя; соответствующие опыты в настоящее время поставлены. Но полученные результаты, доказывающие возникновение специфических сцепленных с полом мутаций под влиянием кормления натриевой солью тимонуклеиновой кислоты, повидимому, достаточны, чтобы считать вопрос о возможности вызывания направленных генных мутаций в принципе разрешенным в положительную сторону. Вместе с тем открываются широкие перспективы для выводов, касающихся как теоретических проблем (эволюционные вопросы, химизм генов), так и вопросов сознательной переделки человеком наследственной природы сельскохозяйственных растений и животных.

Отдел генетики Института зоологии
Академия Наук УССР

Поступило
11 VII 1939