

ГЕНЕТИКА

В. И. ГРАЦИАНСКИЙ

ВЛИЯНИЕ X-ЛУЧЕЙ НА РАЗЛИЧНЫЕ СТАДИИ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ *DROSOPHILA MELANOGASTER* И ЧАСТОТА ФЕНОКОПИЙ

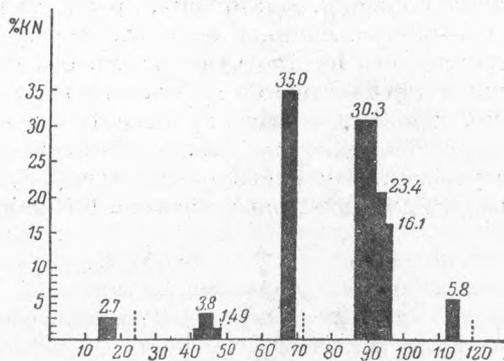
(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 11 VIII 1939)

Со времени открытия Гольдшмидтом^(4,5) явления фенкопий целый ряд исследований был направлен на изучение механизма этого замечательного явления^(2,3,4,6,7,8). В теоретических вопросах эволюционной генетики проблема фенкопий также заняла существенное место⁽⁹⁾. Однако и сейчас еще отсутствуют сколько-нибудь полные и статистически удостоверенные данные о зависимости частоты появления фенкопий от возраста, в котором применялось воздействие. Исследования Гольдшмидта^(4,5,6,7), затрагивающие эту зависимость, к сожалению, ограничиваются небольшой шкалой возрастов наиболее поздних личинок дрозофилы. Фризен^(2,3), также изучавший этот вопрос, располагал материалом, который вполне согласуется с полученными мною данными, однако в его опытах использовались суточные кладки яиц, что затрудняет оценку полученных им результатов; впрочем и сам Фризен уделяет возрастным различиям частоты рентгеноморфозов лишь косвенное внимание. Предварительные наблюдения М. Е. Лобашова и работа Лобашова и Солодовникова⁽⁸⁾ показывают, что последующий за рентгенизацией температурный режим способен увеличивать или резко снижать количество рентгеноморфозов. Эти результаты свидетельствуют о существовании каких-то, очевидно цитофизиологических, следов последнего действия X-лучей, и направили мое внимание на возможность вызывать значительные % фенкопий до их чувствительного периода, и, повидимому, до образования имагинального диска крыла (для крыловых фенкопий)⁽¹⁾.

Предполагая, что изучение этого вопроса может разъяснить как самую природу изменения, так и границы чувствительного периода фенкопий, я предпринял специальное исследование зависимости частоты рентгеноморфозов от стадии личинок в момент рентгенизации. Настоящая работа излагает лишь часть опытов, предпринятых в этом направлении, и потому носит предварительный характер. В дальнейшем исследовании будет вполне изучением роли скорости развития подопытной расы и селекции по этому признаку для частоты фенкопий в разных возрастах; будут добавлены и данные о морфологическом состоянии имагинальной системы в различных личиночных возрастах.

М а т е р и а л и м е т о д и к а. Описываемые опыты проделаны над личинками Бухарской популяции *Drosophila melanogaster*, разводимой в лаборатории с 1936 г. Для сравнения возрастов в каждом опыте получа-

лись последовательные кратковременные кладки яиц от одних и тех же оплодотворенных ♀♀ (30,50 ♀♀ на банку в разных опытах). По достижении нужных возрастов часть личинок извлекалась из банок и облучалась 3000 R (50kV, 4mA, 1mmAl, 53'30''); оставшиеся в банках личинки служили контролем для учета спонтанного % фенокопий. Учитывались все замечаемые под биноклем изменения, количественное же сравнение возрастных различий проведено на одном, наиболее редком в контроле и частом в опыте, изменении: «вырезки на крыльях» (-KN эффект Гольдшмидта). Учет и просмотр мух велся отдельно за каждые сутки вылета, чтобы оценить роль различий длительности развития для частоты появления фенокопий. Было проделано три опыта: в опыте № 1 рентгенизировались 42—48-часовые и 90—96-часовые личинки (считая от вылупления личинки из яйца). Во втором опыте облучались 14—48-часовые и 90—94-часовые личинки. Опыт № 3 охватывал четыре возрастных группы: 43—46 часовых, 66—69 час., 87—92 час. и 113—116-часовых личинок (последние в состоянии праерипрае). В опыте № 1 рентгенизированный материал и контроль доразвивались в 15°—17°C, тогда как остальные опыты все время велись при 25°C; до рентгенизации развитие всех опытных и контрольных серий проходило при 25°C. 90—94-час. личинки во втором опыте собирались не со всех частей банок, а лишь со стенок, т. е. были отобраны лишь готовые окукливаться, ускоренные в развитии варианты популяции (о значении этого опыта см. ниже). Посуточные и общие для серии опыта % KN статистически оценивались через среднюю ошибку процента (m_q) и среднюю ошибку разности (m_{diff}).



Фиг. 1.

Результаты и их обсуждение. Данные относительно зависимости %KN от возраста во время облучения суммированы по всем трем опытам на фиг. 1, на котором столбиками нанесены % мух, имеющих вырезки на крыльях; основания столбиков показывают максимальную разницу возрастов в данной серии, нанесенную на шкалу возрастов в часах развития от выхода личинок из яйца. Фиг. 1 показывает, что воздействие в пределах вторых и даже первых суток личиночного развития вызывает заметное появление вырезок, сильно превышающее их спонтанный % в необлученных контролях (см. табл. № 1). Разницы между спонтанным и индуцированным на 1-ый или 2-ой день личиночного развития % KN статистически достоверны (как по отдельным опытам, так и для минимальной разницы); наиболее значительная разница в опыте № 3 недостоверна, что однако не показательно в силу малочисленности подопытного материала.

С другой стороны %KN, индуцированный на первые или вторые сутки, гораздо меньше, чем при воздействии на 3—4 суточных личинок (табл. 2). Очевидно, что «чувствительный период» для вызывания KN фенокопий у личинок бухарской популяции приходится на 3—4-е сутки личиночного развития, либо на 5-е сутки развития личинок %KN значительно снижен и приближается к таковому в первые или вторые сутки личиночной жизни. Падение %KN в пределах чувствительного периода от максимума в конце третьих суток статистически недостоверно (4.7 ± 4.2 за

Таблица 1

Возраст личинки	В опыте			В контроле			diff±mdiff
	% KN	m _q	n	% KN	m _q	n	
42—48-часовые	1.49	0.39	1 491	0.2	0.14	1 272	1.29±0.39
14—18-часовые	2.7	0.66	563	0.12	0.03	1 493	2.58±0.67
43—46-часовые	3.8	2.19	77	0.31	0.18	996	3.49±2.82

Минимальная разница: $1.43=0.31=1.18\pm 0,42$.

сутки и 5.9 ± 2.8 для трансгрессирующих возрастов в конце 4-х суток). Однако большая, как правило, резкость вырезов в результате воздействия на 66—69-час. личинок сравнительно с четырехдневными позволяет предполагать, что начало чувствительного периода является наиболее эффективным для вызывания вырезов на крыльях. Повидимому, эта закономерность отражает самый характер образования вырезов, который представляет собой лизис уже сложившегося зачатка, охватывающий тем больше его участки, чем ранее он начался⁽⁵⁻⁷⁾ (эмбриологические данные Гольдшмидта для модельных мутаций KN типа—аллелей vestigial).

Таблица 2

Возрасты личинок	Ранние личинки			Поздние личинки			diff±mdiff
	% KN	m _q	n	% KN	m _q	n	
42—48 ч.; 90—96 ч.	1.49	0.39	1 491	16.1	1.7	818	14.11±1.8
14—18 ч.; 90—94 ч.	2.7	0.66	563	23.4	1.6	715	20.7 ±1.7
43—46 ч.; 66—69 ч.	3.8	2.19	77	35.0	3.53	181	31.2 ±4.12
43—46 ч.; 87—92 ч.	3.8	2.19	77	30.3	2.20	412	28.01±3.14

Чтобы точнее найти зависимость частоты фенкопий и степени ее выражения от стадии развития, достигнутой личинками к моменту облучения, при воздействии в конце чувствительного периода, следует привлечь данные об изменении %KN по дням вылупления имаго в пределах одновозрастной серии опыта. Для этой цели может быть использован материал по облучению 90—96-часовых и 90—94-часовых личинок из опытов № 1 и № 2, где растягивание вылета мух было велико; данные опыта 3 для этой цели непригодны, так как вылет мух в нем прошел в течение всего трех суток и был недостаточно многочисленным. Табл. 3 представляет распределение %KN по дням вылета для отдельных подопытных серий.

Различия в темпе развития, имеющиеся в популяции, повидимому, еще более усиливаются под действием X-лучей; при этом в неселектированной на синхронность развития подопытной популяции %KN обнаружил очень резкое прогрессивное повышение к последним дням вылета. Таким образом, из взятых под воздействие в возрасте 90—96 часов личинок (опыт № 1) наиболее задержанные в развитии особи проявляют в большем % случаев вырезки на крыльях, т. е. закономерность понижения % с уменьшением срока завершения развития личинок от облучения и до вылета (в конце чувствительного периода) также подтверждается. Во втором опыте (см. методику) облучались лишь особи с ускоренным темпом развития в возрасте 90—94 часов; распределение $B\%KN$ по дням вылета в этом случае

Таблица 3

День вылета	n	% KN	n	% KN	n	% KN	n	% KN
1	27	0	224	14.2	27	18.5	84	13.0
2	224	0.44	155	58.0	} 592	} 1.34	146	1.8
3	269	5.20	301	14.8			287	0.6
4	91	32.70	105	0.9	606	0.99	45	0
5	88	43.1	26	0	266	0.77	1	0
6	117	41.9	4	0	60	0	—	—
	90—96 час. неотобранные		90—94 час. отобранные		42—48 час. неотобранные		14—18 час. неотобранные	

очень резко видоизменено, максимум (58%KN) падает на второй день вылета, а затем идет падение до 0% в 5 и 6-й дни вылета. Этот результат представляется многозначительным; он доказывает, что наблюдаемое позднее вылупление мух с вырезками на крыльях зависит от предрасположенности уже задержанных в развитии особей давать эту фенкопию, а не от того, что последняя сопровождается при своем возникновении задержкой развития; сравнение одновозрастных серий первого и второго опытов показывает возможность путем отбора варианта по длительности личиночного развития изменять как % KN, так и распределение частоты этой фенкопии по дням вылета мух. Несомненно, что скорость развития различных особей популяции играет какую-то роль в определении предрасположения их образовывать KN фенкопии. В настоящее время природа этой связи еще не ясна, но самый факт заслуживает серьезного внимания, свидетельствуя о том, что дело не ограничивается односторонним влиянием морфоза на темп дальнейшего развития особи.

В заключение следует обратить внимание на распределение % KN по дням вылета в результате облучения двух- и однодневных личинок. Табл. 3 показывает, что при воздействии на эти возрасты % KN находится в совершенно другой зависимости от скорости развития вариант популяции, чем в случае воздействия на 4-х дневных личинок. Вероятно, что это различие стоит в связи с иным характером влияния применяемого воздействия до—и в течение чувствительного периода. Полагая, что при облучении одно- или двухсуточных личинок KN фенкопии возникают в результате последствия X-лучей, я исхожу из следующих положений. Во-первых, в этих возрастах крыловой зачаток еще, очевидно, не выделен и воздействие может достигать до его сформлиения лишь в косвенной форме—цитофизиологическими «следами», являющимися последствиями рентгенизации. Во-вторых, наиболее ускоренные варианты популяции при воздействии на них до чувствительного периода максимально реагируют на воздействие, наоборот, чем более задержаны в развитии 1 или 2-х суточных личинки, тем менее и % KN (падение к концу вылета).

Имеющиеся данные лучше всего могут быть истолкованы с точки зрения «последствия X-лучей». Чем меньший срок предстоит пройти облученным особям от момента рентгенизации и до начала чувствительного периода данной фенкопии, тем более вероятно, что следовое воздействие сохранит эффективность и сможет вызвать морфоз, не обуславливая общих нарушений развития, смертоносных для личинки. Этому положению отвечает и сила выражения фенкопий в различные дни вылета мух, облученных до чувствительного периода.

Считаю долгом высказать глубокую благодарность своему покойному руководителю проф. А. П. Владимирскому за тот большой неустанный интерес и внимание, которые он проявлял до последних своих дней, а также и за советы при выполнении этой работы.

Лаборатория генетики и экспериментальной зоологии
Ленинградского государственного университета и
Петергофского биологического института

Поступило
15 VIII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Т. Чен, Journ. Morph. physiol., 47, № 1 (1929). ² Г. Фризен, Биолог. журн., IV, № 4, (1935). ³ Н. Фризен, Roux'Archiv, 134, Н. 1 (1935). ⁴ Р. Голдсмит, Zt. ind. Abst. Vererb. lehre, 69, Н. 1/2 (1935). ⁵ Р. Голдсмит, Biol. Ztbl., 56, Н. 9/10 (1935). ⁶ Р. Голдсмит, Calif. Univ. Publ. Zool., 41, p. 277 (1937). ⁷ Р. Голдсмит, Proc. Nat. Ac. Sci, 23, p. 219 (1937). ⁸ Лобашов и Солодовников, ДАН, XXIII, № 8 (1939). ⁹ Шмалъгаузен, Организм как целое, АНИ СССР (1938).