

И. А. РАНОПОРТ

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПРИ ВАРЬИРУЮЩЕМ КОЛИЧЕСТВЕ ГЕНОВ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 7 IV 1940)

Благодаря созданию многократных линейных повторений *B quadruple* и *B sextuple*, содержащих по четыре и шесть одинаковых генов в одной хромосоме, в нашем распоряжении оказалась коллекция *Bar* различных степеней сложности и было очень интересно использовать ее для анализа вопроса о взаимодействии с другими генами, влияющими на размер глаз, в частности с генами, уменьшающими орган.

Взаимодействие генов устанавливается путем изучения фенотипа индивидов, которые несут две или более мутации. Число возможных комбинаций ограничено. Если изучается, как это бывает в большинстве случаев, взаимодействие двух рецессивных генов, то можно получить только одну комбинацию. Если же взять случай с максимальным количеством комбинаций, когда оба гена доминантные и не имеют летального действия, то можно получить четыре комбинации; такие сочетания осуществлялись лишь редко. Благодаря этому в большинстве известных случаев взаимодействия неаллеломорфных генов описывался непосредственный результат комбинаций и благодаря отсутствию количественного анализа не всегда вскрывалась качественная сторона явления взаимодействия данных генов. Многократные линейные повторения имеют большие преимущества при изучении количественных закономерностей взаимодействия. Уже трехступенчатая лестница *B*, *B double*, *B quadruple* в комбинации с одним рецессивным геном позволяет получить шестичленный ряд, а в комбинации с доминантным геном (нелетальным) еще более богатую гамму из 12 сочетаний. Следует указать, что изучение взаимодействия с помощью гена *B* имеет несомненные преимущества перед изучением того же явления при использовании в качестве объекта мутаций, которые вызывают, например, изменение окраски глаз, так как в первом случае возможна полная точность учета.

Среди возможных типов взаимодействия неаллеломорфных генов, влияющих на признак в каком-нибудь направлении, можно выделить две группы. Первую, когда формообразовательные активные вещества обоих генов вступают в реакцию, специфически усиливая или ослабляя друг друга, или в результате взаимодействия образуют новый формообразовательный продукт, и вторую группу, когда оба морфогенные вещества не реагируют и действуют относительно раздельно в субстрате или во времени. Результат взаимодействия первого рода очень трудно предугадать, так как реакция исходных генных веществ может привести к самым неожиданным

результатам, зависящим не только от кинетики, но и специфики реакции. Результат второй категории взаимодействия предсказать легче, так как должно произойти более или менее точное наложение результатов двух независимых процессов, из которых один прошел раньше, а другой позже, или которые действуют в одно время на разные элементы или области формирующегося органа*.

В этом случае как бы два узора накладываются один на другой, и уцелевает только та часть поля, которая в случае редукции покрывается обоими узорами, а в случае увеличения представляет проекцию крайних очертаний наложенных контуров. Мы изображаем, конечно, этот процесс в схематической форме, так как при взаимодействии второго рода почти всегда получают отклонения от предполагающегося «геометрического» результата.

Нами были изучены комбинации всех трех ступеней повторения с *Lobe*, *eyeless* и *eyeless D*. Всегда развивалась только та часть глаза, которая перекрывалась очертаниями, характерными для каждой из мутаций в отдельности. *Bar*, например, редуцировал глаз в ширину, а *Lobe* и *eyeless* — в длину. Таков был характер взаимодействия (с некоторым, повторяемым отклонением), укладываемый во вторую категорию. Может быть, это даже не взаимодействие, если описывать процесс по его ходу, а не только по следствиям, в результате суммарного действия двух генов. Однако комбинация *B* с геном *re* (*reduced eyes*) оказалась весьма своеобразной и относится, вероятно, к более редкой первой категории взаимодействия.

Мутация *re* спонтанно возникла в линии *f B double Bx* и была выделена при анализе одной самки из этой линии, у которой сложный глаз был редуцирован до двух фасеток. Мутация эта связана с третьей хромосомой. В гомозиготном состоянии она уменьшает глаз до 182 фасеток (30 особей). Расположение фасеток в линии *re* неправильное, грубое, но глаз сохраняет круглую форму. Сочетание *re* с *Bar* обещало быть особенно интересным, так как новая мутация доминировала над диким типом. Однако в течение нескольких поколений доминантность ее резко упала, но генотип гомозиготной особи остался неизменным. Этот случай смены доминирования нами упоминался в другой работе. Изменчивость этой мутации при стандартной температуре небольшая.

Благодаря переходу мутаций в рецессивное состояние пришлось ограничиться анализом только 6 сочетаний у самок и 3 сочетаний у самцов. Результат подсчета фасеток во всех комбинациях (по 30 особей в каждой) приведен в таблице.

$\frac{reB}{re+} \text{♀♀}$	$\frac{reB}{reB} \text{♀♀}$	$\frac{reB}{re} \text{♂♂}$	$\frac{reB^d}{re+} \text{♀♀}$	$\frac{reB^d}{reB^d} \text{♀♀}$	$\frac{reB^d}{re} \text{♂♂}$	$\frac{reB^q}{re+} \text{♀♀}$	$\frac{reB^q}{reB^q} \text{♀♀}$	$\frac{reB^q}{re} \text{♂♂}$
41,5	15,0	24,3	12,3	3,7	6,9	2,2	0	2,7

При этой же температуре у гетерозиготных *B* развивается более 300 фасеток, а у гомозиготных *B* около 60, гетерозиготных *B^d* более 40, у гомозигот этой линии около 24 (так же как и у гетерозиготных *B^q*), а у гомозиготных *B^q* около 10 фасеток. Под влиянием гена *re* глаза разных *B* уменьшаются в 4—10 раз. У *re* глаз также в 4—5 раз меньше, чем у дикого типа. Может

* Установить, являются ли эти реакции синхронными или асинхронными, нетрудно, если воспользоваться дифференцирующим влиянием внешних воздействий. Если обе реакции происходят в разное время, то внешние воздействия могут обнаружить чувствительный период каждой из них.

быть, большое колебание коэффициента редукции (4—10) зависит и от малой инбредности линий. Для объяснения полученных данных можно принять две уже упоминавшиеся гипотезы. Первую, согласно которой в результате реакции между обоими морфогенными веществами происходит усиление их действия в соответствии с концентрацией одного из веществ, участвующих в процессе. Эта гипотеза укладывается в первую категорию взаимодействий. Согласно второй гипотезе происходит сложение результатов независимого действия гена *B*, сужающего глаза, и гена *re*, который каким-то путем уничтожает, «децемирует» каждую четвертую-десятую оmmу нормального или редуцированного другим геном глаза. Один из ключей для решения вопроса заключается в морфологическом типе редукции глаза в сочетаниях с *B^d* и *B^a*. В них фасетки сильно редуцируются или вовсе исчезают, но вертикальная пигментированная полоска остается на месте, и создается впечатление, что исчезнувшие фасетки подверглись процессам того же типа, которые происходят в пигментированной оторочке глаза *Var*. Таким образом, морфологическая картина редукции в сочетании *B* и *re* соответствует типу *B*, а не *re*, и не является промежуточной. Повидимому, *re* усиливает действие *B*. Для подкрепления этого вывода необходимо поставить некоторые эксперименты по воздействию разных температур на комбинации.

Любопытно, что мухи без фасеток $\frac{B^a re}{B^a re}$, сохранившие небольшую полоску пигмента, не проявляют положительного фототропизма, характерного для нормальных плодовых мушек и *Var*. Повидимому, свет не проникает через два сохранившихся темных глазка или не является уже достаточным раздражителем, чтобы инстинкт проявился. У пчел, как известно, при полном затемнении сложных глаз для ориентации служат темные глазки, и насекомое летит к источнику света.

В скрещивании самцов и самок с крайней редукцией глаз не удавалось получить потомство.

Институт экспериментальной биологии
Академии Наук СССР

Поступило
8 IV 1940