

М. Е. ЛОБАШЕВ

ДЕЙСТВИЕ X-ЛУЧЕЙ И ТЕПЛОВОГО ШОКА НА  
МОДИФИКАЦИОННУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ у *DROSOPHILA*  
*MELANOGASTER*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 21 IV 1940)

Изучая влияние внешних факторов на изменчивость, мы встретились с явлением высокой зависимости эффекта теплового шока от других факторов среды, влияющих на физиологическое состояние организма.

Изучение взаимодействия факторов как в границах физиологического оптимума организма, так и за его пределами—в сублетальных дозах имеет первостепенное значение для понимания механизма действия природных факторов на мутационную и модификационную изменчивость. В настоящем сообщении мы поставили себе задачу выяснить зависимость мощности теплового шока у организмов с «нормальным» физиологическим состоянием и организмов, «поврежденных» X-лучами. В качестве мерила изменчивости мы использовали частоту появления фенкопий типа мутации «*Notch*» (вырезка крыла). Материалом в опытах служили две природные линии дрозофилы: «Самара» и «Бухара».

Личинки перед окуклинием рентгенизовались дозой X-лучей около 3 000 r. Затем облученные личинки делились на две части, одна из которых помещалась в пониженную температуру развития (15—20°), другая часть личинок вскоре после рентгенизации (спустя 2—4 часа) подвергалась действию теплового шока (35—36°) в течение 6 часов, после чего эти личинки переносились в ту же температуру, при которой развивалась первая часть личинок. Третьим вариантом опыта (воздействие тепловым шоком, без рентгенизации) мы использовали любезно предоставленные нам данные некоторых опытов В. И. Грацианского. Его опыты проводились почти одновременно с нашими и на одинаковом материале. Все необходимые условия опытов и результаты указаны в таблице.

Из сопоставления частоты появления крыловых морфозов (вырезка на крыльях) при одной рентгенизации, рентгенизации + тепловой шок и при тепловом шоке без рентгенизации можно видеть, что применение теплового шока после облучения значительно увеличивает частоту появления морфозов в сравнении с частотой, получаемой от действия каждого фактора в отдельности. При этом, как видно из таблицы, не наблюдается простого суммирования двух эффектов воздействий.

Однако в опыте с двойной обработкой была получена более высокая частота морфозов, равная  $23,13 \pm 1,38$ , которая превышает частоту, ожидаемую при суммировании эффектов от действовавших порознь X-лучей

Действие факторов (X-лучей и температуры) на частоту появления крыловых морфозов (типа эффекта *kn*) у *D. melanogaster*. Доза X-лучей—около 3000 r; экспозиция температурного шока—6 часов

| Линия    | Условия обработки             | Температура развития после воздействия | Общее количество просмотренных мух на морфозы | Количество морфозов | % морфозов |
|----------|-------------------------------|--|---|---------------------|------------|
| «Самара» | X-лучи . . . . .              | 15—20°                                 | 1041  | 165                 | 15,85±1,28 |
|          | X-лучи+35—36° . . . . .       | 15—20°                                 | 817   | 189                 | 23,13±1,38 |
|          | Необлученные 35—36° . . . . . | 24—28°                                 | 1635  | 73                  | 4,47±0,51  |
| «Бухара» | X-лучи . . . . .              | 15—20°                                 | 235   | 11                  | 4,68±1,95  |
|          | X-лучи+35—36° . . . . .       | 15—20°                                 | 496   | 104                 | 20,96±1,82 |
|          | X-лучи+35—36° . . . . .       | 24—28°                                 | 125   | 41                  | 32,80±4,19 |
|          | Необлученные 35—36° . . . . . | 24—28°                                 | 1274  | 19                  | 1,52±0,84  |

и теплового шока. Еще более резкое отклонение от простого суммирования двух эффектов, повреждающих развитие факторов, мы наблюдаем в опыте с линией «Бухара», которая, как нами раньше отмечалось, вообще обладает более высокой реактивностью на изменяющиеся условия, чем линия «Самара» (3). При этом надо учесть, что во всех опытах экспозиция теплового шока при одной обработке теплом в четыре раза превышала экспозицию, применявшуюся при двойной обработке (см. условия опытов в таблице), что могло повысить частоту появления морфозов в первом случае. Между прочим следует отметить еще одно явление, касающееся взаимоотношения смертности обрабатываемых особей и частоты появления морфозов. Статистически мы не учитывали процент гибели личинок после обработки, но нами было замечено, что чем выше процент отмирания особей после воздействия, тем больше частота появления морфозов.

Таким образом, при двойной обработке (асинхронно) личинок дрозофилы двумя различными факторами в сублетальных, повреждающих нормальное развитие организма дозах частота появления морфозов значительно превышает сумму двух эффектов, имеющих место при действии каждого фактора в отдельности. Хотя эта закономерность установлена для изменчивости лишь одного признака, тем не менее мы склонны рассматривать ее как общую закономерность действия внешних факторов на процесс возникновения модификационной и, возможно, мутационной изменчивости.

Тепловой шок в своем действии на поврежденный X-лучами организм оказывается более эффективным в вызывании изменчивости, чем это имеет место при его действии на «нормальный» организм. Такой вывод а priori можно было ожидать на том основании, что больной организм оказывается всегда более восприимчивым ко всякого рода заболеваниям и повреждениям под влиянием внешних факторов, чем здоровый организм. Однако общеизвестность этого положения не учитывалась при анализе механизма действия природных факторов на процесс спонтанной изменчивости. Обычно для объяснения спонтанного мутационного процесса и возникновения резких модификаций ищут необычайные факторы, контрастную смену условий. Но если учесть вышеприведенное положение о повышении чувствительности организма к внешним факторам после повреждения, то не

будет необходимости в поисках необычных факторов. В силу того, что мощность действия каждого фактора на изменчивость организма непостоянна и зависит от физиологического состояния организма, даже слабый фактор может при известных обстоятельствах сказаться в достаточной мере мощным в вызывании изменчивости.

На основании наших данных по изучению действия теплового шока на изменчивость можно предположить, что в природе изменение только одного какого-нибудь фактора может оказаться достаточным, чтобы произошла переоценка мощности действия всех прочих, даже неизменившихся факторов; причем мощность действия последних, ранее недостаточных для вызывания заметного эффекта, может прогрессивно нарастать.

В пользу правильности прогрессивного нарастания темпа модификационной изменчивости под влиянием следующих друг за другом воздействий факторов среды может говорить один из наших опытов с линией «Бухара». Незначительное изменение температуры развития после двойной обработки личинок X-лучами и тепловым шоком оказывается исключительно мощным фактором в регуляции частоты появления морфозов (см. таблицу). Хотя материал этого опыта и невелик для окончательного суждения, тем не менее высказанное нами предположение о прогрессивно нарастающей цепи повреждений под влиянием асинхронно действующих факторов среды, которая приводит к увеличению изменчивости, могло бы быть общим правилом реагирования развивающегося организма на внешнюю среду.

В заключение нам хочется предостеречь от попыток неправильного истолкования наших выводов относительно того, что два повреждающих фактора всегда должны приводить к усилению эффекта изменчивости. На основании имеющихся физиологических данных по взаимодействию двух повреждающих нормальное состояние организма факторов вывод о прогрессивном увеличении повреждения был бы преждевременным и просто неправильным. Можно привести много примеров, когда два различных фактора порознь действуют повреждающим образом, при совместном же действии снимают вредоносный эффект, т. е. являются антагонистами.

Лаборатория генетики и экспериментальной  
зоологии  
Ленинградского государственного университета

Поступило  
27 IV 1940

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Н. Н. Медведев, ДАН, IV, № 6—7 (1935); XIX, № (1938). <sup>2</sup> N. W. Timofeeff-Ressowsky u. K. G. Zimmer, *Biolog. Zentr.*, Bd. 59, H. 7/8 (1939). <sup>3</sup> М. Е. Лобашев и В. Б. Солодовников, ДАН, XXIII, № 8 (1939). <sup>4</sup> М. Е. Лобашев, ДАН XXVIII, № 9 (1940).