

В. Б. СОЛОДОВНИКОВ

ИССЛЕДОВАНИЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ ПЕРИОДОВ В РАЗВИТИИ
НОРМАЛЬНОГО ФЕНОТИПА *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 3 IV 1947)

Данные о чувствительных периодах в развитии нормального фенотипа *Drosophila melanogaster* можно найти в ряде работ (1-7). Эти данные говорят о том, что зависимость частоты появления фенкопий от возраста личинок, подвергаемых тому или иному воздействию, не так ясна, как аналогичная зависимость модифицирования мутантных признаков (8-17). Для уяснения этих вопросов мы попытались изучить их на собственном материале.

Для опытов взяты линии, выделенные из природных популяций дрозофилы: Куйбышев, Бухара, Алма-Ата № 6, Алма-Ата № 232, Кутайси № 5. В качестве агента воздействия выбраны рентгеновые лучи и именно в такой дозе, которая дает достаточное число морфозов, не вызывая высокой смертности (2,18) (2000г, 160 kV, 4 mA, 1 мм Al). В опытах регистрировались все появляющиеся фенкопии; статистически обработаны фенкопии, нарушающие край крыла дрозофилы и обозначенные Гольдшмидтом как KN-эффект.

Все опыты в пределах выбранных линий и возрастов дали совпадающие частоты фенкопий. Здесь мы опишем опыт, произведенный одновременно на трех фенкопиях из вышеуказанных культур. В этом опыте представлено наибольшее число возрастных вариантов.

Кладки яиц получались путем ежедневного „перетряхивания“ на свежую питательную среду заранее подготовленных самок дрозофилы. Ко дню воздействия мы имели для каждой линии семь возрастов. Пять из них падали на личиночный период, один был переходным и один падал на куколочный период. Для определения чувствительных периодов модификационной изменчивости обычно применяется методика кратковременных кладок. При этой методике может быть получен относительно синхронизированный материал. Мы, однако, считали, что непрерывные, хотя бы и длительные кладки (24-часовые) дадут значительно больше, так как при этом методе могут быть уловлены все сдвиги в морфогенетической чувствительности.

Уже на первых порах исследования было выяснено, что рентгеноморфозы появляются при облучении самых молодых личинок. Результаты описываемого опыта показывают, что 24-часовые и 48-часовые личинки, подвергнутые воздействию, дают статистически достоверные увеличения процента морфозов по сравнению с естественным модификационным процессом ($\text{Diff} \pm m_{\text{diff}} = 1,360 \pm 0,312$). Появление рентгеноморфозов при облучении на ранних стадиях развития, когда у дрозофилы не образованы даже имагинальные диски, Грацианский (4) объясняет явлением последствия рентгеновых лучей. Раппопорт (6) склонен объяснять эти факты общей пластичностью онтогенеза, нор-

мальное течение которого обеспечивается непрерывными перестройками. На наш взгляд, вышеуказанные данные не заставляют прежде всего прийти к выводу, что действие выбранного агента в данном случае не связано с процессами, непосредственно ведущими к формированию изучаемого органа (крыла).

Кривая, выражающая зависимость частоты рентгеноморфозов от возраста облученного материала у линии Алма-Ата № 232 и Кутаиси № 5, носит двугорбный характер (рис. 1). В культуре Кутаиси наблюдается некоторое повышение процента морфозов у 48-часовых личинок, затем 72-часовые личинки показывают понижение процента морфозов. Повторное повышение частоты морфозов и повторный спад

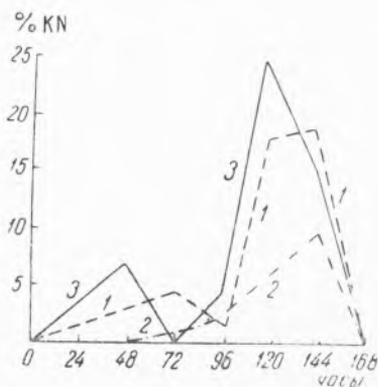


Рис. 1. Зависимость частоты рентгеноморфозов от возраста облученного материала. 1 — у линии Алма-Ата № 232, 2 — у линии Алма-Ата № 6, 3 — у линии Кутаиси № 5

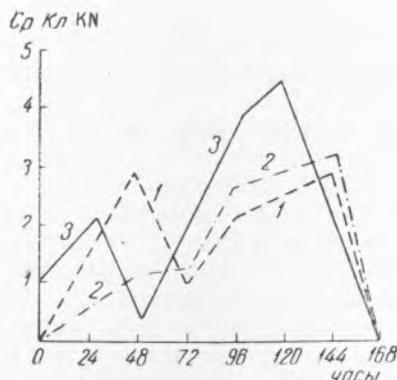


Рис. 2. Обозначения те же, что и на рис. 1. По оси ординат отложены средние классы гольдшмидтовской шкалы

можно наблюдать у старших возрастов (максимум 120 часов). Реальность двугорбной кривой у двух указанных линий подтверждается, с одной стороны, вычислением коэффициента достоверности разницы между максимальной и следующей за ней минимальной частотой рентгеноморфозов в области первой вершины (для Кутаиси $t=3,81$, для Алма-Ата № 232 $t=2,67$), с другой стороны, данными по учету выраженности (экспрессивности) КН-эффекта, оказавшегося наиболее интенсивным именно в местах двух вершин частоты рентгеноморфозов (рис. 2).

Как правило, рентгеноморфозы обнаруживались на мухах, вылетевших в первые дни лета. Во время лета и в последние дни лета облученного материала рентгеноморфозов не наблюдалось (рис. 3). Это может говорить о том, что в эти дни лета летит материал, который развивался более длительно и имел время на репарацию повреждения*. Вышеуказанное явление наблюдалось в сериях, где облучались ранние личинки, и в сериях, где облучались поздние личинки. Это противоречит данным Гольдшмидта (1) и Грацианского (4), согласно которым картина лета измененных особей в этих сериях должна быть различна.

Исходя из наших опытов, следует считать, что чувствительный период для КН-эффекта захватывает все личиночное и часть куколичного развития. Он имеет три стадии: стадию нижних максимальных

* Одновременно можно предположить, что особи, которые развиваются наиболее быстро, имеют наибольшую морфогенетическую чувствительность. Однако нами замечено, что общая скорость развития в отдельных линиях не имеет значения для процесса образования фенотипов.

частот, стадию верхних максимальных частот рентгеноморфозов и стадию, которую можно назвать стадией „отрицательного эксцесса“. Стадия верхних максимальных частот может быть объяснена как стадия, на которой личинки, подвергнутые воздействию, имеют минимум времени на репарацию нанесенного повреждения. Наступление полной детерминации в изучаемом органе приводит к резкому снижению частоты рентгеноморфозов. Обстоятельное изучение процессов детерминации, по всей вероятности, позволит объяснить в этом аспекте и стадию нижних максимальных частот.

Так как все серии опытов были проведены в строго одинаковых условиях, возможно было отметить межлинейные различия по стимулированной модификационной изменчивости. Эти различия сводятся к разной реактивности одних и тех же возрастов личинок различных линий и разной общей реактивности различных линий. Наиболее реактивной в наших опытах оказалась высокомутабельная линия Алма-Ата № 232, за ней следует линия Кутаиси № 5. Линия Алма-Ата № 6 показала наиболее низкую реактивность. Такие же межпопуляционные различия обнаружены нами и при изучении морфозов, возникающих в обычных условиях воспитания культур (19).

Мало вероятно, что чувствительные периоды для всех признаков столь широки, как исследованный нами чувствительный период для KN-эффекта. Однако данные Чайльда (7) по температурным фенокопиям показывают, что широкие чувствительные периоды, обнаруженные в наших опытах для трех линий дрозофилы, не вызваны спецификой примененного агента. Очевидно, любое нерепарированное повреждение в чувствительном периоде может быть эффективно для образования фенокопий.

Тем не менее, совершенно не безразлично, на какой стадии чувствительного периода будет оказано воздействие. Облучая синхронно развивающихся личинок линии Куйбышев на стадии верхних максимальных частот рентгеноморфозов, мы получали 83—90% особей, несущих KN-эффект. Наоборот, облучая таких же личинок из линии Алма-Ата № 232 и Кутаиси № 5 на стадии отрицательного эксцесса, мы получали 1,83 и 0,17% рентгеноморфозов.

Синхронизация развития, таким образом, может служить, с одной стороны, как дополнительный метод для направленного изменения фенотипа у 100 % особей, с другой стороны, как необходимое условие для получения исключительно нормальных особей в культурах, развивающихся при кратковременном вкраплении вредоносных условий.

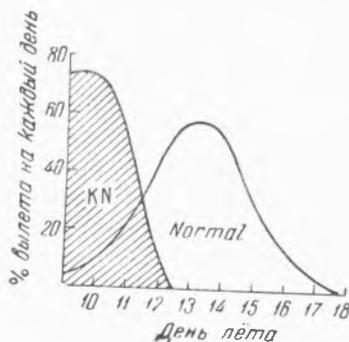


Рис. 3

Поступило
3 IV 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ R. Goldschmidt, Z. f. ind. Abst. Vererb., 69, 1/2 (1935). ² H. Friesen, Roux'Arch., 134, H. 1 (1935). ³ Г. Фризен, Биол. журн., 4, в. 4 (1936). ⁴ В. И. Грацианский, ДАН, 25, № 3 (1939). ⁵ М. Е. Лобашев, ДАН, 28, № 4 (1940). ⁶ И. И. Раппопорт, Журн. общ. биол., 2, № 3 (1941). ⁷ G. P. Child, R. Blanc and H. N. Plough, Physiol. Zool., 13, 1 (1940). ⁸ J. Kraika, J. Gen. Physiol., 3, 409 (1925). ⁹ J. Kraika, Biol. Bull., 47, 143 (1924). ¹⁰ C. R. Plunkett, J. Exp. Zool., 46, H. 2, 181 (1926). ¹¹ W. M. Luce, J. exp. Zool., 59, 467 (1931). ¹² W. Stanley, Physiol. Zool., No. 4, 394 (1931). ¹³ Harnly, Genetics, 2, 79 (1932). ¹⁴ Harnly, Genetics, 21, 84 (1936). ¹⁵ P. T. Ives, Genetics, 315 (1939). ¹⁶ G. Child, Genetics, 20, 109 (1935). ¹⁷ G. Child, Genetics, 20, 127 (1935). ¹⁸ В. Б. Солодовников, ДАН, 30, № 5 (1941). ¹⁹ В. Б. Солодовников, ДАН, 56, № 3 (1947).