

Б. Н. СИДОРОВ

ГЕНОТИПИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОЗАИЧНОСТИ
У *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(Представлено академиком Л. А. Орбели 2 XII 1947)

Уже давно было показано, что добавочные инертные районы хромосом подавляют проявление мозаичности, возникающей при приближении тех или иных генов к гетерохроматину (¹⁻⁴). Лишь в немногих случаях мозаичность усиливается, причем это наблюдается в тех случаях, когда она вызвана, наоборот, удалением гена от инертного района (гены *subitus interruptus*, *light*). Действие добавочных инертных районов обнаруживает материнский эффект (⁵).

Как показывают наши данные, генотипическая среда также контролирует мозаичность. Этот тип генотипического контроля легче всего обнаруживается в опытах по отбору на интенсивность проявления мозаичности.

Опыты проводились в основном с инверсией *sc*⁸ (⁶), проявляющей мозаичность по *yellow*. В обычной линии *sc*⁸ (а) 14,93% самок обнаруживает мозаичность.

Уже однократный отбор из этой линии мозаичных и немозаичных самок сказывается на потомстве. Так, в одном опыте мозаичные самки дали 21,95%, а немозаичные 8,59% мозаичных самок. Аналогичный опыт с другой линией *sc*⁸ — *v* (Н. И. Нуждина), дающей только 1,36% мозаичных самок, дал такие результаты: самок, проявивших мозаичность, в потомстве мозаичных самок было 5,27%, а немозаичных 1,47%.

Систематически применяя индивидуальный отбор, из линии *a* удалось вывести новые константные линии, отличающиеся по частоте проявления мозаичности.

Одна из новых линий давала 51,61% (линия *b*), а другая (*w*) — 5,52% мозаичных самок. Нормальные линии, не содержащие аберраций, вызывающих мозаичность, также оказались гетерогенными по факторам, изменяющим проявление мозаичности. Это доказывается как расщеплением по силе мозаичности, наблюдаемым во втором поколении от скрещивания нормальных линий с мозаичными, так и потому, что из таких расщеплений удается выделить новые, константные линии, резко отличающиеся по степени мозаичности.

При этом интересно, что, как правило, генотипическая среда нормальных линий способна вызывать более сильную мозаичность, чем наблюдаемая обычно в линиях с аберрациями. Так, например, *sc*⁸ в генотипе одной линии из Алма-Ата давала 39,0% мозаичных самок, а в генотипе линии *y ach v* 30,5%. Из расщепления от скрещивания линий *sc*⁸ с линией *subitus interruptus* (*c. i.*) была выведена линия, дававшая 79,8% мозаичных самок и 20,5% мозаичных самцов. Последовательное скрещивание *sc*⁸ при помощи ряда обратных скрещиваний в генотип

одной из линий, содержащих аберрацию, дававшую эффект положения гена *s. i.*, дало линию, проявляющую особенно сильную мозаичность (по самкам 78,1%, по самцам 43,7%). Результат этого опыта особенно интересен в связи с тем, что, как уже указывалось выше, этому случаю эффекта положения свойственна реакция на гетерохроматин, обратная наблюдаемой в большинстве мозаичных линий. Устанавливаемое различие в генотипе нормальных и мозаичных линий может быть объяснено, как мне кажется, только при помощи действия отбора. Жизнеспособность высокомозаичных линий sc^8 несомненно ослаблена, и в них должен идти отбор на снижение мозаичности.

Получение ряда линий sc^8 , различающихся по силе проявления мозаичности, позволило поставить исследование наследования этого признака. Кроме того, для этой цели были специально выведены нормальные линии с геном *yellow*, по генотипу тождественные с линиями $sc^8 v$ (обозначается у *v*) и $sc^8 b$ (у *b*).

Тождественности генотипа я добивался введением при помощи ряда обратных скрещиваний гена *yellow* из линии у *ach v* в генотип соответствующей линии sc^8 . В дальнейшем при рассмотрении данных по наследованию факторов, контролирующих мозаичность, надо учитывать тот факт, что, как мною установлено, мозаичность в структурах, гетерозиготных по sc^8 и *yellow*, ниже, чем у sc^8 гомозиготов (неопубликованные данные). При скрещивании самок из линии $sc^8 a$ с самцами *yellow* мы получаем, как это уже указывалось (3, 5), меньший процент мозаичности (7,79%), чем в реципрокном скрещивании (28,72%, см. табл. 1).

Таблица 1

Скрещивание	% мозаичных самок
♀♀ у × ♂♂ $sc^8 a$	28,72
♀♀ $sc^8 a$ × ♂♂ у	7,79
♀♀ у <i>v</i> × ♂♂ $sc^8 b$	7,19
♀♀ $sc^8 b$ × ♂♂ у <i>v</i>	19,06
♀♀ у <i>b</i> × ♂♂ $sc^8 b$	30,71
♀♀ $sc^8 b$ × ♂♂ у <i>b</i>	29,72

Для объяснения этого различия предлагались различные теории (3, 5). На самом деле оно должно быть объяснено материнским эффектом установленных мною генетических факторов, контролирующих мозаичность. Об этом свидетельствуют данные опытов, приведенных в табл. 1. Так, при скрещивании линий у *v* и $sc^8 b$ (строки 3 и 4 табл. 1) мы имеем в реципрокных скрещиваниях результаты, обратные только что приведенным. Это и понятно, так как, как мы знаем, линия у *v* обладает набором факторов, обуславливающих более низкую мозаичность, чем линия $sc^8 b$. Линии же у и sc^8 одинакового генотипа (строки 5 и 6 табл. 1) дают в реципрокных скрещиваниях, как и ожидается, одинаковые результаты (30,7 и 29,7%).

Теперь нам важно выяснить значение для мозаичности собственного генотипа особи по сравнению с материнским эффектом. Этой цели должны послужить данные опытов, сведенных в табл. 2.

Мы можем, как мне кажется, принять, что действие собственного генотипа особей F_1 в скрещиваниях разных линий sc^8 примерно соответствует мозаичности F_2 , так как, по крайней мере при промежуточном проявлении признака, его средние для F_1 и F_2 должны быть оди-

наковы. Как видно из табл. 2, при скрещивании самок $sc^8 b$ с самцами $sc^8 v$ мы получаем в F_1 27,48% и в F_2 5,00%. Реципрокное скрещивание дает, соответственно, 0,63 и 4,38%. Из этих данных видно, что в скрещивании самок из низко мозаичной линии с самцами из высоко мозаичной мозаичность F_1 практически целиком определяется только материнским эффектом. Материнский эффект в реципрокном скрещивании не столь силен. Из этого мы делаем вывод о более сильном материнском эффекте генетических факторов «низкой» мозаичности по сравнению с факторами высокой мозаичности. Приведенные в правой части табл. 2 данные по скрещиваниям линий $sc^8 v$ и yellow целиком подтверждают эти выводы.

Таблица 2

Процент мозаичности самок

Поколение	С к р е щ и в а н и е			
	$\text{♀♀ } sc^8 b \times \text{♂♂ } sc^8 v$	$\text{♀♀ } sc^8 v \times \text{♂♂ } sc^8 b$	$\text{♀♀ } y \times \text{♂♂ } sc^8 v$	$\text{♀♀ } sc^8 v \times \text{♂♂ } y$
F_1	27,48	0,63	19,29	0,97
F_2	5,00	4,38	5,51	4,57

Необходимо выяснить еще один важный вопрос — о механизме передачи материнского эффекта, поскольку за последнее время были высказаны предположения о передаче этого эффекта через изменение фенотипа самих хромосом (5, 7).

Для выяснения этого вопроса служат данные по влиянию на мозаичность возраста родителей, приведенные в табл. 3.

Таблица 3

Скрещивание	Возраст ♀♀	Возраст ♂♂	
		1—5 дней	6—10 дней
$\text{♀♀ } sc^8 a \times \text{♂♂ } sc^8 a$. . .	1—5 дней	15,98%	14,74%
	6—10 »	22,59%	23,33%
$\text{♀♀ } y \text{ ach } v \times \text{♂♂ } sc^8 v$.	1—5 дней	12,43%	10,63%
	6—10 »	19,38%	18,84%

В этой таблице приведены данные по величине мозаичности у самок F_1 от скрещивания родителей разного возраста. Как видно из этих данных, возраст самцов вообще не оказывает влияния на мозаичность потомства. Возраст матери, наоборот, оказывает сильное влияние на мозаичность потомства, причем вне зависимости от того, содержат самки-матери хромосому sc^8 или нет.

Таким образом, эти факты решительно свидетельствуют о передаче материнского эффекта через плазму яйцеклетки.

Действие описанных в данной работе факторов, контролирующих мозаичность, насколько возможно судить в настоящее время, чрезвычайно сходно с действием добавочных инертных районов и хромосом. Этот факт, может быть, поможет пролить свет на то обстоятельство, что даже у одних и тех же растений и животных могут быть и могут отсутствовать добавочные (B) хромосомы (*Zea mays*, *Sorghum*, *Setaria cereale*, *Citrus* и др.), значение которых для этих форм еще до-

статочно загадочно. В природных условиях описываемый мною тип генотипического контроля должен, как правило, играть большую роль, чем влияние добавочных инертных районов или хромосом, которые у некоторых организмов почти исчезли. Можно предположить, что они были заменены генотипическим контролем описываемого в настоящей работе типа как более совершенным.

Институт цитологии, гистологии
и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
2 IX 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ J. H. Gowen and E. H. Gay, Am. Nat., 67, 68 (1933). ² Н. П. Дубинин и М. А. Гептнер, Биол. журн., 3, 144 (1934). ³ Н. И. Нуждин, Зоол. журн., 14, 317 (1933). ⁴ J. Schultz, Proc. Nat. Acad. Sci., 22, 23 (1936). ⁵ Н. И. Нуждин, Журн. общ. биол., 5, 257 (1944). ⁶ Б. Н. Сидоров, Журн. эксп. биол., 7, 23 (1931). ⁷ А. А. Прокофьева-Бельговская, Журн. общ. биол., 6, 93 (1945).