

Р. В. ХЕСИН

**МАТЕРИНСКИЙ ЭФФЕКТ У *DROSOPHILA MELANOGASTER***  
**ВЛИЯНИЕ ГЕНОТИПА МАТЕРИ НА СКОРОСТЬ РАЗВИТИЯ ПОТОМСТВА**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 17 IX 1947)

В сообщении (1) мы показали, что эмбрионы *Drosophila melanogaster*, гемизиготные по нехватке одного или нескольких генов, делающей нежизнеспособной даже отдельную клетку, развиваются в течение длительного периода времени. Это указывало на то, что ранние стадии развития определяются главным образом генотипом матери, а не самой зиготы. В случае геми- или гомозиготности эмбриона по леталем, действующим „внутриклеточно“, материнское влияние компенсирует недостаточность генотипа зиготы. Влияние материнского генотипа на развитие потомства проявляется в форме „материнского эффекта“. Было высказано предположение, что последний является общей закономерностью раннего периода развития признаков, общей закономерностью действия генов, влияющих на характер протекания первых стадий онтогенеза.

Но те факты, которые приводились в цитированной работе, не могут быть приняты в качестве окончательного доказательства правильности указанных положений. Мы сочли необходимым получить дополнительные данные, которые подтвердили бы, что развитие эмбриона протекает в соответствии с генотипом матери, а не зиготы. Более того, нам казалось интересным выяснить количественную сторону данного явления: каковы удельные веса влияния генома матери и генома зиготы в определении признаков развивающегося эмбриона.

Для того чтобы решить эти вопросы, надо подобрать для анализа признак, который отвечал бы следующим требованиям: 1) мог быть количественно учитываем, 2) являлся бы комплексным по своей генетической природе.

Мы выбрали для исследования скорость развития — признак, соответствующий обоим условиям. Для работы необходимо прежде всего подыскать линии, достаточно сильно отличающиеся по скорости развития. Были выбраны две линии: лабораторная Berlin и одна из природных, выделенных нами из популяции района г. Сухуми (описана (2) под названием „горная“). Табл. 1 показывает, что горная линия развивается быстрее, чем лабораторная.

Таблица 1

Линия	Самки				Самцы			
	Длительность развития в час.	$M_{diff} \pm m_{diff}$ в час.	$M_{diff} \pm m_{diff}$ в % от горной	R	Длительность развития в час.	$M_{diff} \pm m_{diff}$ в час.	$M_{diff} \pm m_{diff}$ в % от горной	R
Горная . . .	193,81 ± 0,38	7,80 ± 0,65	4,02 ± 0,33	12,0	198,10 ± 0,35	9,27 ± 0,71	4,68 ± 0,36	13,0
Лабораторная	201,61 ± 0,53				207,37 ± 0,62			

В табл. 1 указаны общие сроки развития от момента откладки яиц до вылета имаго. Но, как отмечалось выше, мы поставили перед собой задачу — исследовать материнское влияние в течение раннего периода развития. Следовательно, для нас важно, чтобы именно на эмбриональной стадии наблюдались различия по скорости развития. Поэтому мы сравнили развитие эмбрионов обеих линий.

Известно (3), что откладка яиц у *Drosophila melanogaster* происходит часто спустя длительное время после оплодотворения яйца. Поэтому сроки развития эмбрионов вне тела матери очень сильно колеблются. Чтобы устранить эти колебания, мы применили следующую методику. Виргинные самки помещались вместе с самцами в пробирки со стеклами, покрытыми слоем корма. Немедленно начиналась массовая копуляция мух, продолжавшаяся около 30 мин. Первые отложенные яйца появлялись примерно через 2 часа после соединения самцов и самок. Яйца в наших опытах собирались в течение 2 час., после чего стекла с кормом переносились во влажную камеру. Подсчет числа вылупившихся личинок проводился каждые 45 мин. В табл. 2 приведены данные, из которых следует, что уже на эмбриональной стадии имеется различие между сравниваемыми линиями по скорости развития.

Таблица 2

Линия	Длительность развития эмбрионов	$M_{diff} \pm m_{diff}$ в мин.	$M_{diff} \pm m_{diff}$ в % от горной	R
Горная . . . . .	29 ч. 36,80 м.	$31,26 \pm 4,84$	$1,76 \pm 0,27$	6,5
Лабораторная . . .	30 ч. 08,06 м.			

Отражается ли генотип матери на скорости развития потомства? В литературе по *Drosophila* имеется лишь одна работа по материнскому эффекту в случае скоростей развития гибридов от различных линий (4). Поульсон изучал расы А и В *Drosophila pseudoobscura*. На основании анализа скорости развития гибридов от межрасовых реципрокных скрещиваний он сделал вывод, что развитие гибридов идет в соответствии с генотипом матери, т. е. что имеет место материнский эффект. Но, к сожалению, его работа имеет ряд недостатков.

1) Анализируя свои данные, Поульсон не учитывал возможного влияния генов X-хромосомы на скорость развития особей. Возможность

Скрещивание	Опыт I			Опыт II		
	M	$M_{diff} \pm \pm m_{diff}$	R	M	$M_{diff} \pm \pm m_{diff}$	R
А ♀♀ лаборат. × × ♂♂ горные . . .	24 ч. 43,41 м.	$-10,35 \pm \pm 5,31$	1,9	24 ч. 29,13 м.	$+31,73 \pm \pm 5,49$	5,8
В ♀♀ горные × × ♂♂ лаборат. . . .	24 ч. 53,76 м.			23 ч. 57,39 м.		

Примечания: 1) M — интервал между началом откладки яиц и вылуплением личинок;

наследования, характерного для признаков, сцепленных с полом, не позволяет утверждать наличие материнского эффекта на основании тех случаев, когда между реципрокными гибридами-самцами есть разница. Между тем, Поульсон основывает свои выводы главным образом на самцах.

2) Поульсон приводит свои данные без окончательной биометрической обработки. Мы проанализировали результаты определения скоростей развития самок как исходных линий, так и гибридов первого поколения. Оказалось, что о наличии материнского влияния говорить трудно, так как материал очень невелик (всего во всех опытах от одного направления скрещиваний было проанализировано 62 самки  $F_1$ , а от другого направления 70) и притом полученные данные весьма противоречивы. Так, в некоторых случаях разница между гибридами направлена в противоположную сторону по сравнению с ожидавшимся на основании разницы между исходными линиями материнским эффектом; в другом случае в разных опытах получен противоположный результат и т. д.

Ввиду указанных соображений мы считаем вывод Поульсона недостаточно обоснованным. В нашем исследовании для того, чтобы установить, сказывается ли влияние материнского генотипа на скорости развития гибридного потомства, мы поставили реципрокные скрещивания: 1) ♀♀ из горной линии  $\times$  ♂♂ из лабораторной линии; 2) ♀♀ из лабораторной линии  $\times$  ♂♂ из горной линии.

Определялась скорость развития только эмбрионов  $F_1$  самок, чтобы избежать ошибки из-за влияния генов половой хромосомы. Всего было поставлено пять опытов (табл. 3). В четырех случаях наблюдался материнский эффект (разница достоверна в трех случаях). Один опыт дал отрицательный результат (но разница не достоверна — опыт I). Средняя из всех пяти опытов разница оказалась достоверной, доказывающей наличие материнского влияния: срок развития гибридных самок, имевших мать из горной линии, на  $20,15 \pm 2,43$  мин. ( $R=8,3$ ) меньше, чем срок развития самок  $F_1$  от противоположного скрещивания (♀♀ лабораторные  $\times$  ♂♂ горные).

Таким образом, на ранних стадиях развития влияние генотипа матери на судьбу потомства, несомненно, имеет место. Но нас интересует не только наличие или отсутствие материнского влияния на характер развития эмбриона, но и величина или сила этого влияния. Выяснить удельный вес материнского влияния в определении характера развития данного признака мы можем следующим образом. Если две линии отличаются между собой, то разницу мы объясняем (при оди-

Таблица 3

Опыт III			Опыт IV			Опыт V			Средн. $M_{diff} \pm$ $\pm m_{diff}$ в мин.
<i>M</i>	$M_{diff} \pm$ $\pm m_{diff}$	<i>R</i>	<i>M</i>	$M_{diff} \pm$ $\pm m_{diff}$	<i>R</i>	<i>M</i>	$M_{diff} \pm$ $\pm m_{diff}$	<i>R</i>	
22 ч. 57,93 м.	$+3,69 \pm$ $\pm 3,24$	1,1	24 ч. 44,84 м.	$+38,74 \pm$ $\pm 6,39$	6,1	24 ч. 12,62 м.	$+37,40 \pm$ $\pm 5,76$	6,5	$+20,25 \pm$ $\pm 2,43$
22 ч. 54,24 м.			24 ч. 06,10 м.			23 ч. 35,22 м.			$R = 8,3$

2)  $M_{diff} = M_A - M_B$  (в мин.)

наковых внешних условиях) особенностями генотипов этих линий. Гибриды-самки имеют смешанный генотип и вне зависимости от направления скрещивания должны были бы развиваться одинаково. Но специфическое влияние материнского генотипа сдвигает характер гибридов в ту или иную сторону в зависимости от направления скрещивания. Поэтому, сопоставляя разницу по данному признаку между исходными линиями и между реципрокными гибридами, можно установить, каков удельный вес материнского влияния (проявляющегося в виде материнского эффекта) в определении характера данного признака.

Мы имеем дело со скоростью развития. Следовательно, мы должны определить одновременно скорости развития эмбрионов исходных линий и реципрокных гибридов. В табл. 4 даны результаты соответствующего опыта.

Таблица 4

Скрещивание	Длительность развития в мин.	$M_{diff} \pm m_{diff}$ в мин.	$M_{diff} \pm m_{diff}$ в % от горной	R
I. ♀♀ лаб. × ♂♂ лаб. . .	1,474,78 ± 2,93	I—II. + 5,66 ± 5,14	0,40	1,1
II. ♀♀ лаб. × ♂♂ горн. . .	1,469,12 ± 4,23	II—III. + 31,71 ± 5,49	2,23	5,8
III. ♀♀ горн. × ♂♂ лаб. . .	1,437,41 ± 3,51	III—IV. + 14,61 ± 4,23	1,03	3,5
IV. ♀♀ горн. × ♂♂ горн.	1,422,80 ± 2,34	I—IV. + 51,98 ± 3,75	3,66	13,9

Из табл. 4 мы видим, что разница между чистыми линиями равна 3,66%. В случаях полностью матроклинного типа развития разница между гибридами была бы равной этой же величине. Если бы материнского влияния не было совсем, то разница между гибридами равнялась бы 0. В нашем случае она оказалась равной 2,23%. Следовательно, влияние матери имеет место, но развитие эмбриона определяется не только генотипом матери, но и генотипом самого эмбриона. В нашем случае разница между реципрокными гибридами составляет 61,0% от величины разницы между чистыми линиями. Следовательно, скорость развития гибридных эмбрионов наполовину примерно зависит от генотипа матери, а наполовину — от своего собственного генотипа.

Этот вывод делает понятными наблюдения, которые описаны в нашей работе (1). Влияние генотипа матери компенсирует недостаточность набора генов зиготы, позволяя ей развиваться. Но нормальное развитие все-таки не наблюдается, и эмбрион через некоторое время погибает из-за того, что генотип его с нехваткой по некоторым факторам также должен участвовать в определении характера развития.

На основании всех приведенных выше данных мы можем заключить, что: 1) ранние стадии развития находятся под контролем материнского организма и 2) удельные веса влияния материнского генотипа и генома самой зиготы на развитие признаков эмбриона примерно равны.

Поступило  
17 IX 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Р. В. Хесин, ДАН, 58, № 4 (1947). <sup>2</sup> Р. В. Хесин, ДАН, 59, № 1 (1948).  
<sup>3</sup> А. Ф. Huebner, J. Morph. Physiol., 39, 249 (1924). <sup>4</sup> D. F. Poulson, J. Exp. Zool., 68, 237 (1934).