

С. И. АЛИХАНЫН

«ВРЕМЯ ДЕЙСТВИЯ» ГЕНА CURLY

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 6 III 1948)

Автор (1) показал, каким образом можно выявить время действия гена *Curly*. Оказалось, что имеются две стадии действия этого гена. Первая стадия — 6-е сутки развития *Drosophila melanogaster* с момента откладки яиц, и вторая стадия — 9-е сутки, за 6 час. до вылупления мухи из куколки. В первый период ген действует в сторону усиления закрученности крыльев и дает эффект, который я называю плюс-эффектом. Во второй стадии ген действует в противоположную сторону и дает эффект, который я называю минус-эффектом. При нормальном онтогенезе эти плюс- и минус-эффекты, контролируемые геном *Su*, взаимно нивелируются и получается та форма крыла, которую мы привыкли называть мутацией *Su* и которая считается «нормальным» проявлением гена *Su* (рис. 1).

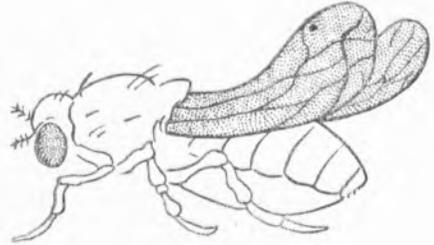


Рис. 1

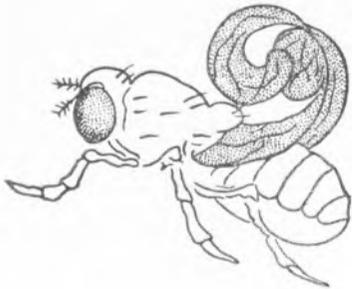


Рис. 2

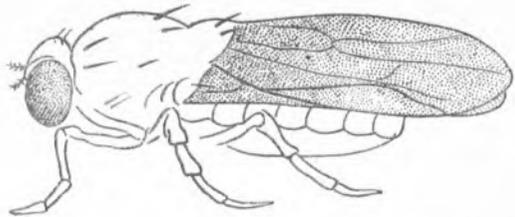


Рис. 3

Каждый из этих эффектов имеет свое время действия. Если искусственно продлить время действия плюс-эффекта гена *Su*, задержав развитие особи на стадии 6-х суток, при нормальном развитии особи как в предыдущий, так и в последующий периоды развития, то ген или его продукт будут дольше действовать на образование формы крыла, и оно в зависимости от времени задержки будет сильнее закручено, вплоть до его превращения в трубку (рис. 2). Если же искусственно продлить второй период (9-е сутки развития), то минус-эффект гена

будет действовать дольше, и крыло должно полностью расправиться до нормы (рис. 3).

Нами было показано (1), что если задержать развитие особи в эти «чувствительные периоды» снижением температуры только на одни сутки, то мы получим ожидаемый эффект. Чтобы снять возможное возражение о специфическом влиянии пониженной температуры на проявляемость признака Су (хотя уже тот факт, что при одной и той же температуре (15° С) можно получить разные формы проявления признака, сильно снижает убедительность такого возражения), мы прибегли к изменению генотипа введением других генов (L_1 , L_2 , $s. i.$, $In 2/g$), которые удлиняли онтогенез на одни сутки, т. е. на то же время, на которое мы задерживали развитие особи снижением температуры. При этом мы получили аналогичный эффект. Однако и этот эксперимент может вызвать возражения, что здесь мог иметь место эффект взаимодействия генов, хотя удивительное совпадение удлинения сроков развития при изменении генотипов (Su/L_1 , Su/L_2 , $Su/s. i$ и др.) и при снижении температуры ослаблял эти возражения.

С целью снять и эти возражения мы решили задержать развитие особей генотипа Су влиянием механических факторов, т. е. добиться остановки или задержки развития культуры на 6-е и на 9-е сутки, не изменяя генотипа и оптимальной температуры развития (т. е. 26°).

Для этого был проведен следующий эксперимент. Пробирки с культурой *Drosophila melanogaster* линии Curly на 6-е сутки развития лишались кислорода путем помещения их в сосуд, наполненный углекислым газом. Баритовой водой проверялось, что сосуд был полностью заполнен углекислым газом. Сосуд герметически закупоривался, и в таком состоянии культуры содержались в течение 2 суток, т. е. 6-е и 7-е сутки. Сосуд все время находился в термостате при 25—26°. Через 2 суток пробирки извлекались из углекислого газа. Все личинки выползали из корма и, стремясь вверх по пробирке, погибали. Куколки же выживали, и на 13-й день начиналось вылупление мух. У всех мух крылья были сильно скручены. Признак проявлялся очень резко, точно так же как это было в эксперименте с задержкой развития культуры путем снижения температуры на 6-е сутки развития (рис. 2).

То же самое и в те же сроки, как и в случае со снижением температуры, было проделано и на 9-й день развития. Разница была лишь в том, что мухи содержались в углекислом газе 12 час., что вызвало задержку развития на целые сутки. Мухи вылуплялись на 11-й день (при норме к концу 9-го дня). Был получен ожидаемый эффект: мухи вылуплялись с распрямляющимися крыльями.

Никаких других морфологических изменений в результате влияния углекислого газа мы не получали, мухи по всем другим признакам были совершенно нормальны. Физиологическая же норма первой серии сильно нарушалась, мухи оказывались полностью стерильными.

Подобный же эксперимент был повторен и с эфиром. Эффект был аналогичный. Однако в дальнейшем мы эфиром не пользовались из-за сложности методики работы с эфиром: главная трудность заключается в сложности дозировки эфира, в результате чего культура либо погибала, либо развитие не останавливалось, и лишь очень редко удавалось точной дозировкой задерживать развитие, не вызывая гибели культуры.

Однако этим мы не ограничились. Если наше предположение о том, что ген Су имеет свое время действия и что продолжительность действия гена или генопродукта играет решающую роль в степени проявления мутантного признака, правильно, тогда путем ускорения развития мы должны получить обратные эффекты. Это предположение проверил Ф. М. Полканов. Оказалось, что если на 6-е сутки развития повысить температуру до 31° и вновь вернуть культуру в ее обычную температуру, то мухи вылупляются раньше срока с нормальными крыльями. Если

то же самое проделать на 9-е сутки, то мухи вылупляются с резко выраженным признаком *Curly*.

В самом деле, ускоряя развитие мухи на 6-е сутки, мы сокращаем время действия плюс-эффекта гена *Curly* на признак, в результате чего вылупляется муха, не проявляющая признака *Curly*. В результате же ускорения на 9-е сутки (при той же температуре 31°) минус-эффект гена не успевает действовать, и муха вылупляется с признаком, претерпевшим влияние только плюс-эффекта *Su* на 6-е сутки, иначе говоря, с крыльями, не успевшими выпрямиться под влиянием минус-эффекта гена *Su*, действующего на 9-й день, за 6 час. до вылупления.

Таким образом, мы можем подчеркнуть, что задержка развития особи на двух стадиях — на 6-е сутки и за 6 час. до вылупления, какими бы средствами эта задержка ни производилась, приводит к одному и тому же эффекту в зависимости от стадии, при которой производилась эта задержка: на стадии 6-х суток как температурная задержка, так и изменение генотипа (вызывающее физиологические перестройки, приводящие к замедленному развитию), и эфир, и углекислый газ — приводят к сильному скручиванию крыла. На стадии же 9-го дня те же факторы вызывают возвращение крыла к норме, т. е. к выпрямлению крыла. И обратно: ускорение развития изменяет проявление признака по этой же схеме.

Необходимо подчеркнуть, что подобная картина характерна не для какой-либо части вылупившихся мух, а для всех мух, за исключением отдельных единиц из тысяч измененных, очевидно, очень сильно опередивших по возрасту остальных особей, в результате чего у этих мух нужная стадия не оказывается подвергнутой влиянию указанной задержки.

Все эти изменения признака *Su* не наследуются.

Выводы. 1. Нам кажется несомненным, что для определенного проявления мутантного признака необходима определенная продолжительность действия гена. Изменение этого времени развития признака отклоняет форму его проявления от оптимума (при 25—26°). Таким образом, мы утверждаем фактор «времени развития признака» в феногенезе.

2. Каждый ген имеет свое время действия. То, что Гольдшмидт называет «чувствительным периодом», есть время, когда ген наиболее активен. Если в это время задерживается развитие признака, то тем самым удлиняется время действия гена на признак, усиливается его эффект. Таким образом, «чувствительный период» есть не что иное, как момент встречи мутантного генопродукта с развивающимся признаком, определяющим его дальнейшую судьбу и отклоняющим его от «нормы». Таким образом, устанавливается взаимная зависимость продолжительности действия гена и времени развития признака.

3. Нашими экспериментами показано, что речь идет не о влиянии вышеприведенных факторов на готовый признак, ибо на 6-е сутки в куколке нет еще крыла, на которое могли бы непосредственно действовать эти факторы, а о более интимных процессах влияния гена и его вторичных продуктов.

4. Так как ген *Curly* является доминантным (гомозиготные мухи *Curly* не выживают), то изменения происходили в гетерозиготном генотипе. Можно, следовательно, сделать вывод о том, что доминантность гена *Su* находится в зависимости от условий развития. Изменяя условия на 6-е сутки, мы усиливаем проявление признака. При изменении условий на 9-й день ген *Curly* начинает вести себя как обычный рецессив.

5. Выясняя время действия гена, определяющего изменение признака в ту или иную сторону, мы можем направлять развитие особи в том

направлении, в каком нам это нужно: либо в сторону усиления признака, либо в сторону полного его отсутствия. Таким путем можно будет в практике освобождаться от ненужных, вредных признаков у животных и растений.

Научно-исследовательский институт зоологии
Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова

Поступило
16 II 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

С. И. Алиханян и Ф. М. Полканов, ДАН, 58, № 7 (1947).