

УДК 595.773.4:577.222.78:591.5

© 2003 г. В. В. НАВРОЦКАЯ, А. В. САЛОВ,  
В. А. КОРОБОВ, В. Г. ШАХБАЗОВ

## МОДЕЛЬ ФОРМИРОВАНИЯ «ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ГЕТЕРОЗИСА» У *DROSOPHILA MELANOGASTER* MG. (DIPTERA: DROSOPHILIDAE)

Использование гетерозиса как наиболее эффективного метода селекции приобрело важное значение, но природа этого эффекта всё ещё остается неясной. Мы предлагаем сосредоточить внимание на инициальном процессе формирования гетерозисного организма – генетической дифференцировке родительских гамет. Известны данные о роли мутаций в этом процессе (Лысиков, Бляндур, Беженарь, 1970), о значении амплификации генов у одной из родительских особей (Гилязетдинов, Вахитов, Яхин, 1976). Что же касается средовых воздействий, то, несмотря на обширный экспериментальный материал, свидетельствующий о возникновении наследуемых изменений ряда признаков под влиянием экзогенных факторов, возможность физических влияний в формировании эффекта гетерозиса изучена недостаточно (Астауров, 1968). Имеются лишь отдельные данные. Показано, например, что магнитные поля снижают инбредную депрессию у линий дрозофилы (Чепель, Шахбазов, Медведева, 1971). Целью данного исследования явилось изучение возможности использования света для дифференцировки родительских гамет в инбредных линиях дрозофилы.

**Материалы и методы.** Экспериментальные исследования были проведены на модельном объекте *Drosophila melanogaster*. В работе была использована инбредная линия дикого типа Canton-S.

В качестве дифференцирующего фактора использовали свет разных участков спектра: красный (кр) ( $\lambda = 660$  нм) и зелёный (з) ( $\lambda = 565$  нм).

Имаго дрозофилы облучали в течение первых двух суток после вылета, отдельно самцов и самок при постоянной температуре (22°C). Время облучения было подобрано экспериментально и с учётом того факта, что после выхода у имаго дрозофилы в первые 1–2 суток происходят процессы дифференциации гаметоцитов, начавшиеся на стадии куколки. Этот этап в онтогенезе дрозофилы является одним из наиболее чувствительных к действию внешних факторов (Шварцман, Илясов, Савина, 1971). Изменения, индуцированные в такие «критические» периоды, устойчиво наследуются в отсутствие вызвавшего их фактора (Васильева, Ратнер, Забанов, 1987; Светлов, Корсакова, 1971).

После облучения проводили скрещивания. Исследовали комбинации з×з, кр×кр, кр×з, з×кр на протяжении трёх поколений.

Эффект гетерозиса изучали по показателям теплоустойчивости (ТУ) имаго дрозофилы и плодовитости. ТУ оценивали по выживанию особей через 18 часов после точно дозированного теплового шока (температура 41°C, экспозиция – 20 минут). Ранее установлено, что ТУ может быть успешно использована в качестве теста на гетерозис (Шахбазов, 1966). Плодовитость оценивали по количеству потомков на стадии куколки, рассматривая этот показатель как интегральный, поскольку он зависит от плодовитости имаго и выживаемости особей на эмбриональной и личиночной стадиях. При этом отмечали количество погибших куколок и определяли процент выхода имаго. В каждом варианте учитывали не менее 20 пробирок. Полученные результаты были статистически обработаны по методу Стьюдента.

**Результаты и обсуждение.** В табл. 1 представлены результаты термотестирования имаго дрозофилы в комбинациях, связанных с облучением родительских особей зелёным и красным светом, на протяжении трёх поколений.

Установлено, что облучение красным светом оказывает стимулирующее действие на ТУ имаго в F<sub>1</sub>. Облучение зелёным светом вызвало достоверное повышение ТУ только у самок в комбинации з×з. В F<sub>1</sub> обнаружена гетерозисная комбинация кр×з: ТУ самок этой гибридной комбинации превышает на 10 % ( $P < 0,01$ ), а самцов – на 9,8 % ( $P < 0,01$ ) соответствующие показатели более теплоустойчивых родительских особей (облучённых красным светом). Реципрокный гибрид з×кр не проявил эффекта гетерозиса по признаку ТУ.

В F<sub>2</sub> эффекты облучения затухают: достоверные различия обнаружены у особей комбинации кр×кр и кр×з, но процент различий в ТУ меньше, чем в F<sub>1</sub>.

В F<sub>3</sub> ТУ особей используемых комбинаций не отличается от ТУ контрольных особей.

В табл. 2 представлены результаты определения общей плодовитости и процента выхода имаго из общего числа куколок.

**Таблица 1. Теплоустойчивость, % особей, выживших после термотеста (n = 500)**

Варианты	Пол	Поколение		
		F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>
кр×кр	♂ <sub>1</sub> + ♀ <sub>1</sub>	51,5±0,8*	49,9±0,5*	42,0±0,9
		50,0±0,6*	48,9±0,3*	43,1±1,1
з×з	♂ <sub>2</sub> + ♀ <sub>2</sub>	48,0±0,8*	45,0±0,9	38,9±0,6
		49,1±0,5	40,4±0,6	37,3±1,3
з×кр	♂ <sub>3</sub> + ♀ <sub>3</sub>	51,9±1,5	51,0±0,7	44,5±0,3
		45,4±0,9	48,7±0,5	42,4±0,8
кр×з	♂ <sub>4</sub> + ♀ <sub>4</sub>	61,5±1,0**	56,9±0,8**	45,0±0,7
		59,8±0,7**	57,8±0,4**	41,7±1,0
Контроль	♂ <sub>5</sub> + ♀ <sub>5</sub>		41,7±0,6	
			42,2±0,8	

**Примечание.** \* – уровень отличий от контроля P < 0,01; \*\* – уровень отличий от более теплоустойчивого родителя P < 0,01.

**Таблица 2. Количество потомков на стадии куколки на одну семью**

Варианты	Поколение					
	F <sub>1</sub>		F <sub>2</sub>		F <sub>3</sub>	
	Общая плодовитость	% выхода имаго	Общая плодовитость	% выхода имаго	Общая плодовитость	% выхода имаго
з х з	132,8±8,0*	87,1±0,7	139,4±8,5*	88,6±0,24	195,8±7,7	88,1±0,74
кр х кр	187,7±9,1	89,0±0,15	175,0±6,9	87,4±0,69	185,9±10,0	88,9±0,90
кр х з	200,3±8,4	96,4±0,11**	186,0±7,3	91,7±0,81	192,1±9,1	90,1±0,84
з х кр	150,8±5,7	89,2±0,54	170,1±9,8	88,9±0,95	189,9±8,9	84,6±1,15
Контроль	Общая плодовитость		192,8±8,8			
	% выхода имаго		87,5±1,1			

**Примечание.** \* – уровень отличий от контроля P < 0,01; \*\* – уровень отличий от лучшей родительской особи P < 0,01.

Показано достоверное угнетающее действие зелёного света на общую плодовитость в F<sub>1</sub>, что передается и F<sub>2</sub> в комбинации з×з. Облучение красным светом не вызывало изменения плодовитости имаго в F<sub>1</sub> и последующих поколениях. Гибриды кр×з и з×кр не проявили эффекта гетерозиса по признаку общей плодовитости.

По показателю процента выхода имаго отмечен эффект гетерозиса в комбинации кр×з в F<sub>1</sub>.

В F<sub>2</sub> и в F<sub>3</sub> достоверные отличия по признакам общей плодовитости и процента выхода имаго не обнаружены.

**Выводы.** Применение разных участков спектра видимого света с целью дифференцировки гамет *Drosophila melanogaster* позволило обнаружить изменения некоторых показателей количественной наследственности в трёх последующих поколениях.

Заметная стимуляция показателей ТУ и процента выхода имаго отмечена в варианте кр×з в F<sub>1</sub>. В последующих поколениях этот эффект исчезает.

Полученные данные позволяют рассматривать обнаруженный эффект как модель «физиологического гетерозиса».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б. Л. О так называемом физиологическом гетерозисе // Гетерозис: теория и практика. – Л.: Колос, 1968. – С. 215–238.  
 Васильева Л. А., Ратнер В. А., Забанов С. А. Экспрессия количественного признака *radius incompletus*, температурные эффекты и локализация мобильных элементов у дрозофилы // Генетика. – 1987. – Т. XXIII, № 1. – С. 71–80.  
 Гилязетдинов Ш. Я., Вахитов В. А., Яхин И. А. Повторяемость цистронов р-РНК у гетерозисных гибридов растений // Цитология и генетика. – 1976. – Т. 10, № 4. – С. 312–316.  
 Лысков В. Н., Бляндур О. В., Беженарь Я. В. Степень проявления гетерозиса у мутантов кукурузы // Материалы науч.-практ. конф. по применению изотопов. – Кишинёв, 1970. – С. 118–119.  
 Светлов П. Г., Корсакова Г. Ф. Наследование изменения экспрессивности мутации *eyeless* *Drosophila melanogaster*, возникающих при влиянии температурных воздействий в критические периоды онтогенеза // Онтогенез. – 1971. – Т. 2, № 4. – С. 347–355.  
 Чепель Л. М., Шахбазов В. Г., Медведева С. Д. Об изменениях проявлений инбредной депрессии у дрозофилы и шелкопряда под влиянием постоянного магнитного поля // Генетика и селекция на Украине. – К.: Наукова думка, 1971. – Ч. 2. – С. 56–57.  
 Шахбазов В. Г. Гетерозис и теплоустойчивость // Докл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 71, № 6. – С. 120–127.  
 Шварцман П. Я., Илясов Ю. И., Савина В. А. Изучение частоты доминантных летальных мутаций, индуцированных рентгеновскими лучами и этиленмином на различных стадиях спермато- и оогенеза у дрозофилы // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. – 1971. – Вып. 2. – С. 128–139.

UDC 595.773.4:577.222.78:591.5

**V. V. NAVROTSKAYA, A. V. SALOV, V. A. KOROBOV, V. G. SHAKHBAZOV**

**A MODEL OF INDUCED HETEROSIS IN *DROSOPHILA  
MELANOGASTER* MG. (DIPTERA: DROSOPHILIDAE)  
BY ENVIRONMENTAL INFLUENCES**

*Kharkov National University*

SUMMARY

The article reviews possibilities of induction of heterosis in *Drosophila melanogaster* through differentiation of parent gametes by exposure to light. Light of different parts of visible spectrum has been shown to produce an effect on certain quantitative traits persisting in as long as third generation offspring. A considerable increase in heat resistance and successful eclosion percentage in F<sub>1</sub> was observed in the cross of 'kr'×'z'; this effect disappears in subsequent generations. The results are used to validate a model of physiological heterosis in *Drosophila melanogaster*.

2 tabs, 8 refs.