

В. А. СТРУННИКОВ

**ПОЛУЧЕНИЕ ГИБРИДОВ ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА,
ОБНАРУЖИВАЮЩИХ РАСЩЕПЛЕНИЕ НА БЕЛЫЕ ЯЙЦА
ЖЕНСКОГО ПОЛА И ТЕМНЫЕ — МУЖСКОГО ПОЛА**

(Представлено академиком Б. Л. Астауровым 17 III 1971)

Посредством транслокации фрагмента X аутосомы с доминантным геном нормальной окраски яиц $+^{w_2}$ на определяющую женский пол W-хромосому было создано несколько меченных по полу пород (¹⁻³). В кладках этих пород и их гибридов обнаруживается расщепление на яйца темного цвета женского пола и белого — мужского пола. Самки имеют нормальную жизнеспособность, в то время как яйца мужского пола, меченные рецессивными признаком отсутствия пигмента (белого цвета) и вылупившиеся из них гусеницы отличаются в плохих экологических условиях пониженной жизнеспособностью по сравнению с нормальными. По этой причине гибриды подобных меченных по полу пород не могли быть использованы для разведения на промышленных выкормках только одного более продуктивного мужского пола, хотя отделение его от самок на стадии яйца и производится очень точно фотоэлектрическими автоматами.

Позже нами были выведены генетически несколько иные породы, которые производят гибридную грену, состоящую из темных самок и светло-коричневых самцов (⁴). Грена обоего пола и выпедшие из нее гусеницы имеют нормальную жизнеспособность, но зато деление яиц по полу с помощью автоматов стало менее точным из-за того, что яйца мужского пола стали менее контрастно отличаться по цвету от яиц женского пола.

Целью описываемых в данной статье опытов являлось получение меченных по полу пород, дающих при скрещивании между собой гибридную грену, расщепляющуюся на белые яйца женского пола и темные — мужского пола. Это позволило бы сочетать в гибриде высокую точность деления грены по цвету, и, значит, по полу с нормальной жизнеспособностью самцов, предназначенных для однополой промышленной выкормки.

Поставленная задача была решена с помощью разработанных нами способов изменения обычного наследования признаков, контролируемых генами аутосом, в любом из трех известных в природе типов сцепленного с полом наследования (⁵). Входящее в это число, так называемое наследование крест-накрест хотя и позволяет получать грену, обнаруживающую расщепление на самцов темного цвета и самок белого цвета, однако маркировка по полу при таком наследовании проявляется через одно поколение. Между тем для практического шелководства необходимо делить по полу как грену исходных для гибридизации пород на протяжении всех поколений их размножения, так и грену гибридов F₁ этих пород. Чтобы достичь этого, потребовалось сочетать наследование признаков окраски яиц по типу, который встречается у животных в случае локализации генов только в Y- или W-хромосомах, с наследованием крест-накрест. Для этого необходимо было объединить в двух исходных породах в общей сложности шесть хромосомных и генных мутаций, индуцированных по заранее намеченному плану.

Материалом для выведения первой исходной для гибридизации породы (условно обозначим ее А) была взята меченная по полу порода генотипа

♀ $Z/W^{+w_2+w_3}$, $+w_2w_3/+w_2w_3$ (темные яйца), ♂ Z/Z , $+w_2w_3/+w_2w_3$ (белые яйца). В этой породе доминантный ген $+w_2$, локализованный в транслоцированной X аутосоме, согласно упомянутому выше способу изменения обычного наследования в сцепленное с полом наследование, был переведен действием γ -лучей в рецессивный ген w_2 . Затем из кариотипа самок была удалена одна из двух свободных аутосом X пары. Оставшаяся в единственном числе свободная X аутосома теперь стала конъюгировать с транслоцированными ее гомологом и расходиться в мейозе по дочерним гаплоидным ядрам в подавляющем большинстве случаев вместе с Z-хромосомой. Гены $+w_2$ и $+w_3$, локализованные в X аутосоме на расстоянии 3,5 морганиды, комплементарно взаимодействуют. Благодаря этому синтез пигмента в клетках серозной оболочки яиц возможен только при сочетании в генотипе, хотя бы в одной дозе, генов $+w_2$ и $+w_3$. Гомозиготное состояние по рецессивному аллелю любой из этих пар блокирует образование пигмента. Так как у выведенной породы А в транслоцированной X аутосоме доминантный ген $+w_2$ сохранен, то яйца женского пола генотипа $Z/W^{+w_2+w_3}$, $+w_2w_3/—$ окрашены в темный цвет, потому что они имеют по доминантному гену от каждой аллельной пары, а яйца мужского пола Z/Z , $+w_2w_3/+w_2w_3$ не пигментированы, так как они гомозиготны по гену w_2 (рис. 1).

В качестве второй исходной породы для гибридизации, предназначенной в качестве отцовской, была взята меченная по полу порода (рис. 1, порода Б) генотипа: ♂ $Z/W^{+w_2+w_3}$, w_2+w_3/w_2+w_3 (темная гена), ♂ Z/Z , w_2+w_3/w_2+w_3 (белая гена).

Таким образом, обе исходные породы А и Б при размножении в себе производят яйца женского пола темной окраски и яйца мужского пола — белой окраски.

Важным является то, что гибрид F_1 от скрещивания этих пород обнаруживает расщепление, теперь уже наоборот, на белые яйца женского пола и темные яйца мужского пола. Изменение метки пола произошло в результате объединения в генотипе гибридных самок двух рецессивных генов w_2 , один из которых поступил от матери вместе с транслоцированной X аутосомой, а второй унаследован от отца вместе со свободной X аутосомой. Напротив, в генотип яиц мужского пола поступили доминантные гены $+w_2$ от матери и $+w_3$ от отца, благодаря чему образование пигмента в них протекает нормально. Пигментированные яйца мужского пола имеют нормальную жизнеспособность и точно отделяются автоматами от белых яиц женского пола. Кроме того, удаление из кариотипа породы А лишней, третьей, аутосомы X пары привело к восстановлению нормального веса племенных коконов-самок, который у трисомиков первых меченных по полу пород на 10% ниже нормы.

Наряду с этими бесспорными преимуществами новая порода А имеет недостаток, состоящий в том, что примерно в 1,5% яиц свободная X аутосома не расходуется в мейозе и остается в пронуклеусе вместе с транслоцированным ее гомологом. Такие яйца после оплодотворения получают от отца еще одну свободную X аутосому и развиваются снова в самок-трисомиков. Так как у этих самок в транслоцированной аутосоме больше нет доминантного гена $+w_2$, то они при скрещивании с самцами w_2/w_2 породы Б дают кладки, обнаруживающие независимое от пола расщепление на темные и белые яйца в соотношении 1:1 вместо регулярного расщепления при этом типе скрещивания на белые яйца женского пола и темные — мужского пола. Так как число самок-трисомиков в породе А увеличивается из поколения в поколение, то соответственно этому возрастает количество нежелательных темных яиц женского пола в темной грене мужского пола гибрида А × Б, что, естественно, снижает ее качество.

Выборка самок-трисомиков в процессе размножения породы А хотя и возможна в принципе, однако она очень сложна. Технически простое удаление их стало возможно лишь после следующих генетических прие-

мов (рис. 2). Действием γ -лучей доминантный ген $+w_3$ в транслоцированной аутосоме породы А был переведен в рецессивную форму w_3 . Дополнительно к породе А были выведены две меченные по полу линии, совершенно идентичные ей по хозяйственным признакам, но отличающиеся от нее меткой пола. В первой линии яйца женского пола маркированы темным цветом благодаря наличию генов $+w_2$ и $+w_3$ в транслоцированной X аутосоме, а яйца мужского пола не пигментированы вследствие гомозиготности

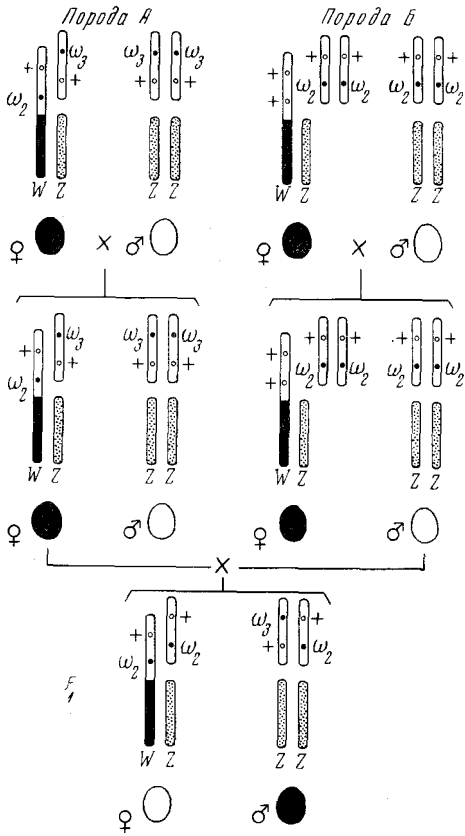


Рис. 1

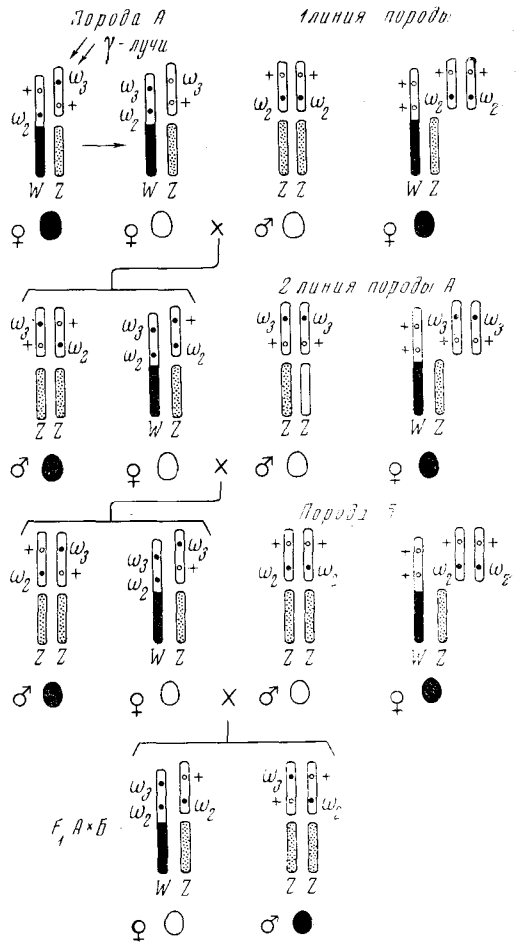


Рис. 2

Рис. 1. Получение расщепления у двух исходных пород тутового шелкопряда на темные яйца женского пола и белые яйца мужского пола и расщепления в F_1 этих пород на белые яйца женского пола и темные — мужского пола

Рис. 2. Получение расщепления у исходных пород тутового шелкопряда и их гибридов F_1 на белые яйца женского пола и темные — мужского пола

сти по гену w_2 . Самки второй линии также маркированы темным цветом с помощью транслоцированных генов $+w_2$ и $+w_3$, но отсутствие пигмента в яйцах мужского пола обусловлено гомозиготностью по гену w_3 .

В обеих линиях самки имеют две свободных X аутосомы. При скрещивании самок породы А с самцами первой линии генотипа $Z/Z, w_2 + w_3 / w_2 + w_3$, а затем полученных дочерей с самцами второй линии генотипа $Z/Z, +w_2 w_3 / +w_2 w_3$ в обоих поколениях яйца женского пола оказываются белыми, а мужского — темными. Это объясняется тем, что присутствие в транслокации двух рецессивных генов w_2 и w_3 обеспечивает гомозигот-

ность самок по гену w_2 при скрещивании с самцами первой линии и гомозиготность по гену w_3 при скрещивании в следующей генерации с самцами второй линии. В генотипе же самцов при такой последовательности скрещивания всегда объединяются два доминантных гена $+^{w_2}$ и $+^{w_3}$ и, следовательно, в таких яйцах пигмент образуется. Размножая породу А путем поочередного скрещивания с самцами двух линий, нужно тщательно следить за тем, чтобы каждый раз для воспроизводства брались самки, развившиеся из белой грены, так как только особи этого фенотипа заведомо несут одну свободную аутосому X пары, составляющей пару с транслоцированным ее гомологом. Если же в небольшой части яиц в порядке исключения в пронуклеусе вместе с W-хромосомой останется свободная X аутосома с доминантным геном или $+^{w_2}$ или $+^{w_3}$, то принятый порядок скрещивания самок породы А с самцами двух линий всегда обеспечивает сочетание в генотипах самок-трисомиков по X аутосоме двух доминантных генов $+^{w_2}$ и $+^{w_3}$, что обеспечивает образование пигмента в таких яйцах. А так как темная гrena мужского пола, получаемая от скрещивания самок породы А с самцами первой и второй линии, не используется для воспроизводства породы А, то вместе с ней будут автоматически выбраковываться и не регулярные темные яйца женского пола, несущие три аутосомы X пары.

Расщепление в кладках породы А на белые яйца женского пола и темные — мужского пола можно сохранить и в F_1 гибридах $A \times B$. Для этого нужно так спланировать скрещивания двух линий с породой А, чтобы ее племенные самки, предназначенные для промышленной гибридизации, несли в свободной X аутосоме гены w_3 , $+^{w_2}$, и тогда при скрещивании их с самцами породы В генотипа $w_2 +^{w_3} / w_2 +^{w_3}$ снова получится гrena, состоящая из белых яиц женского пола и темных — мужского пола. Фотоэлектрические автоматы отделяют для промышленных выкормок темную грену с соотношением полов 98,5 ♂ : 1,5 ♀.

Предложенный в этом сообщении способ получения меченых по полу гибридов успешно испытан производственными организациями.

Институт биологии развития
Академии наук СССР
Москва

Поступило
12 III 1971

Среднеазиатский научно-исследовательский
института шелководства
Ташкент

Ташкентский государственный университет
им. В. И. Ленина

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Y. Tazima, Rep. Silk. Sci. Res. Inst. Tokyo, 5 (1955). ² В. А. Струнников, Л. М. Гуламова, Вестн. с.-х. наук, № 8 (1957). ³ В. А. Струнников, Л. М. Гуламова, Генетика, 5, 6 (1969). ⁴ В. А. Струнников, Л. М. Гуламова, Шелк, № 4 (1964). ⁵ В. А. Струнников, ДАН, 200, № 5 (1971).