

В. А. СТРУННИКОВ

**ПОЛУЧЕНИЕ У ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА СЦЕПЛЕННОГО
С ПОЛОМ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ,
КОНТРОЛИРУЕМЫХ ГЕНАМИ АУТОСОМ**

(Представлено академиком Б. Л. Астауровым 29 XII 1970)

Непарность половых гетерохромосом и различная локализация в них генов определяют три типа сцепленного с полом наследования в широком смысле этого термина. При локализации генов только в непарной Y-хромосоме контролируемые ими признаки наследуются исключительно по линии гетерогаметного пола, а при локализации в непарных X-хромосомах наследование протекает по типу крест-накрест, т. е. от матери к сыну, от отца к дочери. Если гены локализованы в гомологичных сегментах Y- и X-хромосом, то сцепление бывает неполным из-за кроссинговера и меняется в зависимости от доминантности генов.

У тутового шелкопряда с женской гетерогаметией ($\varphi = ZW$, $\sigma = ZZ$) в принципе могут встречаться все три типа сцепленного с полом наследования. Однако у него, как и у подавляющего большинства других видов, пока обнаружен только один тип наследования — крест-накрест. Явление сцепленного с полом наследования, помимо большого методического значения в генетических исследованиях, может быть использовано в практическом шелководстве для раннего распознавания пола, как это делается, например, у кур по сцепленной с полом окраске цыплят (¹). К сожалению, признаки, контролируемые генами Z-хромосом, у шелкопряда оказались неудобными для этой цели. Это пробел был частично восполнен благодаря искусственному изменению обычного наследования в сцепленное с полом наследование посредством транслокации аутосом с более удобными доминантными генами на определяющую женский пол W-хромосому (²⁻⁴). В кариотипе всех выведенных таким способом меченых по полу пород имеется одновременно три гомологичных аутосомы: две свободных нормальных и одна транслоцированная или целиком, или в большей своей части на W-хромосому. Последняя передается из поколения в поколение сцепленно с W-хромосомой, в то время как первые две ведут себя в мейозе как обычная пара гомологов, распределяясь по гаплоидным ядрам гамет независимо от половых хромосом.

Целью описываемых в настоящем сообщении исследований явилась разработка способов изменения обычного менделевского наследия признаков, контролируемых аутосомными генами, в любом из трех перечисленных выше типов сцепленного с полом наследования. По замыслу такое изменение должно произойти в результате транслокации всей или большей части одной из аутосом на W-хромосому при том непременно условии, что свободный гомолог транслоцированной аутосомы будет представлен у самки в единственном числе, а не парой, как в упомянутых выше меченых по полу породах. В этом случае транслоцированная часть аутосомы и нетранслоцированная аутосома станут конъюгировать в редукционном делении как гомологи, и тогда в гаплоидном ядре с W-хромосомой останется сцепленная с ней аутосома, а с Z-хромосомой отойдет в другое ядро свободная аутосома. Таким образом, свободная аутосома, точно так же, как и Z-хромосома, будет передаваться от отца к дочери и от дочери к внуку.

Такое поведение аутосом и отсутствие кроссинговера у самок позволит получать любой тип сцепленного с полом наследования путем искусственного изменения локализации соответствующих генов в этих аутосомах.

В качестве исходного материала была взята выведенная нами (*) меченная по полу порода тутового шелкопряда с транслокацией на W-хромосому X аутосомы с доминантным геном $+w_2$, определяющим темную окраску яиц и органов зрения. Свободные аутосомы X пары самцов и самок несли только рецессивные гены w_2 , поэтому все яйца женского пола имели темную окраску, а мужского — белую. Трисомия по X аутосоме была доказана нами генетическими исследованиями. Она возникла в результате того, что небольшой фрагмент X аутосомы, видимо, остался не транслоцированным по причине диффузной центромеры и не элиминировался, а затем в ходе поглотительных скрещиваний замещался нормальной по величине X аутосомой.

Для устранения одной из свободных аутосом X пары из кариотипа самки мы не применяли специальных воздействий. Ожидалось, что среди большого количества подопытных яиц в некоторых из них спонтанно не разойдутся две свободные аутосомы и останутся вместе с Z-хромосомой в направительном тельце. Тогда в пронуклеусе такого яйца окажется только транслоцированный на W-хромосому фрагмент X аутосомы. Во время оплодотворения с отцовской стороны в яйцо поступит нормальная X аутосома. Развившаяся из этого яйца самка окажется нужного нам кариотипа.

Способ обнаружения таких самок и их генетический анализ демонстрируются на рис. 1. Прежде всего у одной из самок меченной по полу линии (а) был изменен действием γ -лучей транслоцированный на W-хромосому доминантный ген $+w_2$ в рецессивный аллель w_2 (б). На основе этого мутанта с помощью поглотительных скрещиваний была создана линия, особи которой во всех свободных аутосомах X пары несли доминантные гены $+w_2$ (в). При скрещивании таких самок с самцами, гомозиготными по гену w_2 (з), в случае нормального расхождения аутосом X пары, возникает потомство, в котором яйца обоих полов нормально пигментированы (д). Если же обе свободные аутосомы X пары после редукционного деления останутся в направительном тельце вместе с Z-хромосомой, а в пронуклеус попадет только транслоцированный фрагмент X аутосомы на W-хромосому, то такое яйцо будет белым, так как в его генотипе не окажется доминантного гена $+w_2$ (е).

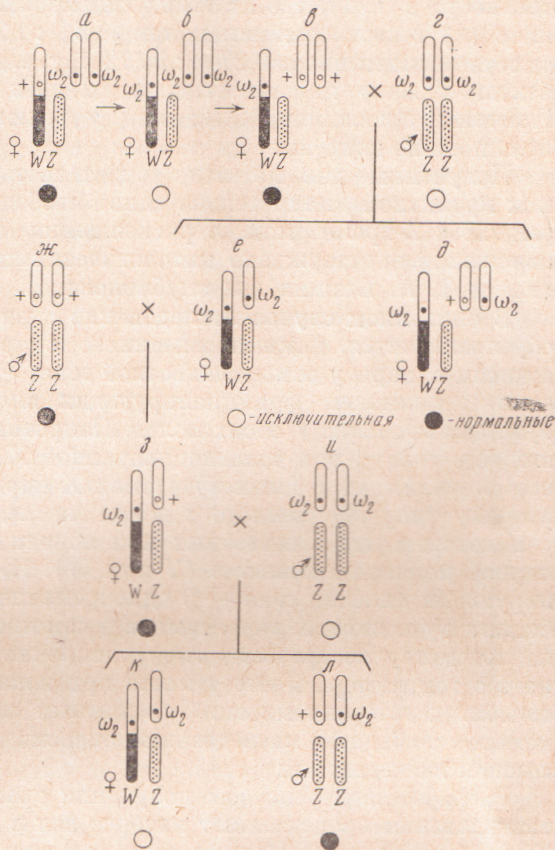


Рис. 1. Схема выведения и генетического анализа линий тутового шелкопряда с одной транслоцированной на W-хромосому и другой свободной аутосомами X пары

Выполняя эксперимент по этому плану, мы получили исключительную белоглазую самку, вышедшую из непигментированного яйца. Ее скрестили с самцом $+^{w_2}/+^{w_2}$ (ж), а самок F_1 (з) — с самцами w_2/w_2 (и). Если бы самки F_1 имели две свободные аутосомы X пары, то их кладки делились бы поровну на темные и белые яйца обоего пола, так как одна из свободных аутосом обязательно содержала бы ген $+^{w_2}$, а другая — ген w_2 . В действительности в потомстве от таких скрещиваний было получено 10 651 белое яйцо (к) с соотношением полов 98,8 ♀ : 1,2 ♂ и 11 902 темных яйца (л) с соотношением полов 0,27 ♀ : 99,72 ♂, т. е. дочери в основном унаследовали белую окраску яиц от отца, а сыновья — темную окраску от матери. Причины появления белых яиц мужского пола и темных — женского пола пока не изучены.

Полученные данные четко свидетельствуют о наличии в кариотипе самок мутантной линии только одной свободной аутосомы X пары и о связанном с Z-хромосомой ее расхождении в редукционном делении. Это положение подтверждено цитологическими исследованиями В. Н. Верейской и Т. А. Винник (не опубликовано).

В описанном случае наследование окраски яиц по типу крест-накрест обусловливается, помимо связанного с гетерохромосомами расхождения аутосом X пары у самок, нехваткой гена $+^{w_2}$ в транслоцированной X аутосоме и наличием функционирующих аллелей этого гена в свободных аутосомах X пары у обоих полов. Напротив, в линии такого же кариотипа наличие гена $+^{w_2}$ в транслоцированной X аутосоме и функционирующих его аллелей в свободных аутосомах X пары у обоих полов приводит ко второму типу сцепленного с полом наследования, который проявляется у некоторых видов животных при локализации генов только в одной непарной половой хромосоме (Y или W). И, наконец, сохранение функционирующих аллелей гена $+^{w_2}$ одновременно в транслоцированной и в свободных аутосомах X пары самцов и самок обуславливает передачу признака потомству по третьему типу сцепленного с полом наследования, сходного с тем, который имеет место при локализации генов в гомологичных сегментах гетерохромосом. Описанными способами мы экспериментально изменили обычное наследование окраски яиц в три типа сцепленного с полом наследования.

Разработанные способы получения трех типов сцепленного с полом наследования представляют интерес как в теоретическом, так и в практическом отношениях. Прежде всего эти способы позволяют создавать новые линии тутового шелкопряда со сцепленным с полом наследованием любых ранее не сцепленных с полом признаков, контролируемых генами, локализованными в аутосомах. Важно то, что в этих линиях самцы маркированы не рецессивными, а доминантными признаками, совершенно не снижающими их жизнеспособности, чего нельзя было достигнуть в ранее выведенных меченных по полу породах (²⁻⁴). Эти возможности мы уже использовали, создав ряд новых меченных по полу пород тутового шелкопряда, описание которых является темой другого сообщения.

Кроме того, разработанные способы изменения характера наследования признаков позволили поставить важную для сельского хозяйства проблему наследственной дифференциации полов по хозяйственным признакам и найти подходы к ее решению. Как известно, требования к самцам и самкам домашних животных не всегда одинаковы. Экономически было бы выгодно, например, у крупного рогатого скота молочного направления повысить мясную продуктивность самцов, не затрагивая при этом генотип самок, обуславливающий высокую молочную продуктивность. И у тутового шелкопряда теперь, когда в принципе уже решена проблема разведения на промышленных выкормках гусениц одного мужского пола, становится совершенно очевидным необходимость ведения селекции самцов и самок в разных направлениях. Первые должны обладать высокой шелковой продуктивностью, в то время как для вторых это не обязательно, потому

что они больше не будут разводиться на промышленных выкормках. Но взамен этого они должны быть, в целях получения большего количества грены, более жизнеспособными и плодовитыми. Это необходимо еще потому, что у исходных для гибридизации пород показатели этих признаков часто бывают снижены из-за интенсивного отбора по шелконосности и родственного разведения. Устранение этих отрицательных последствий, в большей мере проявляющихся у менее устойчивых самок, не ограничивало бы применение в селекции тесного инбридинга и интенсивного отбора.

Суть изменения наследственности только у одного женского пола при полном сохранении генотипа самцов заключается в следующем. В линиях с измененным типом наследования транслоцированная на W-хромосому аутосома больше не рекомбинирует в процессе кроссинговера и не участвует в перераспределении материала материнских и отцовских хромосом во время мейоза, она, как и половая W-хромосома, закрепляется «навечно» в кариотипе самки. Напротив, поведение свободных аутосом остается таким же, каким оно было всегда — они претерпевают кроссинговер и рекомбинацию во время гаметогенеза. Это позволяет у высокожизнеспособной, но не шелконосной породы (например поливольтинной) закрепить на W-хромосоме какую-либо из аутосом, затем оставить в кариотипе самки только ее свободный гомолог и после этого, посредством поглотительных скрещиваний, заместить все без исключения свободные хромосомы самцов и самок на хромосомы высокошелконосной породы. Тогда величина разницы между самками и самцами по контролируемым признакам будет говорить о роли в развитии этих признаков единственной в кариотипе самки транслоцированной аутосомы нешелконосной породы. Таким способом можно поочередно изучить генетическое значение всех аутосом тутового шелкопряда, как это было сделано пока только у полиплоидных форм некоторых культурных растений (⁵).

Для создания промышленной породы с сепаратно измененной наследственностью самок следует взять в качестве основы линию именно с той транслоцированной аутосомой, которая в соответствии с результатами геномного анализа явилась наиболее ответственной за плодовитость и жизнеспособность самок. Число транслоцированных на одну W-хромосому аутосом других пар, также ответственных за плодовитость и жизнеспособность, вероятно, может быть больше двух. Однако предельное число транслокаций на W-хромосоме не установлено. Во всяком случае одновременная транслокация двух аутосом в наших опытах успешно выполнена.

Итак, в итоге описанных изменений кариотипа можно создать особую породу тутового шелкопряда с частично закрепленным у самок гетерозиготным генотипом, наиболее выгодным для проявления таких признаков гренажного назначения, как плодовитость и жизнеспособность. Селекция на шелковую продуктивность в этой породе должна вестись только по самцам без опасения, что гипертрофия хозяйственных признаков отрицательно отразится на плодовитости и жизнеспособности. По этому плану мы уже создали две линии, в одной из которых на W-хромосоме закреплены X-аутосома чужой породы, а в другой — Z-хромосома.

Институт биологии
Академии наук СССР
Москва

Поступило
21 XII 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ R. C. Punnett, M. S. Pease, J. Genetics, 22 (1930). ² Y. Tazima, Rep. Silk. Sci. Res. Inst. Tokyo, 5 (1955). ³ H. Hasimoto, J. Sericult. Sci. Japan, 16, 3 (1946). ⁴ В. А. Струнников, Л. М. Гуламова, Генетика, 5, 6 (1969). ⁵ E. R. Sears, Am. Naturalist, 87 (1953).