

Б. Ф. КОЖЕВНИКОВ

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПРЕДПОЧТИТЕЛЬНОГО
РАСХОЖДЕНИЯ НЕГОМОЛОГИЧНЫХ И ГОМОЛОГИЧНЫХ
ХРОМОСОМ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ПРИРОДЕ СИЛ,
ВЫЗЫВАЮЩИХ РАСХОЖДЕНИЕ ХРОМОСОМ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 22 IV 1947)

В работе (1) автором исследовалось предпочтительное расхождение двух негомولوجичных хромосом у *Drosophila melanogaster*. Одна из этих хромосом, дупликация № 34 K, представляла IV хромосому, лишенную активной области, но несущую несколько дисков из дистального конца X-хромосомы, включая нормальный аллеломорф гена у-Н.в. Другая хромосома представляла X-хромосому, усеченную в локусе Bar и несущую этот ген (проксимальный конец транслокации Bar Stone). Как известно, в этой хромосоме тщательное цитологическое исследование не обнаружило какого либо материала из IV хромосомы, и если он даже и есть, то речь может идти только об одном или нескольких незначительных дисках из дистального конца IV хромосомы. Таким образом, эти хромосомы совершенно негомولوجичны друг другу. Опытные самки содержали обе исследуемые хромосомы сверх нормально о диплоидного набора. Автор доказал, что при этих условиях исследуемые хромосомы расходятся к разным полюсам значительно чаще, чем этого можно было ожидать при случайном комбинировании.

Используя эти факты, а также другие, взятые из литературы, автор высказал предположение, что электрические заряды играют роль в расхождении хромосом. Механизм возникновения зарядов, согласно этой гипотезе, основан на свойствах белков как амфотерных электролитов и индукции, участки хромосом, прилегающие к кинетическому телу, располагаются в виде кольца или цепи во время профазы мейозиса, подобно хромосомам у *Oenothera* (стадия деления клетки при этом, конечно, другая). При таком расположении хромосом электрические заряды должны чередоваться. Одноименно заряженные хромосомы отходят к одному полюсу. Однако в предыдущей работе автором не было доказано, что такая цепь или кольцо действительно существует. Это выполнено в настоящей работе. Кариотип самок *Drosophila melanogaster*, изучаемых в данной работе, был такой же, как и в предыдущей; они содержали обе дупликации № 34 K и Bar Stone сверх нормального диплоидного набора. Отличие состояло в том, что одна из нормальных IV хромосом содержала гены eu ci, а другая IV хромосома содержала ген gvl. Автором было доказано, что в этом генотипе дупликация № 34 K в два раза чаще отходит вместе с IV хромосомой, несущей гены eu ci, чем с хромосомой, несущей ген gvl. Аналогичные данные имеются у Стер-

теванта (2). Автор считает, что хромосома № 34 К конъюгирует с хромосомой *gvl*, а та в свою очередь — с хромосомой *eu ci*. Таким образом, эти три хромосомы образуют цепь, которая включается в общую цепь или кольцо хромосом. Половые хромосомы также образуют цепь (причем хромосома *Bar Stone* оказывается крайней), и они также включаются в общую цепь хромосом.

В этом генотипе можно изучать закономерности расхождения не двух хромосом, как в предыдущей работе, а шести хромосом, и если хромосомы во время конъюгации действительно образуют цепь, то мы можем соблюдать предпочтительное расхождение у всех шести исследуемых хромосом (см. схему рис. 1). Как видно из рис. 1, хромосома *gvl* должна преимущественно попадать в одну гамету с *Bar*

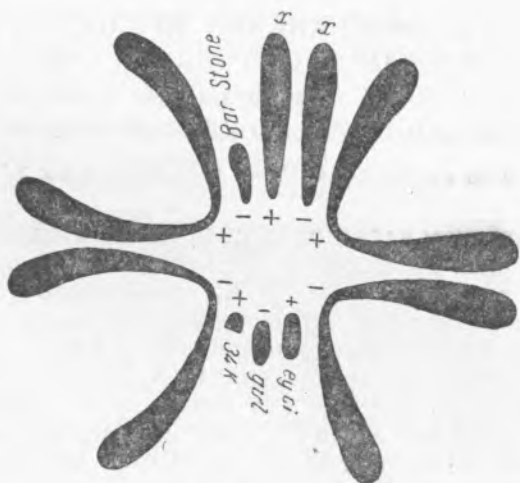


Рис. 1

Stone, а хромосома *eu ci* должна преимущественно отходить вместе к одному полюсу с хромосомой № 34 К. Хромосома *Bar Stone* и хромосома № 34 К должны чаще попадать в разные клетки. Наличие подобной закономерности доказывает существование цепи или кольца, состоящего как из гомологичных, так и негомологичных хромосом. Опыт ставили следующим образом: опытные самки имели генотип *uw/uw Bar Stone gvl/eu ci* дупликация № 34 К. Они скрещивались с самцами *yellow ci/ci*. При таком скрещивании все классы потомства могут быть легко различимы. В контроле самки имели генотип *uw/uw Bar Stone gvl/eu ci*, но не содержали хромосомы № 34 К; они скрещивались с самцами *yellow ci/ci* № 34 К. При такой организации скрещиваний классы потомства в опыте и контроле одни и те же. Если бы не было предпочтительного расхождения хромосом, то и числовые отношения между классами были бы одинаковы как в опыте, так и в контроле. Наличие контроля позволяет сделать поправку на жизнеспособность и сделать результаты опыта еще более достоверными. Учитывались только самки, так как у самцов отношения классов сильно искажены вследствие различной жизнеспособности.

Результаты опыта проведены в табл. 1, из которой выборочные данные суммированы в табл. 2. Как мы видим, результаты опыта подтверждают идеи автора. Наиболее многочисленны классы — серые *ci* и желтые *gvl Bar* (к мухам желтым *gvl* подмешиваются нерасхожденцы по IV хромосоме; такие нерасхожденцы в незначительном проценте подмешаны также к желтым *gvl Bar*). На основании специальных опытов установлен процент нерасхожденцев и внесены специальные

поправки. Наиболее многочисленные классы появляются, когда все шесть изучаемых хромосом образуют цепь и осуществляется предпочтительное расхождение согласно гипотезе автора. Те классы, где предпочтительность в той или иной степени нарушена, тем меньше, чем больше она нарушена.

Т а б л и ц а 1

О п ы т; n = 6392							
♀ у w/u w дупликация Bar Stone ey ci/gv1 дупликация № 34 K × ♂ yellow ci/ci							
♀ сер. ci Bar	♀ сер. ci	♀ желт. ci Bar	♀ желт. ci	♀ сер. gv1 Bar	♀ сер. gv1	♀ желт. gv1 Bar	желт. gv1
728	1079	591	329	306	686	1158	1389
Поправка на нерасхождение					—	—41	—438
					—	1117	951
Число мух после внесения поправки на жизнеспособность							
1037	1444	682	363	412	799	1269	951
К о н т р о л ь							
♀ у w/u w дупликация Bar Stone ey ci/gv1 × ♂ yellow ci/ci дупликация № 34 K							
883	940	1089	1141	935	1081	1107	1258
Жизнеспособность (классы мух выражены в % к желтым gv1, которые приняты за 100)							
70,2	74,7	86,6	90,7	74,3	85,9	88	100

Результаты получены на большом материале и, как показывает биометрическая обработка, статистически вполне достоверны.

Следует учесть, что микросомы, подобно мелким электромагнитам, стремятся к центру и часто вырываются из цепи (см. опыты Кувада⁽³⁾ с электромагнитами на плавающих пробках в условиях электрического поля). Это делает данную структуру менее удобной для опыта. У триплоидных самок чередующееся расхождение хромосом осуществляется, повидимому, в 6—7 раз чаще, чем какое-либо другое⁽¹⁾.

Таким образом, предположение автора о том, что районы хромосом, несущие кинетическое тельце, образуют цепь или кольцо на стадии профазы, доказано. Этот факт делает гипотезу, предполагающую действие электрических зарядов, более убедительной, так как если предположить, что негомологичные хромосомы расходятся в разные клетки, потому что гетерохроматиновые районы всех хромосом гомологичны друг другу, то объяснить этим образование цепи или кольца невозможно. В этом случае все гетерохроматиновые районы должны были бы образовать единый поливалент или разлиться на ряд поливалентов, и чередующееся расхождение, характерное для цепи или кольца, не могло бы осуществиться. Хромосомные аберрации, могущие быть причиной образования кольца, отсутствуют в данной структуре. Автор думает, что образование такой цепи или кольца —

Таблица 2

Классы с предпочтительным расхождением по
всем хромосомам

Сер. ci	Желт. gvl Bar	В с е г о
1444	1269	$2713 = 38,9 \pm 0,56\%$

Классы с предпочтительным расхождением только
по негомолгичным хромосомам

Желт. ci Bar	Сер. gvl	В с е г о
682	799	$1481 = 21,3 \pm 0,49\%$

Классы с предпочтительным расхождением только
по IV хромосомам

Сер. ci Bar	Жел. gvl	В с е г о
1037	951	$1988 = 28,5 \pm 0,54\%$

явление широко распространенное, лежащее в основе расхождения хромосом.

К классам мух желтых gvl Bar и желтых gvl подмешаны мухи, происшедшие в результате нерасхождения IV хромосом, имеющие тот же генотип. Был поставлен специальный опыт, в котором самки у/у дупликация Bar Stone ey/ci дупликация № 34 K были скрещены с самцами у w/Г ey ci/ey ci; $n=3430$. Мух желтых Bar возникло 22, т. е. 0,64%, желтых 235, т. е. 6,85%. (Мухи желтые Bar и желтые возникли в результате нерасхождения четвертых хромосом, и, как мы видим, большинство нерасхожденцев не имеет дупликации Bar Stone. На основании этих данных и внесена поправка.)

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Поступило
22 IV 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Б. Ф. Кожевников, ДАН, 25, № 2 (1939). ² A. H. Sturtevant, Genetics, 21 No. 4 (1936). ³ Y. Kuwada, Mem. Coll. Sci. Kyoto, 4, 199 (1939).