

**А. А. ПРОКОФЬЕВА-БЕЛЬГОВСКАЯ**  
**ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ МОЗАИЧНОСТИ И ВОЗНИКНОВЕ-**  
**НИЯ ХРОМОСОМНЫХ ПЕРЕСТРОЕК**

(Представлено академиком Н. П. Вавиловым 4 I 1939)

I.

Исследованиями митотических хромосом и хромосом в ядрах клеток слюнных желез *Drosophila melanogaster* (<sup>2,9</sup>) была установлена идентичность гетерохроматических районов с генетически-инертными участками хромосом. В настоящее время в результате исследований мозаичных линий *D. melanogaster* выясняется исключительное влияние инертных районов на признаки, контролируемые участками хромосом, приближенными к инертным районам в результате каких-либо хромосомных перестроек. В настоящее время нами установлено, что изменения признаков в мозаичных линиях сопровождаются цитологически различимыми изменениями как структуры и поведения данного активного участка, так и его химической природы.

При исследовании хромосом с инертными районами, приближенными к локусу *y-ac* (линия *sc*<sup>8</sup>) и хромосом с инертным районом, приближенным к локусу *w* (линии *w<sup>mt4</sup>*, *w<sup>mt5</sup>*, *w<sup>mt Med</sup>*), в ядрах клеток слюнных желез были обнаружены следующие явления:

1. В данном активном участке (соответственно 1A7B1—2 и 3C2) сильно ослабляется конъюгация составляющих его хромонем, в результате чего дискоидальное строение данного активного участка нарушается, и он переходит в гетерохроматическое состояние, почти не отличимое от состояния самих инертных участков хромосом.

2. В хромонемах данного активного участка появляется тимонуклеиновая кислота (фельгеновская реакция) [см. также (<sup>8</sup>)].

3. Степень этих изменений варьирует в различных ядрах одной и той же личинки.

Частота и степень вышеописанных цитологических изменений параллельны степени мозаичности данной линии, т. е. частоте мозаичных особей в ней, и степени затронутости тканей данной особи. Линии с подобными изменениями активного участка являются мозаичными по признакам, контролируемым как раз этими участками хромосом.

Вопреки данным Шульца(<sup>13</sup>) ни в одной из тщательно исследованных мозаичных линий мы не обнаружили цитологически заметной нехватки участка хромосомы. Прибавление дополнительного инертного участка (Y-хромосомы) почти полностью восстанавливает эухроматическое состояние в данных активных участках. Это говорит об обратимости хими-

ческих процессов, ответственных за эухроматическое и гетерохроматическое состояние участков хромосом.

Все вышеизложенное позволяет нам высказать предположение, что в мозаичных линиях направление развития данного признака в какой-то момент является результатом определенного состояния данного участка хромосомы, а не просто присутствия или отсутствия его, и это состояние имеет определенную морфологическую и химическую характеристику.

Проведенное исследование мозаичных линий приводит к определенному представлению, что конъюгация хромомем в хромосоме, появление в хромомемах тимонуклеиновой кислоты и изменение признака, контролируемого данным участком хромосомы, являются процессами, тесно связанными между собою, как если бы они обуславливали друг друга или все вместе зависели от какого-то общего, ближе неизвестного фактора.

## II.

Инертный район X-хромосомы *D. melanogaster*, изученный наиболее детально, представлен в слюнных железах короткой хромомемой с 18—22 хромосолями. Отличительной чертой инертного района помимо его влияния на структуру активных участков хромосом является способность отдельных его частей конъюгировать как между собою, так и с некоторыми участками инертных районов других хромосом. Эта способность частей инертных районов конъюгировать между собою независимо от возможного изменения их положения в результате хромосомных перестроек дает возможность установить присутствие инертного района в любом участке хромосомы, в особенности если какая-либо хромосомная перестройка создает более благоприятные механические условия для такой конъюгации. Использование этих конъюгационных свойств инертных районов привело в настоящее время к выяснению их присутствия в различных участках хромосом.

Прежде всего удалось показать наличие небольших инертных районов на дистальных концах всех хромосом *D. melanogaster* (3,7). Бауэр(6) также наблюдал у разных видов *Drosophila* и *Chironomus* притяжение дистальных концов хромосом, вызванное присутствием небольших инертных районов, но он дал этому явлению другое объяснение.

Обнаружение инертных (гетерохроматических) районов впоследствии и у растений(10) подтверждает правильность нашего предположения, что присутствие инертных районов на дистальных концах является общим принципом строения хромосомы. Дальнейшее исследование выявило присутствие инертных районов в различных внутренних участках X-хромосомы(4).

Новые данные получены при исследовании хромосомы  $sc^8$ , где благодаря инверсии проксимальные участки 15—19 приближены к дистальному инертному району, что облегчает механизм конъюгации их инертных районов с этим последним. Исследование этой линии позволило установить присутствие инертного района в участке 17A, т. е. как раз в районе правого разлома инверсии *ClB* (фиг.), и подтвердить наши прежние данные об инертном районе в 15F (вблизи локуса *forked* и разрывов  $B^{M1}$ ;  $B^{M2}$ ). На хромосоме же  $sc^8$  установлено наличие инертного района в участке 11CD (вблизи правой границы инверсии  $\delta$  49). На хромосоме  $\omega^{ml4}$  обнаружен инертный район в участке 4A (левая граница инверсии *ClB*), 7C, 8C и 9B.

Таким образом к настоящему времени в X-хромосоме *D. melanogaster* присутствие инертных районов установлено в следующих участках: 1A1—3, 2B, 3C3, 3C6, 4A, 4C3—7, 7C, 8C, 9B, 11A, 11CD, 12EF, 15F, 17A, 19E3—4, 20AF.

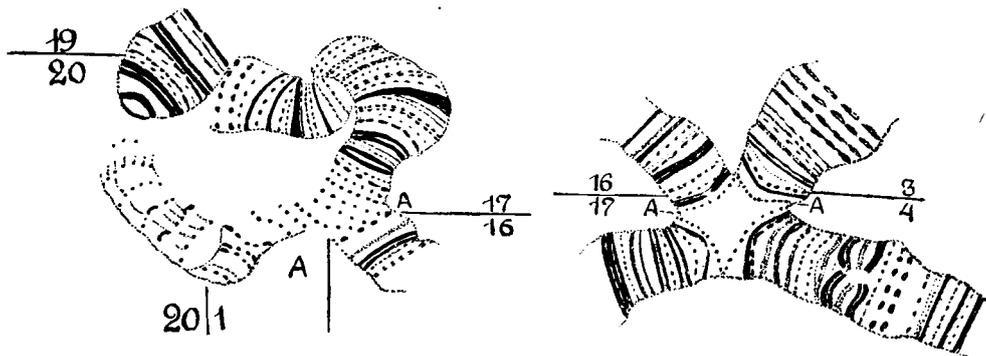
Сопоставление этих данных с данными по локализации целого ряда

разрывов в X-хромосоме показывает, что многие из них прошли как раз во внутренних инертных районах или в непосредственной близости к ним.

Совпадение точек этих разрывов с инертными районами повидимому не случайно. Настоящие данные позволяют предположить, что инертные районы играют большую роль в механизме хромосомных перестроек. Эта роль может быть двойкой:

1. Хромосомные перестройки могут быть результатом конъюгации инертных районов, расположенных в той же самой хромосоме (инверсии) или в негомологичных хромосомах (транслокации). Многочисленные случаи такой конъюгации хромосом в слюнных железах нормальной линии неоднократно наблюдались [см. также (11)].

2. Присутствие инертных участков во внутренних частях X-хромосомы придает данным участкам характер «слабых мест», так как по этим частям хромосома чаще всего рвется или изгибается. Особенно резко это выражено в участках 11A и 19E. Возможно, что хрупкость хромосомы



a—конъюгация инертных районов 1A1—3 и 17A (*sc*<sup>8</sup>);  
b—инверсия *C1B*—по ее границам расположены инертные районы в участках 4A и 17A.

в инертных участках есть результат конфликта в силах протяжения, но возможно также, что она обусловлена особой химической структурой данных участков. Благодаря этой хрупкости хромосом инертного района разрывы в данных участках, возможно, могут происходить и независимо от конъюгации с другими инертными районами. В этом случае перестройка будет результатом двух независимых разрывов.

Каким именно из этих способов хромосомные перестройки возникают в действительности и возникают ли они только одним из них, сказать трудно, но огромная роль инертных районов в обоих случаях представляется нам несомненной.

Возможное существование инертных районов также и в хромосомах растений (поскольку у них описаны гетерохроматические участки), наличие у последних хромосомных перестроек и та роль, которую хромосомные перестройки играют в эволюции, позволяют предположить, что и в эволюционном процессе инертные районы хромосом имеют определенное значение. Нам представляется также возможным, что в некоторых случаях особенности в поведении хромосом у растений (образование колец, цепей), обычно объясняемые структурной гибридизацией, могли бы быть правильнее поняты, если бы возможная роль инертных районов в этих процессах была принята во внимание. Наконец уже из полученных данных видно, что некоторые из наиболее мутабельных генов X-хромосомы расположены в непосредственной близости к инертным районам, именно: *yellow* (1A1—3), *white* (3C3), *cut* (7C), *lozenge* (8C), *forked* (15F), *bobbed* (20C).

Этот факт, как нам кажется, не является простой случайностью. Сопоставление его с фактом повышения частоты рентгеномутаций в локусах, приближенных к инертным районам в результате перестроек хромосом (<sup>1,5</sup>), и с фактами соматической изменчивости признаков, контролируемых генами, приближенными к инертным районам [мозаицизм (<sup>12,13</sup>) и др.], позволяет нам высказать предположение, что и спонтанная мутабельность генов каким-то образом связана с положением их по отношению к инертным районам (<sup>14</sup>). Описанными в настоящем исследовании инертными районами наличие их в X-хромосоме безусловно далеко не исчерпывается. Не исключена возможность, что они, как и проксимальные и дистальные инертные районы, также составляют неотъемлемую часть структуры хромосомы и являются необходимым элементом всех ее участков. К такому заключению пришел уже Нуждин на основании своих генетических данных.

Институт генетики.  
Академия Наук СССР.  
Москва.

Поступило  
9 I 1939.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> М. Л. Бельговский, Изв. Ак. Наук СССР, № 5—6 (1938). <sup>2</sup> Меллер и Прокофьева, ДАН, I, № 9 (1935). <sup>3</sup> А. А. Прокофьева-Бельговская, Изв. Ак. Наук СССР, № 3 (1937). <sup>4</sup> А. А. Прокофьева-Бельговская, Изв. Ак. Наук СССР, № 1 (1939). <sup>5</sup> Б. Н. Сидоров, Биологич. журн., 5, вып. 1 (1936). <sup>6</sup> H. Bauer, Proc. Nat. Ac. Sci., 22, № 4 (1936). <sup>7</sup> C. V. Bridges, Trans. Dynam. Developm., 10 (1935). <sup>8</sup> T. Caspersson a. J. Schultz, Nature, 142 (1938). <sup>9</sup> E. Heitz, ZS. ind. Abst. u. Vererb., 67 (1934). <sup>10</sup> D. Kostoff, La cellule, XLII, f. 2 (1938). <sup>11</sup> B. Mc Clintock, ZS. f. Zellf. u. mikr. Anat., 19 (1933). <sup>12</sup> N. J. Noujdin, Nature, 137 (1936). <sup>13</sup> J. Schultz, Proc. Nat. Ac. Sci., 22 (1936). <sup>14</sup> Н. И. Нуждин, Бюл. эксп. биол. и мед., V, вып. 5—6 (1938).