

Н. И. НУЖДИН

**ВЛИЯНИЕ «ИНЕРТНЫХ» РАЙОНОВ ХРОМОСОМ НА ПРОЯВЛЕНИЕ  
МОЗАИЧНЫХ ПРИЗНАКОВ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 8 II 1939)

В нашей последней работе<sup>(3)</sup> опубликованы данные по влиянию гетерохроматических («инертных») районов хромосом на проявление мозаичных признаков у *Drosophila melanogaster*. Приведенные данные со всей очевидностью показали, что так называемые «инертные» районы хромосом играют очень существенную роль в наследственных изменениях. Поэтому мы считаем, что термины «генетически активные» и «инертные» районы хромосом<sup>(8)</sup> теряют в настоящее время свой смысл.

Указанный вывод уже напрашивался ранее в результате работ ряда авторов<sup>(2, 3, 10, 11)</sup>, показавших, что перенесение «инертного» района хромосомы в «активный» ведет к изменениям свойств генов активного района, оказавшихся в результате перестройки по соседству с «инертным» районом. Особенно этот вывод становится обоснованным в результате проведенного нами исследования<sup>(3)</sup>, которое показало, что:

1. Гетерохроматические районы в случаях их новых связей с эухроматическими участками хромосом «переводят» расположенные по соседству с ними гены в особо лабильное (мутабильное) состояние (случаи, описанные рядом авторов). Однако не все участки «инертного» района обладают этой способностью. В пределах последнего имеет место определенная качественная дифференцировка.

2. Гетерохроматические районы хромосом («инертный», район X-хромосомы, Y-хромосома, инертный район IV-хромосомы) подавляют мозаичность типа «*overspoting*», что указывает на их генетическую гомологию.

3. Установлена довольно строгая количественная закономерность подавляющего действия на мозаичность указанных элементов.

4. Изучение влияния дополнительного гетерохроматина на проявление мозаичных признаков показало условность самого понятия «мозаичность». Степень проявления мозаичного признака идет настолько в широких пределах, что последний по своему проявлению может стать неотличимым от мутантного (ген «A»,  $f^{B-15}$ ,  $sc^8 w^{af56} B$ ).

5. Установлено, что гетерохроматические районы хромосом оказывают влияние не только на частоту появления мозаичных особей и степень мозаичности, но также и на качественное проявление мозаичных признаков (их форму). Под влиянием различного количества гетерохроматина мозаичные признаки выявляются в форме одного из членов серии множественных аллеломорфов, известной для данного гена.

6. Установлено, что тип мозаичности по данному признаку (частота появления мозаичных особей, степень мозаичного проявления признака, форма мозаичного признака) обусловлен природой внутрихромосомальных изменений, приведших к образованию мозаичной линии. Так, в исходной мозаичной линии *scute-8* мозаичные особи у самок появляются с частотой, равной 16%; мозаичный признак проявлялся в форме отдельных пятен различного размера (2). Полученные у М. Л. Бельговского линии, представляющие собой мутации гена *yellow*, возникшие в результате облучения хромосомы *scute-8*, оказались мозаиками, но с совершенно иным типом мозаичности, чем в исходной линии *scute-8*. В настоящее время нам известны следующие мозаичные типы по признаку *yellow*, связанные с хромосомой *scute-8*: а) исходная линия *scute-8*; мухи имеют нормальную окраску тела и крыльев, 16% самок имеют на теле желтые пятна различных размеров; б) самки имеют желтую окраску тела и крыльев, большинство макро- и микрохет желтые, однако у всех самок имеются нормальные по окраске щетинки (линия  $y^{270}$ ); в) окраска тела, крыльев и щетинок желтая у 99% особей, остальные имеют на теле 1—2 нормальные макрохеты (линия  $y^{2B}$ ); д) мухи в 100% случаев полностью желтые (линия  $y^{396}$ ). Следовательно путем рентгенизации хромосомы *scute-8* можно получить линии с иным типом мозаичности, наследственно передающимся из поколения в поколение.

Интересно отметить различное влияние дополнительного гетерохроматина на проявление мозаичных признаков в указанных линиях. В линии *scute-8* процент появления мозаичных самок при введении одного из плеч Y-хромосомы падает до 0.5%. Мозаичные пятна резко уменьшены, фактически затрагиваются 1—2 щетинки. В линии  $y^{270}$  уже самцы без дополнительного гетерохроматина сильно отличаются от самок, так как имеют нормальную окраску хитина и крыльев. Этот своеобразный половой диморфизм обусловлен влиянием Y-хромосомы самца. Введение одного из плеч Y-хромосомы к самкам делает последних неотличимыми от самцов. Следовательно в этой линии дополнительный гетерохроматин подавляет развитие желтой окраски на крыльях и теле, увеличивает число нормальных щетинок, но все особи остаются мозаиками по окраске щетинок. В линии  $y^{2B}$  дополнительный гетерохроматин у самок не подавляет желтой окраски на теле и крыльях, а лишь увеличивает появление числа особей с нормальными щетинками до 11%. И наконец в линии  $y^{396}$  дополнительный гетерохроматин не оказывает влияния. Необходимо отметить, что нами при рентгенизации самцов из линии  $y^{270}$  получены дальнейшие сдвиги в сторону более резкого проявления признака *yellow*.

Приведенные результаты позволяют нам сделать вывод о том, что переход от нормального гена к его рецессивному аллеломорфу может быть не только в форме резкой мутации, дающей сразу стопроцентное проявление признака, но и через серию более слабых изменений, приводящих в итоге к тем же результатам. Разбираемый нами признак *yellow* как бы складывается интегрально. Одни изменения приводят к затронутости отдельных щетинок, дальнейшие изменения затрагивают окраску хитина тела, крыла и части щетинок, затем изменения дают мух, где появление особей с 1—2 нормальными щетинками составляет уже исключение, и наконец практически имеет место стопроцентное проявление признака. Вполне возможно, что и явление множественного аллеломорфизма можно рассматривать в качестве подобных отдельных этапов наследственных изменений. В этой связи мы считаем необходимым указать на работу Йоллоса (1), который в результате проведенного им исследования получил аналогичные данные и пришел к постулированию «направленных» изменений.

Нам думается, что приведенные нами выше данные заслуживают внимания и позволяют сделать ряд выводов, касающихся не только природы мозаичности. В настоящее время, с одной стороны, известно, что мозаичность широко распространена в природе как среди животных, так и среди растений. Известен ряд случаев, по своей природе очень близких к природе мозаичности (мутабильные гены, эффект положения). С другой стороны, установлено, что гетерохроматические районы не являются специфической особенностью хромосом *Drosophila*, они известны у растений и вероятно являются составной частью любой хромосомы. Более того, А. А. Прокофьева установила у *D. melanogaster* 10 самостоятельных гетерохроматических участков в пределах X-хромосомы. Все это с необходимостью ставит вопрос о пересмотре наших представлений о структуре хромосом, роли «инертных» и «активных» районов и природе самого гена.

В опубликованной нами работе (3) мы указывали, что полученные экспериментальные данные показывают на отсутствие различий между мутациями, «эффектом положения» и мозаичностью разбираемого типа. Данные, приведенные в п. 6 настоящей работы, еще более убеждают нас в этом.

Приведенные выше результаты хорошо согласуются с представлениями, развитыми Морганом, Бриджесом и Шульцем (7). Авторы, основываясь на наших данных, пишут, что эти данные предполагают вероятность того, что гетерохроматические районы связаны с образованием некоей субстанции, считая, что такой субстанцией, вероятно, является нуклеиновая кислота. Позднее в работе Касперсона и Шульца (5) эта мысль развивается дальше. Если действие гетерохроматических районов на мозаичность связано с образованием последними какого-то вещества (возможно, нуклеиновой кислоты), тогда полученные нами данные по отцовскому эффекту (3) заслуживают особого внимания. В самом деле, если такое вещество образуется, то оно должно образовываться на всех стадиях, т. е. в овогенезе, сперматогенезе и соматогенезе, что и было показано нами экспериментально.

Исследование Меллера, Прокофьевой и Раффеля (8), изучивших 27 мутаций в локусах *scute* и *ahaete*, показало, что 18 из них представляют собою мельчайшие внутривхромосомные перестройки. Необходимо учесть трудность цитологического обнаружения такого рода перестроек. Основываясь на этих данных, вполне возможно допустить, что большинство мутаций представляет собою подобный тип изменений внутривхромосомального порядка. В результате таких перестроек образуются какие-то новые, вероятнее всего химические связи в пределах хромосомы, которые и приводят к обнаруженным нами изменениям в форме того или иного проявления наследственного признака. С этим вполне согласуется и развиваемое выше представление об отсутствии принципиальных различий между мутациями, эффектом положения и мозаичностью.

Цитологические исследования хромосом, а также данные Касперсона показывают, что химическая природа «инертных» и «активных» районов различна. Можно считать, что наблюдаемые диски хромосом и «инертные» районы имеют общую природу и являются тождественными друг другу. Следовательно активный район состоит из гетеро- и эухроматических участков. При этом допущении становится понятным, почему перенесение гетерохроматических районов хромосом в активный дает или явление эффекта положения или мозаичность, перестройка в пределах активного района приводит или к эффекту положения или к мутации. В этой же связи находят себе объяснение и строгая количественная закономерность действия гетерохроматина на мозаичность, способность гетерохроматина изменять качество мозаичного признака в форме серии множественных

аллеломорфов, различная степень мозаичного проявления признаков и т. п. Все это имеет место потому, что причины, приводящие к указанным явлениям, одни и те же—взаимодействие гетерохроматических и эухроматических участков хромосом, которые и приводят к наблюдаемым количественным и качественным изменениям.

Развиваемые выше представления полностью согласуются с представлениями Ринч, Гольдшмидта (12, 6) и Шмука о структуре хромосомы, рассматривающих последнюю как гигантскую цепную молекулу. Особенно мы должны обратить внимание на упомянутую работу А. А. Шмука, так как развиваемые в ней представления о природе хромосом позволяют понять, как в результате изменений, приводящих к иным связям внутри хромосомы, могут возникать новые, качественно отличные участки хромосом, способные присоединять иные аминокислоты, синтезирующиеся в клетке.

В связи с этим необходимо подчеркнуть огромную роль клетки, как целого, в определении наследственных свойств, а также роль в этом внешних условий в самом широком смысле, так как синтез того сложного набора аминокислот, которые находятся в клетке, определяется природой самой клетки, как исторически сложившейся системы, и теми внешними условиями, в которых протекает развитие.

Институт генетики.  
Академия Наук СССР.

Поступило  
8 II 1939.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> В. Г. Иоллос, Труды лаб. генетики, № 9 (1932). <sup>2</sup> Н. И. Нуждин, Зоологич. журн., XIV (1935). <sup>3</sup> Н. И. Нуждин, Бюлл. экпер. биол. и мед., V (1938). <sup>4</sup> В. В. Хвостова, Биол. журн., V (1936). <sup>5</sup> T. Casperson a. J. Schultz, Nature, 142 (1938). <sup>6</sup> R. Goldschmidt, Physiol. Genet. (1938). <sup>7</sup> T. H. Morgan, C. B. Bridges a. J. Schultz, Carnegie Inst. Publ., № 36 (1937). <sup>8</sup> H. J. Muller a. T. S. Painter, ZS. f. ind. Abst. u. Vererbgs., 62 (1932). <sup>9</sup> H. J. Muller, A. A. Prokofyeva a. A. Raffel, Nature, 135 (1935). <sup>10</sup> N. Noujdin, Nature, 137 (1936). <sup>11</sup> J. Schultz, Proc. Nat. Acad. Sci., 22 (1936). <sup>12</sup> D. M. Wrinch, Protoplasma, 25 (1936).