

ЦИТОГЕНЕТИКА

Б. Ф. КОЖЕВНИКОВ

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕСЛУЧАЙНОГО РАСХОЖДЕНИЯ
НЕГОМОЛОГИЧНЫХ ХРОМОСОМ**

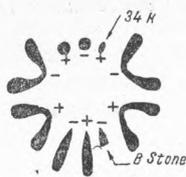
(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 10 VII 1939)

В данной работе автор делает попытку исследовать природу сил, действующих в мейозисе, анализируя явление неслучайного расхождения негомологичных хромосом, которое было предсказано на основе гипотезы автора и затем экспериментально подтверждено. В современной генетике наиболее общепринятым взглядом является представление, что расхождение хромосом к полюсам, так же как и их конъюгация, является результатом действия сил гомологического сродства. Сам факт существования этих сил и их решающая роль в конъюгации гомологов доказана вполне убедительно. Убеждение, что эти же силы вызывают расхождение хромосом, основано на том, что хромосомы, претерпевшие конъюгацию, обычно расходятся к разным полюсам, особенно, если имел место кроссинговер. Однако есть случаи, когда конъюгация и даже кроссинговер не вызывают расхождения конъюгировавших хромосом к разным полюсам. Мы находим это в гониях, а также в соме, где наблюдается конъюгация и даже кроссинговер, но расхождения к разным полюсам конъюгировавших хромосом не наблюдается. Это наводит на мысль, что причина расхождения хромосом может быть другая. Кроме того известны случаи расхождения фрагментов хромосом, лишенных нитей веретена, что, очевидно, указывает на то, что нить веретена не играет решающей роли. Рассматривая данные Бриджеса, демонстрирующие потомство триплоидных самок, автор создает гипотезу, объясняющую расхождение хромосом иначе, чем это принято в современной генетике. Данные Бриджеса показывают, что одна X-хромосома значительно чаще отходит к одному полюсу с диплоидным набором аутосом, а две X хромосомы чаще с гаплоидным. Это пытались объяснить тем, что овоцит при делении автоматически стремится разделить всю массу хроматина поровну. Однако в тех случаях, когда две X хромосомы триплоидной самки оказываются сцепленными, эта особенность расхождения хромосом в значительной степени исчезает, хотя масса хроматина остается неизменной. Повидимому, здесь имеет место взаимодействие негомологичных хромосом, и оно и является причиной наблюдаемой закономерности. Учитывая данные Бидля (1), где он показал, что кроссинговер в транслокации оказывается нарушенным в структурах, где реципиент находится в гаплоидном состоянии, и принимая во внимание все соображения и факты относительно конъюгации хромосом и кроссинговера, которые изложены в работе Дубинина, Соколова, Тинякова и Сахарова (3), где авторы при-

ходят к выводу, что тяготение хромосом к центру является причиной того нарушения кроссинговера, которое наблюдается в транслокациях, мы должны придти к выводу, что период развития мейозиса, когда определяется, к какому полюсу отойдет данная хромосома, должен совпадать со стадией букета. Представим себе теперь, что в овоците этой триплоидной самки на стадии букета хромосомы располагаются примерно так, как их часто можно видеть на препаратах слюнных желез, т. е. их проксимальные части приближены к центру, а дистальные направлены от центра, образуя кольцо или цепь, расположенную в одной плоскости (см. фиг. 1). Теперь если мы предположим, что расхождение хромосом вызывается не силами гомологического сродства, а силами, похожими по своему действию на силы электрические (а может быть и в действительности электрическими), то мы будем иметь следующую картину. Если средняя X хромосома будет иметь + заряд, то окружающие ее с двух сторон другие половые хромосомы вследствие индукции будут иметь — заряд. Аутосомы, прилегающие к крайним X-хромосомам, будут иметь + заряд и т. д. Если одинаково заряженные хромосомы будут отходить к одному полюсу, то нетрудно видеть, что туда, куда отойдет одна X-хромосома, отойдут два набора аутосом, а туда, куда отойдут две X-хромосомы, — один набор аутосом.



Фиг. 1. Овоцит триплоидной самки на стадии букета. Средняя X-хромосома и два набора аутосом имеют одинаковые заряды и отходят к одному полюсу.



Фиг. 2. Овоцит опытной самки. Дупликация *Bar Stone* и дупликация *34 K* имеют разные заряды и расходятся к разным полюсам.

Таким же образом можно объяснить наследование дупликаций, имеющих самостоятельную нить веретена. Конъюгирующие хромосомы располагаются в одной плоскости. Нормальные хромосомы лежат рядом, а дупликация лежит с краю вследствие того, что нормальные хромосомы обладают большим гомологическим сродством. С этой точки зрения интересны данные Стереванта о предпочтительном расхождении дупликаций IV хромосомы. Эти данные, повидимому, могут быть поняты только с нашей точки зрения. Высказанная здесь гипотеза дала возможность автору поставить эксперимент для ее проверки. Автором была создана линия *Drosophila melanogaster*, которая содержала помимо нормального набора хромосом одну дупликацию по X-хромосоме и одну дупликацию по IV хромосоме. Обе дупликации имели самостоятельные нити веретена. Автор руководствовался следующими соображениями. Если хромосомы на стадии букета образуют кольцо или цепь, которая описывалась выше, то в данной структуре, несущей дупликацию по X-хромосоме и дупликацию по IV хромосоме, их расположение должно быть таково, что негомологичные друг другу дупликации должны получать разные заряды и расходиться к разным полюсам, если гипотеза верна, и распределяться случайно, если она неверна. Так как нормальные хромосомы притягиваются друг к другу сильнее, чем к дупликации, то они должны лежать рядом, а дупликация с краю. Когда хромосомы получают заряд, то наблюдается явление, сходное с тем, как это было описано у триплоидных самок. Если средняя X-хромосома получит + заряд, то крайняя X-хромосома и дупликация X получат вследствие индукции — заряд. IV-хромосомы, будут ли они лежать рядом с X-хромосомами или нет, все равно получат определенные заряды вследствие индукции, переданной по цепи хромосом. Эти заряды в данном случае должны быть положительными для крайних IV-хромосом. Так как дупликация IV-хромосомы будет лежать с краю, то она получит + заряд.

Следовательно дупликации должны разойтись к разным полюсам, так как они имеют разные заряды, хотя они и негомологичны.

Теперь опишем детально, как был поставлен опыт. Самки, употребленные в опытном скрещивании, имели две нормальные *X*-хромосомы с генами *yw* в каждой из них и дупликацию правой части *X*-хромосомы, которая была получена из линии, содержащей транслокацию *Bar Stone*. Эта дупликация представляет собой *X*-хромосому, усеченную в локусе *Bar*. Причем ген *Bar* остался в дупликации, что было очень существенно, так как этот ген играл роль индикатора дупликации. Две *IV*-хромосомы, которые были у опытных самок, были нормальны. Дупликация по *IV*-хромосоме, которую они имели (№ 34*K*), состояла из всей инертной части *IV*-хромосомы (активная отсутствовала) и нескольких дисков левого конца *X*-хромосомы (один из этих дисков нес нормальный аллеломорф гена *y*, который был использован, как индикатор дупликации). Эта дупликация (34*K*) поразительно напоминает дупликацию, у которой Стертевант⁽⁴⁾ исследовал предпочтительное расхождение с *IV*-хромосомами, и она обнаружила те же свойства в расхождении. Самки *yw/yw B. stone 34K* скрещивались с самцами *y*. Учитывались только самки, так как у самцов, несущих дупликацию, жизнеспособность слишком сильно понижена. Ожидалось 4 основных класса самок: желтые *Bar*, желтые, серые *Bar*, серые и два класса самок: *Non-disjunction* желтые белоглазые и серые белоглазые. Согласно нашей гипотезе, первый и четвертый классы должны быть в избытке по сравнению со вторым и третьим. В случае абсолютного предпочтения второй и третий классы должны отсутствовать. Присутствие дупликации *X*-хромосомы узнавалось по гену *Bar*, дупликации *IV*—по серой окраске.

Так как на соотношение классов может повлиять различная жизнеспособность мух разных генотипов, то для сравнения был поставлен контрольный эксперимент. В контрольном опыте самки имели только одну дупликацию *X*-хромосомы; они скрещивались с самцами, несущими дупликацию 34*K*. В случае, если наша гипотеза неверна, результаты в опыте и контроле должны быть одинаковыми, так как в обоих случаях они были бы основаны на случайном расхождении хромосом. Если же гипотеза верна, то в опыте первый и четвертый классы должны быть в избытке, а в контроле все классы должны быть в равных отношениях. Сравнивая соотношение классов в опыте и контроле, мы можем легко сделать поправку на жизнеспособность. Результаты представлены в табл. 1.

Таблица 1

О п ы т: ♀♀ *yw/yw B. Stone 34 K* × ♂♂ *y*

Фенотип самок	Желтые <i>Bar</i>	Желтые	Серые <i>Bar</i>	Серые	Желтые <i>w</i>	Серые <i>w</i>
	4 015	3 777	2 343	4 106	193	136

К о н т р о л ь: ♀♀ *yw/yw B. Stone* × ♂♂ *y 34 K*

Фенотип самок	Желтые <i>Bar</i>	Желтые	Серые <i>Bar</i>	Серые	Желтые <i>w</i>	Серые <i>w</i>
	4 410	4 660	3 408	3 784	183	107

	Число самок 1 и 4-го классов	Число самок 2 и 3-го классов	
Опыт	8 121 57.03%	6 120 42.97%	$n = 14\ 241$ $m = \pm 0.41\%$
Контроль	8 194 50.39%	8 068 49.61%	$n = 16\ 232$ $m = \pm 0.39$
Разница между опытом и контролем в %		6.64%	$m_{diff} = \pm 0.57$

Как мы видим из табл. 1, распределение хромосом не является случайным. Дупликация X-хромосомы и дупликация IV-хромосомы, несмотря на то, что они негомологичны, расходятся преимущественно к разным полюсам. Нам могут возразить, что, может быть, это объясняется тем, что инертные части половой и IV-хромосом частично гомологичны, чем и вызывается их конъюгация и расхождение к разным полюсам. Мы приведем пока только следующее возражение. Стертевантом показано, что все три хромосомы (две IV и одна дупликация II конъюгируют вместе и что дупликации X-хромосомы не показывают предпочтения в расхождении с IV-хромосомами. Данные по вторичному *Non-disjunction* в нашем опыте также не согласуются с представлением о гомологичности инертных областей IV и X-хромосом.

Если понимать механизм вторичного *Non-disjunction* по Бриджесу, то дупликация *B. Stone* должна конъюгировать с X-хромосомой в то время, как другая X-хромосома, обычно лежащая свободно, в нашем опыте, очевидно, должна конъюгировать с дупликацией 34K. В таком случае гаметы, получившие две X-хромосомы, не должны содержать ни одной дупликации, между тем как наши данные показывают, что в гаметах *Non-dysjunction* дупликация 34K распределяется, повидимому, случайно.

С нашей точки зрения вторичный *Non-disjunction* происходит тогда, когда средней хромосомой из трех конъюгирующих оказывается дупликация, но это происходит только в тех случаях, когда силы притяжения слабы и разница в силе притяжения X-хромосомы и дупликации сглажена, но так как силы притяжения слабы, то взаимодействие с негомологичными хромосомами почти не выражено.

Институт экспериментальной биологии
Академия Наук СССР

Поступило
7 VIII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Beadle, Z. f. ind. Abst. u. Vererb., LXV, H. 1 (1933). ² Beadle, Genetics, 20 (1935). ³ Дубинин, Соколов, Тиняков, Сахаров, Биол. журн., IV, № 1 (1935). ⁴ Sturtevant, Genetics, 21, № 4 (1936).