

Б. А. КИРСАНОВ

ИЗМЕНЕНИЯ ЧАСТОТЫ КРОССИНГОВЕРА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ  
ИЗМЕНЕНИЯ ДОЗЫ ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ  
У *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 3 IV 1947)

В настоящем исследовании изучались изменения кроссинговера под влиянием: 1) различных доз внешнего фактора — X-лучей, 2) изменения дозы внутреннего фактора, т. е. изменения количества инверсий в негомологичных хромосомах, 3) совместного действия указанных выше факторов. Нами также исследовались изменения частоты разрывов в сцепленных X-хромосомах в зависимости от дозы X-лучей; это последнее исследование включено в настоящую работу в связи с тем, что в литературе имеются указания на кроссинговерный характер разрыва сцепленных X-хромосом (1,2).

Мы поставили себе задачу провести перечисленные выше исследования более систематически, чем они проводились, по данным литературы, до сих пор: мы исследовали влияние различных доз X-лучей на кроссинговер не только в период его максимальных изменений, но и начиная с момента облучения. При этом изменения кроссинговера учитывались по отдельным коротким промежуткам времени, на коротких участках хромосом (в частности, на участке scarlet—peach). Для более совершенного контроля дозировки мы использовали биологический способ проверки, приведенный ниже в описании методики. При изучении влияния различного числа инверсий на кроссинговер мы имели в виду заполнить пробел в литературе по этому вопросу.

Опыты с X-лучами. Виргинные самки сажались после облучения X-лучами вместе с самцами-анализаторами на свежий корм, содержались на нем трое суток, затем снова пересаживались на свежий корм и содержались на нем двое суток. Следующие посадки продолжались каждая одну сутки (в одних опытах таких односуточных посадок было две, в других три). Из пробирок последней посадки мухи-родители выбрасывались. Культуры, в которых развивались, а также культуры, в которых содержались гетерозиготные самки  $F_1$ , находились при температуре 26—27° С. Нами применялись дозы 1000, 2000, 4000 и 6000 г. Условия облучения: 180 kV, 4 mA, фильтр 1 мм Al, расстояние от антикатада 20 см. Данные по действию X-лучей на частоту разрывов в разных опытах мы считали сравнимыми при условии, что одноименные дозы в разных опытах вызывали практически одинаковые изменения кроссинговера (разница между величинами кроссинговера при равных дозах не должна была превышать 1,0—1,5  $m_{diff}$ ). Такой метод является биологическим контролем дозировки. Генетические структуры облученных самок были ru h st p ss e<sup>s</sup>/+++++; CIB/+ Cy/+ CIII L CIII R/ru h st p ss e<sup>s</sup> (CIII L CIII R — инверсия Пайна) и уу ru h st p ss e<sup>s</sup>/+++++.

Таблица 1

Изменения кроссинговера на участке st — r и частоты разрывов XX в зависимости от дозы X-лучей

№ опыта	Доза X-лучей в г	1-я посадка		2-я посадка		3-я посадка		4-я посадка		5-я посадка	
		всего мух	% кроссинг-овера								
1	K*	3513	3,02	3926	3,00	1855	1,40	981	1,52	1054	1,51
	1000	5498	3,94	3868	3,87	3091	15,01	2802	13,66	2064	13,08
	4000	1108	4,51	1055	6,26	575	16,34	831	23,58	982	18,73
2	K	7647	2,86	9119	1,49	3075	1,39	3150	3,14	529	1,13
	1000	5878	3,19	6919	2,67	2413	8,66	2758	10,18	1111	7,11
	4000	11789	7,37	3104	8,73	761	13,00	1087	26,86	1248	20,03
3	6000	7006	8,89	1176	9,60	272	11,39	420	20,47	556	24,28
	K	11918	3,71	11192	2,00	7402	1,36	5502	2,07	5078	2,36
	1000	9431	3,80	10792	2,04	6274	8,25	5426	8,45	5384	7,20
4	2000	5451	4,42	8851	3,02	5252	13,32	5295	14,71	5541	12,59
	K	2562	2,88	2904	3,82	1160	1,55	833	2,28	—	—
	1000	3730	3,80	5247	2,00	2520	4,88	2661	5,33	—	—
5	2000	4654	4,03	6905	3,22	4417	9,48	3078	8,47	—	—
	6000	1228	11,72	439	12,07	180	13,88	325	22,76	—	—
	K	7595	3,13	**	—	—	—	—	—	—	—
6а	1000	3830	3,36	—	—	—	—	—	—	—	—
	2000	3417	4,71	—	—	—	—	—	—	—	—
	4000	392	2,90	—	—	—	—	—	—	—	—
н. с. ***	6000	625	7,68	—	—	—	—	—	—	—	—
	K	8014	5,55	6793	2,01	3726	2,65	2802	3,75	1973	3,39
	1000	5780	5,59	5968	3,36	2569	11,91	2614	13,39	1717	9,44
6б	2000	5466	6,40	8483	5,48	3914	19,26	5752	17,99	3658	15,20
	K	5293	14,02	4275	11,11	1776	11,03	1550	8,26	1211	11,31
	С <sub>III</sub> L	1000	3243	14,15	4437	13,09	1732	17,89	921	16,61	1044
С <sub>III</sub> R/ru h st p ss e <sup>s</sup>	2000	3276	14,56	1489	13,76	1315	22,28	2588	24,32	1455	21,31
	K	13786	2,49	12301	0,90	5927	1,03	6368	1,71	6181	2,17
	2000	2933	4,90	4372	3,52	2592	15,24	4273	16,08	4510	10,55
7а	4000	1289	8,61	267	9,73	122	15,57	510	18,63	1905	15,85
	K	13786	0,04	12301	0,04	5927	0,03	6368	0,03	6181	0,03
	2000	2933	4,84	4372	1,85	2592	0,69	4273	0,37	4510	0,21
7б ****	4000	1289	12,17	267	7,49	122	0,00	510	0,78	1905	0,89
	XX										

\* K — контроль. \*\* Опыт не продолжался в связи с почти полной стерильностью самок, облученных 6000 г в посадках, следующих после первой. \*\*\* н. с. — нормальная структура. \*\*\*\* В % дана частота разрывов.

Опыты без применения X-лучей. Эти опыты ставились на самках, имеющих структуру С<sub>III</sub>L С<sub>III</sub>R/ru h st p<sup>s</sup> ss e<sup>s</sup>; CIB/+ С<sub>III</sub>L С<sub>III</sub>R/ru h st p ss e<sup>s</sup>; CIB/+ Cy/+ С<sub>III</sub>L С<sub>III</sub>R/ru h st p ss e<sup>s</sup>.

В табл. 1 приведены проценты кроссинговера на участке st — r при разных дозах X-лучей, а также разрывов XX при двух дозах: 2000 и 4000 г. Для всех опытов приведены общие количества мух, на которых определены эти проценты (всего в опытах, вошедших в табл. 1, было исследовано 442 862 мухи); структура облученных самок, данные по которым приведены в табл. 1, ru h st p ss e<sup>s</sup>/+++++, за исключением опытов 6б и 7б, в которых облучались соответственно самки CIB/+ Cy/+ С<sub>III</sub>L С<sub>III</sub>R/ru h st p ss e<sup>s</sup> и yу ru h st p ss e<sup>s</sup>/+++++.

На основании данных, приведенных в табл. 1, а также на основании материалов, которые полностью привести в настоящей статье не имеется возможности, мы пришли к следующим выводам.

1. Кроссинговер в центральных частях III хромосомы при действии X-лучей учащается уже в первые трое суток после облучения. Это подтверждает данные нашей предыдущей работы, так же как и появившиеся после нее данные других авторов. Для дозы в 6000 г указанное учащение кроссинговера в первые трое суток статистически реально во всех опытах, для дозы в 4000 г статистическая реальность учащения кроссинговера для указанного периода имеет место в большинстве опытов\*.

2. Максимальные изменения кроссинговера в III хромосоме при действии X-лучей для дозы 6000 г происходят на 8-е сутки, для дозы 4000 г на 7-е сутки, для доз 1000 и 2000 г на 6-е и 7-е сутки (в последние два периода для каждой из доз — 1000 и 2000 г — кроссинговер практически одинаков).

3. Изменения кроссинговера в период, когда они максимальны, увеличиваются с увеличением дозы X-лучей только до определенного, свойственного каждой посадке уровня. После достижения этого уровня дальнейшее увеличение дозы X-лучей практически не вызывает увеличения изменений, или даже уменьшает их, однако, в последнем случае наш материал недостаточен для того, чтобы сделать окончательные выводы.

4. Сравнительно с другими участками III хромосомы наиболее высок предельный уровень кроссинговера на участке st — p.

5. При дозах 1000 и 2000 г прирост частоты кроссинговера на участке st — p на 7-е и 8-е сутки практически пропорционален дозам X-лучей. Этот прирост при сравнении данных по дозам 2000 и 4000 г увеличивается в меньшей степени, чем доза. Сравнение изменений кроссинговера при 4000 и 6000 г приведено выше.

6. Чем ниже исходный коэффициент кроссинговера (величина кроссинговера, приходящаяся на единицу цитологической длины хромосомы), тем в большее число раз увеличивается процент кроссинговера, если воздействовать каким-либо фактором, учащающим кроссинговер. Это следует из наших данных о влиянии на кроссинговер инверсий в негомологичных хромосомах (см. ниже), из наших и литературных данных о действии X-лучей на кроссинговер в нормальных структурах и в структурах, где кроссинговер изучался в паре гомологичных хромосом, одна из которых несет инверсию.

7. При увеличении числа инверсий в гетерозиготном состоянии в негомологичных хромосомах процент кроссинговера в III хромосоме, которая также несет инверсию, увеличивается на участке st — p следующим образом:  $C_{III L} C_{III R} / ru h st p ss e^s$   $0,39 \pm 0,14\%$ ;  $C_{I B} / + C_{III L} C_{III R} / ru h st p ss e^s$   $0,83 \pm 0,24\%$ ;  $Cy / + C_{III L} C_{III R} / ru h st p ss e^s$   $2,64 \pm 0,65\%$ ;  $C_{I B} / + Cy / + C_{III L} C_{III R} / ru h st p ss e^s$   $17,65 \pm 2,18\%$ . Увеличение в трех последних структурах по сравнению с первой — соответственно в 2,13; 6,90 и 45,26 раза. Это увеличение на изученных нами участках h — st, st — p и p — ss в основном происходит за счет одиночных кроссоверов.

8. При действии X-лучей на структуру ru h st p ss  $e^s / + + + + +$  (нормальная структура) учащение кроссинговера происходит за счет множественных кроссоверов в значительно большей степени, чем в случае накопления инверсий, описанном выше (мы сравниваем данные с практически одинаковым кроссинговером при действии X-лучей и под влиянием инверсий).

\* Более подробное обсуждение изменений кроссинговера в этот период будет нами сделано в отдельном сообщении.

9. Указанное в предыдущем пункте различие между действием X-лучей и инверсий соответствует и другим данным: например, в дистальном районе X-хромосомы X-лучи вызывают, по большинству авторов, понижение частоты кроссинговера, инверсии же в негомологичных хромосомах, наоборот, повышают его <sup>(4)</sup>.

10. Соотношение приростов величин кроссинговера при действии 1000 и 2000 г в структуре  $C1B/+ Su/+ C_{III} L C_{III} R/ru h st p ss e^s$  в основном то же, что и в нормальной структуре.

11. Сравнение величины повышения частоты кроссинговера в центральных частях III хромосомы с величиной понижения его частоты на концах этой хромосомы показало, что первая величина больше второй. Однако разница между этими величинами незначительна. Если считать, что при действии X-лучей суммированная частота кроссинговера в хромосоме остается неизменной благодаря уравниванию учащения кроссинговера в центре уменьшением его частоты на концах, то наблюдаемое превалирование прироста частоты кроссинговера должно считаться результатом не настоящего кроссинговера, а процесса транслокационного характера, происходящего в гомологичных хромосомах. Такая точка зрения подтверждается тем, что величина указанного превалирования, согласно нашим опытам по III хромосоме, практически равна частоте кроссинговера у самцов при равной дозе X-лучей (как известно, кроссинговер у самцов по многим своим свойствам сходен с транслокационным процессом).

12. Полное изложение результатов по разрывам  $\overline{XX}$  не укладывается в рамки настоящей статьи. При изучении частоты разрывов  $\overline{XX}$  и частоты кроссинговера на одних и тех же самках было найдено, что ход изменений этих двух процессов в первые 7 суток после облучения противоположен: там, где кроссинговер был самым низким, частота разрывов  $\overline{XX}$  была максимальной и, наоборот, максимальная частота кроссинговера соответствовала наименьшей частоте разрывов. В первые три дня после облучения частота разрывов при 4000 г в 304 раза больше сравнительно с контролем (процент мух-сигнализаторов разрывов при действии X-лучей 12,17, прирост по сравнению с контролем  $12,13 \pm 0,91$ ). В последующих посадках эта частота постепенно снижалась. Противоположность в динамике изменения частоты разрывов  $\overline{XX}$  и обычного кроссинговера приводит к выводу о различной природе этих процессов. Методом исключения тех процессов, которые можно было бы заподозрить в качестве причины значительного учащения разрывов в первые дни опыта, мы пришли к заключению, что разрывы  $\overline{XX}$  при действии X-лучей являются своеобразным процессом. Возможно, что здесь имеет место, помимо причины, указанной Рапопортом <sup>(5)</sup> (фрагментации), расщепление нити веретена и образование благодаря этому свободных, несцепленных X-хромосом.

13. Описан мозаик и дано объяснение его происхождения двойным оплодотворением яйца и одного из направительных телец. Часть мухи-мозаика несла III хромосому, претерпевшую кроссинговер в яйце, из которого развился мозаик.

Поступило  
3 IV 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> В. Р. Кауфманн, Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., 19 (1933). <sup>2</sup> М. Я. Нейгауз, Зоол. журн., 15, № 1 (1936). <sup>3</sup> М. J. Neuhaus, Z. indukt. Abst. u. Vererbbl., 71, 1/2 (1935). <sup>4</sup> A. G. Steinberg, Genetics, 21, № 5 (1936). <sup>5</sup> И. А. Рапопорт, ДАН, 29, № 8—9 (1941).