

Б. Ф. КОЖЕВНИКОВ

ПРЕДПОЧТИТЕЛЬНОЕ РАСХОЖДЕНИЕ ХРОМОСОМ И ГИПОТЕЗА ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ЗАРЯДОВ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 12 V 1947)

В предыдущей работе (2) автором было доказано, что инертные районы всего комплекса хромосом у *Drosophila melanogaster* обычно образуют цепь или кольцо на стадии профазы, причем осуществляется чередующееся расхождение всех хромосом. Для доказательства была использована линия со следующей структурой. Опытные самки, кроме нормального набора хромосом, содержали две дубликации. Первая дубликация представляла X-хромосому, усеченную в локусе Bar (проксимальный конец транслокации Bar Stone). Вторая дубликация № 34К имела инертный район IV хромосомы и несколько дисков с дистального конца X-хромосомы, включая ген yellow. Обе дубликации были совершенно негомологичны друг другу, что было ясно как из их происхождения, так и тщательного цитологического исследования. Тем не менее они преимущественно расходились в разные клетки в изучаемой структуре.

Одна из IV хромосом содержала гены *eu ci*, другая — ген *gvl*. Автором было доказано, что в такой структуре все три IV хромосомы образуют цепь, причем дубликация № 34К оказывается крайней. Она конъюгирует с хромосомой *gvl*, а та в свою очередь с хромосомой *eu ci*. Аберраций в IV хромосомах нет. Половые хромосомы также образуют цепь. Крайней оказывается дубликация Bar Stone. Так как весь комплект образует единую цепь или кольцо, то автору удалось проследить чередующееся расхождение у всех шести хромосом. Объяснить образование цепи или кольца на основании гомологичности гетерохроматиновых районов невозможно, так как в этом случае следовало бы ожидать образования единого поливалента или ряда поливалентов.

Хромосомных аберраций, могущих быть причиной образования кольца, в данном опыте не было.

Для объяснения полученных фактов автор выдвинул гипотезу, предполагающую, что расхождение хромосом вызывается электрическими зарядами, которые вследствие индукции чередуются в кольце. Одноименно заряженные хромосомы отходят к одному полюсу.

Гипотеза автора, объясняющая возникновение зарядов, сводится к следующему. Белковые молекулы, входящие в состав хромосомы, подвергаются процессу диссоциации. Белки являются амфотерными электролитами, причем каждый белок специфичен в этом отношении. Мутация в микросоме, например в IV хромосоме *Drosophila melanogaster*, детерминирующая наличие специфических белков, может вызвать сдвиг в диссоциации белковых молекул IV хромосомы. Остов диссоциировавшей молекулы, остающейся в хромосоме, сообщает ей заряд. Если есть преобладание одноименно заряженных молекул, то

хромосома будет обладать зарядом. Разные мутации в IV хромосоме, детерминирующие наличие различных амфотерных белков, специфичных для каждого отдельного случая, вызывают в хромосоме склонность к образованию определенного заряда. Дупликация IV хромосомы также обладает такой склонностью. Это и объясняет предпочтительное расхождение IV хромосом, изученное впервые Стертевантом и имевшее место также и в наших опытах. Такие сдвиги, вызванные одной мутацией, могут иметь место в случае микросом. У больших хромосом одна мутация не может дать такого сдвига.

Накопление мутаций, вызывающих одноименный заряд, не может иметь место, так как этому будет препятствовать естественный отбор. Накопление таких мутаций могло бы вызвать предпочтительное расхождение негомологичных хромосом у нормальных диплоидов, а это препятствовало бы независимому комбинированию и мешало бы созданию адаптивных комбинаций генов. В этом смысле, может быть, закон Менделя является продуктом естественного отбора.

Кроме влияния специфических мутаций, на заряд должна оказывать влияние индукция соседних хромосом в районе кинетического тельца. Стягивание хромосом в этом районе, возможно, осуществляется благодаря недостаточной специфичности гетерохроматина, однако наличие ясно выраженной тенденции хромосом к образованию цепи и чередующееся отхождение, как это доказано в данной работе, не может быть объяснено на основе гомологичности гетерохроматина негомологичных хромосом. Для этого нужны какие-то силы, вызывающие чередующееся расхождение хромосом всего набора, подобно тому как это происходит в кольцах у *Oenothera*, но без всяких хромосомных aberrаций. Что это явление происходит без всяких хромосомных aberrаций, доказано Бриджесом, который исследовал мутации IV хромосомы методом Пайнтера и показал отсутствие aberrаций.

Чередующееся расхождение, очевидно, объясняет числовые отношения в потомстве триплоидных самок. У них два набора аутосом в 6—7 раз чаще отходят с одной X-хромосомой и, наоборот, две X-хромосомы чаще отходят одним набором аутосом (1). В данном случае речь идет о любых нормальных хромосомах.

И, кроме того, хромосомы с инверсиями типа *scute*⁸ и *deficiency bobbed* не влияют на расположение хромосом в цепи, в противоположность инверсиям в активном районе (данные автора).

При условии, что полюса делящейся клетки имеют противоположные заряды, мы могли бы представить себе схематически весь процесс следующим образом: у хромосом всего набора, сблизившихся в результате притяжения гетерохроматина, начинается диссоциация белковых молекул. Так как белки в районе кинетического тельца являются специфическими амфотерными электролитами, более или менее однородными, то при данном рН, который в живой клетке вообще колеблется в очень ограниченных пределах, они стремятся образовать какой-то определенный заряд. Так как процесс диссоциации является стихийным процессом, то у какой-то хромосомы заряд возникает раньше, чем у других. Тогда у ее гомолога, с которым она конъюгирует под влиянием индукции, должен выработаться противоположный заряд.

У гомолога данной хромосомы в гетерохроматиновом участке тоже мог бы образоваться такой же заряд. Но тогда одноименно заряженные гомологи не могут конъюгировать. Но процесс диссоциации — это стихийный процесс, и в какой-то момент гомологи будут заряжены разноименно, хотя бы на небольшом участке. В этот момент и произойдет конъюгация. Этому способствует также индукция. Соседние негомологичные хромосомы также могут подвергнуться влиянию индукции. Это вызывает расположение хромосом в виде кольца с череду-

ющимися зарядами. Когда заканчивается профазы и хромосомы начинают образовывать экваториальную пластинку, каждая пара гомологов представляет электромагнит, ориентирующийся в условиях электрического поля. Каждая хромосома конъюгирующей пары ориентируется по направлению к противоположно заряженному полюсу. Соседние пары хромосом отталкиваются друг от друга как электромагниты, сближенные одноименными концами, и расходятся по экватору веретена, образуя стадию экваториальной пластинки.

Микросомы стремятся в центр, что находится в согласии с опытом Кувада⁽³⁾ на электромагнитах, помещенных на плавающих пробках в условиях электрического поля. С этой точки зрения IV хромосомы хуже для проведения данного эксперимента, чем большие аутосомы, дающие у триплоидов чередующееся отхождение в 6—7 раз чаще, чем примыкающее.

В момент образования экваториальной пластинки силы, вызывающие притяжение хромосом, еще слишком велики, и хромосомы не могут разойтись. Однако в условиях электрического поля при расположении хромосом по экватору веретена процесс диссоциации молекул продолжается и имеет направленный характер. Когда заряд усилится настолько, что хромосомы смогут преодолеть сопротивление плазмы и аттракционных сил, они начинают расходиться к полюсам.

Таким образом, первичные заряды, которые образовались у хромосом во время профазы, нужны только для обеспечения правильной ориентации хромосом в условиях электрического поля клетки. Неправильно ориентированные соседние хромосомы могут отойти к одному полюсу. Так, может быть, происходит первичный non-disjunction. Это объясняет часто наблюдающееся отхождение соседних хромосом к одному полюсу у тетравалентов, в то время как у тривалентов значительно чаще наблюдается чередующееся отхождение хромосом.

Гетерозиготные транслокации также образуют тетравалент в районе, прилегающем к кинетическому тельцу, поэтому наши рассуждения можно применить и к ним, хотя тут вопрос сложнее и будет обсужден в дальнейших работах.

Электродинамическая гипотеза, конечно, не доказана, так как нет прямых доказательств ее верности. Однако автором доказано, что у хромосом комплекса *Drosophila melanogaster* как гомологичных, так и негомологичных имеет место взаимодействие в мейозисе, причем образуется цепь или кольцо хромосом. Может быть, происходит конъюгация гетерохроматических районов, вызванная их частичной гомологичностью, но расположение хромосом в виде цепи или кольца при отсутствии aberrации, что особенно ясно у триплоидов, не позволяет объяснить полученные факты только этим, что является доводом в пользу нашей гипотезы. Автор думает, что образование такой цепи или кольца является широко распространенным явлением — законом, лежащим в основе расхождения хромосом.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
12 V 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹Б. Ф. Кожевников, ДАН, 25, № 2 (1939). ²Б. Ф. Кожевников, там же, 58, № 4 (1947). ³Y. Kuwada, Mem. Coll. Sci. Kyoto, 4, 199 (1929).