

Н. В. ДУБОВСКИЙ и Л. В. КЕЛЬШТЕИН

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ГИГАНТСКИХ ХРОМОСОМ
СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ ЛИЧИНОК *ANOPHELES MACULIPENNIS*
MESSEAE

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 13 X 1947)

После разъяснения Пайнтером ⁽¹⁾ значения структур гигантских ядер Бальбиани у личинок двукрылых углубленное изучение гигантских хромосом этих ядер становится одним из плодотворнейших и распространенных методов современной цитогенетики. Однако сравнительный метод используется недостаточно и изучение ограничивается лишь немногими объектами, главным образом видами рода *Drosophila*. Поэтому расширение круга форм, исследуемых пайнтеровским методом, должно оказаться плодотворным для решения ряда проблем общей цитологии, в частности, вопроса о причинах и закономерностях гетерохроматизации ⁽²⁾.

Род *Anopheles* оказался своеобразным, интересным новым объектом, удобным для решения некоторых цитологических проблем, а благодаря его изученности как переносчика малярии и далеко идущей различного типа внутривидовой дифференциации также и для изучения цитогенетических основ первых этапов дивергенции.

Материалом для настоящей работы послужили слюнные железы личинок IV стадии (незадолго до окукливания) *Anopheles maculipennis messeae* из окрестностей Харькова. Окраска ацетокармином по Пайнтеру, на льду.

Хромосомы в ядрах слюнных желез *Anopheles maculipennis messeae* морфологически сходны с вдвое меньшими хромосомами из ядер слюнных желез *Drosophila*: та же лентовидность, несколько сильнее выраженная у *A. maculipennis messeae*, та же соматическая конъюгация, превращающая пару гомологичных хромосом в одну ленту, то же дискоидальное строение эухроматических частей, тот же характер дисков (резкие или тонкие, сплошные или пунктирные, двойные или одинарные и т. д.). Хромосом у *A. maculipennis messeae* три пары. В ядрах слюнных желез число отдельностей изменчиво, максимальное число их шесть, т. е. шесть плеч. Одним из них является X-хромосома, так как в ряде ядер она была в гаплоидном состоянии. Y-хромосома нами не обнаружена. Форма дистальных концов отдельных плеч хромосом *A. maculipennis messeae* очень изменчива. Постоянны количество, характер и последовательность дисков.

Строение хромоцентра весьма своеобразно. Хромоцентра в виде зернистой массы, как у *Drosophila melanogaster*, у *Anopheles* не наблюдается. Рис. 1 показывает расположение хромосом в ядрах клеток слюнных желез *Anopheles maculipennis messeae*. Плечи хромосом либо переходят непосредственно одно в другое без всякой гетерохроматизации проксимальных концов (плечи 5 и 6 на рис. 1), либо соединяются интенсивно окрашенными, толстыми двойными тяжами.

Рис. 1 показывает, что «тяжи» — это гетерохроматизированные проксимальные участки хромосом. Мы видим, что плечо 2 переходит одним гомологом непосредственно, без гетерохроматизации в плечо 3 и на протяжении нескольких дисков эухроматическая его часть находится в гаплоиде. Другой же гомолог на протяжении этого участка гетерохроматизирован, превратился в сплошь окрашенный тяж, причем более тщательное рассмотрение препарата показало, что этот тяж не вполне однороден и соответственно дискам его эухроматического гомолога видны неясные и неполные следы дисков.

Толстая двойная нить в ряде случаев, соединяя два плеча хромосом, прикрепляется к одному из них не в крайне проксимальной точке, а сбоку. Соеди-

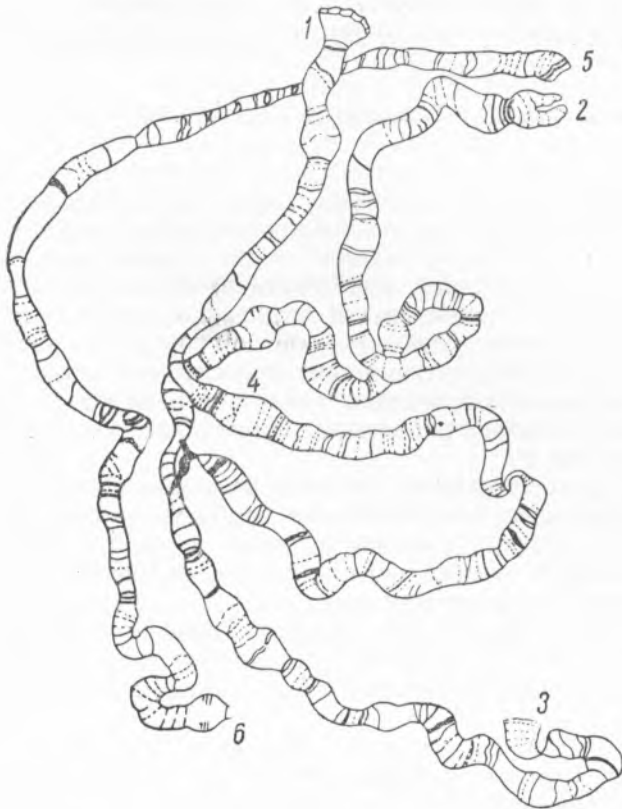


Рис. 1

няющиеся нитью или непосредственно без гетерохроматизации переходящие друг в друга плечи хромосом могут свободно комбинироваться, т. е. плечи 1 и 2, или 2 и 3, или 1 и 4 могут быть соединены в разных ядрах одной и той же личинки в сплошные хромосомы. Один окрашенный тяж может, соединять не два, а три или большее число плеч хромосом (рис. 1, плечи 2, 3, 4). Обычно переход одного плеча в другое совершается проксимальными концами, но бывают случаи, когда проксимальный конец плеча одной хромосомы прикрепляется к дистальному концу другого (см. рис. 1, где проксимальный

конец X слит с дистальным концом плеча 4, и рис. 2, где дистальный конец плеча 4 вовлечен в хромоцентр и прикрепляется к проксимальному концу плеча 2).

На рис. 2 следует остановиться особо, так как здесь имеет место соединение в одну непрерывную ленту трех плеч хромосом. Плечо 4, соединяясь своим дистальным концом с плечом одной хромосомы, одновременно проксимальным, без видимой гетерохроматизации переходит в X-хромосому. Подобные соединения двух и трех плеч хромосом с образованием одной непрерывной ленты говорят в пользу предположения о наличии неспецифического продольного притяжения хромосом. Тенденция к конъюгации негомологичными дисками сильнее всего выражена в проксимальных концах, но наблюдается и в дистальных (рис. 1 и 2), а также в некоторых других участках.

Основными элементами, определяющими нами выше своеобразие и изменчивость строения хромосомного комплекса покоя-

щихся ядер слюнных желез личинок *Anopheles maculipennis messeae*, являются: 1) изменчивость хромоцентра, 2) изменчивость гетерохроматизации проксимальных участков и как следствие этого изменчивость способа соединения плеч хромосом в хромосому, 3) соединение двух разных плеч в одну хромосому, 4) соединение более двух плеч в одну ленту, 5) особенности дистальных концов. В результате комбинированного действия изменчивости указанных элементов получается большая изменчивость общего строения хромосомного комплекса покоящихся ядер слюнных желез личинок *Anopheles*.

Хромоцентр ядер слюнных желез личинок *Anopheles* характеризуется:

1. Изменчивостью степени развития — от почти полного отсутствия до хорошо выраженного хромоцентра.

2. Зависимостью развития хромоцентра от степени развития гетерохроматизации проксимальных концов хромосом и участием нескольких, как правило, проксимальных концов в его образовании.

3. Участием дистальных концов хромосом в образовании хромоцентра некоторых ядер.

4. Наличием двойных толстых нитей, соединяющих проксимальные концы (или диски, близкие к проксимальным концам) нескольких (двух, трех и т. д.) плеч хромосом.

5. Возможностью непосредственной конъюгации дисков нескольких проксимальных концов плеч хромосом.

6. Некоторой диффузностью или, вернее, полицентричностью хромоцентра в некоторых ядрах со слабым развитием хромоцентра.

Наиболее сильных степеней гетерохроматизации проксимальных концов хромосом — гетерохроматизации, сопровождающейся образованием хромоцентра, состоящего из «зернистой массы», т. е. из разрозненных хромиолей, кое-где соединенных продольными окрашенными нитями, в ядрах слюнных желез личинок *Anopheles* нет.

Гетерохроматизация хромосом характеризуется:

1. Появлением неспецифического притяжения (притяжения к негомологичным дискам других, негомологичных хромосом). Надо отметить, что это наблюдается и на тех участках хромосом, которые во всех остальных отношениях эухроматичны.

2. Специфической ролью отдельных дисков, что ярко проявляется на начальных этапах гетерохроматизации данного участка хромосомы. Таким образом, мы приходим к выводу, что гетерохроматизация в ядрах у *Anopheles* начинается с отдельных наиболее легко гетерохроматизирующихся дисков. Следует добавить, что подобные диски характеризуются, когда они находятся в эухроматическом состоянии и на самых начальных этапах гетерохроматизации, своей толщиной и яркой окраской, другими словами, характеризуются большим (сравнительно) количеством тимонуклеиновой кислоты.

3. Превращением эухроматических участков хромосом, подвергающихся более сильной степени гетерохроматизации, в сплошь окрашенный двойной или еще более сложного строения тяж. Это происходит за счет отложения тимонуклеиновой кислоты в междисковых (хромосомных) промежутках, оставшихся неокрашенными в эухроматическом состоянии. Превращение эухроматического участка в нить сопровождается полным исчезновением дисков и появлением равномерно окрашенной и одинаково толстой нити.

4. Тенденцией гетерохроматических нитей (тяжей) к неспецифической конъюгации, т. е. к притяжению к дискам и проксимальным концам негомологичных хромосом, причем эта конъюгация может быть и продольной и поперечной.

5. Сосредоточением наиболее легко гетерохроматизирующихся ди-

сков в проксимальных районах и слабее гетерохроматизирующихся в дистальных районах плеч.

Изменчивые и притом слабые или средние степени гетерохроматизации обуславливают: 1) изменчивость строения хромоцентра; 2) возможность установить, что хромоцентр есть результат гетерохроматизации, и установить тесную корреляцию между этими признаками; 3) дают возможность несколько дальше продвинуть анализ вопроса об основных силах, управляющих движением хромосом в покоящихся ядрах; 4) приводят к тому, что ядра слюнных желез личинок *Anopheles* являются благороднейшим объектом для цитологических исследований; 5) позволяют сделать заключение, что гетерохроматизация приводит к неспецифической конъюгации между негомолотичными локусами, и позволяют отрицать положение многих современных авторов, что в основе гетерохроматизации и образования хромоцентра лежит гомологичность локусов проксимальных участков негомолотичных хромосом.

Свободные сочетания плеч хромосом и образование лент из трех и большего числа хромосом свидетельствуют о наличии неспецифического продольного притяжения в покоящемся ядре не только между разорванными кусками хромосом, что давно уже принималось на основании изучения закономерностей образования хромосомных aberrаций, но и между терминальными концами нормальных хромосом.

То обстоятельство, что образование лент происходит через эухроматизированные части хромосом с сохранением последовательности всех дисков, говорит и о том, что в покоящемся ядре *Anopheles* элементом, индивидуальностью является не целая хромосома, а ее элементы (плечи хромосом и плечи хроматид).

Связь разных плеч хромосом, соединенных в одну ленту, быть может, ограничивается только стадией покоя в соматических клетках. Этот вопрос подлежит дальнейшему изучению.



Рис. 2

Харьковский государственный университет
им. А. М. Горького

Поступило
13 X 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Т. Пайнтер и К. Бриджес, Строение гигантских хромосом, М.—Л., 1937.
- ² А. А. Прокофьева-Бельговская, Журн. общ. биол., 6, № 2, 93 (1945).