

Н. И. НУЖДИН

**ВЗАИМОЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ СОСТОЯНИЕМ ХРОМОСОМ,
КЛЕТОЧНЫМИ НУКЛЕОТИДАМИ, СКОРОСТЬЮ РАЗВИТИЯ
И ПРОЯВЛЕНИЕМ ПРИЗНАКА**

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 20 II 1948)

В предыдущих работах (1-2) был изложен материал, иллюстрирующий закономерность кратных отношений частот мозаичности. Частоты мозаичности у *Drosophila melanogaster* в различных типах скрещиваний распадаются на группы, характеризующиеся строго постоянным процентом появления мозаичных особей как среди самцов, так и среди самок. В состав одноименных групп входят особи различного генотипического строения. Отношения частот мозаичности между соседними группами кратны 2, общая же закономерность изменения частот мозаичности идет в геометрической прогрессии по формуле 2^n .

Анализ материала по мозаичности показал, что отмеченная выше закономерность определяется специфическим количественным эффектом гетерохроматина, снижающего частоту появления мозаичных особей. Любой гетерохроматический компонент хромосом, влияющий на мозаичность в форме материнского, отцовского или непосредственного эффекта, снижает мозаичность в два раза. В конкретном скрещивании общий эффект гетерохроматина — гетерохроматический индекс — представляет произведение всех возможных в данном типе скрещиваний эффектов, каждый из которых снижает мозаичность в два раза. В приведенной формуле 2^n , которой подчиняются частоты появления мозаиков, показатель степени n одновременно является и показателем числа гетерохроматических компонентов, влияющих на мозаичность. Постоянный член прогрессии 2 указывает на величину снижающего эффекта каждого гетерохроматического компонента.

Обсуждая вопрос о причинах такой строгой количественной закономерности, мы высказали предположение, что последняя определяется способностью гетерохроматических компонентов хромосом синтезировать строго постоянное количество клеточных нуклеотидов. Нарастая в арифметической прогрессии и оказывая влияние на процессы развития, вероятно, на клеточные деления, их влияние на появление мозаичности будет выявляться в геометрической прогрессии, с которой идут частоты мозаичности.

В связи с этим выявилась необходимость экспериментального анализа содержания клеточных нуклеотидов в материале, отличающемся различной частотой появления мозаичных особей. При том исключительном значении, которое придается в настоящее время клеточным нуклеотидам в развитии и общем метаболизме клетки, вскрыть количественную закономерность их синтеза представляет несомненный интерес.

В качестве методики определения содержания клеточных нуклеотидов мы остановились на спектрофотометрическом анализе экстракта из начавших развиваться яиц в спектрофотометре Бекмана*. Материалом служили яйца дрозофилы не старше 4 час. развития, собранные в количестве 10 000 шт. в каждом варианте опыта, из которых и извлекались нуклеотиды 0,2% NaOH. Кроме того, были проспектрометрированы три различные концентрации раствора (0,01, 0,001 и 0,0005%) натриевой соли дезоксирибозонуклеиновой кислоты. Последние данные

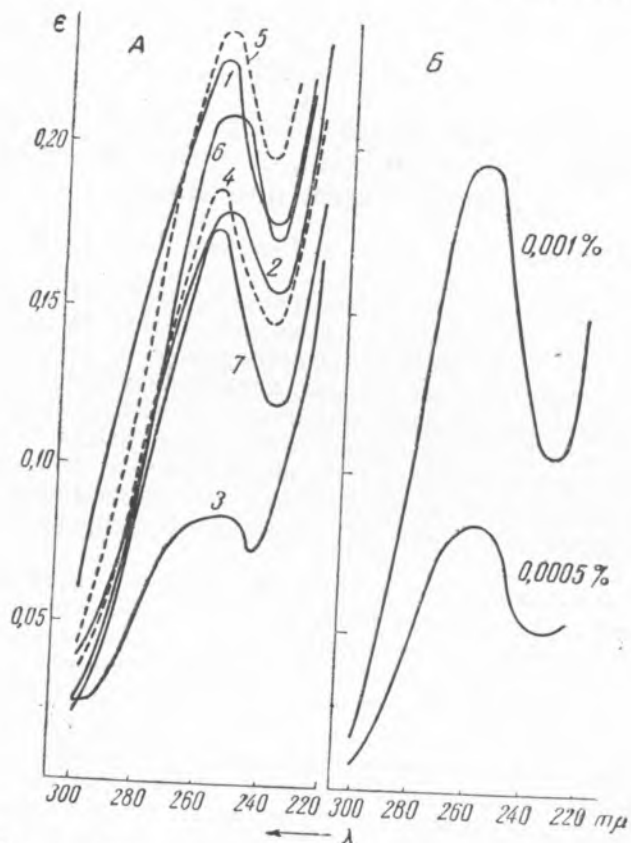


Рис. 1. Кривые поглощения ультрафиолетовых лучей: А — экстрактом из яиц, отложенных самками дрозофилы в различных типах скрещиваний (опыт) и Б — раствором натриевой соли дезоксирибозонуклеиновой кислоты (контроль). Цифры у кривых опыта соответствуют номерам скрещиваний табл. 1

позволили произвести не только сравнение экспериментальных кривых поглощения с контрольными кривыми, но и определение количественного содержания клеточных нуклеотидов в экспериментальных экстрактах.

Анализ материала, приведенного на рис. 1 и в табл. 1, позволяет сделать следующие выводы.

1. Содержание клеточных нуклеотидов в различных типах скрещиваний сильно отличается. Пересчет показал, что в проанализированном материале максимальное содержание клеточных нуклеотидов,

* Анализ был выполнен В. Б. Евстигнеевым, которому автор выражает свою глубокую благодарность.

Таблица 1

№ скрещиваний	Скрещивания	% гетерохроматизированных хромосом у самок	Количество нуклеотидов на яйцо в мг	% мозаичных особей среди самок	Срок максим. вытупления личинок в эмбрионезе в час.	Процент мозаиков среди самок	
						вытупившихся на 20—21 час. эмбрионеза	вытупившихся на 27—28 час. эмбрионеза
1	♀ $sc^8/sc^8 \times \sigma^8 y ac/Y$	71,0	$6,7 \cdot 10^{-4}$	5,35	22	0,33	4,16
2	♀ $sc^8/sc^8 \times \sigma^8 sc^8/Y$	52,5	$5,3 \cdot 10^{-4}$	13,16	22,5—23	25,88	32,48
3	♀ $y ac/y ac \times \sigma^8 sc^8/Y$	20,0	$2,5 \cdot 10^{-4}$	26,61	23	27,77	66,66
4	♀ $X \cdot Y^1/X \cdot Y^1 \times \sigma^8 sc^8/Y$	—	$5,6 \cdot 10^{-4}$	2,17	—	—	—
5	♀ $sc^8/sc^8 \times \sigma^8 X \cdot Y^1/Y$	—	$7,0 \cdot 10^{-4}$	1,79	—	—	—
6	♀ $X \cdot Y^1/X \cdot Y^1 \times \sigma^8 X \cdot Y^1/Y$	—	$6,2 \cdot 10^{-4}$	—	—	—	—
7	♀ $y ac/y ac \times \sigma^8 y ac/Y$	—	$5,2 \cdot 10^{-4}$	—	—	—	—

экстрагированных из яиц, было $7,0 \cdot 10^{-4}$ и минимальное $2,5 \cdot 10^{-4}$ мг на яйцо.

II. Наблюдается обратная зависимость между частотой появления мозаиков и балансом клеточных нуклеотидов. В тех скрещиваниях, где анализ показал наименьшее содержание нуклеотидов в яйцах, имела место наивысшая частота появления мозаиков среди взрослых особей (табл. 1).

III. Сопоставление данных по содержанию клеточных нуклеотидов с данными цитологического исследования состояния участка IA-B1 хромосомы $sc^{te}8$, ответственного за мозаичное проявление признака (3), указывает на наличие между тем и другим обратной зависимости: при нарастании частоты гетерохроматизированного состояния указанного выше участка хромосомы содержание нуклеотидов закономерно падает.

IV. Проведенные автором исследования показали, что линии и скрещивания, характеризующиеся повышенной частотой мозаичности, обладают более медленным темпом эмбрионального развития (4). В одном и том же скрещивании среди мух, развившихся из личинок с быстрым темпом эмбрионального развития, процент появления мозаиков резко снижен по сравнению с таковым среди мух, развившихся из личинок с замедленным темпом эмбрионального развития (табл. 1).

V. Наличие дополнительного гетерохроматина приводит к повышенному содержанию клеточных нуклеотидов. Последнее видно из сопоставлений скрещиваний 6 и 7, 3 и 4. Отметим также, что наличие дополнительного гетерохроматина приводит к подавлению мозаичности (скрещивания 4 и 5) и к повышению темпа эмбрионального развития.

Обобщаем изложенные выводы о взаимосвязи между состоянием участка хромосомы, ответственного за мозаичность, балансом клеточных нуклеотидов, скоростью эмбрионального развития и частотой появления мозаиков в следующей форме.

В зависимости от частоты, с которой участок хромосомы, ответственный за мозаичность, находится в гетерохроматизированном состоянии, соответственно изменяются: общий баланс клеточных нуклеотидов, скорость эмбрионального развития и частота появления мозаичных особей. Чем выше процент гетерохроматизированных хромосом, тем ниже баланс клеточных нуклеотидов, ниже темп эмбрионального развития и выше процент появления мозаичных особей.

Приведенные в табл. 1 цифровые данные, особенно для первых трех скрещиваний, не осложненных наличием дополнительного гете-

рохроматина, позволяют также вскрыть количественную закономерность взаимосвязей в общей цепи: хромосома → нуклеотиды → развитие → признак.

1. В указанных скрещиваниях частоты гетерохроматизированного состояния участка 1A-B1 хромосомы scute-8 меняются в арифметической прогрессии. В полном соответствии с арифметической прогрессией частот гетерохроматизированного состояния участка 1A-B1, в арифметической же прогрессии нарастает содержание клеточных нуклеотидов в развивающихся яйцах. Это указывает на определенную связь между состоянием участка хромосомы, ответственного за мозаичность, и синтезом клеточных нуклеотидов.

2. Нарастание количественного содержания клеточных нуклеотидов приводит к ускорению эмбрионального развития.

3. Соответственно количественному нарастанию клеточных нуклеотидов в арифметической прогрессии частоты появления мозаичных особей в тех же скрещиваниях меняются в геометрической прогрессии. Между балансом клеточных нуклеотидов и частотой появления мозаиков имеет место обратная зависимость: чем выше содержание нуклеотидов в клетках, тем ниже процент мозаиков среди взрослых особей.

4. Закономерность кратного нарастания нуклеотидов наблюдается не только в случаях изменений морфо-физиологического состояния участка хромосомы, что имело место в разобранных выше скрещиваниях, но и в результате влияния дополнительного гетерохроматина. Как на пример укажем на скрещивания 3 и 4, приведенные в табл. 1, в которых содержание клеточных нуклеотидов, соответственно, будет $2,5 \cdot 10^{-4}$ и $5,6 \cdot 10^{-4}$ мг на яйцо. Наличие дополнительного гетерохроматического компонента Y^1 в скрещивании 4 привело к повышению содержания нуклеотидов в яйцах в два раза по сравнению с скрещиванием 3.

Изложенный в работе материал:

а) Показал количественные соотношения в общей цепи:

хромосома → нуклеотиды → развитие → признак.

б) Вскрыл природу кратных отношений частот мозаичности. В основе этой кратности лежит способность гетерохроматических компонентов хромосом синтезировать строго постоянное количество клеточных нуклеотидов. Эта способность сохраняется как в случаях наличия дополнительного гетерохроматина, так и в случаях его качественного изменения под влиянием структурных соотношений в ядре клетки во время прохождения стадии мейозиса.

в) Дал окончательные доказательства правильности предложенной нами гипотезы о роли структурной гомо- и гетерозиготности в изменениях хромосом или их отдельных участков. В настоящее время справедливость названной гипотезы обоснована генетическими, цитологическими и биохимическими данными.

Институт генетики
Академии Наук СССР

Поступило
19 II 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. И. Н у ж д и н, ДАН, 53, № 9 (1946). ² Н. И. Н у ж д и н, Тр. Ин-та генетики, 14 (1947). ³ А. А. П р о к о ф њ е в а - Б е л ь г о в с к а я, Журн. общей биол., 6, № 2 (1945). ⁴ Н. И. Н у ж д и н, ДАН, 54, № 1 (1946).