

УДК 573  
ББК 28.0  
Т41

Составители:

академик РАН *В.И. ИВАНОВ*,  
доктор биологических наук *Н.А. ЛЯПУНОВА*

Рецензенты:

академик *Л.Л. КИСЕЛЁВ*,  
академик РАН *Н.П. БОЧКОВ*

### **Тимофеев-Ресовский Н.В.**

Избранные труды / Н.В. Тимофеев-Ресовский ; под ред. О.Г. Газенко, В.И. Иванова ; [сост. В.И. Иванов, Н.А. Ляпунова]. – М. : Наука, 2009. – 511 с. – (Памятники отечественной науки. XX век). – ISBN 978-5-02-036114-0 (в пер.).

Книга содержит научно-биографический очерк о Н.В. Тимофееве-Ресовском, составленный группой его учеников и сотрудничавших с ним учёных. Для публикации выбрана 21 статья Н.В. Тимофеева-Ресовского (из более чем 300 научных публикаций), из которых 10 издаются на русском языке впервые. Работы отражают основные направления научной деятельности Н.В. Тимофеева-Ресовского и сгруппированы в разделы «О проявлении генов», «Мутационный процесс», «Генетика и эволюция», «Радиобиология и радиоэкология», «Теоретические вопросы биологии» и др. В приложениях приведены основные даты жизни и научного творчества Н.В. Тимофеева-Ресовского, полная библиография его научных трудов и основные прижизненные и посмертные публикации о нём в России и за рубежом.

Для широкого круга биологов, физиков, биофизиков, медиков.

По сети «Академкнига»

ISBN 978-5-02-036114-0

© Российская академия наук и издательство «Наука»,  
серия «Памятники отечественной науки. XX век»  
(разработка, оформление), 2005 (год основания),  
2009

© Иванов В.И., Ляпунова Н.А., составление, 2009

© Редакционно-издательское оформление.  
Издательство «Наука», 2009

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

---

ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

*Н.В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ*

# Избранные труды

Под редакцией  
академика О.Г. ГАЗЕНКО и  
академика РАН В.И. ИВАНОВА



МОСКВА НАУКА 2009

## 2.4. О ДЕЙСТВИИ $\gamma$ -ОБЛУЧЕНИЯ НА ПЕРВИЧНОЕ НЕРАСХОЖДЕНИЕ X-ХРОМОСОМ У *Drosophila melanogaster*\*

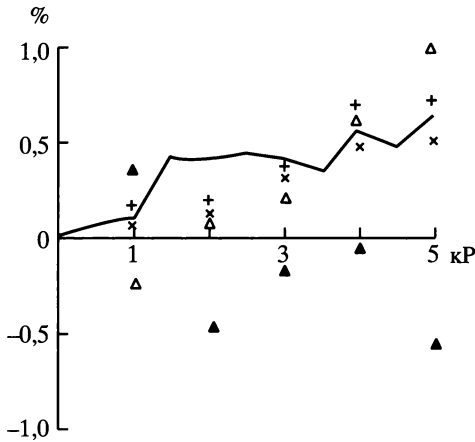
Довольно любопытно, что старая, существующая более полувека проблема, касающаяся нерасхождения хромосом в мейозе, все еще остается нерешенной [1]. Это связано с тем, что хотя после появления первой, классической работы Bridges в 1916 г. [2] появилось множество публикаций о феномене нерасхождения хромосом, среди них отсутствуют обширные, многосторонние, систематические исследования. В частности, остается нерешенным вопрос о механизмах действия ионизирующего излучения на первичное нерасхождение хромосом, хотя первые опыты по изучению влияния рентгеновского облучения на этот процесс были проведены еще в 1920-е гг. Лишь недавно Н. Traut [3] опубликовал результаты своих обширных опытов на эту тему.

В последние годы в связи с попытками выяснения этиологии многих «хромосомных болезней» человека проблема первичного нерасхождения хромосом в мейозе приобрела новое значение. Это послужило поводом для проведения в нашей лаборатории систематических экспериментальных исследований, целью которых был анализ феномена спонтанного и индуцированного облучением нерасхождения хромосом у дрозофилы. В предлагаемой работе кратко изложены полученные нами к настоящему времени данные о действии  $\gamma$ -лучей на первичное нерасхождение X-хромосом у мух из генетически различных культур *Drosophila melanogaster*, характеризующихся крайней вариабельностью процента спонтанного нерасхождения X-хромосом.

Описанные ниже опыты проведены на культурах дрозофил, имеющих следующие хромосомы: *yellow*, «кольцевую хромосому» ( $X^C$ ,  $y$ ,  $v$ ), «хромосому с множественными инверсиями» (три инверсии в X-хромосоме и инверсия *Curly* во второй хромосоме, все инверсии гетерозиготные —  $y/y$   $sc^{SI}$   $In49v$   $sc^8$ ;  $Cy/+$ ), и хромосому *claret-nondysjunctional* ( $ca^{nd}$ ) [4]. Использовали стандартные методы исследования: самок соответствующих культур двухдневного возраста облучали  $\gamma$ -лучами  $Co^{60}$  (дозы 1, 2, 3, 4 и 5 кР) и скрещивали либо с нормальными самцами культуры *Berlin wild* (самки трех первых культур), либо с *Bar*-самцами (культура  $ca^{nd}$ ). В дальнейшем использовали потомство  $F_1$  лишь первых трех дней кладки. Вслед за этим появляющихся ХО-самцов проверяли на стерильность, а ХХУ-самок — на вторичное нерасхождение.

В четырех использованных в опытах культурах дрозофилы был определен процент спонтанного первичного нерасхождения X-хромосом. В культуре *yellow* обнаружено примерно 0,21% ХХУ-самок и 0,37% ХО-самцов; эти величины можно рассматривать как довольно высокие в пределах «нормальных границ» частоты спонтанного нерасхождения в различных культурах *Drosophila melanogaster*. В культуре с «кольцевой X-хромосомой» соот-

\* «Über die Wirkung der  $\gamma$ -Bestrahlung auf das primäre Nichttrennen der X-Chromosomen bei *Drosophila melanogaster*», впервые опубликовано в *Studia Biophysica*. Berlin. 1967. 2. Jg. Heft 1. S. 27–31. В соавторстве с Н.В. Готовым. (Перевод Л.А. Певницкого.)

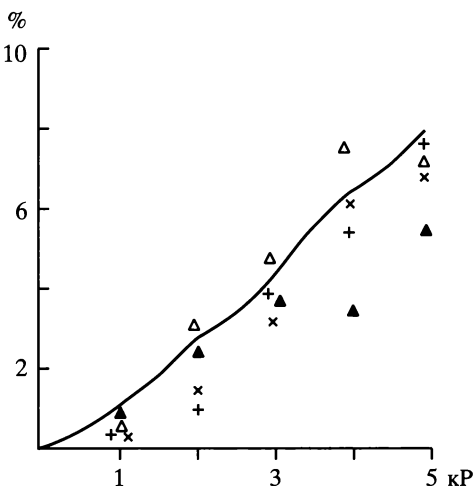


**Рис. 1.** Зависимость «доза–эффект» для радиационно-индуцированных частот ХХУ-самок в культурах: + – yellow, x – кольцевая хромосома, Δ – множественные инверсии, ▲ – *ca<sup>nd</sup>*; линия построена по данным Н. Traut [3]

ветствующие показатели составляли 0,03 и 0,13%. Среди дрозофил, имеющих «хромосому с множественными инверсиями», найдено 2,04% ХХУ-самок и 1,83% Х0-самцов; как видно, в данном случае частота исключительных самок и самцов примерно одинакова. И наконец, наиболее высокий процент нерасхождения зарегистрирован в культуре *ca<sup>nd</sup>*: 3,68% ХХУ-самок и 10,94% Х0-самцов. Во всех культурах за исключением дрозофил, имеющих «хромосому с множественными инверсиями», Х0-самцы встречаются существенно чаще, чем ХХУ-самки, что типично для большинства культур *Drosophila melanogaster*; данное явление основано на том, что причиной появления Х0-самцов служит не только нерасхождение X-хромосом, но и возможное отставание и другой механизм утраты одной из X-хромосом в мейозе. Впрочем, для ответа на вопрос, поставленный в настоящей работе, это не имело значения.

Результаты опытов с облучением представлены на рис. 1 и 2.

Рис. 1 демонстрирует кривую «доза–эффект», отображающую частоту появления ХХУ-самок в четырех генетически различающихся культурах дрозофил после облучения. Разумеется, приведенные величины получены после вычитания процента спонтанно появляющихся в культурах исключительных самок. Можно видеть, что хотя у необлученных дрозофил этот процент крайне вариабелен, его прирост в результате облучения практически одинаков во всех культурах. В зависимости от дозы облучения доля исключительных самок колеблется примерно от 0,1% (низкая доза) до 1% (высокая доза). Поскольку в культуре *ca<sup>nd</sup>* величина прироста после облучения невелика по сравнению с процентом спонтанно появляющихся исключительных самок, который сам по себе отличается высокой вариабельностью, эффект облучения оказывается статистически недостоверным.



На рис. 2 представлена такая же кривая «доза–эффект» для исключительных самцов. Результаты подсче-

тов

**Рис. 2.** Зависимость «доза–эффект» для радиационноиндуцированных частот Х0-самцов в культурах: + – yellow, x – кольцевая хромосома, Δ – множественные инверсии, ▲ – *ca<sup>nd</sup>*. Линия построена по данным Н. Traut [3]

та процента Х0-самцов в принципе одинаковы с данными, полученными на ХХУ-самках. Единственное различие – как и следовало ожидать – состоит в том, что процент Х0-самцов нарастает гораздо быстрее вместе с увеличением дозы облучения, чем процент ХХУ-самок. Этот результат подтверждает предположение о том, что причинами возникновения Х0-самцов помимо нерасхождения хромосом могут служить и другие факторы (отставание, проксимальные субтерминальные делеции, образование «мостов» вследствие простых разрывов с последующей утратой Х-хромосомы и др.).

Резюмируя, можно сделать следующее заключение. Процент появляющихся исключительных дрозофил в результате воздействия не слишком высоких доз облучения мало отличается от процента таких же особей, спонтанно возникающих в большинстве культур дрозофилы. При этом процент индуцированных облучением исключительных дрозофил существенно ниже спонтанно возникающего в тех культурах, которые характеризуются генетически обусловленной высокой частотой нерасхождения Х-хромосом в мейозе во время оогенеза. Следует указать, что полученные нами при исследовании всех четырех культур данные (см. рис. 1 и 2) превосходно согласуются с результатами опытов Н. Траут [3], проведенных на культуре дрозофил с «нормальным» низким процентом первичного нерасхождения. Главный же результат наших опытов состоит в том, что независимо от уровня спонтанных нерасхождений у генетически различающихся штаммов *Drosophila melanogaster* облучение вызывает одинаковый, относительно небольшой прирост процента нерасхождений. Генетически обусловленные различия между разными штаммами могут существенно превосходить наблюдаемые различия процента нерасхождения Х-хромосом, индуцированного облучением. Поскольку эффект облучения не зависит от генетических различий между штаммами, выглядит оправданным предположение о том, что механизмы спонтанного и вызванного облучением нерасхождения хромосом различны.

В заключение нам хотелось бы выразить сердечную благодарность доктору R.A. Spieler (Университет штата Иллинойс) за любезно предоставленную нам культуру *ca<sup>nd</sup>*.

## Литература

1. Бочков Н.П., Глотов Н.В. // Генетика. 1967.
2. Bridges C.B. // Genetics. 1916. Vol. 1.
3. Traut H. // Mutat. Res. 1964. Vol. 157.
4. Levis E.B., Gencarella W. // Genetics. 1952. Vol. 37. P. 600.