

ВЛИЯНИЕ ГЕНОТИПА НА ЧАСТОТУ
РАДИАЦИОННО-ИНДУЦИРОВАННОЙ АНЕУПЛОИДИИ
В ООГЕНЕЗЕ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

СООБЩЕНИЕ II. ГЕТЕРОЗИГОТНЫЕ ИНВЕРСИИ

В X И II ХРОМОСОМАХ

Н. В. ГЛОТОВ, В. А. СЕМЕНОВА

Институт медицинской радиологии АМН СССР, Обнинск

ВВЕДЕНИЕ

В 1955 г. Купер, Циммеринг и Крившенко [1] подробно исследовали феномен, описанный ранее А. Стёртевантом, — интерхромосомный эффект в отношении нерасхождения хромосом (interchromosomal effect on non-disjunction). Этот феномен заключается в резком увеличении (на 1—2 порядка) частоты появления исключительных самок XXУ и самцов Х0 в потомстве самок ХХ, имеющих инверсии в одной из Х-хромосом и в одной из больших аутосом. Наличие этого феномена было подтверждено и подробнее исследовано в дальнейшем многими другими авторами, например [2—7]. Уже Купер с соавторами [1] объяснили механизм интерхромосомного эффекта наличием своеобразной неспецифической конъюгации негомологичных хромосом в мейозе с последующим случайным распределением гомологов по дочерним клеткам. Эта точка зрения в настоящее время общепризнана.

Цель настоящей работы — изучение частоты появления исключительных мух в потомстве самок, дающих интерхромосомный эффект, в зависимости от дозы γ -лучей Co^{60} . В первом сообщении настоящей серии [8] мы привели кривые доза-эффект для культур дрософилы с различной конфигурацией Х-хромосом — с телоцентрическими и кольцевыми Х-хромосомами. В этой работе полученные ранее кривые будут сопоставлены с кривыми для культуры, имеющей, с одной стороны, нарушение нормальной конъюгации и, с другой, — гораздо большую частоту спонтанной анеуплоидии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили с самками $u/y\ sc^{S1}\ In\ 49\ v\ sc^8; Cy/+$, имеющими инверсии в одной из Х-хромосом и инверсию $Cy\ (2L + 2R)$ в одной из хромосом II пары¹. Эти самки были получены в первом поколении от скрещивания мух из культур $y; Cy/L$ и $u\ sc^{S1}\ In\ 49\ v\ sc^8$. Спонтанная частота исключительных самок ХХУ в потомстве самок $u/y\ sc^{S1}\ In\ 49\ v\ sc^8; Cy/+$ составляла 2,0% и исключительных самцов Х0 — 1,8%. Отношение числа самок ХХУ к числу самцов Х0 не противоречит отношению 1:1 ($\chi_1^2 = 0,676; P > 0,5$). Облучение производили γ -лучами Co^{60} дозами 1, 2, 3, 4 и 5 кр. Кривые доза — эффект были получены в четырех повторных опытах; кроме того, спонтанные частоты определяли еще в четырех предварительных опытах.

Методики обучения, последующих скрещиваний, анализа исключительного потомства, способ вычисления частот исключительных особей и методы статистического анализа результатов описаны в первом сообщении [8].

¹ Описание соответствующих мутаций см. [9].

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты опытов приведены в табл. 1. Поскольку в данном скрещивании происходит сложное расщепление, проанализируем прежде всего наблюдающиеся при этом соотношения классов. На основании менделевских правил следует ожидать расщепления 1:1 для двух типов регу-

Таблица 1

Результаты скрещивания у/у sc^{S1} In 49 v sc⁸; Cy/+ самок, облученных разными дозами гамма-лучей, с самцами Berlin wild

Доза, кр	Регулярные самки		Регулярные самцы yellow				Исключительные самки yellow		Исключительные самцы		Исключительные		Воспроизводимость частот исключительных мух в повторных опытах, р	
	Cy	+	Cy		+		Cy	+	Cy	+	самки, %	самцы, %	самки	самцы
			v	+	v	+								
0	4340	4182	1946	2148	1904	2143	77	97	93	66	2,0	1,8	0,5	>0,1
1	1798	1899	781	897	835	955	36	32	52	41	1,8	2,4	>0,2	>0,3
2	2376	2453	992	1093	1033	1169	38	68	117	118	2,2	4,6	>0,7	>0,3
3	1555	1645	707	800	641	793	25	45	122	104	2,1	6,6	>0,1	>0,8
4	1264	1358	522	628	601	674	29	41	127	131	2,6	9,0	>0,3	>0,005
5	826	857	302	437	340	413	20	33	88	114	3,0	10,7	>0,8	>0,05

лярных самок, расщепления 1:1:1:1 для четырех типов регулярных самцов и расщеплений 1:1 для двух типов исключительных самок и двух типов исключительных самцов. Действительно, отношение числа регулярных самок Cy к числу регулярных самок не-Cy не противоречит отношению 1:1 ни в контроле, ни при одной из доз облучения (суммарный $\chi^2_{28} = 30,250$; $p > 0,3$).

Напротив, соотношение четырех типов регулярных самцов резко не соответствует ожидаемому. Суммарное для контроля и всех доз значение χ^2 при 18 степенях свободы равно 132,013, что дает $p < 10^{-10}$. Для анализа этой ситуации была применена процедура разложения χ^2 по компонентам [10]. Результаты скрещивания (см. табл. 1) и разложения χ^2 (табл. 2) показывают, что отклонение от менделевских правил связано с систематическим занижением числа самцов yellow vermilion, что может быть объяснено пониженной относительной жизнеспособностью самцов, имеющих в гемозиготе инвертированную хромосому у sc^{S1} In 49 v sc⁸.

Таблица 2

Анализ отклонения от ожидаемого расщепления 1:1:1:1 для четырех типов регулярных самцов (разложение χ^2 на компоненты)

Доза, кр	Генотип			
	Cy	v	Cyv	Всего
0	0,271	23,889	0,168	24,328
1	3,617	16,060	0,005	19,682
2	3,193	13,102	0,286	16,581
3	1,812	20,410	1,184	23,406
4	6,443	13,213	0,449	20,105
5	0,011	26,101	1,800	27,912
Всего	15,347	112,775	3,892	132,013

Соотношение исключительных самцов Cy и не-Cy в контроле (93:66) также противоречит отношению 1:1 ($\chi^2_2 = 17,044$; $p = 0,01$); такую же

тенденцию проявляет и соотношение исключительных самок Су и не-Су (77 : 97) — $\chi^2 = 14,411$; $p = 0,07$. Обращает на себя внимание, однако, тот факт, что эти отношения комплементарны — 1 : 1,40 и 1,41 : 1. Форбес [3] объясняет аналогичную ситуацию неслучайным распределением негомологичных хромосом в мейозе: если обе X-хромосомы оказываются у одного из полюсов клеточного деления, то II хромосома с инверсией Су чаще находится у противоположного полюса. Однако для принятия

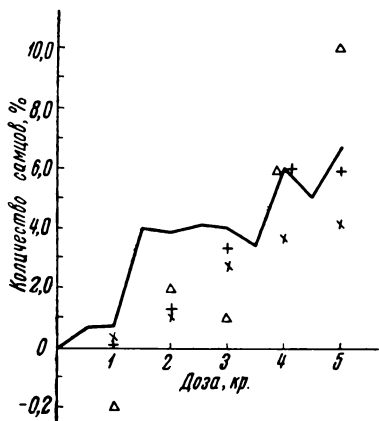


Рис. 1. Зависимость частоты появления XXU-самок от дозы гамма-лучей (вычтены спонтанные частоты):

+ — yellow; x — X^c у v; Δ — у/у sc^{S1} In 49 v sc^c; Су/+ u — результаты Травта [12]

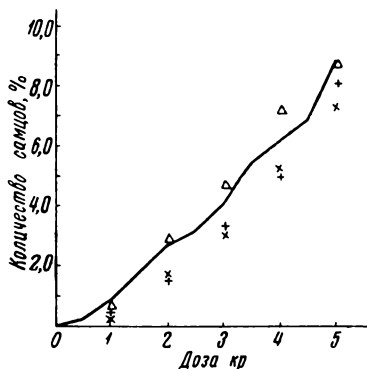


Рис. 2. Зависимость частоты появления XO-самцов от дозы гамма-лучей (вычтены спонтанные частоты):

+ — yellow; x — X^c у v; Δ — у/у sc^{S1} In 49 v sc^c; Су/+ u — результаты Травта [12]

этой интерпретации следует подробнее изучить явно неслучайно варьирующее соотношение типов исключительных самцов и самок в повторных опытах. Интересно отметить, что относительное завышение числа исключительных самок не-Су имеет место и при облучении, в то время как относительное завышение числа исключительных самцов Су при облучении стирается. Это может быть связано с тем, что при облучении XO-самцы появляются в основном не в результате нарушения распределения хромосом в мейозе, а вследствие хромосомных aberrаций (см. [11]).

Отметив далее удивительную воспроизводимость частот исключительных мух в повторных опытах (см. последние столбцы табл. 1), перейдем к рассмотрению кривых доза-эффект. На рис. 1 приведена зависимость частоты исключительных самок XXU от дозы облучения (вычтена спонтанная частота 2,0%). Статистический анализ показывает, что частота самок XXU растет с дозой ($p < 0,025$), причем линейная компонента статистически существенна ($p < 0,005$), в то время как вклад нелинейности недостоверен ($p = 0,5$). Сравнивая эти результаты с полученными нами [8] для культуры yellow и X^c, у v и с данными Травта [12] (приведенными на рис. 1 также за вычетом соответствующего контроля), можно видеть, что изменение нормальной конъюгации у самок у/у sc^{S1} In 49 v sc^c; Су/+ , с одной стороны, и резкое увеличение при этом спонтанной частоты XXU-самок (до 2,0%), с другой, не влияет на радиационно-индуцированную частоту исключительных самок.

На рис. 2 приведена зависимость частоты исключительных самцов XO от дозы облучения (вычтена спонтанная частота 1,8%). Статистический анализ показывает, что частота исключительных самцов растет с дозой

($p < 10^{-10}$), причем линейная компонента статистически достоверна ($p < 10^{-10}$), для нелинейной компоненты $p = 0,025$. Сравнение этих результатов с полученными для культур yellow и X^c , у v (кривые доза — эффект для которых приведены на рис. 2 наряду с кривой Траута), показывает их общее сходство. Таким образом, и для радиационно-индуцированной частоты Х0-самцов получены сходные результаты — независимость радиационно-индуцированной частоты исключительных самцов от генетических особенностей облучаемых самок и спонтанной частоты появления Х0-самцов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При облучении самок у/у sc^{Sl} In 49 v sc^8 ; Cy/+ 1, 2, 3, 4 и 5 кр γ -лучей Co^{60} получены кривые доза — эффект для частот появления в потомстве ХХУ-самок и Х0-самцов, совпадающие (при вычитании контроля) с аналогичными кривыми для самок с телоцентрическими (yellow) и кольцевыми (X^c , у v) X-хромосомами. Таким образом, частота радиационно индуцированной анеуплоидии не зависит от аномальной конъюгации хромосом при интерхромосомном эффекте и от резкого увеличения частоты спонтанной анеуплоидии.

Авторы выражают искреннюю признательность Н. П. Бочкову, В. И. Иванову, Н. В. Тимофееву-Ресовскому за постоянное внимание и весьма ценные замечания.

Поступила в редакцию
14 апреля 1967 г.

Литература

1. K. W. Cooper, S. Zimmering, J. Krivshenko. Interchromosomal effects and segregation. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 41, 911, 1955.
2. T. Oksala. Chromosome pairing, crossing-over and segregation in meiosis in *Drosophila melanogaster* females. Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 23, 197, 1958.
3. C. Forbes. Nonrandom assortment in primary nondisjunction in *Drosophila melanogaster*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 46, 222, 1960.
4. C. Forbes. The effect of heterozygous inversions on primary nondisjunction in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 47, № 10, 1301, 1962.
5. J. N. Frost. Autosomal nondisjunction in males of *Drosophila melanogaster*. Genetics, 46, № 1, 39, 1961.
6. C. Ramel. Interchromosomal effects of inversions in *Drosophila melanogaster*. II. Non-homologous pairing and segregation. Hereditas, 48, № 1—2, 59, 1962.
7. P. Roberts. Interchromosomal effects and the relation between crossing-over and nondisjunction. Genetics, 47, № 12, 1691, 1962.
8. Н. В. Глотов, А. Г. Сушкин. Влияние генотипа на частоту радиационно-индуцированной анеуплоидии в оогенезе *Drosophila melanogaster*. I. Кольцевания X-хромосома. Генетика, № 8, 60, 1967.
9. C. V. Bridges, K. S. Brehme. The mutants of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Wash. Publ., 552, 1944.
10. Р. А. Фишер. Статистические методы для исследователей. М., Госстатиздат, 1958, стр. 86.
11. М. М. Тихомирова. О механизме возникновения анеуплоидных гамет при действии X лучей. Генетика, № 4, 63, 1965.
12. H. Traut. The dose-dependence of X-chromosome loss and nondisjunction induced by X-rays in oocytes of *Drosophila melanogaster*. Mut. Res., 1, № 2, 157, 1964.