

ЦИТОЛОГИЯ

В. ГЛОТОВ

ДИМОРФИЗМ КАРИОТИПА У *CHRYSANTHEMUM CORONARIUM* L.

(Представлено академиком А. А. Рихтером 19 V 1939)

При кариологическом изучении рода *Chrysanthemum* трибы *Anthemideae* сем. *Compositae* обнаружился ряд фактов, идущих несколько в разрез с основными установками цитологии.

В частности при изучении образцов *Chrysanthemum coronarium* L. выявились факты, отклоняющиеся от «закона специфичности наборов хромосом».

М. Навашин, Левитский, Авдулов, Бреславец, Darlington (1927 г.) приводят факты, подтверждающие это.

В этой статье приводятся данные по кариологии *Ch. coronarium*. Вид этот относится к секции *Eu-Chrysanthemum* и в диком виде произрастает в Средиземноморской области.

Нами изучено 30 образцов *Ch. coronarium*, полученных из различных географических пунктов, и 3 образца явных естественных гибридов между *Ch. coronarium* и *carinatum*.

Все образцы проращивались в чашках Петри, затем высаживались в вазоны и по достижении необходимого возраста фиксировались.

Материал фиксировался во всех случаях хондриосомным фиксажем Левитского — смесью 1% хромовой кислоты и 40% формалина в отношении 1:1. Препараты окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну. Измерение длины хромосом производилось проекционным методом проф. Г. А. Левитского при увеличении рисунка в 5 000 раз.

Вычисления объемов красящейся части хромосомы при данном фиксаторе производились по формуле:

$$v = \frac{4}{3} \pi R^3 + \pi R^2 (L - D),$$

где R — радиус хромосомы, D — диаметр ее, L — длина ее.

Формула составлена из формулы объема шара, равного $\frac{4}{3} \pi R^3$, и объема цилиндра остальной части хромосомы*. Для вычисления толщины хромосом брались средние из 100 измерений.

С самого начала работы с ромашками мною был принят принцип изучения кариотипа любого вида в географическом разрезе. Идиограмма вида устанавливалась не на основании изучения одного какого-нибудь случай-

* Формула составлена инженером С. Ф. Жигаловым, за что приношу ему благодарность.

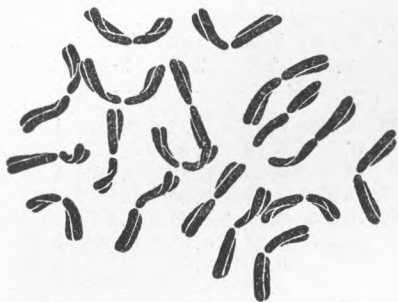
ного образца, а на основании возможно большего числа образцов, притом полученных из различных пунктов основного ареала данного вида.

Из исследованных мною 30 образцов *Ch. coronarium*—25 имели нормальный и типичный для вида кариотип с $2n=18$, с типичными, крупными и сравнительно тонкими хромосомами, остальные же 5 образцов имели уже наряду с нормальным кариотипом несколько измененный.

Изменения эти выражались в следующем: в одном и том же корешке и часто в одном и том же срезе мы встречаем и измененный, и нормальный кариотипы. Разница между ними настолько резко проявлялась, что даже при поверхностном и беглом просмотре препаратов позволила отметить два очень четко выделяющихся кариотипа.

Тип 1-й представляет нормальный для данного вида кариотип ($2n=18$) с длинными, тонкими хромосомами, что типично за небольшим исключением для всего рода *Chrysanthemum*. Все хромосомы имеют двуплечия с резко выраженными перетяжками и с довольно большими ахроматическими перерывами.

Тип 2-й—с тем же числом хро-



Кариотип № 1—нормальный.



Идиограмма.—Верхний ряд изображает кариотип 1-й, нижний—2-й.



Кариотип № 2—измененный.

сом ($2n=18$), но с хромосомами, сильно укороченными и утолщенными (фигура и идиограмма). Перетяжки выражены не резко и без ахроматических перерывов.

Встречаются изредка пластинки с хромосомами промежуточной формы как по толщине, так и по длине. Но этот тип не так резко проявляется, как 1-й и 2-й.

Наличие того или иного типа ни в коем случае нельзя увязать ни с определенной тканью корешка, ни с возрастом его. Оба типа встречаются как в различных слоях периблемы, так и в дерматогене. В плероме тип 1-й не встречается, тогда как тип 2-й иногда встречается. Нужно сказать, что оба типа встречаются примерно в равных количествах как в молодых частях корешка—близ чехлика, так и в более старых. Проявление того или иного типа не зависит и от величины клетки, на что указывает Левитский, Беляр, что в крупных клетках размеры хромосом несколько крупнее, а в мелких—обратно, размеры их могут варьировать, хотя и не очень сильно. Размеры клеток в обоих случаях примерно одинаковые, но специальных измерений не производилось. Указанные изменения также не того характера, о которых знает каждый цитолог, что форма хромосом несколько различна в плероме, периблеме и иногда в дерматогене. Также не имеет общего с фактами,

приводимыми М. Навашиним, что в корешках более взрослых растений *Crepis* хромосомы несколько длиннее, чем в корешках сеянцев. Такие изменения не настолько резкие, как в нашем случае, и кроме того для их различий имеются некоторые основания.

Для большей объективности и точности выводов мною произведены измерения длины хромосом и объемов хроматина у двух наиболее характерных пластинок 1-го и 2-го типов с наилучшим расположением хромосом в этом смысле (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительная длина и объем хромосом типов 1 и 2

№ хромосом	Длина хромосомы в μ						Объем хромосом в μ^3					
	Плечо <i>a</i>		Плечо <i>b</i>		Общая длина		Плечо <i>a</i>		Плечо <i>b</i>		Общий объем	
	Тип 1-й	Тип 2-й	Тип 1-й	Тип 2-й	Тип 1-й	Тип 2-й	Тип 1-й	Тип 2-й	Тип 1-й	Тип 2-й	Тип 1-й	Тип 2-й
1	3.24	2.16	3.84	2.31	7.08	4.47	0.175	0.485	0.195	0.52	0.37	1.005
2	3.76	2.405	4.27	2.44	8.03	4.845	0.2	0.54	0.23	0.55	0.43	1.09
3	3.675	2.265	4.595	2.535	8.27	4.8	0.19	0.51	0.27	0.58	0.46	1.09
4	4.18	2.385	4.59	2.46	8.77	4.845	0.225	0.54	0.245	0.56	0.47	1.1
5	4.06	2.57	5.13	2.78	9.19	5.35	0.215	0.575	0.28	0.64	0.495	1.215
6	4.665	2.245	4.8	2.845	9.465	5.09	0.25	0.505	0.26	0.655	0.505	1.16
7	3.245	2.425	6.065	2.945	9.31	5.37	0.17	0.55	0.33	0.68	0.5	1.23
8	4.09	2.245	5.995	3.425	10.085	5.67	0.22	0.51	0.325	0.795	0.545	1.305
9	4.7	2.75	6.545	3.475	11.245	6.225	0.25	0.63	0.355	0.81	0.605	1.44
Сумма	—	—	162.89	93.33	—	—	—	—	8.76	21.27

Эти данные подтверждают реальность существования двух типов пластинок у *Ch. coronarium*. Математическая обработка—вычисления σ , v , m_d —полностью подтверждают это. Так, для длины хромосом по разным группам средняя величина $m_d=18.2$, а для объемов $m_d=27.1$.

Как видно, цифры m_d во всех случаях значительно выше предела достоверности, и разница в размерах и объемах хромосом вполне доказана.

Хромосомы пластинки типа 1-го и 2-го по длине и по отношениям плеч распределяются по группам следующим образом (табл. 2).

Таблица 2

Г р у п п ы	Количество хромосом	
	Тип 1	Тип 2
Мелкие хромосомы равноплечие	—	2
» » с отношением плеч 1:1.2	2	—
Средние » равноплечие	2	4
» » с отношением плеч 1:1.1—1:1.3	4	8
Крупные » равноплечие	2	—
» » с отношением плеч 1:1.2	2	—
» » » » » 1:1.4	4	4
» » » » » 1:1.8	2	—
Всего	18	18

Нужно сказать, что распределение хромосом по размерам довольно условное, так как резкой разницы между крупными, средними и мелкими хромосомами нет.

Из таблицы видим, что распределение хромосом по группам несколько изменилось у типа 2-го. Так, крупные хромосомы с отношением плеч 1:1.4 в обоих случаях сохранили свое место, изменив только общую длину хромосом. Остальные же крупные хромосомы типа 1-го во 2-м типе скорее переходят к группе средних, неравноплечих хромосом. И наконец резко увеличилось количество равноплечих хромосом среднего и мелкого размера. Таким образом наряду с общим сокращением длины хромосом наблюдается более сильное сокращение длинных плеч сравнительно с короткими и суживание этих отношений. Такое же неравномерное сокращение плеч наблюдалось и в случаях при охлаждении или при обработке корешков хлоралгидратом. Если выразить в %, то получаются следующие цифры: сокращение длинного плеча в среднем равно 45.1%, короткого же только 38.8%.

Объемы хромосом у типа 1-го колеблются от 0.37 до 0.605 μ^3 , а у типа 2-го — от 1.005 до 1.44 μ^3 .

Если сопоставить общую длину и объем всех хромосом, то получится довольно любопытная картина. Так, у типа 1-го длина всех хромосом равна 162.89 μ , объем 8.76 μ^3 , у типа 2-го соответственно 93.33 μ и 21.27 μ^3 , т. е. несмотря на значительное сокращение общей длины хромосом у типа 2-го, в 1.75 раз сравнительно с типом 1-м, количество красящейся части хроматина резко увеличилось в 2.45 раза. Такое значительное увеличение хроматина, безусловно превосходящее обычную, внутрииндивидуальную и внутриклеточную изменчивость, в настоящий момент без специальных исследований объяснить трудно.

Основное, что видно из приведенного материала, — это наличие у *Ch. coronarium* диморфных кариоформ с различными по величине, форме и объему хромосомами, встречающимися не только в пределах отдельных растений, но даже в одном и том же корешке, в одном и том же срезе и в одной и той же ткани корешка.

Из 30 исследованных образцов только у 5 встречен такой диморфизм. У остальных же ни в одном случае этого не наблюдалось. При изучении большого числа образцов рода *Chrysanthemum* и других представителей трибы *Anthemideae* таких случаев тоже на наблюдалось ни мною, ни другими исследователями ромашек (Shimotomai, Tahara и др.).

Такой тип изменений хромосом сходен с явлениями, получающимися при охлаждении прорастающих семян и молодых корешков (в опытах Делоне) или при обработке молодых проростков хлоралгидратом, как это было у Kagawa с пшеницами и др.*. Естественное укорачивание и утолщение хромосом наблюдал Н. П. Авдулов у *Penicillaria spicata* Willd., но только в 1-й клетке вблизи кончика корешка. Происхождение такой пластинки обязано по его выражению неизвестным причинам. Он же в триплоидном секторе кукурузы — $3n=29$ — с более крупными клетками наблюдал сильное сокращение и утолщение хромосом сравнительно с нормальными диплоидными клетками. Увеличение клеток по видимому не пропорционально увеличению числа хромосом, и пластинки с повышенным их числом располагаются более тесно, отчего укорачиваются и утолщаются, т. е. вопрос вероятно сводится к недостаточному питанию клетки. Л. П. Бреславец в корешках некоторых образцов *Melandrium album* L. наблюдала пластинки с более тонкими, чем обычно, хромосомами. Но при этом длина оставалась прежней.

* Такое же сокращение и утолщение хромосом я обнаружил у ромашек, обработанных колхицином.

Указанные примеры, хотя и не вполне сходные с явлением у *Ch. coronarium*, наводят на некоторое предположение о причинах. Для точного же объяснения причин возникновения такого диморфизма необходимы специальные дополнительные исследования *Ch. coronarium* в этом направлении. Теперь же можно только предполагать, что причина кроется в каких-то нарушениях или особенностях физического состояния протоплазмы клеток, причем это происходит не во всех клетках корешка, а только в отдельных и случайно локализованных, и не во всех образцах этого вида, хотя все образцы и отдельные растения находились в совершенно одинаковых условиях по развитию, воспитанию и цитологической обработке.

Можно думать, что форма хромосом отчасти определяется физическим состоянием протоплазмы в момент клеточного деления, главным образом вязкостью ее. При меньшей плотности хромосомы должны быть более длинные и тонкие; чем при более плотной протоплазме, когда они должны быть более укороченными и утолщенными. Мы знаем, что вязкость протоплазмы сильно изменчивая величина и зависит от ряда условий. Так, она изменяется даже в течение деления клетки—увеличивается в момент профазы—и во время всего митоза, после чего опять падает. В центре клетки вязкость сильнее, чем на периферии. Вязкость увеличивается при уменьшении воды в клетке и обратно.

Очевидно, каким-то пока неизвестным для нас путем «среда через протоплазму, влияя на живую клетку, изменяет ее химизм, коллоидные и другие свойства, которые сказываются на структуре плазмы, ядра, хромосом и отдельных ее частей» (Делоне, 1938 г.).

В случае с *Ch. coronarium* диморфизм хромосом очевидно обязан изменению физических свойств содержимого отдельных клеток, возможно на основе гибридного происхождения этих форм и вследствие этого еще не вполне установившихся.

Вторая особенность, наблюдаемая в данном случае, это та, что в связи с изменением кариотипа в сторону укорочения и утолщения хромосом произошло резкое увеличение массы хроматина с $8.76 \mu^3$ до $21.27 \mu^3$. Объяснить причину этого явления без специальных исследований невозможно. Можно только предполагать, что и масса хроматина модифицирует в каждой клетке и довольно значительно.

Для выяснения причин такого явления нами предприняты дальнейшие работы как по изучению микро- и макроспорогенеза, гибридизации измененных и нормальных форм, так и по повторному изучению кариологии этих же самых образцов.

Поступило
29 V 1939.