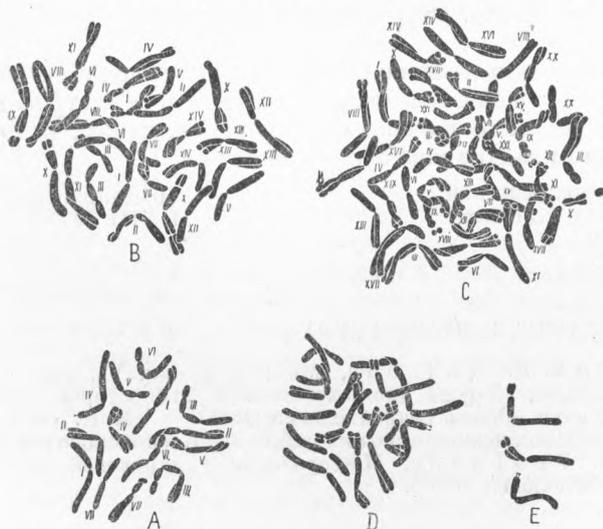


Г. А. ЛЕВИТСКИЙ, член-корреспондент Академии Наук СССР, М. А. СИЗОВА
и В. А. ПОДДУБНАЯ-АРНОЛЬДИ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ХРОМОСОМ ПШЕНИЦ

Пшеницы представляют классический пример кратных или так называемых «полиплоидных» отношений чисел хромосом между их различными видами. Однозернянки обладают 7 парами хромосом, твердые пшеницы—14 парами, мягкие—21 парой хромосом. Наличие



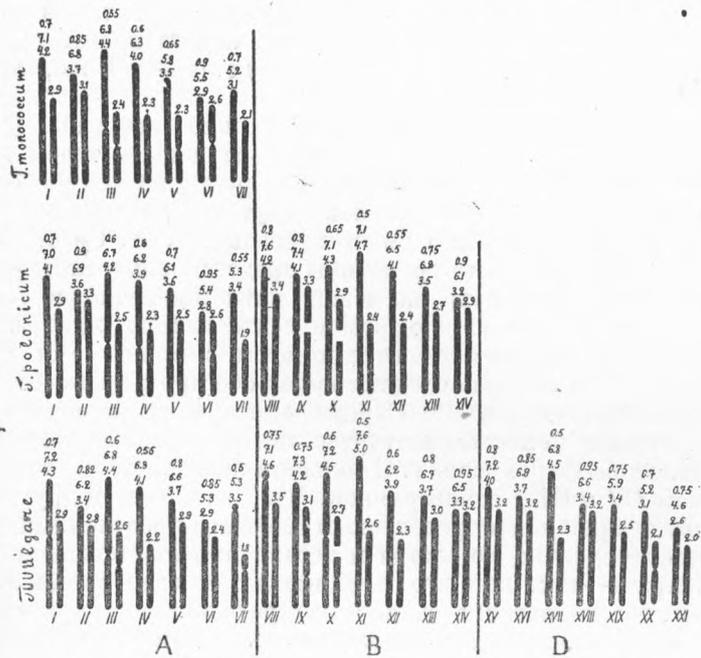
Фиг. 1. Ядерные пластинки: А—*Triticum monococcum*, В—*Tr. polonicum*, С—*Tr. vulgare*, D—*Tr. aegilopoides* с двумя хромосомами, снабженными «придатком», Е—выделенные из пластинки хромосомы с «придатком» и «спутником». (Увелич. 2500).

в редукционном делении парных соединений хромосом, принадлежащих разным видам—при совмещении их в ядрах гибрида—свидетельствует как о генетическом соответствии или «гомологии» отдельных их типов, так и об одинаковости или сходстве их строения, как оно проявляется в морфологии соматических хромосом. Степень постоянства и полноты соединения хромосом в «биваленты» будет определять и степень схождения их морфологии. Все исследователи гибридов между мягкими и обычными видами твердых

пшениц констатировали почти постоянную наличность у них 14 бивалентов и притом в значительном большинстве так называемого «закрытого» (на обоих концах) типа (1,2). На этом основании считают, что 14-хромосомный набор твердых пшениц в составе двух его «геномов»—каждый из семи хромосом—полностью и довольно точно представлен и в 21-хромосомном наборе мягких пшениц в виде геномов А и В, общих твердым и мягким пшеницам. Последние сверх этого имеют еще один семихромосомный же набор D.

Гибриды между твердыми пшеницами и однозернянками хотя и дают менее правильные и постоянные отношения—число парных соединений у них варьирует даже в одном и том же пыльнике, однако в большинстве случаев представляют 5—6, а иногда и все 7 бивалентов—иногда до 5 «закрытого» типа (1). Все это приводит к признанию, что 7-хромосомный набор однозернянок в значительной степени соответствует одному из геномов твердых и мягких пшениц, условно обозначенному А.

Указанные соотношения хромосом в редукционном делении побудили нас к исследованию хромосом пшениц в соматическом делении, где можно надеяться различить отдельные их типы на основе их относительных размеров, первичного расчленения на плечи и вторичного расчлене-



Фиг. 2. Количественные схемы наборов *Tr. monosocum*, *Tr. polonicum* и *Tr. vulgare*. Числовые обозначения для каждого набора: римские цифры—типы хромосом, арабские цифры: верхний ряд—отношение длин плеч; средний—общая длина хромосомы, нижний—длина большего плеча, еще ниже—длина меньшего плеча. А, В, D—геномы (Увелич. 2500).

ния плеч—с тем, чтобы затем сопоставить эти типы у различных видов пшениц и дать, таким образом, морфологическую характеристику трем «геномам» пшениц.

В настоящем сообщении мы приводим данные для трех видов, принадлежащих к трем секциям полиплоидного ряда пшениц: *Triticum monosocum* (v. *Hornemanni* Clem.), *Tr. polonicum* и *Tr. vulgare* (v. *erythrospertum* Körn.). Данные эти основаны на исследовании для каждого из этих видов хромосом, принадлежащих к одной и той же—особенно благоприятной по их расположению—пластинке (фиг. 1 А, В, С) и тщательно измеренных по выработанному нами (3) «проекционному методу» (1). Для проявления расчленения хромосом применялся предложенный нами (4) метод фиксации смесью хлорной платины с формалином («крепкий»

(1) *Tr. monosocum* и *polonicum* измерялись М. А. Сивовой, *Tr. vulgare*—И. П. Васильевой. Измерения были проверены и частично исправлены Г. А. Левитским.

вариант) и обычная окраска железным гематоксилином. Перед фиксацией проростки охлаждались 24 часа на льду—для распрямления хромосом. Так как происходившее вместе с этим некоторое общее укорочение хромосом было не вполне одинаковым для разных порций материала, то для удобства сравнения размеры всех—несколько более сильно укоротившихся—хромосом измеренной пластинки *Tr. vulgare* были увеличены на одну десятую их длины. Результаты нашего анализа представлены в числах и идиограммах (фиг. 2). Последние составлены на основе подбора хромосом, наиболее сходных между собою у исследованных видов.

Первыми обращают на себя внимание у *Tr. polonicum* и *vulgare* хромосомы с так наз. «придатками, отделенными ахроматическим перерывом». Такие хромосомы (с указанием их своеобразия) были описаны нами^(5,3) для ржи и ячменя, а Сеяниновой-Корчагиной для видов рода *Aegilops*⁽⁶⁾. У пшениц они были впервые точно констатированы В. А. Поддубной-Арнольди для *Tr. durum*—в виде двух пар—так же, как и у *Tr. vulgare*⁽¹⁾.

Недавно—из нашей же лаборатории—вышло сообщение⁽⁹⁾ о связи этих хромосом с ядрышком. «Придатки» соединены с телом хромосомы при помощи нитей (М. В. Фаворский—для ржи), но обычно совершенно не красящихся. Замечательно полное отсутствие этого типа хромосом у однозернянок, как это было констатировано М. А. Сизовой для всех их трех видов. «Ядрышковые» хромосомы представлены у них хромосомами IV с типичными, висящими на ясной нити крошечными спутниками. По своим относительным размерам и соотношению плеч эти хромосомы также резко отличаются от хромосом с придатками *Tr. polonicum* и *vulgare*. У этих же последних видов обе пары хромосом с придатками чрезвычайно сходны⁽²⁾. Кроме описанного «перерыва» удается во многих случаях констатировать еще так называемые вторичные перетяжки на некоторых хромосомах. С большим постоянством это имеет место для хромосом III и VI у однозернянок. Что же касается других пшениц, то хотя они и присущи определенным местам определенных хромосом, но проявляются далеко не всегда и независимо от степени дифференцировки препарата—так, как это и описывал в свое время Кагава⁽⁷⁾. Повидимому, это является особенностью расчленений внутреннего слоя хромосомной обкладки в противоположность вполне постоянным расчленениям, проходящим сквозь всю ее толщину, как например в нитях «настоящих» спутников и придатков. Во всяком случае эти непостоянные расчленения не позволяют, к сожалению, воспользоваться ими в полной мере для установления соответствия хромосом—особенно путем «извлечения» подобных хромосом из разных пластинок, так как один и тот же тип хромосомы может сойти при этом за два—нерасчлененный и расчлененный, а некоторые из нерасчлененных и при том сходных типов могут быть опущены. Как раз именно таким образом—да еще и без измерения—устанавливаются Кагавой⁽⁷⁾ «типы хромосом» для различных пшениц. Несмотря поэтому на приводимое автором повторение этих «типов» у ряда видов, данные эти возбуждают определенное сомнение, подкрепляемое далеко не полным сходжением их с нашими. Единственно правильным методом, который мы и применяли, является поэтому анализ всех хромосом одной и той же пластинки.

⁽¹⁾ Кагава⁽⁷⁾ не отличает наших «придатков» от обычных члеников или «головок», хромосом (см. его фиг. в тексте 7, 9, 11). «Фрагменты», описанные Д. Костовым⁽⁸⁾, у гибридов пшениц представляют, повидимому, те же наши «придатки».

⁽²⁾ Сходство это выявляется вполне, если брать в расчет лишь окрашенные участки хромосом, не принимая во внимание сильно варьирующий «хроматический перерыв», т. е. по существу «нить» придатка.

В связи с указанным непостоянством большинства вторичных расчленений хромосом лишь часть из них могла быть использована для установления «типов» (*III, IV, VI, IX, X*), в основном же все сравнение построено на относительных размерах хромосом и их плеч.

Как видно из фиг. 2, для 14 хромосом *Tr. polonicum* удается найти 14 весьма близких к ним хромосом *Tr. vulgare*, составляющих, значит, ее геномы *A* и *B*. Остающаяся семерка представит, таким образом, геном *D*. К нему принадлежат две наиболее мелкие из хромосом *Tr. vulgare*.

Сравнение указанных выше 14 хромосом *Tr. polonicum* с хромосомами *Tr. monosocum* позволяет выделить из них наиболее сходные типы и установить—с известной долей вероятности—геном *A*, общий всем пшеницам. Уверенность в точности вывода здесь уже меньшая, ввиду меньшего «конъюгационного» соответствия хромосом однозернянок и твердых пшениц и возможности структурных отличий даже между морфологически сходными хромосомами. Особенно остро стоит вопрос о хромосомах с придатками: принадлежат ли они обе к одному геному *B*, в связи с видимым отсутствием таких хромосом у однозернянок, или присущи—по одной—обоим геномам *A* и *B*, будучи еще «не развиты» в отношении придатка у семихромосомных пшениц⁽¹⁾. В этом последнем случае одной из хромосом с придатком у *Tr. polonicum* и *vulgare* (*X*) следует обменяться местами со сходной с ней в остальном хромосомой *I* и генома *A*. В связи с изложенным возникает вопрос и о степени «соответствия» между хромосомами самих геномов *A* и *B*—на которые есть некоторые указания из области конъюгации хромосом в гибридах⁽¹⁰⁾—особенно в связи с автосиндезом у *T. vulgare*^(11, 12). Сравнение в этом отношении геномов *A* и *B* дает (при обоих только что приведенных вариантах) три сходных пары (*I—X, III—XII, V—XIII*), что в точности сходится и с данными по конъюгации хромосом в гибриде *A × AB*⁽¹⁰⁾; остальные же 4 хромосомы резко различны. Нет также соответствия и между геномами *A* и *B*, с одной стороны, и *D*—с другой. В обоих случаях по две пары резко отличны, а одна из пар генома *D*, представляющая наименьшую хромосому в наборе мягких пшениц (*XXI—4.6 μ*), не находит себе подобной ни в одном геноме. Приведенные данные являются более детально обоснованным подтверждением выводов Кагава⁽⁷⁾ о морфологическом различии геномов пшениц. При этом однако надо сказать, что основные факты количественного порядка, приводимые им в качестве доказательств этого, у нас не подтвердились: отношения длин наибольшей и наименьшей хромосом (выбранных им «на глаз») резко различные по Кагава у *Tr. polonicum* (100:53) и *monosocum* (100:68), у нас весьма близка (100:71 и 100:73).

Всесоюзный институт растениеводства
Ленинград—Пушкин

Поступило
31 VII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. H. C. Aase, Research Stud. of the St. coll. of Washington, II, I (1930).
2. H. Kihara, Mem. of the Coll. of Agric. Kyoto Imp. Univ., № 41 (1937).
3. Г. А. Левитский, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., XXVII, 1 (1931).
4. Г. А. Левитский, ДАН, IV, 3 (1934).
5. Г. А. Левитский, Тр. Всес. съезда по ген., сел. и т. д., II (1930).
6. М. В. Селянинова-Корчагина, Тр. Вс. съезда по ген., сел. и т. д. II (1930).
7. F. Kagawa, Journ. of the Coll. of Agric. Imp. Univ. of Tokyo, X, 3 (1929).
8. D. Kostoff, Cytologia, Fuji Jubilee vol. (1937).
9. Н. Т. Кахидзе, ДАН, XXI, 3 (1938).
10. H. Kihara, Cytologia III, 4 (1932).
11. В. Н. Лебедев, Нов. явл. в шен. рж. гибр. (1932).
12. Г. А. Левитский, Очерк генет. цитол. Пособие по сел., I (1936).
13. De Sousa da Camara, An. Inst. Sup. de Agron., VI, 2 (1934).

⁽¹⁾ В связи с этим нужно отметить обнаружение аналогично построенных хромосом с придатками в одном единственном случае (среди весьма многих исследованных пластичнок без таковых) у *Tr. aegilopoides* (рис. 1 *D, E*).