

ЦИТОГЕНЕТИКА

Е. Н. ГЕРАСИМОВА

ИЗМЕНЕНИЯ ХРОСОМ, КАК ФАКТОР ДИВЕРГЕНЦИИ. 1. НОВЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ПОЛУЧЕННЫЕ ФОРМЫ *CREPIS TECTORUM* L., ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ ИЗОЛИРОВАННЫЕ ОТ ИСХОДНОЙ ФОРМЫ БЛАГОДАря ВЗАИМНЫМ ТРАНСЛОКАЦИЯМ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 1 VIII 1939)

Как доказал Дарвин, в основе видообразования лежит расхождение (дивергенция) близко родственных форм. Вполне понятно поэтому, что недостаток экспериментальных данных в этой области особенно использовался антидарвинистами. В частности многократно делалось следующее возражение: «если расы внутри вида действительно представляют собою зачинающиеся новые виды, то когда и как они перестают смешиваться между собою, подобно тому как не смешиваются настоящие виды. Покуда экспериментально не создана форма, особи которой плодовиты между собой, но бесплодны с особями вида, который дал ей начало, вывод Дарвина останется необоснованным». Нельзя, конечно, не согласиться с тем, что отсутствие таких данных представляло крупный пробел; действительно, нет нужды доказывать, что среди факторов дивергенции едва ли не важнейшую роль играют обстоятельства, предотвращающие скрещивание между формами.

Из литературных данных и из собственных работ мы уже давно пришли к убеждению, что структурные изменения хромосом (в первую очередь обмен частями между негомологичными хромосомами) играют первостепенной важности роль, вызывая бесплодие гибридов между формами, различающимися структурой своих хромосом.

В течение ряда лет мы вели работу в этом направлении, поставив себе задачей создание формы, отличающейся от исходной, послужившей материалом для ее создания, по каждой хромосоме, подобно тому, как отличаются друг от друга многие виды.

В качестве объекта было выбрано однолетнее сложноцветное *Crepis tectorum* L., обладающее всего 4 парами чрезвычайно характерных хромосом. Задача состояла в том, чтобы вызвать обмен частями (взаимную транслокацию) между хромосомами разных пар и притом так, чтобы полученные формы были вполне плодовиты и константны. Работа потребовала 5 лет и, как будет видно ниже, привела к намеченной цели: в настоящее время нами уже созданы две хромосомные формы, плодовитые внутри себя, но дающие сильно бесплодные гибриды с обычными растениями *Crepis tectorum*. По своим хромосомам они отличаются от типичных форм *Crepis tectorum* больше, чем многие настоящие природные виды. Созданные формы получили название *Crepis nova I* и *Crepis nova II*.

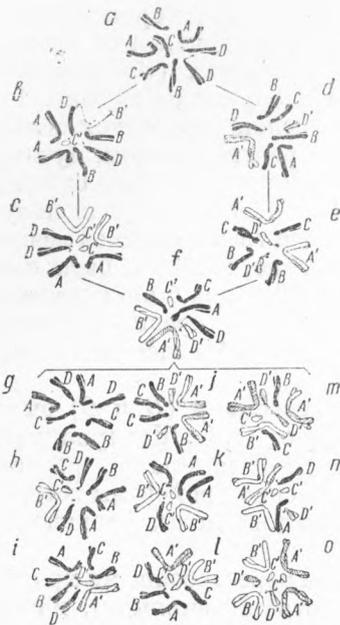
История их получения вкратце такова. Была выбрана хорошо плодovitая при самоопылении форма *Crepis tectorum*, отличающаяся от прочих отсутствием темного пигмента на рыльцах и обертках («блондины»). Соматические хромосомы этой исходной формы изображены на фиг. 1а. Летом 1934 г. было приступлено к получению транслокаций; с этой целью пыльца, вытряхнутая из пыльников, облучалась рентгеновскими лучами и наносилась на рыльца кастрированных цветков. Все полученные от этих опылений растения были изучены цитологически в 1935 г., и среди полученных форм выбрана одна, обладавшая подходящей транслокацией между *A*- и *D*-хромосомами. Транслокация эта, естественно, в 1935 г. была еще в гетерозиготном состоянии (фиг. 1 d), и лишь в 1936 г. она была получена в гомозиготном состоянии (фиг. 1 e) путем отбора среди потомков от самоопыления гетерозиготы. Для этого снова потребовался цитологический анализ обширного материала.

Транслокация между двумя остальными хромосомами (*B* и *C*) была получена в 1935 г. сразу в гомозиготном состоянии от П. К. Шкварникова, который нашел ее при других работах в потомстве от материала, рентгенизованного в 1931 г. М. С. Навашиным. Соматические хромосомы гетерозиготы изображены на фиг. 1 b; в гомозиготном состоянии эта транслокация представлена на фиг. 1 c.

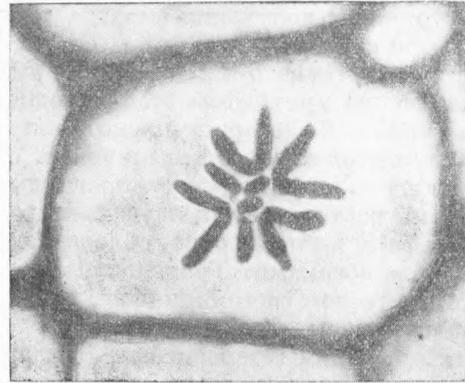
Здесь надо отметить, что растения, обладавшие перестроенными хромосомами (как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии), ничем заметным не отличались ни от нормальных растений *C. tectorum*, ни друг от друга, исключая только плодоношения: в то время как гомозиготные формы как при самоопылении, так и при свободном опылении по плодовитости были близки к нормальным формам, гетерозиготы (согласно нашим первоначальным ожиданиям) обладали плодущестью, сниженной примерно наполовину.

В 1937 г. обе гомозиготные транслокантные расы были скрещены, и в том же году выращены полученные гибриды. Хромосомный набор этих гибридов не содержал уже ни одной пары одинаковых хромосом (фиг. 1 f), так как они образовались из половых клеток, различавшихся по каждой хромосоме. Эти гибриды опять-таки ничем заметно не отличались от исходной формы кроме плодущести; здесь она уже была очень сильно понижена: при свободном опылении они образовывали не свыше 35% полных семян (у нормальных контрольных 89%); при самоопылении у них развивалось 31% семян (против 80% у нормальных).

Семена, полученные от самоопыления этих растений, дали в 1938 г. F_2 , состоявшее из форм различного рода, как и следовало ожидать на основании закона расщепления и исходя из условий хромосомного баланса (фиг. 1 g—o). Формы эти были таковы: 1) нормальные (фиг. 1, g— $AABBCCDD$); 2) гетерозиготные по одной паре транслоцированных хромосом: BC (фиг. 1 h— $AABB'CC'DD$) или AD (фиг. 1 i— $AA'BBCCDD'$) и одновременно гетерозиготные по обоим этим парам хромосом (фиг. 1 e— $AA'BB'CC'DD'$); 3) формы гомозиготные по одной (фиг. 1 j— $A'A'BBCCD'D'$) или по другой (фиг. 1 k— $AAB'B'C'C'DD$) паре хромосом. Все перечисленные формы представляли повторение имевшихся у нас ранее форм, из которых и была построена родительская форма, гетерозиготная по всем 4 парам хромосом. Нижеследующие формы представляют уже новые комбинации; 4) расщепляющиеся формы, гомозиготные по одной паре транслоцированных хромосом и гетерозиготные по другой (фиг. 1 m— $A'A'BB'CC'D'D'$ и фиг. 1 n— $AA'B'B'C'C'DD'$) и последняя 5) константная форма, гомозиготная по всем четырем транслоцированным хромосомам—наша конечная цель (фиг. 1 o— $A'A'B'B'C'C'D'D'$). Эта первая из созданных нами новых форм *Crepis nova I* (фиг. 2).



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 3.

Фиг. 1. Соматические хромосомы растений, давших начало *Crepis nova I* (история ее получения; сплошным черным изображены нормальные хромосомы *C. tectorum*):

а) Исходное нормальное растение *Crepis tectorum* L. ($AABBCCDD$). A, B, C, D обозначены разные типы хромосом.

б) Гетерозиготный транслокант ($AABB'CC'DD$). B' и C' —транслоцированные хромосомы. B -хромосома получила от C все ее дистальное плечо, став большой почти равноплечей (B'); C -хромосома в свою очередь, получив лишь очень незначительный кусочек от B -хромосомы, стала очень маленькой (C').

в) То же в гомозиготном состоянии ($AAB'B'C'C'DD$); получено от самоопыления предыдущей формы.

г) Гетерозиготный транслокант ($AA'BBCCDD'$), A' и D' —транслоцированные хромосомы. A -хромосома получила от D значительную часть ее дистального плеча, став очень большой и почти равноплечей (A'); D -хромосома, получив от A незначительный участок, стала маленькой (D').

д) То же в гомозиготном состоянии ($A'A'BBCCD'D'$); получено от самоопыления предыдущей формы.

е) Гибрид между двумя предыдущими гомозиготными транслокантами ($AA'BB'CC'DD'$); попарно одинаковых хромосом нет вовсе.

г—о) Формы, получаемые в потомстве при самоопылении предыдущего гибрида ($AA'BB'CC'DD'$)—гетерозиготного по всем 4 парам хромосом.

г) Нормальное растение ($AABBCCDD$).

д) Транслокант, гетерозиготный по одной паре хромосом ($AABB'CC'DD$).

е) Транслокант, гомозиготный по той же паре хромосом ($AAB'B'C'C'DD$).

ж) Транслокант, гетерозиготный по другой паре хромосом ($AA'BBCCDD'$).

з) Транслокант, гомозиготный по той же паре хромосом ($A'A'BBCCD'D'$).

и) Полная гетерозигота (=F₁) ($AA'BB'CC'DD'$).

к) Транслокант, гетерозиготный по паре хромосом B и C и гомозиготный по другой паре A и D ($A'A'BB'CC'D'D'$).

л) Транслокант, гетерозиготный по паре хромосом A и D и гомозиготный по другой паре B и C ($AA'B'B'C'C'DD'$).

м) Транслокант, гомозиготный по обоим парам хромосом ($A'A'B'B'C'C'D'D'$)—*Crepis nova I*.

Фиг. 2. Соматические хромосомы *Crepis nova*.

Фиг. 3. *Crepis nova II*. Соматические хромосомы. Гомозиготная транслокация между теми же парами хромосом, что и *C. nova I*. Отрезок, полученный B -хромосомой от C меньше, отсюда более резкая разница в морфологии между V -образными хромосомами, и C -хромосома больших размеров, чем у *C. nova I*.

Аналогичным путем создавалась и другая форма, полученная весной 1939 г., — *Crepis nova II*. Она отличается от первой по своим хромосомам, хотя транслокация произведена здесь между теми же хромосомами (фиг. 3). Эта форма имеет преимущество перед *C. nova I* в том отношении, что у нее, во-первых, лучше различаются пары самых больших (V-образных) хромосом и, во-вторых, нет несоразмерно малых хромосом, присутствие которых, как увидим ниже, ведет к некоторым неправильностям редукционного деления, и следовательно к понижению плодущести.

Обе формы морфологически неотличимы от исходной и не менее выравнены, чем она. Они представлены хорошо развитыми, обильно цветущими растениями; плодущестъ их существенно не отличается от нормальной.

Подробно изучена пока лишь *C. nova I*, которая уже достаточно размножена и текущим летом культивируется в большом числе экземпляров.

Семена новой формы обладают прекрасной всхожестью (96%) и 100% всходов выживают. Цитологическое обследование показало, что все растения, выращенные из семян, полученных от самоопыления *C. nova I*, обладают одинаковым хромосомным набором, за исключением отдельных трисомных экземпляров (причина появления их указана ниже). При скрещивании *C. nova I* с обыкновенной формой *C. tectorum* (оно совершается легко) возникает гибрид с низкой плодовитостью (около 30% семян при самоопылении и немного больше при свободном опылении).

Таким образом *C. nova I* имеет все основания считаться новой самостоятельной формой, обладающей значительной степенью физиологической изоляции от остального вида *C. tectorum*, хотя пока еще не отличается по внешним признакам.

Исследование редукционного деления показало, что *C. nova I* обладает вполне жизнеспособным репродуктивным аппаратом. С самого раннего диакинеза мы видим здесь 4 бивалента, соответствующие 4 парам соматических хромосом *C. nova I*: 2 больших бивалента V-образных хромосом *A'* и *B'*, один средней величины (спутничные хромосомы *D'*), держащийся около ядрышка, и один, очень маленький, образованный самыми малыми хромосомами (фиг. 4, правый вертикальный ряд). В I метафазе мы также наблюдаем 4 бивалента соответственной величины и наконец в I анафазе правильное их расхождение. Гомеотипическое деление происходит вполне правильно.

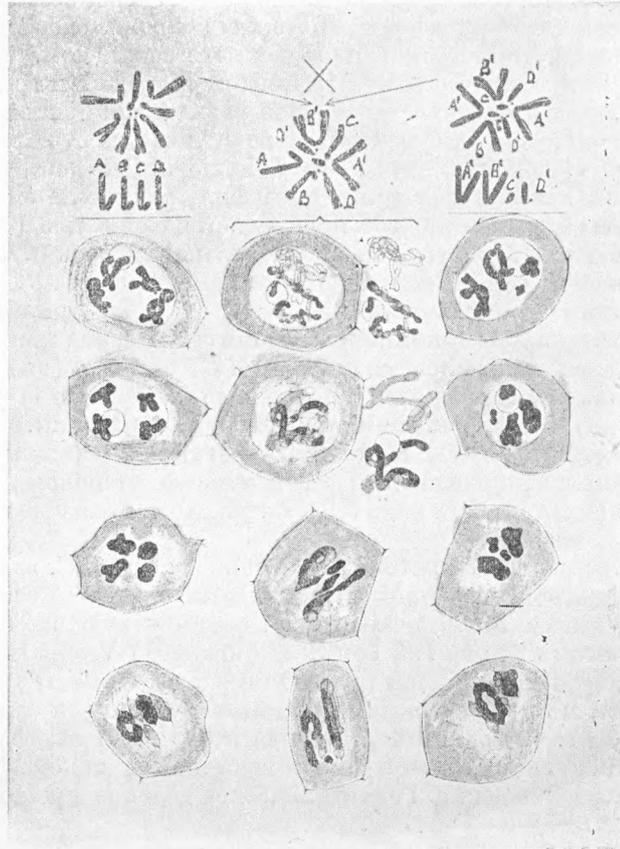
Единственное отклонение от правильного хода редукционного деления иногда имеет место в отношении пары самых малых хромосом (*C'*): благодаря своей чрезвычайной малости они иногда не успевают «найти» друг друга и не конъюгируют. Сила их взаимного притяжения, повидимому, настолько мала, что если они оказываются на слишком далеком расстоянии друг от друга на ранних стадиях деления, то не успевают конъюгировать к моменту наступления анафазы. Отсюда происходит некоторая неправильность их дальнейшего поведения, типичная для неконъюгирующих хромосом вообще: опережение, отставание, совместное попадание в одно ядро и т. п. В результате в потомстве получается некоторый процент трисомных форм и незначительное снижение плодовитости.

У *Crepis nova II*, которая свободна от подобной диспропорции в размерах хромосом, нет оснований ожидать даже и таких малых нарушений. И действительно, первые головки, созревшие к моменту окончания этой статьи, обнаружили плодущестъ, не уступающую нормальной.

При исследовании редукционного деления у исходной формы *C. tectorum* каких-либо неправильностей замечено не было (фиг. 4, левый вертикальный ряд).

Изучение редукционного деления гибридов между *C. nova I* и исходной линией *C. tectorum* показало, что отмеченное выше сильное бесплодие

их является результатом сильных неправильностей редукционного деления и выпадения определенных сортов гамет. Действительно, хромосомы гибрида вместо 4 бивалентов образуют 2 группы по 4 хромосомы в каждой. Тщательное изучение показало, что эти квадриваленты представляют собою кольца, составленные каждое из 2 транслоцированных и 2 нормальных



Фиг. 4. Соматические хромосомы и редукционное деление у нормальной исходной формы *Crepis tectorum* (левый вертикальный ряд), *Crepis nova I* (правый вертикальный ряд) и гибрида между двумя предыдущими формами—гетерозиготы по всем 4 парам хромосом (средний вертикальный ряд). У нормальной исходной *C. tectorum* и у *C. nova I* редукционное деление вполне нормально. У гибрида между ними, напротив, оно аномально, в результате чего возникает сильное бесплодие (в верхних двух картинах редукционного деления у гибрида квадриваленты хромосом для ясности нарисованы отдельно справа).

хромосом, расположенных так, как можно было ожидать, исходя из предположения о взаимном характере транслокаций. В позднем диакинезе и метафазе однако очень часто наблюдаются не замкнутые кольца из 4 хромосом каждая, а 2 цепи, что, очевидно, является результатом раннего нарушения связи между хромосомами *A* и *D'* и *B* и *C'*, вследствие крайней малости участков, полученных *D'* от *A* и *C'* от *B*. Прямое наблюдение позволяет с точностью установить, что порядок расположения хромосом в кольце всегда один и тот же, именно: к обоим концам больших V-образных транслоцированных хромосом *A'* и *B'* присоединяются соответственные нормальные хромосомы (к *A'*—*A* и *D*; к *B'*—*B* и *C*), затем кольца смыкают малые хромосомы *C'* и *D'*, связь которых однако, как указано выше, с хромосомами *A* и *B* слаба и в большинстве случаев бывает нарушена так, что налицо чаще всего мы имеем 2 открытые цепи. Цепной

комплекс $A-D$ всегда легко отличить от комплекса $B-C$ потому, что первый в диакинезе держится вблизи ядрышка, и на более поздних стадиях он распознается по своим несколько большим размерам; кроме того D -хромосому всегда можно отличить по несколько иному характеру ее «сочленения» в комплексе, а D' узнается по ее большему размеру, чем самая малая хромосома C' (фиг. 4, средний вертикальный ряд).

Относительно друг друга обе цепи располагаются конечно случайно, т. е. средние V-образные хромосомы обеих цепей могут быть обращены к одному и тому же полюсу или же к противоположным полюсам.

Легко видеть, во-первых, что в результате этих сложных отношений расхождение хромосом в редукционном делении гибрида $C. nova \times C. tectorum$ в известной мере предрешено и, во-вторых, что определенные категории возникающих клеток должны быть нежизнеспособны в силу несбалансированности достигающихся им хромосомных наборов.

В самом деле, жизнеспособные гаметы образуются лишь при попеременном отхождении хромосом к полюсам; а именно, так как (см. выше) порядок следования хромосом в цепи всегда таков: $AA'DD'$ и $BB'CC'$, то только попеременное их отхождение может дать гаметы с сбалансированным хромосомным комплексом, т. е. к одному полюсу должны отходить 2 нормальные хромосомы, к другому 2 транслоцированные из каждого цепного комплекса, а именно AD и $A'D'$ из одного комплекса и BC и $B'C'$ из другого комплекса, отчего и будут образовываться все 4 функционирующие сорта гамет: $ABCD$, $A'B'C'D'$, $A'BCD'$ и $AB'C'D$.

Если бы отхождение хромосом всегда было направлено, как указано выше, то мы имели бы 100%-е образование жизнеспособных гамет, на самом же деле этого нет; наш гибрид, как указано, плодущ лишь на 30%. Отсюда следует, что хромосомы расходятся и иным образом, по всей вероятности случайно, давая до 70% нежизнеспособных гамет. Однако нельзя считать еще вполне выясненным, что гаметная стерильность одна ответственна за это бесплодие.

При случайном расхождении хромосом к полюсам должны образовываться еще 12 сортов гамет: $A'BCD$, $AB'CD$, $ABC'D$, $ABCD'$, $A'B'CD$, $A'BC'D$, $AB'CD'$, $ABC'D'$, $A'B'CD'$, $A'BC'D'$ и $AB'C'D'$ — все они нежизнеспособны или за-за избытка хромосомного вещества или же из-за недостатка его. Таким образом, из 16 возможных сортов гамет выживает только 4, так что 75% не могут участвовать в образовании зигот; цитологический анализ потомства полностью это подтвердил. Как уже указано выше, в точности соответственно с ожиданием потомство состояло только из особей следующих 9 сортов (см фиг. 1 g—o): $AABBCCDD$, $AA'BBCCDD'$, $AABB'CC'DD$, $A'A'BBCCD'D'$, $AAB'B'C'C'DD$, $AA'BB'CC'DD'$, $A'A'BB'CC'D'D'$, $AA'B'B'C'C'DD'$, $A'A'B'B'C'C'D'D'$.

Правда, процент плодущести, как видно из вышеприведенных цифр, у нас несколько больше 25% (=31—35%), что указывает на образование жизнеспособных гамет в числе несколько большем, чем теоретически ожидалось, т. е. очевидно конфигурация цепей и их расположение на веретене способствует попеременному расхождению хромосом, которое и осуществляется здесь, повидимому, несколько чаще всякого другого.

Таким образом, мы видим, что описанное расстройство редукционного деления у нашего гибрида является настоящим барьером между двумя константными формами—старой и вновь образованной. Эффективность этого барьера станет для нас вполне ясной, если мы еще примем во внимание, что изоляция не ограничивается здесь лишь одним понижением плодущести гибрида, но захватывает и другую сторону: рекомбинацию родительских признаков в потомстве. В самом деле, отмеченное выше отсут-

ствие большинства сортов гамет с рекомбинацией родительских хромосом почти исключает хромосомную комбинаторику в потомстве; аномальная же конъюгация и структурное несоответствие конъюгирующих хромосом сильно ограничивают возможность кроссинговера, а если он и имеет место, то значительная часть его продуктов может представлять новые структурные перестройки, опять-таки вызывающие бесплодие. Последнее обстоятельство стало для нас вполне очевидно из анализа 1052 особей потомства одного еще более сложного гибрида между транслокационными формами *C. tectorum*; у этого гибрида 6 хромосом образовывали одну сплошную цепь и лишь 2 хромосомы конъюгировали нормально; в результате в потомстве было обнаружено до 20% совершенно новых хромосом. Таким образом, сложная транслокация в силу своей природы имеет тенденцию увеличивать в потомстве процент стерильных форм. В результате мы видим, что потомство нашего гибрида лишь в очень небольшой степени может состоять из особей с промежуточными признаками, а будет слагаться главным образом из родительских типов и из особей, повторяющих его — положение, характеризующее потомство гибрида между двумя настоящими видами.

Мы вправе поэтому заключить, что хромосомные формы такого рода, которые описаны в этой статье, уже обладают существеннейшим свойством «зачинающихся видов». Упрек по адресу экспериментального дарвинизма, о котором мы упоминали вначале, с расширением наших сведений о природе изменчивости становится, таким образом, неосновательным.

Хотя наши новые формы *C. nova I* и *C. nova II* еще и не отличимы морфологически от исходной формы *C. tectorum*, но дальнейшее накопление в каждой из них мутационных изменений, без сомнения, поведет и к морфологическим различиям.

Сейчас нами ведется работа по дальнейшему разобщению этих форм от исходной путем получения у них вторичных транслокаций для более сложного и сильного перекомбинирования хромосомного вещества, что, без сомнения, даст еще более полное отчуждение форм, прежде составлявших одну популяцию.

Лаборатория мутаций растений
Института генетики
Академия Наук СССР

Поступило
1 VIII 1939