

ГЕНЕТИКА

Д. Н. АРЕНКОВА

ТИПЫ ГАМЕТ СТРУКТУРНЫХ АБЕРРАНТОВ *CREPIS CAPILLARIS* WALLR.

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 26 VII 1939)

Имеющиеся в литературе данные о гаметах, образуемых структурными аберрантами, покоятся главным образом на основе положения о нежизнеспособности несбалансированных геномов и учета процента нормальной пыльцы. Так, 50%-я стерильность растений, гетерозиготных по транслокации между двумя негомологичными хромосомами, очень просто объясняется образованием половины гамет с избытком одних и с недостатком других участков хромосом—соответственно простейшей схеме расхождения последних в мейозисе^(1,2). Таким же образом объясняется 75%-я стерильность при двух независимых транслокациях⁽¹⁾. Несмотря на хорошее схождение эмпирических данных с теоретическими предпосылками, желательно все же конкретное решение вопроса в виде непосредственного исследования кариотипов половых элементов.

Материалом настоящего исследования послужили рентгенотранслоканты *Crepis capillaris*⁽⁴⁾, любезно предоставленные мне проф. Г. А. Левитским, за что приношу ему глубокую благодарность. Исследование велось на стадии первого деления в пыльце ацето-карминовым методом.

Были исследованы нормальное растение и 6 аберрантов.

I. Нормальный кариотип состоит из 3 пар хромосом, обозначаемых *A*, *C*, *D*. Размеры их⁽³⁾: *A*—6.1+1.9 μ , *C*—3.5+0.8 μ , *D*—6.5+0.2 μ .

У нормальной формы *C. capillaris* было просмотрено 50 фигур деления. Она образует один тип пыльцевых зерен: *A*; *C*, *D* (фиг. 1). Стерильность пыльцы отсутствует.

II. Гомозиготная транслокация с «2 *D* на 2 *A*». В соматическом наборе—2 пары одинаково измененных хромосом: 2 (*A*+*d*), 2 (*D*-*d*). Исследовано 50 фигурных делений. Обнаружен один тип пыльцевых зерен: *A*+*d*, *D*-*d*, *C* (фиг. 2). Стерильность пыльцы отсутствует.

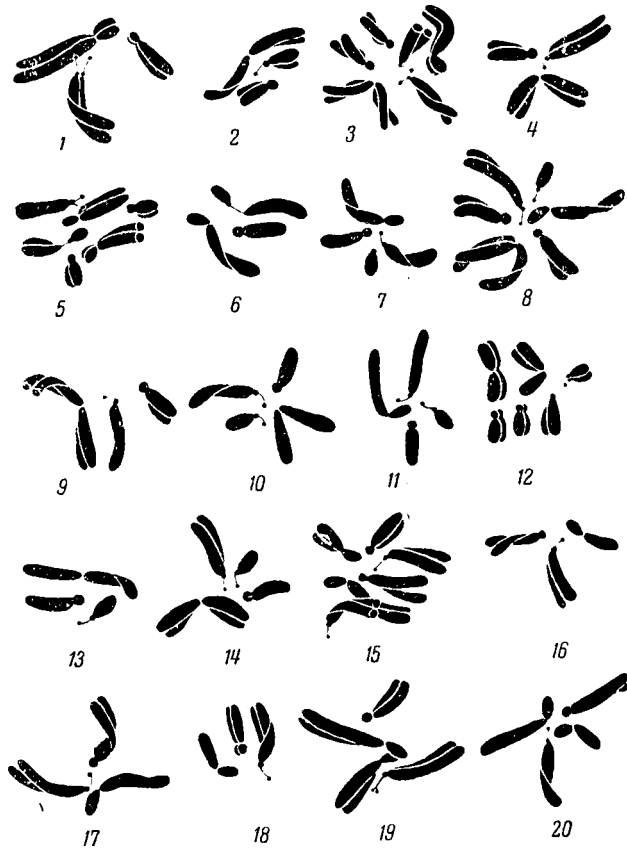
III. Гетерозиготная инверсия *A*-*A*_i (1 (фиг. 3), выражающаяся в изменении соотношения плеч хромосомы *A* при той же общей ее длине—от нормального 3 : 1 к 1 : 1. В соматическом наборе одна измененная хромосома *A*. Исследовано 44 фигурных деления. Наблюдалось 3 типа пыльцевых зерен: 1) нормальный *A*, *C*, *D* (фиг. 1)⁽²⁾ —50%; 2) «*A*_i», *C*, *D*

⁽¹⁾ Это изменение, обозначенное первоначально как «перемещение кинетической перетяжки», представляет собой внутреннюю инверсию, включающую перетяжку.

⁽²⁾ За недостатком места невозможно иллюстрировать в отдельности все наблюдавшиеся кариотипы пыльцевых зерен каждого из аберрантов; поэтому ссылаемся на ана-

(фиг. 4)—48%; 3) диплоидный—2% (фиг. 3). Стерильность пыльцы—10%.

IV. «Гетерозиготная» инверсия *D* (фиг. 5). В соматическом наборе—одна измененная хромосома *D*. Исследовано 96 фигурных делений. Обнаружено 4 типа пыльцевых зерен: 1) нормальный (фиг. 1) *A, C, D*—51%; 2) инвертированная хромосома *D, A* и *C* (фиг. 6)—44.1%; 3) 4 хромосомы: *A, C, D* и в виде проксимального участка хромосомы *D* без спутника (фиг. 7). Наблюдался в 2.1%; дистальный участок хромосомы *D* оторвался и унес с собой спутника. Нить, являясь, очевидно, более слабым местом, разрывается (4)



Фиг. 1—20.

и обе части хромосомы *D* распределяются случайно; соответственный последнему и по ходу мейозиса ожидаемый тип, состоящий из *A, C* и дистального фрагмента хромосомы *D*, лишённого кинетической перетяжки, нами не наблюдался; 4) диплоидные пыльцевые зерна—2% (фиг. 5). Стерильность пыльцы—20%.

V. «Гетерозиготная» транслокация с «*D* на *A*» (фиг. 8). В соматическом наборе—две измененные хромосомы *A+d* и *D-d*. Исследовано 261 фигурное деление. Обнаружено 6 типов пыльцевых зерен: 1) нормальный набор *A, C, D* (фиг. 1)—44%; 2) сбалансированный *A+d, D-d* и *C* (фиг. 2)—27.8%; 3) сдубликацией *D, C* и *A+d* (добавка дистального отрезка хромосомы *D*) (фиг. 9)—20%; соответственный последнему по

ходу мейозиса тип с нехваткой дистального отрезка *D* не наблюдался; 4) 4 хромосомы: *D, C, A+d* и *D-d*. В наборе лишняя хромосома *D* (фиг. 10); встречался в 1.6%; одновременно с ним возникающий в мейозисе тип пыльцевых зерен, содержащий в наборе лишь хромосомы *A* и *C*, не наблюдался; 5) 4 хромосомы *A, D, C* и *D-d*; последняя является избыточной в наборе (фиг. 11); встречался в 5.6%; возникающий в мейозисе одновременно с ним тип, состоящий из *A+d* и *C*, не наблюдался; 6) пыльцевых зерен с диплоидным набором—0.4% (фиг. 8). Стерильность пыльцы—53%.

логичные наборы, встречающиеся у других aberrаций. По тем же соображениям не помещены соматические пластинки aberrантных форм, а даны диплоидные наборы пыльцевых зерен.

VI. «Гетерозиготная» транслокация с «D на A» с изменением в соотношении плеч у $A(A_i)$ (фиг. 12) имеет в соматическом наборе 3 видоизмененных хромосомы: $A+d$, A_i и $D-d$. Исследовано 72 фигурных деления. Обнаружено 7 типов пыльцевых зерен. Вполне нормального гаплоидного набора A , C , D у этой формы теоретически не может быть, и действительно он не наблюдался. 1) «Нормальным» типом пыльцевых зерен здесь является набор, состоящий из A_i , D и C (фиг. 4). Он наблюдался в 33.4%. 2) Сбалансированный $A+d$, $D-d$ и C (фиг. 2)—16.65%. 3) С дубликацией $+d$, состоящий из $A+d$, D и C (фиг. 9)—5.55%. 4) Соответствующий последнему типу тип с недостаточным протяжением набора, т. е. A_i , $D-d$ и C наблюдался в 20.8% (фиг. 13). 5) Этот тип содержит в наборе A_i , D , C и проксимальный отрезок $D-d$. Последний является избыточным в наборе (фиг. 14). Встречался в 20.8%. Возникающий одновременно в мейозисе кариотип из 2 хромосом C и $A+d$ не наблюдался. 6) 4 хромосомы: $A+d$, $D-d$, D и C (фиг. 10). Лишней в наборе является целая хромосома D . Встречался в 1.4%. Возникающий в мейозисе соответственно этому типу тип с недостаточной хромосомы D , состоящий из 2 хромосом A_i и C , не наблюдался. 7) Диплоидные пыльцевые зерна—1.4% (фиг. 12). Стерильность пыльцы—75%.

VII. «Гетерозиготная» транслокация с «A на C» (фиг. 15). В соматическом наборе 2 измененные хромосомы $A-a$ и $C+a$. Исследовано 82 фигурных деления. Обнаружено 9 типов пыльцевых зерен. 1) нормальный: A , C , D (фиг. 1)—45.1%; 2) сбалансированный: $A-a$, $C+a$ и D (фиг. 16)—17%; 3) с дубликацией $(+a)$: A , D и $C+a$ (фиг. 17)—3.7%; 4) с нехваткой $(-a)$: $A-a$, D и C (фиг. 18)—6.1%; 5) из 4 хромосом: A , D , C и $A-a$; последняя является лишней в наборе (фиг. 19)—5%; 6) из 4 хромосом: A , D , $A-a$ и $C+a$. Лишняя хромосома A (фиг. 20)—1.2%; 7) из 4 хромосом: A , D , C и $C+a$; последняя избыточная (фиг. 21)—11%. 8) 2 нормальные хромосомы D и C и 2 измененные $A-a$ и $C+a$ (фиг. 22); избыточная хромосома C —8.5%; одновременно с только что описанными 4 «избыточными» наборами должны были возникнуть в мейозисе соответственно 4 «недостаточных»: 1) D , $C+a$; 2) D , C ; 3) D , $A-a$; 4) A , D ; таковые однако нами не наблюдались. 9) диплоидные пыльцевые зерна—2.4% (фиг. 15). Стерильность пыльцы—53%.



Фиг. 21 и 22.

Пыльца у нормальной формы *C. capillaris* и у гомозиготной транслокации с «2 D на 2 A» однородна по своей величине, хорошо и ровно окрашивается. Пыльца же гетерозиготных транслокантов [1) с «D на A», 2) с «D на A» плюс «перемещение кинетической перетяжки» у $A(A_i)$ и 3) с «A на C»] очень разнородна по величине, форме и по количеству пор. Нельзя было установить никакой зависимости между величиной пыльцевых зерен и общим протяжением набора. Так, иногда 4-хромосомные наборы встречались в больших по сравнению с нормальными пыльцевых зернах, которые имели по 4—6 пор (нормальные пыльцевые зерна имеют 3 поры). Наряду с этим диплоидное число и наборы с нехватками найдены в нормальных как по величине, так и по строению пыльцевых зернах. При определении процента стерильности пыльцы учитывались как нормальные лишь хорошо окрашенные пыльцевые зерна с типично развитыми спермиями.

В мейозисе описанных гетерозиготных транслокантов наблюдаются вместо обычных бивалентов группы из четырех хромосом—типов, затронутых транслокацией⁽⁵⁾. В подобных группах могут осуществляться 2 типа расхождения хромосом: чередующийся и примыкающий. В результате первого образуются пыльцевые зерна с нормальными и сбалан-

сированными наборами из 3 хромосом. В результате примыкающего расхождения возникают пыльцевые зерна с дубликациями и нехватками. Образование 4-хромосомных типов пыльцевых зерен происходит, по-видимому, за счет «нерасхождения» хромосом, осуществлению которого благоприятствует образование в мейозисе группы из 4 хромосом. В пользу этого говорит то, что «нерасхождение» у нормальной особи и гомозиготного транслоканта с «2 D на 2 A» никогда не наблюдалось. Числа встречаемости каждого из типов пыльцевых зерен показывают, что частота появления некоторых типов во многих случаях не соответствует ожидаемому: например, у абберранта VII нормальные и сбалансированные пыльцевые зерна должны образовываться в равных количествах, однако первые наблюдались в 45.1% случаев, а вторые только в 17%. Аналогичным примером является наличие пыльцевых зерен с 4-хромосомными наборами и полное отсутствие 2-хромосомных пыльцевых зерен. Такого рода явления объясняются, очевидно, пониженной жизнеспособностью уклоняющихся от нормы и особенно «недостаточных» наборов, вследствие чего соответствующие пыльцевые зерна или погибают на самой ранней стадии развития или задерживаются в своем первом делении.

Во всяком случае, большинство из обнаруженных нами кариотипов могут пойти в оплодотворение. Помимо нормальных и сбалансированных, это несомненно также и для 4-хромосомных гамет с лишней цельной хромосомой (фиг. 10, 20, 22), ведущих к образованию полных трисомиков, поскольку таковые были получены для A, D и C, весьма вероятно для таких же гамет с урезанными добавочными хромосомами (фиг. 7, 11, 14, 19), но не исключено и для гамет с избыточной увеличенной хромосомой (фиг. 21), равно как и для случаев с нехваткой части какой-либо из хромосом (фиг. 13, 18), которая может быть компенсирована гаметой с добавочной соответствующей частью. К абсолютно нежизнеспособным следует отнести кариотипы, состоящие из A, C и дистального фрагмента хромосомы D, лишенного кинетической перетяжки. Все 2-хромосомные пыльцевые зерна, вероятно, погибают в более ранних стадиях или не способны к делению (были обнаружены лишь в 2 случаях: 1) A+C, C и 2) A+d, d).

Сравнивая наши данные, полученные в результате исследования *C. capillaris*, с данными других исследователей^(1, 2), приходится констатировать их резкое расхождение. Указанные авторы считали: 1) что почти во всех исследованных случаях гетерозиготных транслокантов образуется 4 типа гамет при наличии в диакинезе группы из 4 хромосом; 2) что образование всех типов половых клеток осуществляется в равных количествах; 3) что число хромосом гаплоидного набора в пыльцевых зернах во всех случаях остается нормальным и 4) что во всех случаях к фертильным гаметам относятся нормальные и сбалансированные, гаметы же с нехваткой и дубликацией, как правило, являются абортивными. Из наших данных следует, что у гетерозиготных транслокантов *Crepis capillaris* разнообразие наблюдаемых непосредственно кариотипов пыльцевых зерен значительно превышает выведенное до сих пор теоретически и не может быть увязано с процентом стерильности пыльцы определенных абберраций.

Лаборатория цитологии
Всесоюзного института растениеводства
Ленинград—г. Пушкин

Поступило
29 VII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- C. Vignham, *Proceed. Nat. Acad. Sci.*, 16, № 4 (1930).² В. McClinton, *Proceed. Nat. Acad. Sci.*, 16, 791—796 (1930).³ Г. А. Левитский и А. Г. Араратян, *Тр. прикл. бот., ген. и сел.*, 27, № 1 (1931).⁴ Г. А. Левитский, Е. М. Шенелева, Н. Н. Титова, *Соц. растен.*, 11 (1934).⁵ Д. Ф. Петров, *Тр. прикл. бот., ген. и сел.*, сер. II, № 8 (1935).⁶ M. Nawashin, *Univ. of Cal. Publ. in Agric. Sci.*, 2, № 14 (1929).