

П. Ф. САВЧЕНКО

**О ВОЗНИКНОВЕНИИ СТРУКТУРНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ХРОМОСОМ
ПОД ВЛИЯНИЕМ X-ЛУЧЕЙ**

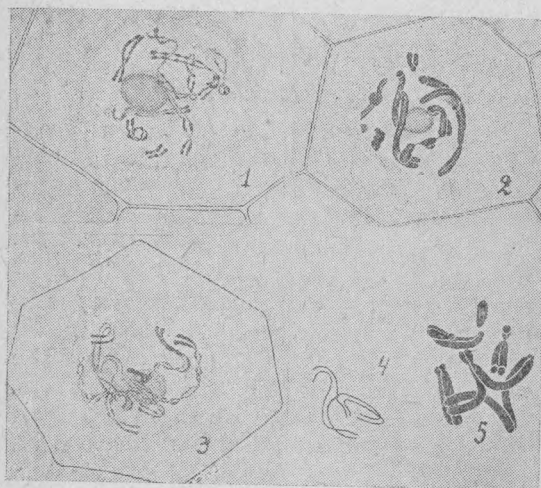
(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 13 XII 1939)

Структурные изменения хромосом, возникающие под влиянием X-лучей, изучаются обычно лишь спустя 2—3 дня после облучения, когда они успели уже распространиться на значительное количество клеток и представлены поэтому на большом числе ядерных пластинок. Особенный интерес представляют, однако, ядра, непосредственно подвергавшиеся облучению, как делящиеся в это самое время, так и впервые после этого приступающие к делению, так как именно на них можно рассчитывать найти указания на сами способы структурных преобразований хромосом под влиянием X-лучей. На этом основании и были исследованы первые митозы после облучения молодых проростков *Crepis capillaris* Wallr. при следующих условиях: А) 60 kV 5 mA на расстоянии 30 см без фильтра, экспозиция 1 ч. 45 м; В) 120 kV 5 mA на расстоянии 30 см без фильтра, экспозиция 30 м. Кроме того во втором случае проростки перед облучением были выдержаны 3 часа во льду при температуре 0° и облучались также при той же температуре. Исследовались митозы в соматических клетках корешков, которые фиксировались через определенные промежутки времени после облучения, а именно: непосредственно после облучения, через 1, 3, 5, 8, 12, 18, 24, 30, 36, 42, 48, и 72 часа.

В материале А, фиксированном непосредственно после облучения и по истечении 1, 3, 5 и 8 часов, митозов совсем не обнаружено. Непосредственно после облучения наблюдается сжатие содержимого клеток, а ядра принимают неправильные очертания. По истечении 8 час. ядро и вся клетка имеют обычный вид, характерный для покоящегося состояния. Таким образом клетки, достигнутые облучением в момент их деления, успевают закончить свой цикл деления, а новые митозы не начинаются. Отсюда вытекает, что X-лучи не задерживают течения митоза уже начавшегося, а препятствуют лишь началу новых митозов. Для того чтобы иметь представление о характере влияния на делящиеся во время облучения клетки и хромосомы, использованы проростки, облученные хотя и более сильно, но кратковременно (В) и притом перед облучением и во время облучения подвергнутые охлаждению с целью замедлить темп течения митоза до такой степени, чтобы его можно было наблюдать еще при окончании облучения. В материале, облученном при таком условии и фиксированном непосредственно после облучения, срезы по количеству митозов почти не отличаются от контрольных препаратов. Фигуры деления совер-

шенно нормальны, метафатические хромосомы—также, за вычетом лишь некоторого их разбухания. Каких-либо существенных изменений не удалось обнаружить и в других стадиях митоза, представленных на препаратах и, очевидно, подвергавшихся непосредственному воздействию X-лучей. Так как деление ядра под влиянием пониженной температуры было приостановлено, а если и происходило, то весьма медленно, то можно полагать, что хромосомы в момент облучения находились примерно в тех же стадиях митоза, которые наблюдаются при фиксации сразу после облучения. Отсюда очевидно, что X-лучи на сформированные хромосомы непосредственного действия не оказывают.

Характерным свойством облученных клеток является, как известно, то, что они перестают делиться и по прекращении облучения некоторое время остаются в покоящемся состоянии. Длительность этого состояния бывает, по видимому, очень различной. В нашем случае в материале, фиксированном через 12 час. после облучения, обнаружены ранние стадии



Фиг. 1—5.

митоза—профазы и в виде исключения метафазы. Спустя еще 6 час. наблюдаются и более поздние стадии митоза—анафазы и телофазы.

Так как после облучения все клетки приходят в покоящееся состояние, то вновь начавшееся деление является первым после облучения. В этом первом делении клеток уже обнаруживаются аномалии хромосомного строения и их поведения, явившиеся следствием облучения. При исследовании ранних профаз констатировано, что уже на этой стадии могут появляться части, отделенные от хромосомы, т. е. фрагменты (фиг. 1). Часто бывает хорошо видно,

что фрагмент также состоит из двух хроматид. В других случаях профатические хромосомы, уже облекшиеся в матрицу, местами резко сужены так, что почти разъединенные участки их соединены лишь тонкой нитью. Характерное, постепенное утончение этой нити создает впечатление места разрыва вследствие какого-то натяжения (фиг. 2). В некоторых случаях можно наблюдать разрыв лишь одной из хроматид, тогда как другая сестринская хроматида сохраняет свою целостность. В метафатических пластинках иногда обнаруживаются фрагменты, расположенные в непосредственной близости к соответствующему укороченной хромосоме и представляющие ее продолжение. Эти фрагменты иногда лежат в горизонтальной плоскости, прикрыты с обеих сторон плазмой одинаковой толщины, а сумма длины хромосомы и фрагмента, служащего продолжением ее, бывает равной своему гомологу, что указывает на принадлежность этого фрагмента к данной хромосоме. Приведенные факты могут служить доказательством о недавно происшедшем разрыве метафатической хромосомы. Из наблюдения и сопоставления вышеописанных картин следует, что осуществление фрагментации хромосом может происходить на различных стадиях—как в покоящемся ядре, так и позже—в профазе и метафазе (1, 2) и даже в анафазе (3).

Наблюдая за дальнейшим течением митоза—первого после облучения в материале, фиксированном через 18 час., мы констатируем все его стадии. В преобладающем количестве встречаются профазы и метафазы, в значительно меньшем количестве анафазы и телофазы. Тем не менее, значит, в некоторых клетках к этому времени цикл ядерного деления приближается к концу. Наличие фрагментов в относительно большем числе является и здесь характерным для профазы, метафазы и т. д. Однако в это же время уже констатированы и другие явления—как транслокации и ассоциации.

При детальном исследовании профаз обнаружены случаи разобщения участков хроматид и ассоциация их с аналогично разобщенными участками хроматид других хромосом. В случае, представленном на фиг. 3, не удается опознать морфологически различные хромосомы, но можно думать, что в такой ассоциации участвуют хромосомы *A* и *C*, так как спутничные хромосомы *D*, связанные с ядрышком, остаются в стороне. Исследование остальных хромосом показывает, что две хромосомы расположены свободно и имеют обычный вид. Другие же две соединены своими хроматидами, которые, расходясь на одном конце, сближаются с разошедшимися хроматидами другой хромосомы. Сблизившиеся участки являются, повидимому, гомологичными и принадлежат хроматидам различных хромосом вследствие взаимного обмена, произошедшего между хроматидами этих хромосом. Объяснение этих отношений дано на фиг. 4, изображающей первоначальное состояние хромосом, претерпевших затем разрыв и новое соединение хроматид в месте их соприкосновения.

Аналогичные конфигурации хроматид, возникающие после облучения, наблюдались и были также истолкованы и в других случаях^(4, 5). Однако для более точного суждения как о наличии, так и характере взаимного обмена, нужно иметь такие картины, в которых каждую хроматиду можно было бы опознать по ее морфологическим особенностям. Одна из таких картин и представлена на фиг. 5. В данной конфигурации участвуют две хромосомы *A* и *D*, представленные парой хроматид каждая. Морфология их вполне ясна. На фигуре видим, что имеются нормальные хроматиды хромосом *A* и *D*. Две другие хроматиды составлены из частей хроматид *A* и *D*. Одна, возникшая из слияния проксимальных фрагментов, содержит две первичные перетяжки, другая, составленная из дистальных частей этих же хроматид, вовсе лишена первичной перетяжки. Таким образом можно видеть, что в данном случае произошел сегментный обмен, причем обменялись хроматиды негомологичных хромосом. С этой точки зрения можно объяснить и конфигурации, наблюдавшиеся в более ранних стадиях митоза (фиг. 3 и 4).

Что касается механизма возникновения описанных выше и представленных на фиг. 3 и 5 конфигураций, то он представляется в следующем виде. Во время митоза хроматиды одной хромосомы могут оказаться поблизости к хроматидам других хромосом. В месте такого сближения или пересечения происходит разлом хроматид, после чего каждый фрагмент может присоединиться к месту разрыва хроматиды другой хромосомы, чем может осуществиться «сегментный обмен» между хроматидами.

Лаборатория цитологии
Всесоюзного института растениеводства
Ленинград—Пушкин

Поступило
17 XII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Левитский и Сизова, ДАН, IV, № 1—2 (1935). ² Riley, Cytologia, 7, № 1—2 (1936). ³ Goodspeed, Journ. Heredity, XX, № 6 (1929). ⁴ Huskins a. Huhter, Proc. Roy. Soc. London, 117 (1935). ⁵ Marquart, ZS. f. Bot., 32, № 9/10 (1938).