

АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

А. Г. АРАРАТЯН

**МИКСОПЛОИДИЯ У ОБЛЕПИХИ**

(Представлено академиком А. А. Рихтером 31 III 1940)

Клетки с умноженным количеством хромосом описаны у довольно большого количества растений<sup>(9)</sup>. Среди последних выделяется группа растений, у которых наличие таких клеток в соме представляет почти постоянное явление в нормальных для произрастания растения условиях<sup>(2, 4, 5, 7, 10, 11, 14-23 и др.)</sup>. К числу таких растений принадлежит также облепиха *Hippophaë rhamnoides* L., колючий кустарник из семейства *Elaeagnaceae*, распространенный во многих районах СССР и обычный на Южном Кавказе.

Семена для данного исследования собраны с дикорастущих кустарников в различных районах Армянской ССР (Гярни, Мегри, Лори, Делижан). Прорастают хорошо и дружно через 8—10 дней даже на влажной фильтровальной бумаге. Семена для нашего исследования прорастивались в земле. Корешки фиксировались хромацетформолом и хромформолом. Окраска железным гематоксилином.

Для этого вида мною было установлено диплоидное число хромосом, равное 24<sup>(1)</sup>. Клетки с удвоенным количеством хромосом начинают появляться приблизительно на расстоянии 400—500  $\mu$  от кончика корешка и дальше. Их можно видеть во всех трех слоях меристемы, однако они встречаются обычно в периферии и лишь единично в плероме и дерматогене. Тетраплоидные клетки не составляют особого сектора, а разбросаны как по длине, так и по толщине смешанно с нормальными диплоидными клетками, образуя мозаичную химеру.

В тетраплоидных клетках мы наблюдаем два типа расположения хромосом: разбросанно и попарно. В первом случае мы имеем 48 отдельных хромосом, во втором—24 парных. Оба вида тетраплоидных клеток можно встретить по всей длине меристемы корешка. В обоих случаях хромосомы почти одинаково хорошо развиты и в среднем имеют такую же толщину, как и в диплоидных клетках (фиг. 1—3).

Хотя морфология хромосом у облепихи не очень хорошо выражена, однако дает возможность установить, что компоненты пар действительно являются гомологичными хромосомами и что, следовательно, в тетраплоидных клетках мы имеем удвоенный набор хромосом.

В пластинках с парными хромосомами наблюдаются следующие явления, часто встречаемые также у других миксоплоидных растений—шпината культурного, шпината дикого, дыни, конопли. Во-первых, иногда хромосомы одной или двух пар расположены не тесно параллельно, а в разных направлениях и часто удалены друг от друга, т. е. имеется иногда частичное расхождение компонентов пар. Во-вторых, не во всех пластинках

хромосомы расположены одинаково тесно: в одних случаях между хромосомами в парах видна лишь узкая щель, в других случаях компоненты удалены на толщину их тела и больше. В-третьих, почти во всех случаях пары лежат плашмя, т. е. оба компонента находятся на той же экваториальной пластинке.

Все растения с частой полиплоидией можно делить на две группы: 1) шпината и 2) конопли. Растения группы шпината отличаются от конопли по следующему признаку: у первых полиплоидные клетки могут образоваться по всей длине меристемы, между тем как у конопли возникновение полиплоидных клеток приурочено к определенной зоне, приблизительно на расстоянии 120—160  $\mu$  от кончика корешка. Облепиху можно отнести к группе шпината.

По вопросу о путях образования полиплоидных клеток в литературе имеются разные толкования (7, 19). Уже первые исследователи этого явления поставили вопрос—как образуются полиплоидные клетки и участки в миксоплоидных тканях—путем ли слияния соседних клеток или вследствие изменения внутриклеточных процессов деления. На основании наблюдений над полиплоидными клетками шпината Литардьер высказывает мнение, что упомянутые клетки происходят не путем слияния сосед-

них клеток, а вследствие нарушения нормального хода митоза: т. е. он предполагает повторное продольное расщепление в профазе (15). Противоположное мнение высказывает Бреславец, которая на основании изучения полиплоидных участков (т. е. периблемы) у конопли приходит к заключению, что упомянутые клетки образуются путем слияния. Все имеющиеся в литературе данные по миксоплоидии, как и наши наблюдения над



Фиг. 1—3. Ядерные пластинки облепихи: 1—нормальная диплоидная, 2—тетраплоидная с парным расположением хромосом, 3—тетраплоидная с разбросанным расположением хромосом ( $\times 3500$ ).

рядом объектов, не подтверждают предположения Бреславец и других авторов о слиянии соседних клеток (7, 21, 23). Наоборот, эти данные показывают правильность общей части толкования Литардьера, т. е. что диплоидные (терминология автора) или дисоматические [терминология Лангледа (14)] клетки возникают вследствие изменения хода внутриклеточных процессов. За это говорят следующие факты:

1. Картины якобы слияния соседних клеток, приведенные Бреславец и другими авторами (4, 5, 7, 21), вовсе не доказательны. Точно такие же картины можно наблюдать почти у всех растений, в том числе также у тех, у которых полиплоидных клеток не видели вовсе или же наблюдали весьма редко. Эти картины очень характерны для недавно разделившихся клеток, перегородки у которых пока еще очень тонки, а в особых случаях также не полны. То же самое можно сказать о расположении ядер и ядрышек в дочерних клетках. Что касается двухъядерных клеток, которые также приводятся в качестве доказательства якобы слияния клеток, то и здесь можно возразить. Двухъядерные клетки распространены в растительных тканях: они являются следствием неполного цитокинеза—отсутствия перегородки между вновь образовавшимися клетками. У облепихи, как и у конопли и шпината, можно видеть двухъядерные клетки не чаще, чем у любого немиксоплоидного растения.

2. В клетках миксоплоидных растений часто можно встретить разные нарушения митоза—остатки ядрышка в метафазе, образование кариомер

и др. (2, 5, 11). Последние показывают, что в этих растениях клетки частично выведены из нормального состояния. Неудивительно, что наряду с разными ненормальностями мы наблюдаем также частое появление тетраплоидных клеток.

3. Однако прямым доказательством сказанного являются пластинки с парным расположением хромосом. Если мы допустим, что у упомянутых растений даже имеет место слияние клеток, то мы не можем объяснить, каким образом спарились именно гомологические хромосомы, нет никакого основания для подобного рода допущения. Между тем как парность хромосом можно наблюдать при всяком делении: с момента расщепления и до расхождения половинок, последние естественно некоторое время остаются парами. Но между этими парами хроматид и парами хромосом в удвоенном наборе имеется резкая разница. В удвоенном наборе хромосомы в парах также толсты, как и целые, нормальные хромосомы, следовательно, почти вдвое толще хроматид во время расхождения. Кроме того парные хромосомы лежат не в меридиональной плоскости, как, например, хроматиды в начале анафазы, а в экваториальной. Таким образом хромосомы в парах в сущности являются уже вполне самостоятельными единицами, не успевшими отойти друг от друга, в чем и заключается их отличительная особенность. Ясно, что парное расположение в удвоенных наборах вернее можно толковать как некоторую ступень в процессе удвоения хромосом путем ускоренного деления последних в сравнении с ядром в целом.

Гораздо труднее выяснить, в какой именно фазе происходит удвоение. По этому вопросу имеется ряд толкований, из которых ни одно нельзя считать удовлетворительным. Предположение Литардьера о повторном расщеплении хромосом в профазе не подтверждается фактами. Во-первых, хромосомы нормально расщепляются не в профазе, а гораздо раньше в фазах предыдущего деления (6). Следовательно, о повторности расщепления не приходится и говорить. Вряд ли можно говорить также вообще о расщеплении в профазе (втором по счету), так как для этого процесса, как и для роста половинок до нормальной толщины, требуется время, между тем как в перифазе профазы длится даже сравнительно меньше, чем в других слоях меристемы, где полиплоидные клетки встречаются гораздо реже (17). Ясно, что хромосомы вступают в профазу уже дважды расщепленными и выросшими.

Неубедительна также гипотеза Лорза, который полагает, что дополнительное расщепление хромосом происходит постепенно и заканчивается лишь за несколько делений. Автор не приводит каких-либо прямых доказательств в пользу своей гипотезы (17).

В гипотезах Литардьера и Лорза достоверно лишь одно, что имеется асинхронность между процессами деления хромосом и ядра в целом: в данных случаях первые делятся быстрее второго.

Что касается условий образования полиплоидных клеток в коме, имеется ряд фактов, которые проливают некоторый свет на это явление. Так, например, удвоение числа хромосом чаще всего встречается в перифазе, клетки которой сильно вакуолизированы. Но, вакуолизация является лишь одним из побочных условий, но вовсе не решающим: в клетках дерматогена и плерома тоже наблюдаются случаи удвоения хромосом, хотя клетки здесь вакуолизированы весьма слабо.

Интересен факт, что отношение числа тетраплоидных клеток с парным расположением хромосом к числу таковых с отдельными хромосомами у облещихи сильно варьирует. Так, например, в одном корешке мы имеем 26 клеток с 48 отдельными хромосомами, в другом—2 клетки с 48 отдельными хромосомами и 12 клеток с 24 парами, в третьем—соответственно 3 и 15, в четвертом— 1 и 9 и т. д. Во всех случаях подсчитаны лишь клетки в

метафазе, числа нормальных пластинок не приведены. Одновременное появление тетраплоидных клеток то с парным расположением хромосом, то с разбросанным показывает, что для возникновения тетраплоидных клеток важное значение имеют внешние условия. Значение последних доказано большим количеством экспериментальных работ<sup>(9)</sup>. Как наркотики, колхицин, аценафтен, так и центробежная сила<sup>(3, 13)</sup> являются верными средствами для получения полиплоидных клеток. Особый интерес представляют опыты Кожухова по воздействию повышенной и пониженной температурой на прорастающие семена<sup>(12)</sup>. Так, в его опытах у кукурузы, не являющейся растением с частой полиплоидией, под влиянием необычных температурных условий появилось большое количество тетраплоидных клеток. Отсюда вывод: частая полиплоидия не является особенностью некоторых растений, ее можно вызвать экспериментально.

Второй вывод: естественная миксоплоидия также, повидимому, есть результат необычных для растений условий среды. Причем она может быть не только результатом изменений среды, если, положим, растение попало в необычную для него среду или изменились окружающие почвенно-климатические условия, но и изменением самих растений. Например, облепиха испокон веков растет на Кавказе в различных почвенно-климатических условиях, однако в корешках всех образцов наблюдались полиплоидные клетки. Ясно, что миксоплоидию у облепихи нельзя объяснить изменением условий среды. Наоборот, ее скорее можно объяснить склонностью самих растений давать в данных условиях тетраплоидные клетки.

В подтверждение сказанного можно привести следующий факт. Мною было просмотрено несколько корешков лоха узколистного и лоха восточного (*Elaeagnus angustifolia*, *E. orientalis*), принадлежащих к тому же семейству *Elaeagnaceae*. Из 27 лишь 2 корешка узколистного лоха оказались миксоплоидными, подобно корешкам облепихи. Здесь тетраплоидные клетки были как с 28 парами, так и с 56 отдельными хромосомами. У лоха  $2n=28$ <sup>(1)</sup>. Семена лоха были пророщены в земле в обычных условиях.

Наличие миксоплоидных тканей характерно и для других семейств — *Chenopodiaceae*<sup>(17, 23)</sup>, *Cannabaceae*<sup>(4, 5, 16, 22)</sup>, *Cucurbitaceae*<sup>(2, 10, 11)</sup>, *Orchidaceae*<sup>(19, 20)</sup> и др.

Ясно, что у некоторых растений и даже целых систематических групп имеется особая склонность к частому образованию полиплоидных клеток, которая обусловлена филогенетически.

Ботанический институт  
Армянского филиала Академии Наук СССР  
Ереван

Поступило  
29 III 1940

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. Г. Араратян, Тр. Арм. филиала Академии Наук, серия биол., II (1938).  
<sup>2</sup> А. Г. Араратян, ДАН, XXV, № 9 (1939). <sup>3</sup> А. Г. Араратян и М. А. Киракосян, Тр. Арм. филиала Академии Наук, серия биол., II (1938).  
<sup>4</sup> L. Breslawetz, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XLIV, № 8 (1926). <sup>5</sup> L. Breslawetz, Planta, 17, № 3 (1932). <sup>6</sup> C. D. Darlington, Recent Advances in Cytology (1932). <sup>7</sup> A. Fernandes, Bolet. Socied. Brot., XI, II série (1936). <sup>8</sup> G. Gentscheff a. A. Gustafsson, Hereditas, XXV, № 3 (1939). <sup>9</sup> Г. Д. Карпенко, Теорет. основы селекц., I (1935). <sup>10</sup> З. А. Кожухов, Тр. прикл. бот., ген., сел., XIV, № 2 (1925). <sup>11</sup> З. А. Кожухов, Тр. прикл. бот., ген., сел., XXIII, № 3 (1930). <sup>12</sup> Z. A. Koshuchow, Angew. Bot., X, № 2 (1928). <sup>13</sup> D. Kostoff, Cytologia, 8, № 3—4 (1933). <sup>14</sup> O. F. Langlet, Svensk Bot. Tidskrift, 21, № 4 (1927). <sup>15</sup> R. de Litardière, Revue gén. bot., XXXV (1923). <sup>16</sup> R. de Litardière, La Cellule, XXXV (1925). <sup>17</sup> A. Lorz, Cytologia, 8, № 2 (1937). <sup>18</sup> O. Meurmann, Hereditas, XVIII, № 1—2 (1933). <sup>19</sup> T. Miduno, Cytologia, 8, № 3—4 (1938). <sup>20</sup> T. Miduno, Cytologia, 9, № 4 (1939). <sup>21</sup> J. Terby, Ball. Soc. Bot. Belg., LVI, № 1 (1923). <sup>22</sup> M. Tuschnjakowa, Planta, 7, № 4 (1929). <sup>23</sup> H. D. Wolff, Planta, 26 (1936).