

И. Ф. САВЧЕНКО

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХРОМОСОМ ФИЛЕТИЧЕСКИ
ПРИМИТИВНОГО ТИПА

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 29 III 1940)

Сравнительные исследования идиограмм родственных видов показали определенную закономерность в изменении морфологии хромосом в процессе эволюции (¹⁻⁵, ¹¹). В ряде случаев оказалось, что виды более дифференцированные, вводимые обладают хромосомами в большинстве резко асимметричными, головчатыми, тогда как у видов примитивных, исходных хромосомы более симметричные, V-образные. При этом оказывается, что асимметричность хромосомы очень часто сопровождается общим ее укорочением за счет редукции в основном одного из плеч. Отсюда естественно возникает вопрос, каким путем происходит возникновение асимметричности хромосомы, каким путем редуцируется плечо хромосомы—иногда до головки.

Филогенетическое укорочение хромосом, по мнению некоторых исследователей (^{1,6}), является следствием длительных процессов органического характера, распространяющихся на все протяжение хромосомы, однако допускается возможность укорочения хромосом и путем простых фрагментаций и транслокаций (⁶).

В последнее время наличие транслокаций и инверсий, как различие между расами и видами, точно доказана для *Drosophila* и выводится на основании поведения хромосом в мейозисе и для ряда растительных объектов (^{7,12}). Из этого можно заключить об эволюционном значении подобного рода «структурных» изменений хромосом.

Тем не менее ни одна из филогенетических схем, построенных на основании сравнительного кариологического исследования, не была подвергнута экспериментальной проверке. Соотношения между экспериментальной и филогенетической изменчивостью хромосом пока остаются невыясненными. В настоящем исследовании сделана попытка более близко подойти к этому вопросу.

Благоприятным объектом для наших целей представлялась *Vicia narbonensis* L., дикий вид, исходный для культурного *Vicia Faba* L. (⁸). У первого число хромосом $n=7$, у второго $n=6$. Пять хромосом *V. Faba* головчатые, шестая V-образная с характерной вторичной перетяжкой. Совершенно такая же хромосома имеется и у *V. narbonensis*, остальные же шесть хромосом у разных рас ее развиты в различной степени: у итальянской *narbonensis*

V-образные или длинно-крючкообразные, у остальных с более или менее укороченным вторым плечом. Хромосомы *V. Faba*, кроме того, значительно толще, чем у первого, что обуславливается не структурными, а генотипическими причинами (9). Если их привести к общей толщине, то хромосомы *V. Faba* окажутся даже несколько короче.

Как предполагает Левитский (2), хромосомы *V. Faba* L. могли явиться следствием перераспределения участков хромосом исходного кариотипа *V. narbonensis*, чем и объясняется морфологическая близость этих двух видов.

Изменения такого рода—обычное явление после воздействия X-лучами (8). Поэтому, если преобразование кариотипа *V. narbonensis* L. в кариотип *V. Faba* L. действительно явилось в результате перераспределения участков хромосом и если в этих изменениях имеются некоторые закономерности (10), то при воздействии X-лучами на хромосомы филогенетически исходного типа—*V. narbonensis* L. последние должны изменяться в направлении к хромосомам конечного типа *V. Faba* L. Если полного соответствия изменчивости хромосом в эксперименте и эволюционной схеме и не будет, то определенная тенденция, выражающаяся в большей частоте случаев появления асимметричных хромосом, все же должна проявиться.

Воздействию X-лучей была подвергнута *V. narbonensis*, представленная географическими расами, по идиограммам которых построена схема происхождения кариотипа бобов (5), а именно: *V. narbonensis* L. из Италии и из Трансиордании.

Облучению подвергались молодые проростки семян в возрасте двух дней, корешки которых и исследовались. Дозы даны (в *R/m* по Гаммеру) от 900 до 4 500 при условиях: расстояние от антикатада 30 см. 5 mA, 60 и 120 kV—без фильтра. Фиксация—хром-ацет-формол по С. Навашину (10—4—1)—по истечении 48, 72, 90, 120 час. В корешках, фиксированных по истечении 48 час., обнаружены явления фрагментации, ассоциации, транслокации, встречающиеся в пределах одного корешка. В результате этих явлений возникают новые типы хромосом со следующей частотой встречаемости каждого из них (на 175 пластинок):

1) Хромосомы, симметричность которых больше, чем у наиболее симметричной хромосомы исходного кариотипа,—32; 2) хромосомы, симметричность которых меньше, чем у исходного кариотипа,—27; 3) хромосомы с 2 и более перетяжками—16; 4) хромосомы бисквитообразные, у которых длина плеч приближается к их ширине—11; 5) трехчленистая хромосома с удлинненным плечом—3; 6) хромосомы с вторичными расчленениями—2.

Сравнивая полученные числа для определения направленности изменчивости хромосом, видим, что они не могут служить доказательством преобладания изменений хромосом, ведущих к асимметрии над ведущими к большей симметричности. Напротив, в результате структурных изменений под влиянием X-облучения хромосомы в общем становятся более симметричными—очевидно вследствие большей частоты при этом удлинения короткого плеча, чем его укорочения, как это ранее было показано на *Crepis capillaris* (10).

Таким образом, изменения хромосом, возникшие под влиянием облучения, не показывают той направленности, которая проявляется в эволюционных изменениях *V. narbonensis* к *V. Faba*.

Здесь, однако, возникает вопрос о дальнейшей судьбе всех возникших типов хромосом в последующих генерациях клеток и в последующих поколениях растений. Для разрешения этого вопроса исследованы корешки, фиксированные через 72, 96 и 120 час. после облучения. Результаты представлены в таблице.

	72 часа после фик- сации*	96 часов после фик- сации*	120 часов после фик- сации*
Клеток с измененными хромосо- мами	70%	45%	23%
Обнаружено**			
V-образных хромосом	9	10,4	4,35
Головчатых	12,5	9,5	4,35
С двумя перетяжками	9	—	—
Бисквитообразных	2	2	—
Транслокаций на трехчленист. хромос.	2	—	—
Вторичных расчленений	2	—	2,3
Фрагментов	21,5	13,2	—
Клеток с недостачей хромосом . . .	9	7	7,7
Клеток с добавлением хромосом . .	3	3	7

Основной вывод из анализа приведенных данных состоит в том, что с течением времени число клеток с измененными хромосомами становится меньше. Следует заметить, что по истечении некоторого времени в большинстве клеток с нормальным числом, но претерпевших изменения хромосом общее протяжение хромосомного набора заметного изменения не показывает. Сопоставление средних величин, полученных в результате измерения хромосом 10 контрольных и 3 опытных пластинок, дает: для контрольных пластинок общее протяжение хромосом в среднем—102,76, для опытных—100,85. Повидимому, лучше сохраняются те клетки, у которых общее протяжение набора не нарушено. Тем не менее клетки с недостачей или прибавлением целой хромосомы можно встретить все же нередко.

В связи с изложенным выше представляется весьма интересным выяснение путей элиминации измененных хромосом. Здесь могут действовать две причины: с одной стороны, элиминация самих хромосом, неспособных нормально функционировать в течение митоза. С другой стороны, отмирание всей клетки вследствие резкого изменения нормального хромосомного набора. Хромосомами, неспособными нормально функционировать в процессе митоза, являются, как известно, фрагменты без кинетической перетяжки и хромосомы с двумя кинетическими перетяжками. Те и другие к концу опыта исчезают полностью. Что касается остальных типов хромосом, то они сохраняются в течение довольно продолжительного времени, и исчезновение их связано, повидимому, с дегенерацией самих клеток. Такие дегенерирующие клетки хорошо видны после 72 и 96 час. После 120 час. их становится меньше, и, как правило, они сильно сдавлены вновь образующимися нормальными клетками. Дегенерирующие клетки разбросаны по всему срезу единичными или по 2—3, но не больше. Значит, клетки с нежизненным набором хромосом успели поделиться один или небольшое число раз и начали отмирать, так как в противном случае дегенерировали бы целые участки ткани.

Как бы там ни было, но с течением развития растения клеток с измененным ядром становится все меньше и меньше и, наконец, они совсем исчезают. Среди клеток как бы происходит отбор, в котором выживают лишь нормальные клетки, а клетки с нарушенным строением хромосом большей частью выбраковываются и удаляются из организма.

Существенным для нашего вопроса является то, что в сохранившихся

* После 72 час. исследовано 56 метафатических пластинок, после 96 час.—84 и после 120 час.—44.

** Из расчета на 100 клеток.

клетках с измененным кариотипом головчатые хромосомы, как видно из таблицы, убывают в числе сильнее, чем V-образные.

Таким образом, каких-либо данных для предположения, что обычная фрагментация хромосом может иметь значение для филогенетического укорочения хромосом у *V. narbonensis* L., нами не обнаружено. Надо полагать, что процесс укорочения в данном случае является более сложным и существенно отличным от простых «дислокаций» участков хромосом.

Цитологическая лаборатория
Всесоюзного института растениеводства
Ленинград—Пушкин

Поступило
8 IV 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ L. Delaunay, ZS. Zellf. u. mikr. Anat., 4 (1926). ² Г. А. Левитский, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 27, вып. 1 (1931). ³ E. V. Babcock et Alii Cytologia, Fujii Iubilee (1937). ⁴ М. В. Сенянинова-Корчагина, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 2, № 1 (1932). ⁵ М. В. Сенянинова-Корчагина, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 2, № 1 (1932). ⁶ Г. А. Левитский и А. Г. Араратян, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 27, вып. 1 (1931). ⁷ Г. А. Левитский, Природа, № 5 (1939). ⁸ Mattei, Monografia della *Vicia Faba* (1889). ⁹ C. D. Darlington, Recent Advances in Cytology (1937). ¹⁰ Г. А. Левитский и М. А. Сизова, ДАН, IV, № 1—2 (1934). ¹¹ Н. Е. Кузьмина, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. II, № 8 (1935). ¹² A. Müntzing, ZS. ind. Abst. und Ver., 176, 1/2 (1939).