

П. К. ШКВАРНИКОВ

**СЛУЧАЙ ИЗМЕНЕНИЯ ОСНОВНОГО ЧИСЛА ХРОМОСОМ
У *CREPIS CAPILLARIS***

(Представлено академиком А. А. Рихтером 13 XII 1946)

Экспериментальные исследования в области изменчивости хромосом у растений и животных дали много ценных фактов для выработки правильного представления о механизме эволюции основного числа хромосом. Все эти факты указывают на то, что в эволюции основного числа хромосом исключительно важную роль играют кинетические тельца или центромеры, служащие в хромосомах местом прикрепления нитей веретена и обуславливающие нормальное функционирование хромосом в митозе и мейозе. Многочисленные данные доказывают, что фрагменты хромосом, лишенные кинетического тельца, не могут нормально функционировать и поэтому элиминируются в течение ближайших же клеточных поколений. Нежизнеспособны также хромосомы, возникшие в результате слияния целых хромосом и содержащие благодаря этому несколько кинетических телец. Достаточно напомнить в этой связи исследования М. С. Навашина⁽¹⁾ и М. С. Навашина и Е. Н. Герасимовой⁽²⁾, в которых показаны все последовательные стадии элиминации названных выше хромосомных элементов.

Механизм процесса эволюции основного числа хромосом впервые правильно определен в предложенной М. С. Навашиным „дислокационной“ гипотезе⁽⁴⁾. Согласно этой гипотезе, изменение основного числа хромосом может произойти лишь в результате добавления или выбрасывания кинетических телец, сочетаемого с соответствующими дислокациями, перегруппировывающими вещество некоторых хромосом. Схема процесса, постулированного „дислокационной“ гипотезой, прекрасно согласуется со всеми известными в цитологии фактами. Она вполне отвечает, поэтому, требованиям общей схемы, по которой совершается эволюция основного числа хромосом у растений и животных. Правильность данной схемы подтверждена рядом конкретных фактов из той области, на которую „дислокационная“ гипотеза распространяется.

Так, например, установлен ряд случаев перестроек хромосом, которые точно представляют собой отдельные звенья процесса, отвечающего этой схеме. Сюда относятся случаи транслокаций, когда разрывы в затронутых транслокацией хромосомах проходят, как это требует названная гипотеза, в непосредственной близости к кинетическому тельцу⁽⁵⁻⁷⁾; случаи транслокаций, приводивших к возникновению очень маленьких хромосом, которые, как предполагалось^(5, 8-10), по своим размерам приближались к размерам кинетического тельца, и некоторые другие.

Ряд относящихся к этой категории новых случаев установлен в исследованиях М. С. Навашина⁽²⁾ и его сотрудников, проведенных

в последний период. Наконец, прямое подтверждение „дислокационной гипотезы“ дано Н. П. Дубининым, который впервые экспериментально осуществил по дислокационной схеме весь процесс изменения основного числа хромосом у *Drosophila melanogaster* как в направлении уменьшения ⁽³⁾, так и в направлении увеличения его ⁽¹¹⁾.

Ниже излагается новый случай изменения основного числа хромосом, полученный экспериментально у *Crepis capillaris*. Этот случай чрезвычайно интересен тем, что он представляет собой пример возникновения нового основного числа хромосом в результате одного лишь акта хромосомной мутации. Речь идет, следовательно, о такой редкой мутации, результатом которой было возникновение не промежуточного, а сразу конечного звена в образовании нового основного числа хромосом.

Данная мутация возникла в зародыше семени, подвергнувшись воздействию атмосферы с повышенным содержанием кислорода (до 40,7%) в течение 30 дней. Во взрослом растении эта мутация захватывала значительную часть корневой системы. В мутантном секторе корневой системы этого растения все клетки содержали вместо шести нормаль-

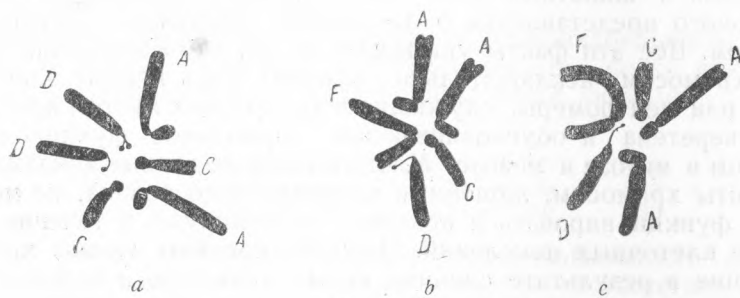


Рис. 1

A — нормальная ядерная пластинка; B и C — две ядерные пластинки из разных мест мутантного сектора химерного растения

ных хромосом только пять хромосом, причем одна из хромосом была не типичной для данного вида *Crepis* как по своей величине, так и по форме (см. рис. 1, b, c). Эта новая хромосома, обозначенная на рисунке буквой F, возникла в результате транслокации всего длинного плеча D-хромосомы на короткое плечо C-хромосомы, а кинетическое тельце упомянутой D-хромосомы в результате этой транслокации оказалось свободным и впоследствии было ядром утеряно. Тщательное исследование хромосомного набора в мутантном секторе растения показало, что каждая из пяти хромосом набора имеет только одну кинетическую перетяжку. Это исследование не обнаружило также даже следов свободного кинетического тельца или шестого, хотя бы самого крошечного, фрагмента хромосомы.

Что касается второго плеча упомянутой D-хромосомы, состоящего из тонкой нити и сидящего на ней спутника, то судьба его могла быть разной в зависимости от того, участвовали ли в рассматриваемой транслокации только упомянутые две или же большее число хромосом. В том случае, если в транслокации участвовали только две хромосомы, нужно считать наиболее вероятным, что вместе с кинетическим тельцем D-хромосомы оказалось утерянным и все второе плечо этой хромосомы. При этом нехватка его, будучи в гетерозиготном состоянии, могла и не проявлять заметного эффекта. Подобные случаи были описаны рядом исследователей ⁽¹²⁻¹⁵⁾. Но утери второго плеча D-хромосомы могло не быть, если в транслокации кроме названных хромосом участвовала еще третья хромосома. Следующее обстоятельство делает

такое предположение вполне вероятным. В образовавшемся пятихромосомном наборе, кроме F-хромосомы, является не совсем типичной также имеющаяся в нем спутничная хромосома, обладающая необычно длинной спутничной нитью. Поскольку эта особенность данной хромосомы обнаруживается во всех митозах, ее нельзя считать простой флюктуацией. Несомненно, она возникла в результате того, что эта хромосома также была вовлечена в перестройку. На рис. 2 схематически изображен один из возможных вариантов такой перестройки с участием в ней трех названных хромосом.

Для проверки правильности этого предположения было предпринято исследование ядрышек в мутантном секторе растения, образование которых, как известно, связано со спутничными хромосомами (12, 16-18). С целью сравнения и контроля такое же исследование было проведено в нормальном секторе растения, а также на специально подобранном дополнительном материале, оказавшемся чрезвычайно удобным для разрешения поставленной задачи. Результаты этого исследования оказались вполне согласующимися с предположенным выше характером

перестройки, включающей три хромосомы (одну С и обе D-хромосомы). Однако и в этом случае, учитывая взаимный характер транслокаций, некоторое количество хромосомного материала неизбежно должно было утратиться. Такая потеря могла произойти за счет проксимального конца длинного плеча D-хромосомы и дистального конца короткого плеча С-хромосомы. Правда, тщательное исследование хромосом нового набора показывает, что в данном случае речь может идти об

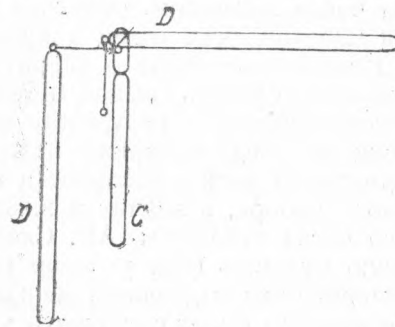


Рис. 2

утере лишь крайне незначительного количества материала, при том такого, который, по видимому, не имел существенного значения для протекания процессов развития. Решающим подтверждением этого является то, что описанная транслокация обнаруживала нормальную жизнеспособность на протяжении огромного числа клеточных поколений, тогда как хорошо известно, что нехватка даже незначительных по размерам генетически активных участков хромосом дает летальный эффект. Кроме того, мутантный сектор растения несколько не отличался от нормального сектора ни по темпу развития и относительным размерам его, ни по другим признакам.

Это дает основание считать, что потеря хромосомного материала, если она имела место, произошла за счет инертных участков названных выше хромосом. В пользу этого заключения говорят также наблюдения, касающиеся частоты и характера распределения разрывов в С- и D-хромосомах. Так, например, отмечен уже ряд случаев транслокаций с участием D-хромосомы, в результате которых разрывы в этой хромосоме проходили в одном и том же месте. Особенно убедительны в этом отношении случаи взаимных транслокаций между гомологичными D-хромосомами, в результате которых длинные плечи обеих хромосом, соединяясь вместе, образуют равноплечную хромосому, а оба коротких плеча (спутничные нити со спутниками) соединяются с отделившейся головкой (включающей кинетическое тельце) одной из D-хромосом, образуя вместе с ней самостоятельную маленькую хромосомку (20). Подобные транслокации возникали повторно в ряде моих опытов, а также в опытах М. С. Навашина и Е. Н. Герасимовой.

Во всех этих случаях разрыв длинного плеча одной из D-хромо-

сом происходил на проксимальном конце его, в самой непосредственной близости к кинетическому тельцу. Что касается С-хромосомы, то мною было учтено и изучено более 200 транслокаций с ее участием. Значительная часть этих транслокаций (около 20%) затрагивала дистальный конец короткого плеча этой хромосомы, что также указывает на большую частоту разрывов в данном участке хромосомы. Такое относительно частое возникновение разрывов в проксимальном конце длинного плеча D- и в дистальном конце короткого плеча С-хромосомы указывает на то, что в этих участках данных хромосом содержится инертный материал. Этот вывод является совершенно очевидным, учитывая, что приуроченность относительно высокой частоты разрывов к инертным участкам хромосом бесспорно доказана на точно контролируемом материале (³, ²¹, ²²). Он согласуется также с известными данными (²³) о том, что в хромосомах инертный материал сосредоточивается преимущественно в районе кинетической перетяжки. Этот вывод подтверждает высказанную Дубининым точку зрения о том, что инертный материал хромосом играет крупную роль в эволюции числа хромосом, облегчая возможность уменьшения или увеличения кинетических телец в ядре.

Изложенное выше о характере происшедшей хромосомной мутации позволяет сделать вывод о том, что в новом хромосомном наборе, образовавшемся в результате этой мутации, сохранился весь генетически активный материал исходного набора, что является гарантией нормальной жизнеспособности каждой хромосомы, входящей в состав нового набора, а значит и жизнеспособности преобразованного основного числа хромосом АФ. Следовательно, растение, несущее в себе такую мутацию (при условии распространения последней на соответствующие ткани), должно производить потомство, часть особей которого обязательно будет содержать число хромосом ААФФ, уменьшенное на одну пару по сравнению с исходным ААССДД.

В заключение необходимо отметить, что мутации, подобные описанной в настоящем сообщении, являются, как показывает опыт, редким явлением. Однако факт обнаружения такой мутации хотя бы однажды и пусть даже на сравнительно большом материале, который до сих пор был изучен, свидетельствует о том, что в периоды, измеряемые эволюционными масштабами, частота возникновения мутаций этого рода должна быть довольно высокой. Это подтверждается данными о происхождении некоторых естественных кариотипов (²⁴).

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
13 XII 1946

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. Navashin, *Planta*, **20**, 2, 233 (1933). ² М. С. Навашин и Е. Н. Герасимова, *Биол. журн.*, **4**, № 4, 593 (1935). ³ Н. П. Дубинин, *Биол. журн.*, **3**, № 4, 719 (1934). ⁴ М. Navashin, *Z. ind. Abst. u. Vererb.*, **63**, 3, 218 (1932). ⁵ Л. Делоне, *Вест. Тифл. Бот. Сада*, **2**, 1 (1922). ⁶ J. Belling, *J. Genetics*, **15**, 245 (1925). ⁷ М. Navashin, *Amer. Nat.*, **65**, 243 (1931). ⁸ Л. Делоне, *Зап. Киев. Общ. Естествоисп.*, **25**, 33 (1915). ⁹ Л. Делоне, *Тр. Научн. Ин-та селекц. (Киев)*, **6**, 1 (1930). ¹⁰ М. Navashin, *Univer. Califor. Publ. Agr. Sci.*, 201 (1931). ¹¹ Н. П. Дубинин, *Биол. журн.*, **5**, № 5, 833 (1936). ¹² С. Г. Навашин, *Изв. АН* (1912). ¹³ С. Г. Навашин, *Изв. АН* (1915). ¹⁴ Н. Т. Кахидзе, *Сб. им. С. Г. Навашина*, Москва, 189 (1927). ¹⁵ М. Navashin, *Z. ind. Abst. u. Vererb.*, **63**, No 3, 324 (1932). ¹⁶ P. Vagapov, *Ber. dtsh. bot. Geselsch.*, **43**, 483 (1925). ¹⁷ M. Senjaninova, *Z. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, **3**, 417 (1926). ¹⁸ McClintock, *B. Z. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, **21**, 294 (1934). ¹⁹ E. Heitz, *Z. ind. Abst. u. Vererb.*, **70**, 3/4, 402 (1935). ²⁰ П. К. Шкварников, *Биол. журн.*, **5**, № 5, 887 (1936). ²¹ А. А. Прокофьева-Бельговская, *ДАН*, **22**, 5, 274 (1939). ²² А. А. Прокофьева-Бельговская и В. В. Хвостова, *ДАН*, **23**, 3, 269 (1939). ²³ E. Heitz, *Z. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, **20**, 237 (1933). ²⁴ И. Н. Свешникова, *Биол. журн.*, **5**, № 2, 303 (1936).