

Т. Ф. ПОЛЯКОВА

**ВЛИЯНИЕ ВЫСОКИХ И НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР НА ОБРАЗОВАНИЕ  
ХИАЗМ У *ALLIUM SEPA* L.**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 8 III 1940)

Выяснению характера действия  $t^{\circ}$  на ранние стадии мейозиса посвящено сравнительно небольшое количество исследований. Эти исследования установили, что как высокая, так и низкая  $t^{\circ}$  изменяют и частоту образования хиазм, и процент кроссинговера. Впервые опыты подобного рода были поставлены Плау (1). Действуя целым рядом ненормальных  $t^{\circ}$ , начиная от летальных, на *D. melanogaster*, Плау методом генетического анализа установил, что отношение процента кроссинговера к  $t^{\circ}$  у *Drosophila* является сложным и, если его выразить графически, представляется в виде двухвершинной кривой с максимумами, приходящимися как на высокую, так и на низкую  $t^{\circ}$ . Уайт на представителях семейства *Acridiidae* установил точно такую же зависимость образования хиазм от  $t^{\circ}$  (2). Таким образом для низших представителей животного мира—насекомых—было установлено, что как процент кроссинговера, так и число хиазм находятся в несомненной и притом сложной зависимости от  $t^{\circ}$ . Существует ли подобное сложное отношение процента кроссинговера или частоты хиазм к  $t^{\circ}$  у растений? К моменту начала данного исследования этот вопрос оставался открытым. Опыты, которые ставились в этом направлении, носили фрагментарный характер, так как в них учитывалось или действие только крайних  $t^{\circ}$ , близких к летальным (3), или действие одних высоких  $t^{\circ}$  (4). Выяснение этого вопроса и явилось, главным образом, предметом настоящего исследования.

В качестве объекта был взят обыкновенный лук *Allium sepa*. Исследование проводилось методом подсчета хиазм. Была использована целая серия  $t^{\circ}$ , от 0 до 53° (летальная  $t^{\circ}$ ). Методика опытов заключалась в следующем. Непосредственно перед опытом из каждого бутона соцветия, приготовленного для воздействия, осторожно вынимались 1—2 пыльника, которые просматривались в уксуснокислом кармине. Если в бутоне оказывались ранние стадии (от лептонеми до пахинемы включительно), он отмечался и подвергался воздействию. Срок воздействия во всех опытах равнялся 2 часам. Так как в литературе есть указания на варьирующую частоту хиазм у разных растений одинаковой генетической конституции в зависимости от внешних условий (5, 6) и так как опыты проводились не в один день, у каждого опытного растения до воздействия фиксировались контрольные бутоны. Таким образом для каждого опыта был свой контроль.

Подсчет хиазм производился на стадиях раннего и позднего диакинеза. Фиксация опытных бутонів производилась через 24 часа от начала воздействия, так как предварительно было установлено, что от ранних стадий до диакинеза проходит около 24 час. Фиксация производилась по Навашину с предварительным погружением бутонів на 1 мин. в смесь Карнуа. Препараты окрашивались генцианвиолетт по Ньютону, толщина срезов бралась 20  $\mu$ .

Все вычисления производились на бивалент с последующей статистической обработкой. Для большей уверенности в результатах производилось не менее 2—4 подсчетов. Подсчет включал в себя около 140 бивалентов, собранных из разных клеток одного и того же пыльника. Разные подсчеты соответствуют разным бутонам.

Статистическая обработка всех подсчетов показала следующее. По данным позднего диакинеза нужно было сделать заключение, что действие  $t^\circ$  на образование хиазм здесь отсутствовало. Небольшие изменения в числе хиазм, которые наблюдались здесь, объясняются, по видимому, тем, что  $t^\circ$  изменила терминализацию уже образовавшихся хиазм. Данные раннего диакинеза показали несомненную зависимость образования хиазм от  $t^\circ$ , причем разные бутонь обнаружили разное отношение к одной и той же  $t^\circ$ : в то время как одни из них показывали довольно сильное изменение частоты хиазм, другие—почти не отличались от контроля.

При анализе опытного материала внимание обращалось не только на частоту хиазм, но и на коэффициент терминализации (отношение терминальных хиазм к общему числу хиазм), что позволило прийти к следующему выводу: измененное число хиазм может быть вызвано не только измененным образованием их, но и измененной терминализацией (ускоренной или замедленной). Поэтому при установлении зависимости образования хиазм как от  $t^\circ$ , так и от других сходных с нею факторов и при наличии терминализации от диплономы к метафазе—отношением  $D/m$  нужно пользоваться осторожно: взятое само по себе без учета коэффициента терминализации, оно может дать неправильное представление о характере действия того или иного фактора. Особенно наглядным примером может служить опыт  $9^\circ$ , где коэффициент был наиболее высок по сравнению с контролем и где в силу этого отношение  $D/m$  ни в одном из подсчетов не достигло 3.

Все изменения в образовании хиазм и коэффициенте терминализации опытных бутонів сведены в табл. 2. Для сравнения приведена таблица средней частоты хиазм и коэффициента терминализации у контроля (табл. 1).

Таблица 1

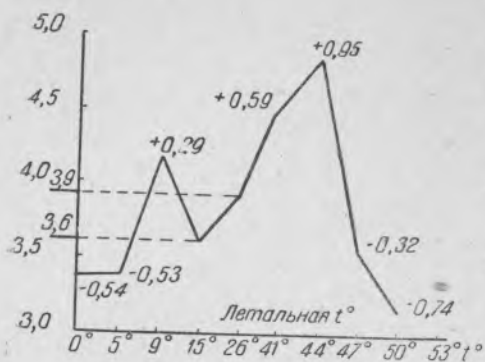
Для какого опыта контроль	Среднее число хиазм на бивалент $M \pm m$	Коэф. терм.	$t^\circ$ за 24 час. до фиксации контроля	$t^\circ$ в часы фиксации контроля
$50^\circ, 47^\circ$	$3,86 \pm 0,09$	0,104	$18,1-19,9^\circ$	$16,6-20,2^\circ$
$44^\circ$	$4,05 \pm 0,13$	0,045	$\sim 20,8^\circ$	$\sim 16,9^\circ$
$41^\circ$	$3,87 \pm 0,09$	0,103	$\sim 26,1^\circ$	$\sim 27,1^\circ$
$9^\circ$	$3,77 \pm 0,08$	0,081	$20-24^\circ$	$\sim 20-26^\circ$
$5^\circ$	$3,74 \pm 0,10$	0,084	$18,2-19,2^\circ$	$18,1-19,9^\circ$
$0^\circ I$	$3,91 \pm 0,10$	0,073	$\sim 20^\circ$	$\sim 27^\circ$
$0^\circ II$	$3,56 \pm 0,08$	0,092	$15-20^\circ$	$15-13^\circ$

Если мы расположим все температурные точки в ряд, начиная от  $0^\circ$  и кончая  $53^\circ$ , то между  $9$  и  $41^\circ$  окажется большой температурный промежуток. Но если мы учтем  $t^\circ$ , при которых за 24 часа до фиксации находи-

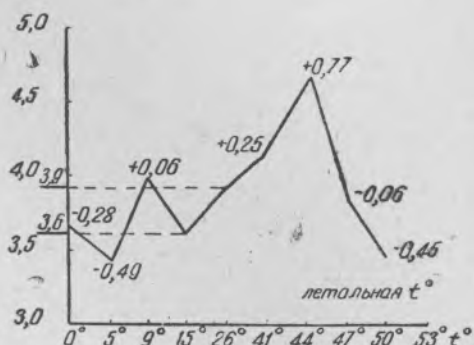
лись контрольные бутоны, этот промежуток заполнится. Как видно из табл. 1, такой минимальной  $t^\circ$  является  $15^\circ$ , максимальной  $26^\circ$ . Отсюда мы получаем следующий порядок температурной кривой:  $0^\circ$ ,  $5^\circ$ ,  $9^\circ$ ,  $15^\circ$ ,  $26^\circ$ ,  $41^\circ$ ,  $44^\circ$ ,  $47^\circ$ ,  $50^\circ$ ,  $53^\circ$ . Откладывая на оси абсцисс  $t^\circ$ , а на оси ординат среднюю частоту хиазм на бивалент и взяв для всех опытов условный общий контроль— $M=3,9$ , мы получим следующие кривые (см. фиг. 1 и 2).

Эти кривые показывают, что характер зависимости образования хиазм от  $t^\circ$  у *Allium cepa* выражается такой же двухвершинной кривой, какая была получена для насекомых. На основании этого сходства можно предположить, что  $t^\circ$  оказывает непосредственное действие на физико-химические свойства хроматид и что последние, очевидно, сходны у растений и животных.

Непосредственное действие  $t^\circ$  на хроматиды изменяет, повидимому, их вязкость, причем изменение вязкости должно происходить до или



Фиг. 1. Кривая, построенная по максимальным отклонениям\*.



Фиг. 2. Кривая, построенная по средним отклонениям\*.

\* Цифры на кривых указывают + и — отклонения от контроля в каждом опыте; для сравнения все отклонения отсчитаны от условного общего контроля 3,9. Цифры 3,6 и 3,9 по оси ординат означают среднее число хиазм на бивалент у контрольных бутончиков при минимальной  $t^\circ 15^\circ$  (3,6) и максимальной  $26^\circ$  (3,9). Цифры несколько округлены.

во время кроссинговера: большая вязкость, а вместе с тем и большая плотность хроматид должны, вероятно, снижать как процент кроссинговера, так и число хиазм, меньшая, наоборот, должна их повышать. Косвенным подтверждением изменения вязкости хроматид может служить более бледная окрашиваемость и расплывчатость бивалентов как раз в тех опытах, в которых наблюдалось повышение числа хиазм ( $9^\circ$ ,  $41^\circ$ ,  $44^\circ$ ).

Как уже указывалось, при анализе опытных данных учитывалось не только изменение частоты хиазм, но и изменение коэффициента терминализации. При этом оказалось, что между изменением числа хиазм и коэффициентом терминализации наблюдается почти всегда удивительный параллелизм: если число хиазм повышено,—повышен и коэффициент терминализации, если число хиазм понижено,—понижен и коэффициент терминализации. Если при пониженном числе хиазм наблюдается повышенный коэффициент терминализации, то это в ряде случаев объясняется, несомненно, тем, что понижение числа хиазм вызвано чрезвычайно ускоренной терминализацией (I подсчет  $41^\circ$ , III подсчет  $9^\circ$ ).

Этот параллелизм между изменением числа хиазм и коэффициентом терминализации наглядно иллюстрируется табл. 3.

Таблица 2  
Средняя частота хиазм и коэффициент терминализации у опытных бугонков

Опыт	Среднее число хиазм на бивалент	Кoeff. терм.	$D/m$	Максим. уклонение от $M$ -контроля	Среднее уклонение от $M$ -контроля
53°	Летальная $t^\circ$ . Хроматин представлен бесформенной массой				
50°, I подсчет	3,12+0,10	0,089	5,6		
50°, II »	3,70+0,10	0,108	1,2	-0,74	-0,45
47°, I подсчет	3,54+0,09	0,057	2,6		
47°, II »	3,56+0,09	0,092	2,5	-0,32	-0,06
47°, III »	4,30+0,08	0,078	3,6		
44°, I подсчет	4,57+0,11	0,073	3,0		
44°, II »	4,90+0,11	0,051	5,0	+0,95	+0,77
44°, III »	5,00+0,12	0,063	5,5		
41°, I подсчет	3,65+0,10	0,139	-1,7		
41°, II »	3,94+0,08	0,116	+0,5		
41°, III »	4,44+0,11	0,108	+4,0	+0,59	+0,25
41°, IV »	4,46+0,12	0,101	+3,9		
9°, I подсчет	4,06+0,08	0,145	+2,6		
9°, II »	3,98+0,08	0,136	+1,9	+0,29	+0,06
9°, III »	3,46+0,07	0,161	-3,1		
5°, I подсчет	3,28+0,08	0,070	3,8		
5°, II »	3,21+0,08	0,106	4,4	-0,53	-0,49
0°I	3,37+0,09	0,143	4,1	-0,54	
0°II, I подсчет	3,38+0,10	0,061	1,5		-0,28
0°II, II »	3,42+0,10	0,091	1,1	-0,18	

Таблица 3  
Таблица, показывающая взаимоотношение между числом хиазм и коэффициентом терминализации в раннем диакинезе\*

Опыт	Число хиазм				Кoeff. терм.			
	I подсчет	II подсчет	III подсчет	IV подсчет	I подсчет	II подсчет	III подсчет	IV подсчет
50	—	II			—	II		
47	—	—	+		—	—	—	
44	+	+	+		+	+	+	
41	—	+	+	+	+	+	II	II
9	+	+	—		+	+	+	
5	—	—			—	+		
0	—	—	II		+	—	—	

\* Знаком + отмечено повышение числа хиазм и коэффициента терминализации, знаком — их понижение, знаком II—число хиазм и коэффициент терминализации остаются без изменений.

Очевидно, этот параллелизм не случаен и указывает на то, что процесс терминализации находится в такой же обратной зависимости от вязкости хроматид, как и образование хиазм.

Лаборатория цитологии  
Всесоюзного института растениеводства  
Ленинград—Пушкин

Поступило  
13 III 1940

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> H. Plough, Journ. Exper. Zool., 24 (1917). <sup>2</sup> M. White, Journ. of Gen., 29 (1934). <sup>3</sup> J. Straub, ZS. f. Bot., 32 (1937). <sup>4</sup> A. des Sousa da Camara, Revista agronom., 23 (1935). <sup>5</sup> K. Sax, Cytologia, 6 (1935). <sup>6</sup> F. Oehlkers, ZS. f. Bot., 29 (1935).