

Я. Е. ЭЛЛЕНГОРН

О ГЕНЕЗИСЕ ХРОМОСОМНОГО КОМПЛЕКСА *RHOEO DISCOLOR*
HENCE

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 24 II 1940)

Свешниковой (7) в мейозисе гибрида *Vicia sativa* × *Vicia amphicarpa* было подмечено различное окрашивание родительских хромосом. То же для гибрида *Triticum turgidum* × *Aegilops cylindrica* обнаружено было Аасе (1). Мною это явление наблюдалось во втором редукционном делении у *Gossypium peruvianum* (4).

У хлопчатника в метафазах второго редукционного деления вторичная ассоциация хромосом, обнаруженная ранее Дави (3) и Скоустедом (8), происходила только между одинаково окрашенными хромосомами.

Учитывая данные Свешниковой и Аасе о различном окрашивании отцовских и материнских хромосом в мейозисе у гибридов, сделанное наблюдение было мною истолковано как следствие гибридогенности изученного растения. Различное окрашивание хромосом в гаплоидном наборе указывало на тетраплоидную природу исследованного растения, а вторичная ассоциация между одинаково окрашенными хромосомами в метафазах второго деления свидетельствовала о том, что в каждом из этих наборов имелись гомологичные хромосомы.

Таким образом на основании изучения явления различного окрашивания хромосом у 52-хромосомного хлопчатника оказалось возможным подтвердить актоплоидную природу новосветского хлопчатника, установленную ранее Дави и Скоустедом на основании других данных. Если бы какие-то незначительные химические отличия и могли бы существовать между хроматинами родительских форм, то все же заключать о них на основании различного окрашивания хромосом такими красителями, как железный гематоксилин, было бы, конечно, совершенно неосновательным. Именно поэтому объяснить различия в окрашивании родительских хромосом у гибридов более вероятным не представлялось, исходя из того, что циклы формирования родительских хромосом в гибридном ядре могут значительно отличаться.

В 1930 г. Вейер привел убедительные доказательства тому, что у гибридов циклы формирования материнских и отцовских хромосом в профазах мейозиса отличны.

Изменения морфологии хромосом, происходящие при гибридизации, были констатированы М. С. Навашиным (5, 6) и названы им «амфипластией». Я полагаю, что амфипластические изменения хромосом и обуславливают те физические различия родительских хромосом, которые при известных условиях сказываются и на способности их окрашиваться.

Исходя из сказанного выше, особенно интересным представлялось изучение различного окрашивания хромосом у таких растений, где в мейозисе образуются кольца хромосом.

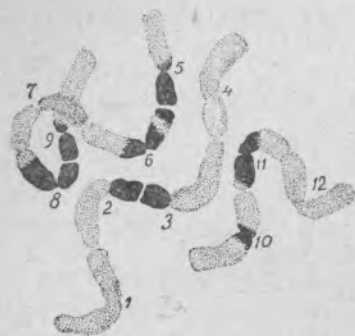
В отношении *Rhoeo discolor* можно с уверенностью утверждать, что кольцевой тип мейозиса возник в результате сегментального обмена, происшедшего между негомологичными хромосомами.

С одинаковой степенью вероятности можно для *Rhoeo discolor* предположить, что сегментальный обмен произошел между негомологичными хромосомами вида и что сегментальный обмен произошел между негомологичными хромосомами двух различных видов в гибриде, возникшем между ними.

В последнем случае хромосомы при гибридизации могли претерпеть амфипластические изменения, и, следовательно, не была исключена возможность обнаружить отличия в окрашивании их в мейозисе. При этом сам по себе тип мейозиса, т. е. образование колец из хромосом, позволил бы в данном случае установить, стоит ли в связи с различным окрашиванием хромосом с различным происхождением хромосом.

В мейозисе у *Rhoeo discolor* на мазковых препаратах материнских клеток пыльцы, фиксированных по Навашину и окрашенных генцианой-виолет, наблюдались различия в окрашивании хромосом. Перед фиксацией препараты были подвергнуты кратковременному действию паров аммиака (по Kuwada).

Как видно из фигуры, различия в окраске хромосом очень отчетливы. Хромосом, слабо окрашивающихся целиком, имеется



Различное окрашивание мейотических хромосом *Rhoeo discolor*.

всего три, на фигуре они отмечены цифрами 1, 4 и 12.

Условно назовем интенсивно окрашивающиеся участки хромосом и целые хромосомы «черными», а неокрашивающиеся хромосомы или такие участки их «белыми». Из 12 мейотических хромосом у 9 или целые плечи, или отдельные участки их окрашиваются различно. Следует особо подчеркнуть то обстоятельство, что в мейозисе в кольцах во всех случаях соединяются только или «белые» участки хромосом, как, например, в случаях соединения хромосом 1 и 2, 3 и 4, 6 и 7, 7 и 8, 10 и 11, 11 и 12, или же «черные», как, например, в случаях соединения хромосом 2 и 3, 5 и 6, 8 и 9.

Сах установил, что в отношении морфологии хромосом у *Rhoeo discolor* нет гомологичных, т. е. парных, хромосом. В данном случае, расширяя этот вывод, можно констатировать, что и в отношении окрашиваемости из всех 12 хромосом нет двух таких, в которых вполне одинаково распределялись бы «черные» и «белые» участки.

Чем же в данном случае может быть объяснено различное окрашивание хромосом?

Если учесть, что в мейозисе в кольцах могут соединяться только гомологичные участки хромосом и что в данном случае соединяющиеся участки мейотических хромосом окрашиваются всегда одинаково, то связь между окрашиванием хромосом, с одной стороны, и «родственностью» их, с другой стороны, делается очевидной.

Если бы сегментальный обмен произошел между негомологичными хромосомами одного и того же вида, то в мейозисе могли бы, конечно, возникнуть кольца из хромосом, но различное окрашивание хромосом не

могло бы иметь места. Тот факт, что хромосомы окрашиваются различно, а конъюгируют между собой только одинаково окрашенные участки хромосом, заставляет полагать, что сегментальный обмен в данном случае произошел между негомологичными хромосомами предков современной формы, между которыми произошла когда-то гибридизация.

Из 12 хромосом *Rhoeo discolor* только 3 хромосомы окрашиваются однообразно,—целиком «белые»,—а остальные 9 хромосом окрашиваются сложно и представляются мне возникшими в результате сегментальных обменов между отцовскими и материнскими хромосомами при гибридизации тех растений, которые являются родительскими формами в отношении *Rhoeo discolor*.

У 9 означенных хромосом имеется: целиком «белых» плеч—3, целиком «черных» плеч—5, сложно окрашенных плеч—10. Хромосом с «черными» кинетическими перетяжками всего 6. На фигуре они отмечены цифрами 5, 6, 8, 9, 10, 11.

Различное окрашивание хромосом дает возможность вполне точно определить место, где произошла транслокация, а также и размер того участка, который на ту или иную хромосому оказался перенесенным в результате транслокации. Например, у хромосом 2, 3 малые плечи «черные», а большие «белые». Следовательно, в этих случаях разрыв произошел по месту кинетической перетяжки, а затем к тому плечу, у которого осталась кинетическая перетяжка, присоединился кусок плеча от хромосомы другого родителя. У хромосомы 7 одно из плеч целиком «белое», а другое окрашено сложно. Следовательно, один раз транслокация произошла так, что осталось белое плечо с кинетической перетяжкой, а затем к ней присоединился «черный» фрагмент, и после уже на этот «черный» фрагмент был перенесен «белый» фрагмент.

Суммируя наблюдаемые факты, можно прийти к следующим выводам.

1) И 12 хромосом *Rhoeo discolor* 9 претерпели сегментальный обмен. Sax (1934) указывает, что у *Rhoeo discolor* минимум 6 хромосом должно было быть вовлечено в процесс сегментального обмена. Однако автор оговаривает, что таких хромосом может быть и больше.

2) Пять хромосом претерпели процесс обмена всего один раз, а четыре хромосомы по два раза.

3) Тринадцать раз имел место процесс сегментального обмена между хромосомами материнского и отцовского организма, приведший в результате к возникновению того кольца из хромосом, что наблюдается у *Rhoeo discolor* в мейозисе.

Приняв разное окрашивание хромосом за критерий при оценке принадлежности их материнскому или отцовскому организму, можно сказать, что в процессе гибридизации, имевшем место при синтезе *Rhoeo discolor*, от одного родителя пришло шесть «черных» хромосом и кинетические перетяжки их сохранились и до настоящего времени.

У остальных шести хромосом кинетические перетяжки должны быть белыми, если у родительских форм было одинаковое число хромосом. На самом деле только у трех «белых» хромосом имеются и «белые» кинетические перетяжки. У трех остальных хромосом морфологический анализ не дает возможности точно определить, принадлежит ли кинетическая перетяжка «белому» или «черному» плечу. Я допускаю возможность того, что именно белому плечу принадлежат кинетические перетяжки хромосом 2, 3 и 7.

Внимательно анализируя соединение хромосом в кольцах, можно обнаружить, что «черными» концами хромосомы соединяются из двенадцати случаев в трех, а «белыми» концами в девяти случаях. Если между шестью «черными» хромосомами гаплоидного набора одного из родителей

может происходить конъюгация в трех случаях, то следует полагать, что в гаплоидном наборе этой родительской формы были парные гомологичные хромосомы. Тогда основным числом хромосом для этой родительской формы было три, а сама родительская форма должна быть оценена, как тетраплоидная.

Но категорически этого утверждать все же нельзя, так как в процессе гибридизации могла иметь место и дупликация некоторых концов хромосом и удвоение числа хромосом в процессе гибридизации.

Относительно «белых» хромосом и поведения их в мейозисе можно сказать следующее.

В мейозисе соединяются между собою 18 «белых» концов хромосом. Следовательно, имеется 9 пар гомологичных концов «белых» хромосом.

Если принять, что «белых» хромосом от одного из родителей в процессе гибридизации пришло так же, как и «черных», только шесть, то в этом случае наличие девяти пар гомологичных «белых» концов не может быть объяснено одной только тетраплоидностью исходной родительской формы.

В данном случае нужно допустить, что в процессе транслокационных изменений хромосом белые концы исходных шести хромосом были повторены трижды. При этом не представляется возможным заключить, произошло ли это только в результате того, что при транслокациях повторно удваивались или даже утраивались одни и те же концы хромосом или еще и потому, что наряду с этой повторностью одних и тех же концов хромосом исходная родительская форма уже была тетраплоидной. Ясно только то, что без многократных повторений одинаковых концов хромосом за счет сегментального обмена хромосомный комплекс данной формы не мог возникнуть, даже если исходная родительская форма с «белыми» хромосомами и была тетраплоидной. Одно обстоятельство, косвенно, правда, подтверждает правильность такой точки зрения. Несомненно, что в процессе транслокационных изменений хромосом «белые» хромосомы являлись преимущественно донорами, а не рецепторами. Нет ни одной «белой» хромосомы с черным окончанием плеча, и девять «черных» плеч оканчиваются «белыми» участками. Так, например, хромосомы 5, 6, 8, 9, 10, 11, т. е. все шесть хромосом с черными кинетическими перетяжками, явились рецепторами в отношении белых хромосом.

Именно поэтому вполне вероятным мне представляется допустить, что отдельные участки «белых» хромосом повторены в наборе у *Rhago discolor* по три раза.

Поступило
3 III 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ H. Aase, Res. Stud. St. Coll. Wash., 21 (1930). ² H. Bleier, La Cellule, f. 40 (1930). ³ H. Davie, Journ. of Gen., 28, № 1 (1933). ⁴ J. Ellenhorn, Cytologia, 7, № 1—2 (1936). ⁵ M. Nawaschin, ZS. f. ind. Abst., Ver., Suppl. 2 (1928). ⁶ M. Nawaschin, Cytologia, 5, № 3 (1935). ⁷ И. Свешникова, Тр. Первого ген. конгресса (1930). ⁸ Skowsted, Res. St. Trinidad., № 5 (1934).