

Г. Г. ТИНЯКОВ

ПОПЕРЕЧНОЕ ДЕЛЕНИЕ ХРОСОМОМ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 2 IV 1947)

Любая хромосомная нить представляет собой сложную, глубоко дифференцированную биохимическую систему. Размножение такой исторически сложившейся системы должно обуславливаться особенно точным механизмом воспроизведения. Процесс грубо неточного расщепления привел бы к массовому нарушению физиологического баланса и беспорядочному мозаицизму как в онтогенезе, так и филогенезе. Однако оказалось<sup>(1-4)</sup>, что в определенных условиях некоторые хромосомы способны делиться не только в продольном, но и в поперечном, необычном, направлении. Эти факты особого хромосомного поведения имеют прямое отношение к изучению интимных процессов репродукции отдельных генных корпускул хромосом.

Эксперименты были проведены в работах с ячменем, пшеницей, *Crepis* и луком. Все перечисленные объекты после проращивания подвергались 1—2-суточному действию 1% раствора колхицина. Характерно, что из всех органелл колхицинированных хромосом в делении обычно сильно запаздывает центромер. Поэтому хромосомы колхицинированной клетки всегда имеют причудливый вид крестиков, вилок и других фигур. Разобщенные поперечным делением по центромеру плечи одной и той же хромосомы в колхицинированном ядре резко отличаются от других хромосом комплекса (рис. 1).

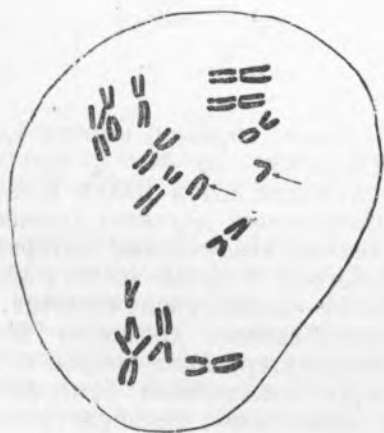


Рис. 1. Диплоидная клетка из корешка пшеницы *Triticum monocoecilum*, подвергнутого действию колхицина (0,1%—2 суток). Стрелки отмечают поперечно разделившуюся хромосому

Таблица 1

Растение	Просмотрено ядер	Ядер с поперечно разделившимися хромосомами	В %
Ячмень . .	453	20	4,4
Пшеница .	172	4	2,32
<i>Crepis</i> . . .	132	2	1,5
Лук . . . .	47	1	2,1

Из материалов табл. 1 видно, что более низкий процент ядер с поперечно разделившимися хромосомами выявил *Crepis*.

В большинстве уклоняющихся от нормы ядер обнаруживалось по одной поперечно разделившейся хромосоме, но в некоторых обнаруживалось и больше.

В процессе работы выяснилось, что действие колхицина на хромосомы не ограничивается только центромером. Среди

просмотренного нами материала по ячменю было обнаружено несколько ядер, у которых наблюдалось поперечное деление по ядрышко-организующему локусу соответствующих хромосом. В других местах хромосом мы ни разу не обнаружили никаких иных разломов, вызываемых колхицином у разных растений. Таким образом, действие колхицина на хромосому в период митоза в основном является направленным. Направленность заключается в том, что колхицин вызывает поперечное деление только у локусов, не покрытых хроматином.

Известно, что X-лучи являются таким физическим фактором, который энергично вызывает фрагментацию хромосом. В связи с этим интересно было выяснить, каково будет влияние комбинированного действия X-лучей и колхицина на частоту возникновения поперечного деления хромосом по центромеру и вторичной перетяжке. Эксперимент был проведен с проростками ячменя. Результаты сведены в табл. 2.

Таблица 2

Доза X-лучей в г	Изучено корешков	Просмотрено ядер	Ядер с поперечно разделившимися хромосомами	В процентах	Разница
250	8	93	34	$36,6 \pm 5$	$33,4 \pm 6,6$
1000	21	114	80	$70,0 \pm 43$	

Таким образом, вместо 4,4% в необлученных проростках мы имеем повышение до 36,6% при облучении дозой 250 г и до 70,0% при облучении дозой 1000 г. Следовательно, X-лучи сильно способствуют поперечному делению хромосом по центромеру в колхицинированных клетках. Полученные материалы, кроме того, показали, что при воздействии X-лучей частота деления хромосом по вторичной перетяжке также сильно увеличивается. В связи с тем, что центромеры колхицинированных хромосом долгое время остаются нерасщепленными, нас заинтересовал вопрос о характере воздействия на такие центромеры повышенной температуры. Известно, например (5), что вода с повышенной температурой вызывает удвоение хромосом в клетке.

Проростки ячменя после двухсуточного пребывания в водном растворе колхицина переносились на один час в сосуд с горячей водой (60°С). В течение часа вода постепенно остывала и в конце опыта имела 40°С. Вынутые из теплой воды проростки немедленно фиксировались по Карнуа. Цитологический анализ, к нашему удивлению, выявил не только мощное ускоряющее действие горячей воды на эквационное деление центромера. Оказалось, что подавляющее большинство ядер содержало также поперечно разделившиеся хромосомы. Подсчеты ядер выявили следующие результаты (табл. 3).

Приведенные материалы говорят о том, что комбинированное действие колхицина и повышенной температуры является также чрезвычайно мощным фактором, вызывающим массовое поперечное деление хромосом.

Таблица 3

Материал	t, °С	Пребывание в горячей воде	Просмотрено ядер	Ядер с поперечно разделившимися хромосомами	В процентах
Проростки ячменя после 2-суточного пребывания в колхицине . . . . .	60	1 час	363	282	77,7

Какова же судьба поперечно разделившихся хромосом, могут ли они существовать и размножаться в последующих циклах клеточного развития? Имеющийся материал отвечает положительно на данный вопрос. Прямым доказательством является наблюдавшийся нами случай у *Crepis capillaris* (рис. 2). На этом рисунке представлено октоплоидное ядро, возникшее при воздействии колхицина. Его октоплоидность доказывается подсчетом малых и средних хромосом.

Поскольку до октоплоидного числа не хватает только трех больших хромосом, то, следовательно, все нарушения произошли именно за счет их. Судя по тому, что самая длинная в ядре перевитая хромосома на всем своем протяжении не имеет никакой перетяжки, ее следует считать ацентрической или почти ацентрической хромосомой, получившейся вследствие процесса поперечного деления по центромеру в предыдущем митозе. В результате поперечного деления в области центромера получилось тоже две хромосомы, но качественно совершенно новые. Длинное плечо

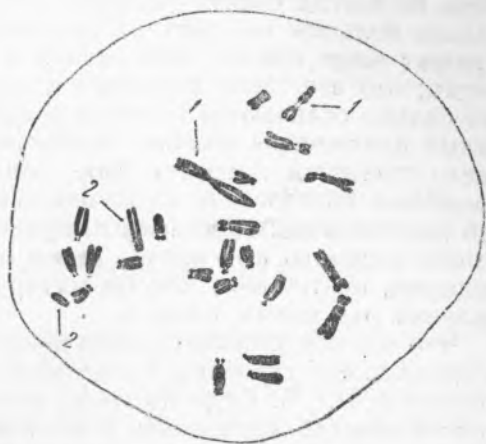


Рис. 2. Октоплоидное ядро из корешка *Crepis capillaris*, подвергнутого действию колхицина (1,2%). Стрелки отмечают поперечно разделившиеся хромосомы

или при посредстве остатков центромера превратилось в развернутую длинную ацентрическую хромосому, а малое плечо, расщепившись на хроматиды, оставило их скрепленными с помощью центромера. Таким образом, малое плечо превратилось в изохромосому с идентичными плечами. В следующем митозе, т. е. митозе, наблюдаемом на данном рисунке, длинная ацентрическая хромосома расщепилась на две хромосомы с перевивом в середине, а малое плечо, также расщепившись на хроматиды, представило новую с медианным центромером хромосому, обозначенную цифрой 1; таким образом восстанавливаются две большие хромосомы. Не хватает последней большой хромосомы. Обозначенная цифрой 2, она также претерпела поперечное деление по центромеру, но только не в предыдущем, а в данном митозе, изображенном на этом рисунке. Ее большое плечо, вероятно, почти ацентрическое, а малое, обозначенное тоже цифрой 2, телоцентрическое (на ее правом конце слабо просвечивал центромер). Поперечное деление этой большой, восьмой, хромосомы по существу с точностью повторяет тот же процесс превращения, который в предыдущем митозе претерпела первая хромосома.

Таким образом, это ядро является чрезвычайно показательным примером того, как иногда процессы поперечного деления и их последствия могут только через одну генерацию клетки сильно изменить видовую идиограмму кариотипа. С другой стороны, событие, происшедшее в данном ядре, со всей четкостью подчеркивает: 1) реальный процесс создания изохромосомы через предварительный процесс поперечного деления хромосомы по центромеру в соматических клетках; 2) жизнеспособность и развитие изохромосом как продукта поперечного деления в течение двух делений клетки; 3) полную возможность развития ацентрического элемента в условиях отсутствия цитокинеза.

Приведенные выше примеры выживаемости поперечно разделившихся хромосом наблюдались в таких клетках, которые не подвергались

делению. Однако литературные данные показывают, что поперечно разделившиеся хромосомы во многих случаях хорошо выживают и в обычных соматических или генеративных клетках (<sup>4,6</sup>). Поперечно разделившийся центромер часто не теряет своих основных свойств, присущих этой корпускуле хромосомы. Однако можем ли мы сказать, что поперечное деление центромера совершенно не отражается на его функции? Факты указывают на то, что поперечное деление центромера не всегда бывает равным. С одним плечом может уйти значительно большая его часть, с другим — меньшая. Об этой возможности говорят наши прямые наблюдения и литературные данные (<sup>1-2</sup>). Мы видим, что все такие концевые центромеры по своим свойствам все же сильно отличаются от нормальных центромеров. Во-первых, концевые центромеры обычно оказываются очень неустойчивыми — они часто стремятся заменить свое концевое положение медианным посредством образования изохромосомы. Во-вторых, такие центромеры (по данным Родса (<sup>4</sup>)) каким-то путем влияют на спонтанную фрагментацию носимого ими плеча. Таким образом, подвергаясь поперечному делению, центромеры как бы мутируют, приобретая в процессе этого деления ряд новых свойств.

Что же представляет собою центромер? Мы пока ничего не знаем о деталях его строения. Существуют разные суждения о его микро-структуре (<sup>1,7-9</sup>). Судя по тому, что он является неотъемлемой оргanelлой каждой хромосомы, и по тому, что его репродукция совершается одновременно с репродукцией генных корпускул, общие черты его внутренней организации, повидимому, не должны принципиально отличаться от таковых любой иной хромосомной корпускулы. Однако, если считать каждый ген за отдельную длинную молекулу, то такая молекула должна обладать векториальными свойствами. Только продольное расщепление такой молекулы не нарушит ее векториальных и иных свойств, а следовательно, и ее целостности. Однако поперечно разделившийся центромер не лишается своих основных свойств и функций, они только до некоторой степени видоизменяются. Следовательно, структура центромера не может быть мономолекулярной структурой. Она, следовательно, должна быть полимолекулярной и, значит, центромер должен представлять какую-то мицелярную систему, поперечное деление которой не в состоянии снять основных свойств этой корпускулы.

Не исключена возможность, что доступность наблюдения процессов поперечного деления центромера и ядрышко-организующего локуса (<sup>10</sup>) объясняется их ахроматичностью: эти локусы обычно слабо или совсем не адсорбируют хроматина. Крайне интересно будет проследить характер действия колхицина на обнаженные локусы других частей хромосом, которые в метафазе всегда защищены хроматином. Метод обнажения разных участков хромосом с помощью „голодовки“, вызываемой низкой температурой, теперь имеется (<sup>10</sup>). Мы предпринимаем шаги, чтобы воспользоваться этим методом для дальнейшего анализа возможных процессов поперечного деления разных иных локусов хромосомы.

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии  
Академии Наук СССР

Поступило  
2 IV 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> C. D. Darlington, *Genetics*, **37**, No. 2, 341 (1939). <sup>2</sup> M. Upcott, *Proc. Roy. Soc.*, **124**, 336 (1937). <sup>3</sup> Г. Д. Карпеченко, ДАН, **23**, № 5—6 (1940). <sup>4</sup> M. M. Rhoades, *Genetics*, **5**, 483 (1940). <sup>5</sup> L. F. Randolph, *Amer. Natur.*, **68**, 6 (1934). <sup>6</sup> B. McClintock, *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, 677 (1932). <sup>7</sup> B. R. Nebel, *Amer. Natur.*, **68**, 66 (1939). <sup>8</sup> F. Schrader, *Mitosis, Movements of Chromosomes in Cell Division*, Columbia University Press, 1946. <sup>9</sup> Г. Г. Тиняков, Докторская диссертация, 1946. <sup>10</sup> C. D. Darlington, *Genetics*, **40**, Nos. 1, 2 (1940).