

ОБ ОПИСАННЫХ И. В. МИЧУРИНЫМ ОСОБЕННОСТЯХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПЫЛЬЦЫ И ПЕСТИКОВ ПРИ ОПЫЛЕНИИ СМЕСЯМИ ПЫЛЬЦЫ.

И. М. ПОЛЯКОВ и П. В. МИХАЙЛОВА

Сектор дарвинизма и генетики (зав.—проф. И. М. Поляков) Зоолого-биологического института и кафедра дарвинизма и генетики Харьковского государственного университета

В статье И. В. Мичурина „Опыление смешанной пылью“ мы находим чрезвычайно важное указание на особенности взаимодействия пыльцы и пестиков в тех случаях, когда растения опыляются смесями пыльцы. Вот это указание: „Своя пыльца, (в) небольшом количестве попавшая на соединенные пестики при опылении пылью другого вида, не всегда вредна, напротив, в некоторых случаях, когда взятые два вида упорно отказывались соединиться, прибавка материнской пыльцы в очень малом проценте способствовала принятию чужой пыльцы; из этого можно предположить, что своя пыльца каждого цветка имеет способность, вероятно, легче возбуждать пестик к акту оплодотворения и, можно думать, вводит вместе с собой и чужую пыльцу. Или так, что своя пыльца, попадая на некоторые из соединенных пестиков и возбуждая к акту оплодотворения вместе с ними и соседние пестики (соединенной матки), тем способствуют к оплодотворению чужой пылью. То же замечено, когда при опылении двух видов, не поддающихся соединению, если прибавить хоть очень малую часть пыльцы третьего вида, которому симпатизирует маточный экземпляр“. На полях рукописи И. В. Мичурина против этого отрывка стоит сделанное им же замечание „Очень важно и несколько раз проверено“.

И действительно, теоретическая и практическая важность обнаруженного явления весьма велика. Ошибочно было бы думать, что скорость прорастания пылевых зерен двух (или более) сортов, прорастающих в смеси на пыльцах какого-либо растения, и дальнейшая скорость роста пылевых трубочек определяется полностью генотипическими, сортовыми особенностями пыльцы и что, следовательно, эффект оплодотворения определяется, так сказать, „конкурентноспособностью“ гамет. Пыльца растет не в индифферентной среде, а взаимодействуя с тканями материнского растения. Не исключена, хотя нам она представляется менее вероятной, возможность и непосредственного взаимодействия между проросшей пылью, ибо пыльца одного

сорта со всеми ее физиологическими особенностями может оказаться также своего рода „средой“ для пыльцы другого сорта, одновременно, в тесном соседстве с ней, прорастающей. Следовательно, как в наиболее вероятных случаях взаимодействия пыльцы, в которое вовлечены ткани пестика и прежде всего рыльца материнского растения, так и в случаях непосредственного взаимодействия пыльцы рост пыльцевых трубочек будет в значительной степени определяться этими взаимодействиями. В результате в одних случаях пыльца одного сорта будет ускорять, в других—задерживать рост пыльцевых трубочек другого сорта. Не приходится доказывать, что в механизме осуществления избирательного оплодотворения эти явления имеют огромное значение. Не приходится также доказывать, что в деле практической гибридизации умение использовать эти взаимодействия необычайно важно для преодоления нескрещиваемости или трудной скрещиваемости разных форм.

Прежде чем перейти к вопросу о том, каким конкретным путем эти взаимодействия могут быть осуществлены, остановимся на том конкретном материале, который был получен авторами этой статьи в итоге работ по изучению избирательного оплодотворения у ряда культурных растений (работы эти напечатаны в этом же томе трудов института).

Приведем прежде всего некоторые методические соображения к постановке опытов. Возьмем смесь пыльцы сортов *A* и *B* на каком-либо материнском растении и предположим, что *A* оплодотворило в 60%, а *B*—в 40%. Возьмем затем на том же материнском растении смесь *A* и *B* и предположим, что *A* оплодотворило в 30%, а *B*—в 70%. Вправе ли мы сделать из опытов подобного рода вывод о взаимодействии пыльцы (и тканей пестика) в указанном выше смысле? Очевидно нет, ибо снижение процента оплодотворения *A* во второй комбинации может быть объяснено тем, что материнское растение избирает преимущественно *B* и поэтому для *A* остается значительно меньше места. Но к обнаружению интересующего нас явления может подвести другая схема опыта. Предположим, что мы имеем те же три сорта *A*, *B*, *V* (конечно, на материнском растении одного и того же сорта) и в смесях *A* оплодотворяет больше чем *B*, но меньше, чем *B*. В таком случае мы вправе рассчитывать, что *B* в смеси с *V* оплодотворит в большем проценте чем *V*. Если же это не будет иметь места, то мы получим ясное доказательство явления „взаимодействия пыльцы“.

К подобному же выводу может привести и несколько иное рассуждение. Предположим, что мы имеем смеси пыльцы четырех сортов *A*, *B*, *V*, *Г*, прорастающих, разумеется, на материнском растении одного сорта. Предположим теперь, что *A* в смеси *A*+*Г* дает 80% оплодотворений, а *Г*—20%; *B* в смеси *B*+*Г* дает 60% оплодотворений, а *Г*—40%; *V* в смеси *V*+*Г* дает 40% оплодотворений, а *Г*—60%. Если бы эффект избирательности определялся просто генотипически обусловленной скоростью прорастания пыльцы того или иного сорта, то следовало бы ожидать, что в смеси *A*+*B* преимущественно оплодотворит *A*, в смеси *B*+*V* преимущественно оплодотворит *B*. Если же результаты окажутся обратными, то мы вправе полагать, что здесь имеет место взаимодействие того типа, о котором говорится в нашей статье. О наличии подобного взаимодействия могут говорить и некоторые другие соображения, о которых вкратце скажем дальше.

Против подобного толкования опытов, поставленных по данной схеме, можно было бы привести следующее возражение. Можно

было бы предположить, что при наличии разного количества пыльцы двух сортов в смеси и разных скоростей прорастания пыльцы результаты экспериментов могут быть объяснены без допущения специфической формы взаимодействия, о которой здесь говорится. Это предположение не кажется нам существенным по следующим соображениям:

1. Само явление избирательности доказано вполне точно рядом экспериментов. При этом оказалось, что никакого самодовлеющего значения генотипически обусловленная скорость прорастания пыльцы не имеет,—решают каждый раз не „абстрактные“ скорости, а специфические взаимодействия тканей материнского растения и мужского гаметофита.

2. Что касается количеств пыльцы, то в подобных опытах их следует брать, по возможности, одинаковые (и, в частности, учитывать этот момент также методикой подсчетов, предложенных Джонсом). Но и здесь следует отметить, что при избытке пыльцы обоих сортов решает не пропорция между пылью обоих сортов, взятая сама по себе, а специфические взаимодействия. Об этом говорят и данные наших опытов, особенно—опыты с подсолнечником.

3. Следует, наконец, отметить, что если опыты, поставленные по подобной схеме, делают очень вероятным вывод о данной форме взаимодействия, то мы их, конечно, не рассматриваем как единственное доказательство наличия подобного взаимодействия. Этот вывод, естественно, подсказывается данными И. В. Мичурина и некоторых других исследователей; в совокупности же всех опытных данных этот вывод представляется весьма убедительным.

В опытах по изучению избирательного оплодотворения у махорки авторами этой статьи было обнаружено следующее. Материнские растения сорта Памир были опылены смесью пыльцы Памира и сорта Черной звезды; Памир оплодотворил в 63,7%, Черная звезда—в 36,3%. Во втором опыте Памир был опылен смесью пыльцы Памира и сорта 90-216; Памир оплодотворил в 45,7%, 90-216—в 54,3%. Мы могли бы, следовательно, ожидать, что на Памире опыление смесью Черная звезда + 90-216 дает преимущественное оплодотворение сортом 90-216. Результат, однако, оказался обратным, так как в данной комбинации Черная звезда оплодотворяет в 62,3%, а пыльца 90-216—лишь в 37,7% (общее число растений в F_1 этих опытов—900).

В опытах по изучению избирательного оплодотворения у подсолнечника Михайловой и др. было обнаружено следующее: материнское растение сорта 82-81 опылялось смесями четырех сортов—82-81, Фуксинка, 22-82 и 140. Результаты были таковы:

82-81 . . . 66,7%	22-82 . . . 63,1%	140 . . . 57,1%
Фуксинка . 33,3%	Фуксинка . 36,9%	Фуксинка . 42,9%

Мы видим, что на одном и том же материнском растении с одним и тем же „партнером“—Фуксинкой—пыльца 82-81 дает наибольший процент оплодотворения, пыльца 140—наименьший, а пыльца 22-82 занимает промежуточное место. Если бы эффект избирательности определялся просто генотипически обусловленной скоростью прорастания пыльцы того или иного сорта, то следовало бы ожидать, что в комбинации 82-81 + 140 будет преобладать 82-81, в комбинации 82-81 + 22-82 будет преобладать 82-81 и в комбинации 22-82 + 140 будет преобладать 22-82. Первые две из указанных комбинаций были осуществлены в опытах и оказалось, что в смеси 82-81 + 140 пылью 82-81 было оплодотворено 47,1%, а пылью 140—52,9%. Во второй

комбинации 82-81 + 22-82 пылью 82-81 было оплодотворено 43,6%, а пылью 22-82—56,4% (общее число растений в F₁ этих опытов—302). Мы приходим, таким образом, к выводу, что этот результат может быть понят при допущении специфического взаимодействия пыльцы и пестика и не может быть объяснен при допущении, что определяющим моментом является в „чистом виде“ генотипически обусловленная конкурентноспособность гамет. Отметим, однако, что этот опыт делает подобный вывод вероятным, но не точно доказанным, так как он включает как статистически достоверные, так и недостоверные комбинации.

Аналогичная картина была обнаружена Михайловой и др. в опытах по изучению избирательного оплодотворения у кукурузы. Приведем результаты опыления смесями собственной пыльцы и пыльцы сортов Грушевская, Король Филипп и № 13-80 материнского растения сорта Харьковская белая зубовидная. Результаты опытов таковы:

Грушевская	74,8%	Харьк. белая зубовидная	28,7%
Харьк. белая зубовидная	25,2%	Король Филипп	100%
13-80	71,3%	Харьк. белая зубовидная	0%

Рассуждая так, как и в предыдущих случаях, следовало ожидать, что в смеси Грушевская + Король Филипп и 13-80 + Король Филипп преобладать будет пыльца сорта Король Филипп. Оказалось, что если в смеси 13-80 + Король Филипп это предположение оправдалось, то в смеси Грушевская + Король Филипп результат был как раз обратным: Грушевская оплодотворила в 89,0%, а Король Филипп—в 11,0%. Следовательно и здесь вывод может быть подобный сделанному в предыдущих случаях (общее число растений в F₁ этих опытов—965; данные—статистически вполне достоверные).

Известные указания того же рода были получены в работе (неопубликованной) Л. Прохоренко и др. по изучению избирательного оплодотворения у пшеницы.

В целом же итоги этих опытов полностью подтверждают описанное И. В. Мичуриным явление.

В той же статье И. В. Мичурина мы находим и следующее интересное указание на значение количественных соотношений пыльцы разных сортов: „Если же есть возможность пользоваться большим количеством цветков, то я просто прибавлю родственной пыльцы до $\frac{1}{4}$ количества всей другой и тщательно перемешиваю, причем уверяю, что (вопреки установившемуся убеждению) из всходов от полученных таким образом семян получается гибридных более $\frac{1}{4}$ всего количества.“

И, таким образом, ясно видно, что попавшая часть своей пыльцы не способна устранять действие чужой пыльцы, как, опять повторяю, об этом утверждают кабинетные ученые“.

Значение количественных соотношений пыльцы разных сортов было показано в нашем опыте с подсолнечником. В одном случае мы взяли смесь пыльцы трех сортов с одинаковым количеством пыльцы каждого компонента. Результаты опытов следующие:

82-81 × 82-81 + 22-82 + Фуксинка	негибридных потомков 25,00%
	гибридных потомков 75,00%
82-81 × 82-81 + 140 + 22-82	негибридных потомков . . . 13,60%
	гибридных потомков . . . 86,40%

В другом случае пыльцы своего сорта было взято 50%, а двух других сортов по 25%. Результаты этих опытов таковы:

$$82-81 \times 82-81 + 22-82 + \text{Фуксинка} \left\{ \begin{array}{l} \text{негибридных потомков} \cdot 36,1\% \\ \text{гибридных потомков} \cdot 63,9\% \end{array} \right.$$

$$82-81 \times 82-81 + 140 + 22-82 \left\{ \begin{array}{l} \text{негибридных потомков} \cdot 25,7\% \\ \text{гибридных потомков} \cdot 74,3\% \end{array} \right.$$

Все эти данные статистически достоверны.

Таким образом видим, что в тех опытах, где было взято больше пыльцы своего сорта, и негибридных потомков получено больше. То же самое мы получили в опыте с четырьмя сортами пыльцы, нанесенными на рыльца сорта 82-81 ($82-81 \times 82-81 + 140 + 22-82 + \text{Фуксинка}$). Если пыльцы каждого компонента было взято по 25%, то в таком опыте мы получали негибридных потомков 9,5%, гибридных—90,5%; в опыте, где пыльцы своего сорта было 50%, а трех других сортов—50%, то негибридных потомков получено 28,3%, гибридных—71,7%.

Диаметрально противоположные данные получены нами на рыльцах сорта 140 с четырьмя сортами пыльцы ($140 \times 140 + 82-81 + 22-82 + \text{Фуксинка}$). В том опыте, где пыльцы каждого сорта было взято по 25%, негибридных потомков получено 52,7%, в другом опыте, где пыльцы своего сорта было взято 50%, а пыльцы трех других сортов 50%, негибридных потомков получено только 38,5%, т. е. в этом опыте, статистически вполне достоверном, получилась обратная пропорциональность к количеству пыльцы.

Хотя окончательный вывод по этому вопросу трудно сделать, но вероятным кажется объяснение и этого явления рассматриваемой нами формой взаимодействия пыльцы, взаимодействия, в которое вовлечены и ткани материнского растения.

Что касается вопроса о том, как представить себе механизм всех этих взаимодействий, то здесь могут быть сделаны разные предположения, и вполне возможно, что механизм этот (характер взаимных влияний) в разных случаях может быть различным. И. В. Мичурин в указанной статье пишет: „при разборе предположений по этому поводу я невольно остановился, как на самом правдоподобном, это на том, что, как известно, все виды и даже разновидности одного и того же вида обладают пылью разного запаха, и вот эти эфирные масла, заключенные в пыльце каждого сорта, и служат возбуждителями пестика“. Для проверки этого предположения И. В. Мичурин при скрещивании сортов, „не симпатизирующих друг другу“, за день до опыления брал нужную пыльцу, завернутую в папиросную бумагу, и помещал в пакет с пылью сорта, родственного материнскому растению. Он надеялся, что эфирное масло пыльцы, находящейся в пакете в тепле, повлияет на запах пыльцы, завернутой в папиросную бумагу, и в результате эффект опыления будет иным. Опыты во многих случаях полностью подтвердили правильность этого допущения.

Интересные указания на возможный характер взаимодействий пыльцы на рыльцах мы нашли также в работе Кирнея и Гаррисона (1924) об „Избирательном оплодотворении у хлопка“. Рядом опытов авторы показали, что на материнских растениях одной разновидности египетского хлопка собственная пыльца и пыльца Упланда прорастают одинаково быстро. В то же время обнаружено, что в смеси получается резкое преобладание своей пыльцы. Обсуждая этот вопрос, авторы пишут: „Единственной гипотезой, которая может объяснить наблюдавшиеся факты, является допущение, что собственная пыльца каким-то образом задерживает прорастание или последующее развитие значительной части несходной пыльцы, когда обе пыльцы в смеси

находятся на рыльцах. То, что задерживающий фактор не находится на рыльце в отсутствие собственной пыльцы, очевидно из того факта, что пыльца чужого сорта, взятая отдельно, развивается одинаково быстро и одинаково способна к оплодотворению, как и своя. Возможно, что присутствие пыльцы того же типа индуцирует физиологическую реакцию в рыльцах, которая делает их неблагоприятной средой для прорастания или роста пыльцы чужого типа“.

Далее авторы указывают, что этому неблагоприятному влиянию могут „противостоять“ те пыльцевые зерна чужого сорта, которые почему-либо или оказываются более стойкими, или расположены на рыльце дальше от пыльцы того же сорта. Последнее предположение было подтверждено остроумным экспериментом.

Конечно, все детали разнообразных физиологических взаимодействий еще далеко не выяснены. Мы полагаем, что во взаимодействие этого рода всегда вовлечены пестики (и прежде всего—рыльца) материнских растений, и менее вероятным кажется нам представление о непосредственном влиянии пыльцы одного типа на другой. Дальнейшие опыты должны углубить наши представления по этому вопросу, разработка которого представляется очень важной для проблемы избирательного оплодотворения, ибо избирательность в какой-либо форме и степени, повидимому, может проявиться на всех этапах, начиная с момента попадания пыльцы на рыльце пестика и до момента слияния гамет.

ABOUT PECULIARITIES OF POLLEN AND PISTIL INTERACTION BY POLLINATION WITH POLLEN-MIXTURES DESCRIBED BY I. V. MICHURIN

I. M. POLIAKOV and P. V. MIKHAILOVA

Chair of Darwinism and Genetics of the Kharkov State University and Sector of Darwinism and Genetics of the Zoo-Biological Institute (Chief—prof. I. M. Poliakov)

I. V. Michurin described the phenomenon of pollen and pistil (stigma) interaction by pollination of the maternal plant of any sort by pollen mixtures of different types. This question represents a great theoretical interest in connection with the problem of selective fertilization and is of great importance for practical hybridization. Indications as to similar phenomena we also find in the work of Kearney and Harrison.

The authors in studying the selective fertilization in *Nicotiana rustica*, *Helianthus annuus*, *Zea mays* and *Triticum durum* have discovered facts which sufficiently confirm the wide distribution of this phenomenon. Simultaneously are being considered some methodical questions of the corresponding experiments and notions on the possible physiological foundation of this phenomenon.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕЛИЧИНЫ ТЕЛА CERATIUМ TRIPOS

И. Л. ЛУКИН

Сектор дарвинизма и генетики (зав.—проф. И. М. Поляков) Зоолого-биологического института Харьковского государственного университета

Среди биологов широко распространено мнение, что изменения величины планктонных организмов стоят в связи с изменениями температурных условий, так как, во-первых, одни и те же виды в холодных морях достигают больших размеров, чем в теплых; во-вторых, зимние формы организмов, встречающиеся в планктоне круглый год или большую часть его, по своей величине превосходят летние формы. Сводки данных по этому вопросу можно найти в руководствах по общей гидробиологии, планктону, общей биологии, зоогеографии и т. д. (см., например, книги: Р. Гессе—„География животных на экологической основе“, С. А. Зернова—„Общая гидробиология“ и др.), поэтому перечислять их здесь мы считаем излишним.

Приспособительное значение указанных изменений величины планктонных организмов обычно видят в том, что уменьшение размеров сопровождается увеличением относительной поверхности тела, в результате чего затрудняется погружение планктонных организмов в менее плотной теплой воде и облегчается, таким образом, их парение¹. Ряд же авторов умалчивает о приспособительном значении географических и сезонных изменений планктонных животных и растений и просто ограничивается указанием, что эти изменения обусловлены прямым действием температурных условий на организмы (см., например, книгу Ренша „Принцип географических кругов форм“, 1929).

Нет никакого сомнения, что изменение внешних условий может оказать глубокое формообразующее влияние на самых разнообразных представителей животного и растительного мира, но существование подобного влияния среды на организмы нужно в каждом конкретном случае доказать. Между тем чаще всего многие авторы ограничиваются лишь всякими косвенными соображениями, убедительность которых не всегда достаточно велика. При этом обычно упускают из вида, что изменение условий обитания может действовать на орга-

¹ Впрочем, это мнение, высказанное уже очень давно О. Ствальдом, в более позднее время оспаривалось рядом авторов (см. об этом в „Общей гидробиологии“ С. А. Зернова).

низмы не прямым образом, а путем естественного отбора более приспособленных к новым условиям биологических типов. В экспериментальных условиях, когда воздействию тех или иных внешних факторов подвергаются организмы, весьма сходные или даже тождественные по своей наследственной природе, когда борьба за существование между подопытными индивидами обычно устранена, отбор в большинстве случаев не имеет места, и мы можем регистрировать в „чистом виде“ влияние различных агентов среды на изменение всевозможных признаков экспериментальных форм. Совсем иное наблюдается в природе. Популяции животных и растений, обитающие в естественной обстановке, всегда гетерогенны, т. е. состоят из различных по своим свойствам особей. Поэтому при изменении внешних условий неизбежно выживание одних организмов и вымирание других. Другими словами, изменение условий обитания может вызвать не только ненаследственные изменения организмов, но и обусловить естественный отбор особей с более выгодными в новой обстановке наследственными признаками. Лишь экспериментальная проверка наследственного характера географических и сезонных отличий может разрешить этот сложный вопрос. Однако, прежде чем производить экспериментальные исследования наследственного характера сезонных изменений организмов, нужно точно установить существование этих изменений. Между тем, как это ни странно, точных данных о сезонных изменениях планктонных организмов, полученных на основании исследования большого материала, в литературе имеется сравнительно мало.

Таким образом, несмотря на то, что вопрос о сезонных изменениях организмов уже давно разрабатывается, необходимо начинать его изучение с самого начала.

На первый взгляд точное исследование указанного вопроса не представляет никаких затруднений. Что в самом деле может быть проще измерения величины каких-нибудь организмов, собранных в течение круглого года? На деле же оказывается, что:

1. Трудно найти вид, который бы встречался в большом количестве в течение теплого и холодного времени года.

2. Не легко организовать круглогодичные сборы в море, так как штормовые погоды зимою срывают выезды в море. В пресных же водоемах серьезным препятствием для сборов зимой является ледовый покров.

3. Измерение величины многих организмов весьма затруднительно и далеко от требуемой точности.

4. Сборы желательно производить в таких местах, где не происходит частой смены условий и мало возможен занос организмов того же вида из среды, характеризующейся иными условиями обитания.

5. Для того чтобы избежать случайных выводов, желательно производить параллельные исследования в нескольких пунктах. (Еще больший интерес представляет изучение сезонных изменений организмов, обитающих в различных по своим условиям местах).

Сборы материала, удовлетворяющие указанным выше требованиям, легче всего могут организовать гидробиологические станции. Поэтому, не имея собственного материала, мы обратились к Севастопольской и Карадагской биологическим станциям¹ с просьбой

¹ Карадагская биологическая станция находится на берегу Черного моря в 18 км к югу от Феодосии.

разрешить просмотреть планктонные сборы этих научных учреждений. Дирекции обеих станций любезно на это согласились, за что выражаем им нашу искреннюю благодарность.

В качестве объекта исследований была избрана перидиния *Ceratium tripos*, широко распространенная в Черном море и встречающаяся в течение круглого года. Правда, летом этот вид становится довольно редким, но все-таки в результате длительного просмотра можно набрать достаточное количество экземпляров. Кроме того *Ceratium tripos* довольно удобен для измерения.

Несколько слов о методике исследований. Все сборы были фиксированы формалином. Банки с планктоном перед просмотром взбалтывались. Покровные стекла, которыми покрывались капли с *Ceratium tripos*, были снабжены маленькими восковыми ножками. Содержимое сборов просматривалось на разграфленном на клеточки стекле. Измерения производились при помощи окулярного микрометра. Цифры, приведенные в табл. 1, являются относительными, а не абсолютными единицами измерения. Измерения карадагских *Ceratium tripos* производились при других увеличениях, чем севастопольских. В большинстве случаев в каждом сборе было исследовано 49—50 экземпляров *Ceratium tripos*. Измерялась ширина панцыря в области поперечного шва. Кроме того при исследовании карадагских сборов измерялась длина верхней створки от поперечного шва до конца верхнего отростка.

Результаты исследований таковы.

Сборы Севастопольской биологической станции Академии наук СССР

На Севастопольской станции в наше распоряжение были представлены планктонные сборы, произведенные В. Н. Никитиным и М. А. Галаджиевым в 1928 и 1929 гг. на судне станции „А. Ковалевском“ у входа в Севастопольскую бухту. Особенно полные данные были получены за 1929 год.

К сожалению, эти сборы далеко не удовлетворяют перечисленным выше требованиям. Во-первых, сборы произведены недалеко от берега, где возможны частые перемешивания воды и занос организмов из более глубоких слоев. Во-вторых, нет сведений о температуре воды во время выезда, солености и т. д. В-третьих, сборы сделаны в одном лишь пункте. Однако просмотренный нами материал достаточно велик для того, чтобы сделать некоторые выводы о характере сезонных изменений величины *Ceratium tripos* в Севастопольской бухте.

Результаты измерений приведены в табл. 1.

В сборах, произведенных 27/III, 10/IX, 18/IX, 21/IX 1928 года и 15/VI и 21/VIII 1929 года *Ceratium tripos* не был обнаружен, или были найдены после нескольких часов просмотра лишь 2—3 экземпляра.

Цифровые данные табл. 1 позволяют сделать следующие выводы.

1. В Севастопольской бухте в течение 1928—1929 гг. *Ceratium tripos* достигал наибольшей величины зимою—в январе 1928 года и январе и декабре 1929 года.

2. Самые мелкие экземпляры этого вида были встречены в летние месяцы—в июле и августе 1928 года и в июле 1929 года.

3. Различия в средней величине тела *Ceratium tripos* из зимних и летних популяций довольно значительны (14/VIII 1928 года—19,04 и 20/I 1928 года—22,06) и превышают на 13% наибольшую величину.

Таблица 1

Сезонные изменения ширины *Ceratum tripos* в Севастопольской бухте

Дата сбора	Величина в условных единицах										Среднее
	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
20/I 1928 .	—	—	—	2	16	17	9	4	2		22,06
16/VII 1928 .	1	4	4	6	5	—	—	—	—		19,50
14/VIII 1928 .	1	6	12	4	2	—	—	—	—		19,04
22/X 1928 .	—	—	3	7	15	18	6	—	1		21,42
14/XI 1928 .	—	—	2	9	13	16	10	—	—		21,46
19/XII 1928 .	—	—	3	6	14	23	2	2	—		21,42
17/I 1929 .	—	—	—	5	8	21	11	4	1		22,08
23/II 1929 .	—	—	3	8	13	13	8	3	1	1	21,66
20/III 1929 .	—	—	3	10	14	7	11	5	—	—	21,56
20/IV 1929 .	—	—	3	8	16	18	2	3	—	—	21,34
17/V 1929 .	—	—	5	10	15	10	6	3	1	—	21,30
22/VII 1929 .	2	7	19	16	4	1	1	—	—	—	19,40
18/X 1929 .	1	2	4	9	16	12	3	3	—	—	21,00
16/XI 1929 .	—	—	4	13	15	13	4	1	—	—	21,06
13/XII 1929 .	—	—	2	4	13	12	11	6	2	—	22,04

4. Вместе с тем следует отметить постоянство средней величины *Ceratum tripos* в соответствующие месяцы 1928 и 1929 гг. Так, средняя ширина в январе 1928 года равнялась 22,06, в январе 1929 года—22,08 и в декабре того же года—22,04.

5. На протяжении большей части года средняя величина *Ceratum tripos*, несмотря на сильные колебания температуры воды, в общем остается без существенных изменений¹. Так, средняя ширина в октябре, ноябре и декабре 1928 года и затем в феврале, марте, апреле и мае 1929 года колебалась между 21,30 и 21,66. Между тем в октябре температура воды в Черном море еще очень высока, а в марте—апреле—очень низка (см. дальше результаты обработки карадагских сборов).

6. В летние месяцы, когда величина *Ceratum tripos* была наименьшей, он встречается редко. Однако экземпляры этого вида попадаются также редко в сборах, сделанных 20/I 1928 года и 20/III и 16/XI 1929 года, когда ширина его была велика. Кроме того *Ceratum tripos* был настолько редок в феврале—мае 1928 года, что нам не удалось набрать для измерения достаточное количество экземпляров этого вида.

Сборы Карадагской биологической станции

Нами были просмотрены сборы планктона, сделанные сотрудниками Карадагской станции в 1930—1932 гг., недалеко от берега, на поверхности моря против станционных зданий. Эти сборы тоже не удовлетворяют тем требованиям, которые мы изложили выше, однако они содержат массовый материал по *Ceratum tripos*. Весьма ценно, что в журнале сборов приведены данные о температуре воды во время каждого сбора. Кроме ширины раковины, как уже было сказано, измерялась также длина верхней створки вместе с верхним отростком. Помимо изучения сезонных изменений величины *Ceratum*

¹ Подобные факты были известны и раньше. Так, при исследовании планктона датских озер было установлено, что зимние формы ряда планктонных организмов сменяются летними в течение двух—трех недель (см. об этом у Зернова „Общая гидро-биология“, стр. 325, 1934).

tripos, был просмотрен материал по *Dinophysis* sp. (перидиния) и инфузории *Tintinnopsis campanula*. К сожалению, материал по последним двум видам настолько мал, что не позволяет сделать каких-либо надежных выводов, поэтому мы их здесь не приводим. Заметим только, что величина *Dinophysis* sp. оставалась постоянной на протяжении двух лет.

Результаты измерений приведены в табл. 2.

Таблица 2

Дата сбора	Температура воды в °C	Величина в условных единицах											Среднее	Количество <i>Ceratium tripus</i> в пробе
		15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25		
8/VII 1930 .	17,5	—	—	—	14	23	11	1	—	—	—	—	18,98	Чрезвычайно много
11/XII 1930 .	10,4	—	1	7	14	15	11	1	—	—	—	—	18,63	Очень много
14/IV 1931 .	7,0	—	—	—	10	17	15	3	4	—	—	—	19,67	Много
23/V 1931 .	15,8	—	—	2	12	20	12	4	—	—	—	—	19,08	Значительно меньше, чем
5/XI 1931 .	12,5	—	—	—	2	15	21	11	1	—	—	—	19,88	14/IV 1931
31/XII 1931 .	8,0	—	—	—	—	8	14	20	7	—	—	1	20,60	Очень много
10/I 1932 .	8,0	—	—	—	—	1	14	18	15	2	—	—	20,06	Много
13/III 1932 .	3,0	—	—	1	3	8	26	10	2	—	—	—	19,94	Много
23/V 1932 .	14,5	1	—	6	17	18	8	—	—	—	—	—	18,50	Меньше, чем 5/XI 1931
28/VI 1932 .	10,0	—	—	7	17	17	5	3	1	—	—	—	18,66	Встречается часто
14/VII 1932 .	18,0	—	4	12	18	15	—	—	—	—	—	—	17,94	Много
2/VIII 1932	24,0	5	19	21	5	—	—	—	—	—	—	—	16,52	—
7/XI 1932 .	18,0	—	—	2	19	17	11	1	—	—	—	—	18,80	Мало
4/XI 1932 .	11,0	—	1	—	14	16	16	3	—	—	—	—	20,08	Мало
27/XII 1932 .	8,5	—	1	2	2	22	17	5	1	—	—	—	19,54	Немного

На основании табл. 2 можно сделать такие выводы.

1. Средняя величина *Ceratium tripus* была наименьшей 2/VIII 1932 года, когда температура воды была наивысшей за весь исследованный период.

2. Наибольшей величины *Ceratium tripus* достигал в холодные месяцы (14/IV, 5/XI, 31/XII 1931 года и 10/I, 13/III, 24/XI, 27/XII 1932 года).

3. Однако та же таблица демонстрирует исключения из указанного правила. Например, 8/VII 1930 года при температуре воды 17,5° средняя ширина *Ceratium tripus* равнялась 18,98, а 11/XII 1930 года при температуре воды 10,4° средняя ширина даже понизилась. Вообще севастопольские сборы рисуют более отчетливую картину сезонных изменений величины *Ceratium tripus*, чем карадагские. Следует также отметить, что сбор 8/VII 1930 года производился, повиначально, не в том месте, где были сделаны другие карадагские сборы: в месте сбора 8/VII 1930 года глубина равнялась 14 м, во всех остальных сборах, за исключением одного, она достигала 20 м.

4. В Черном море около Карадага на протяжении исследованного периода *Ceratium tripus* в большинстве сборов встречается в большом количестве. Но характерно, что когда средняя величина этого организма была наименьшей (24/VII и 2/VIII 1930 года), он встречался значительно реже, чем в других сборах.

Что касается длины верхней створки вместе с верхним выростом, то она варьирует незначительно и никакой закономерности в этом отношении подметить не удалось. Это видно из табл. 3.

Таблица 3

Дата сбора	Длина в условных единицах	Дата сбора	Длина в условных единицах
8/VII 1930	50,24	23/V 1932	50,66
11/VII 1930	48,75	28/VI 1932	50,24
14/IV 1931	50,31	24/VII 1932	51,26
23/V 1931	49,48	2/VIII 1932	49,75
31/XII 1931	50,60	27/X 1932	49,96
10/I 1932	51,50	24/XI 1932	50,6
13/III 1932	52,28	27/XII 1932	49,56

Малое варьирование суммарной величины верхней створки и верхнего отростка до известной степени понятно. По литературным данным, длина отростков планктонных организмов в теплое время года увеличивается, а величина тела уменьшается, зимой же первая величина уменьшается, а вторая—увеличивается. Вследствие этого суммарная длина створки и отростка может оставаться на протяжении года без изменений.

Выводы

1. Просмотренный довольно большой материал показывает, что *Ceratium tripos* достигает наибольшей величины в холодные месяцы и наименьшей—в теплые.

2. Эти изменения величины *Ceratium tripos*, повидимому, стоят в связи с изменением температуры воды. Однако, если бы температура воды оказывала прямое воздействие на величину *Ceratium tripos*, то размеры последнего изменялись бы более плавно на протяжении года, чем это мы видим в действительности. Сходная величина *Ceratium tripos* из сборов, сделанных в различные месяцы (например, в октябре и марте), говорит против существования прямой связи между температурой воды и величиной исследованного организма.

3. Чрезвычайно интересно, что когда величина *Ceratium tripos* бывает наименьшей, он встречается редко. Исходя из обычной точки зрения, это можно объяснить тем, что высокая температура действует на *Ceratium tripos* неблагоприятно и обуславливает вымирание последнего или образование карликовых форм. Однако с таким объяснением трудно согласовать чрезвычайно малое количество или даже полное отсутствие *Ceratium tripos* в ряде зимних сборов.

Вопрос о сущности сезонных изменений *Ceratium tripos* может быть окончательно разрешен только тщательными экспериментальными исследованиями.

SEASONAL CHANGES OF BODY SIZE OF CERATIUM TRIPOS

E. I. LUKIN

Sector of Darwinism and Genetics (Chief—Prof. I. M. Poliakov) of the Zoo-Biological Institute of the Kharkov State University

1. The examined quite large material shows that *Ceratium tripos* reaches its largest size in the cold months and its smallest size in the warm months.

2. These size changes of *Ceratium tripos* are evidently connected with the temperature changes of the water. However, if the water temperature would exert a direct in-

fluence on the size of *Ceratium tripos*, the sizes would change more regularly during the year than they do in reality. A similar size of *Ceratium tripos* from collections made during various months (e. g. in October and March) speaks against the existence of a direct connection between water temperature and size of these organisms.

3. It is interesting that when the size of *Ceratium tripos* is the smallest it is seldom encountered. Proceeding from the usual point of view this may be explained by the fact that high temperature effects unfavourably *Ceratium tripos* and conditions its dying out or the formation of dwarfish forms. However, it is difficult to conform this explanation with the extremely small quantity and even complete absence of *Ceratium tripos* in a series of winter collections.

The question as to the existence of seasonal changes of *Ceratium tripos* can be definitely solved only by means of thorough experimental investigations.



ции, из которых построен организм, то на развитии самого организма это не может не сказаться. Качество „строительного материала“ не

может быть безразличным для „здания“, которое из этого материала строится в процессе индивидуального развития. Конечно, метафизические преформистские попытки истолковать эти зависимости как своеобразное „проецирование“ свойств развитого организма на клеточные элементы и обратно должны быть отброшены с самого начала.

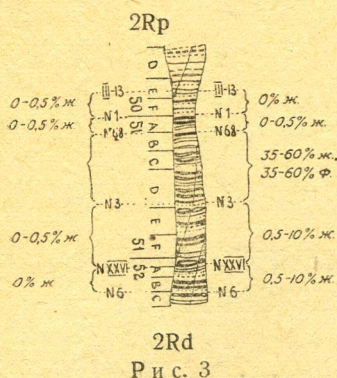


Рис. 3

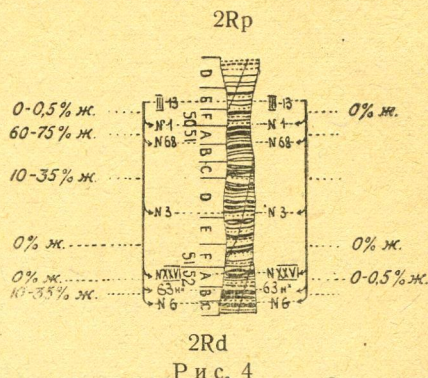


Рис. 4

Какими же методами можно изучить особенности развития организмов, клетки которых обладают определенными, точно установленными изменениями по минимальным участкам? Одним из таких прямых методов является экспериментальное получение различных хромосомных структур, связанных с изменением числа „доз“ различных, по возможности минимальных, участков хромосом и последующее изучение влияния на развитие организма подобного изменения „дозировки“ тех или иных участков хромосом.

Мы поставили своей задачей провести подобное исследование на *Drosophila melanogaster*, учитывая возможность применения здесь точной и генетической, и цитологической, а в дальнейшем и экспериментально-эмбриологической методики.

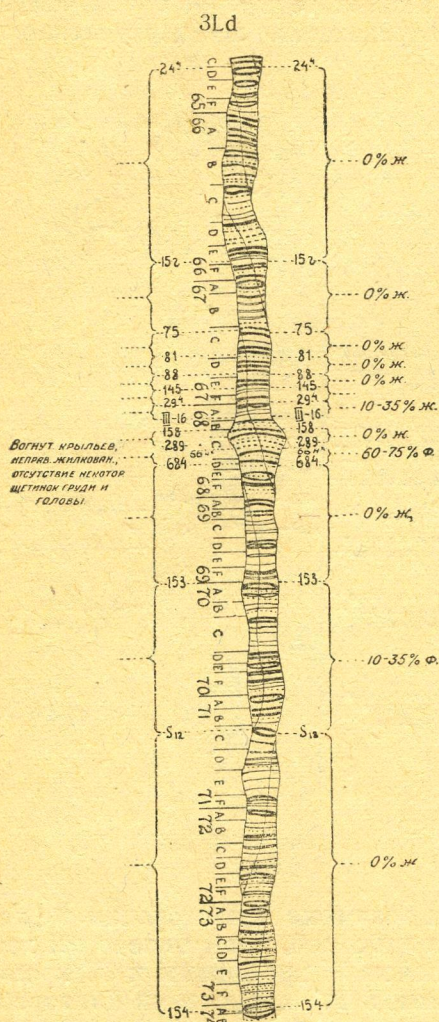
Систематические исследования в этом направлении были начаты в нашей лаборатории в 1934 году и на протяжении четырех лет (до 1938 года) было получено большое количество данных, характеризующих влияние изменений по отдельным минимальным участкам III и II хромосом *Drosophila melanogaster* на индивидуальное развитие организма.

Полученные данные мы считаем предварительными, однако уже они дают нам ряд отправных пунктов для дальнейших исследований роли хромосомного аппарата в физиологии развития организма.

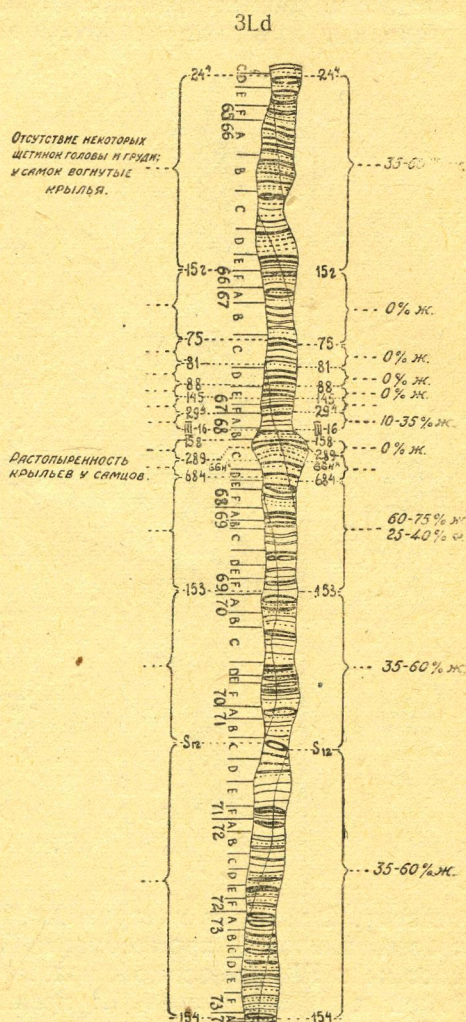
Основную идею наших исследований можно представить в виде следующей графической схемы (рис. 1), в которой сравнивается действие на организм полного отсутствия определенного участка хромосом (гомозиготная нехватка), наличия данного участка в одинарном (гетерозиготная нехватка), в двойном (нормальный организм), тройном (гетерозиготная дупликация) и четверном (гомозиготная дупликация) количествах при наличии клеток, в остальных отношениях неизменных, и при одинаковых внешних условиях развития.

Совершенно ясно, что подобное изучение, при его систематическом проведении, может дать представление о влиянии изменения количества доз по отдельным участкам на всем протяжении хромосом, может помочь выяснению вопроса о влиянии изменений по отдельным участкам хромосом на развитие организма, может углубить наши представления о дифференциации хромосом.

Для нас является очевидным, что тот или иной участок хромосомы действует только как часть целостной системы, или, точнее, мы познаем действие системы в целом при наличии уменьшения или увеличения дозировки одной из ее частей.



3Lp
Рис. 5

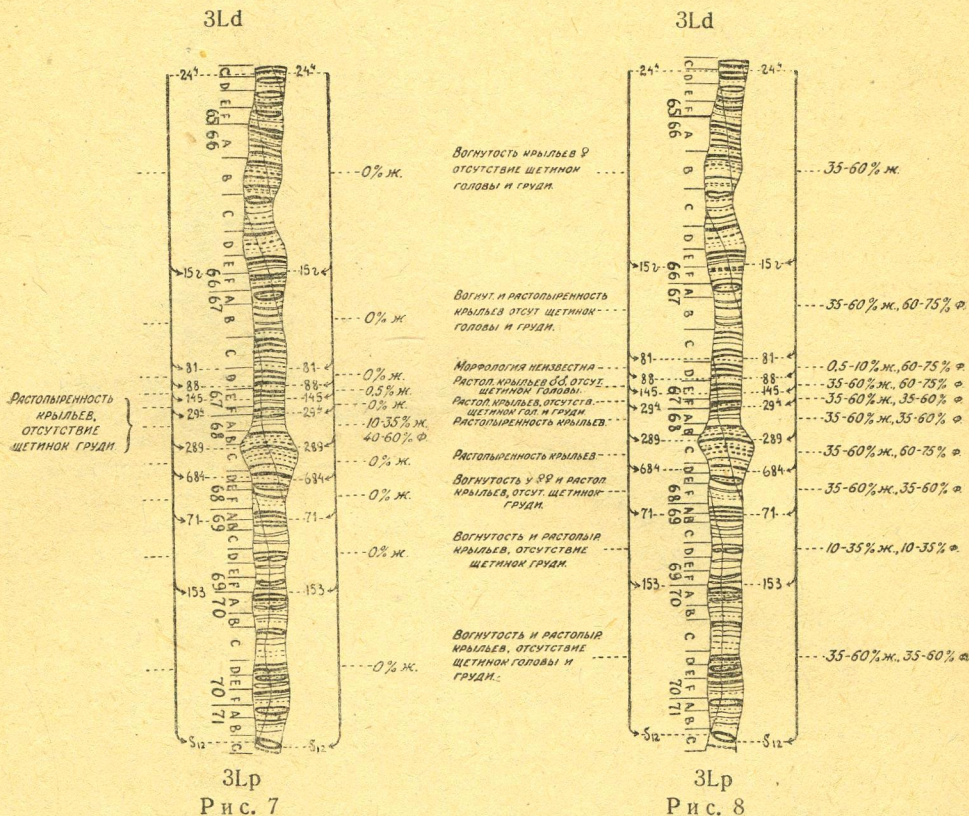


3Lp
Рис. 6

Ввиду отсутствия у нас достаточно обширных данных по действию гомозиготных нехваток и дупликаций, мы ограничиваемся в этой статье данными, относящимися к одинарной и тройной дозам (т. е. данными по гетерозиготным нехваткам и дупликациям). Конечно, совершенно исключительный интерес представляет материал по вопросу о том, как развивается организм, хромосомы которого полностью лишены того или иного участка, т. е. обладают гомозиготными нехватками. Этот материал (уже накапливающийся у нас) здесь пока что не затрагивается.

Что касается методики получения нехваток и дупликаций по отдельным участкам, то здесь мы не имеем возможности на ней оста-

навливаться (см. работы Н. В. Дубовского—т. VI Трудов Зоолого-биологического института, 1939). Укажем лишь основной смысл нашей методики. Экспериментально получались транслокации, у которых были различные уровни разрывов хромосом. Далее производились скрещивания подобных транслокантов, в результате которых получались организмы, имеющие нехватку или дупликацию по определенному



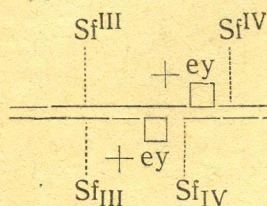
участку. Основным материалом были взаимные транслокации между правым плечом II хромосомы и IV хромосомой, левым плечом II хромосомы и IV хромосомой, правым плечом III хромосомы и IV хромосомой и левым плечом III хромосомы и IV хромосомой *Drosophila melanogaster*. Определение места разрывов производилось тщательным цитологическим исследованием, пайнтеровской методикой, и вообще все время велся строгий цитологический контроль.

Указанный метод исследований был разработан в 1934—1935 гг. Н. В. Дубовским.

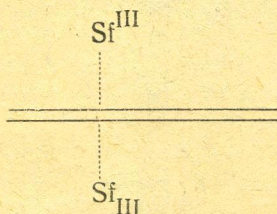
Этим методом выяснялось влияние нехваток и излишних „доз“ участков хромосом на жизнеспособность организмов, на плодовитость их, на развитие морфологических признаков и в ряде случаев—на стадию гибели организмов. Показателем жизнеспособности гипо- и гиперплоидов служило отношение (выраженное в процентах этого класса организмов к полусумме обоих транслокантных классов) от самца—соединенного транслоканта. На расщепление просматривалось около 2000 организмов. Для определения фертильности организмов вычислялся процент плодовых гипо- и гиперплоидов от всего количества индивидуально испытывавшихся самцов и самок (30—50 сам-

цов и такое же количество самок). Действие на морфологические признаки устанавливалось тщательным описанием гипо- и гиперплоидов (25—50 самцов, 25—50 самок) и сравнением с контролем (описывались соответствующие транслоканты в том же количестве, что и в опыте). Все исследования проводились в термостате при температуре 25—26°C.

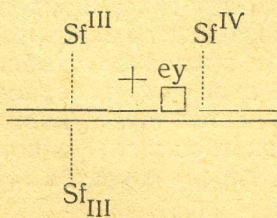
Методика исследования стадии гибели организмов с нехватками или дупликациями участка хромосомы несколько отличается от описанной выше. При исследовании стадии гибели гипо- и гиперплоидов по среднему участку правого плеча III хромосомы самцы—соединенные транслоканты структуры



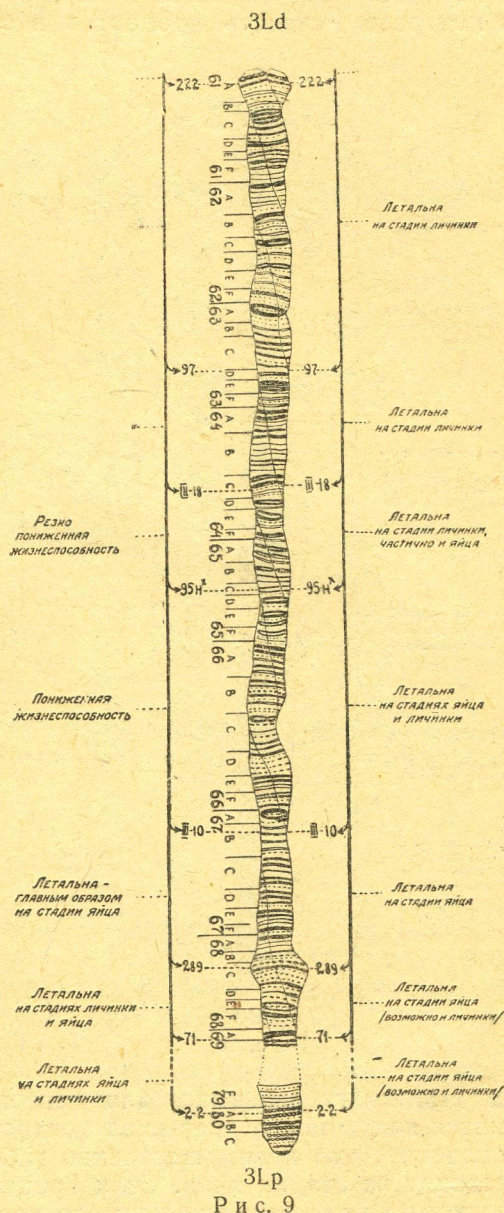
индивидуально скрещивались с двумя виргинными самками дикой линии „Нальчик“ или „Флорида“ структуры



Для установления стадии гибели гипо- и гиперплоидов по участкам всего левого плеча III хромосомы и всего правого плеча этой хромосомы самцы—обычные транслоканты структуры

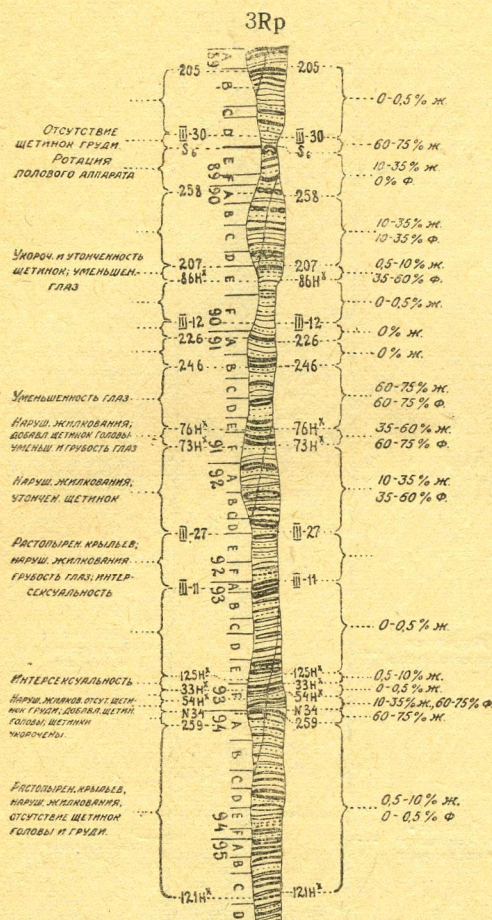


систематически через сутки). В освободившихся от мух пробирках подсчитывалось число отложенных самками за сутки яиц. Через

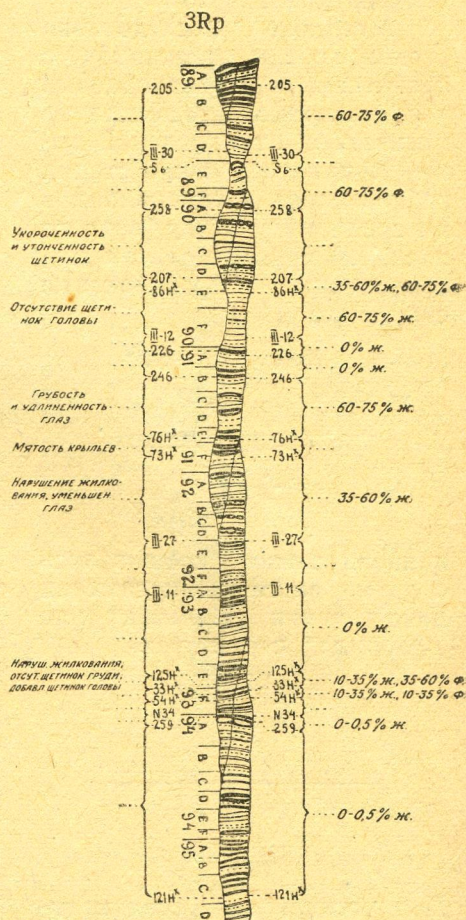


индивидуально скрещивались с виргинными самками упомянутых выше диких линий. Через 24 часа после рассадки родители пересаживались на свежий корм (это проделывалось на освободившихся от мух пробирках подсчитывалось число отложенных самками за сутки яиц. Через

36 часов после подсчета яиц в этих же пробирках подсчитывалось число развившихся яиц (спавшиеся шкурки) и не развившихся. Подобным же образом ставился контроль. Подсчитывалось 3000—5000 яиц. Устанавливалось процентное отношение неразвившихся яиц к общему числу развившихся и неразвившихся яиц как в опыте, так и в контроле. Разность процентов в опыте от контроля и указывала



3Rd
Рис. 10



3Rd
Рис. 11

на стадию гибели гипо- или гиперплоидов. Если процент неразвившихся яиц намного превышал контроль, то можно было сделать заключение, что преимущественно гибель гипо- или гиперплоидов происходит на стадии яйца. Если процент неразвившихся яиц равнялся контролю или незначительно его превышал (в пределах ошибки), то можно было прийти к выводу, что гибель гипо- или гиперплоидов наступает не на стадии яйца, а на стадии личинки или куколки.

Данные по количеству погибших куколок в опытах, на которых построена данная работа, показывают, что гибель на этой стадии ничтожно мала.

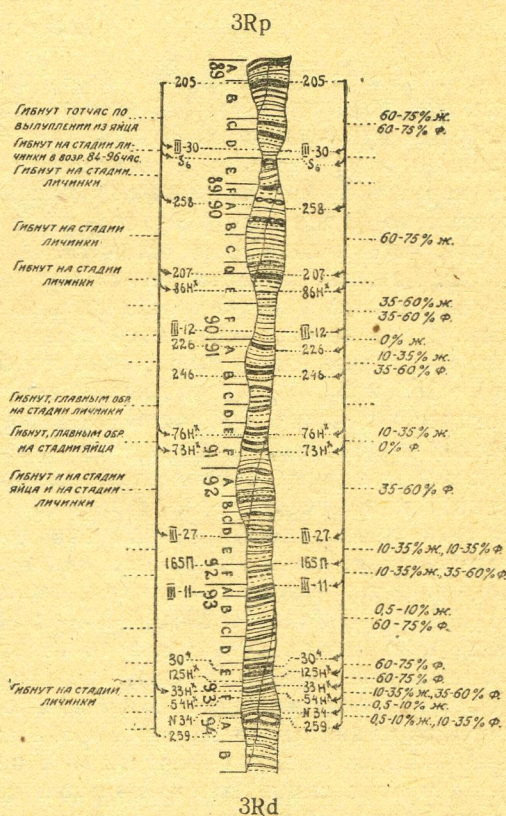
Полученные результаты представлены рядом карт хромосом, которые изображены в данной статье следующим образом. Посредине

страницы помещен рисунок исследованного отрезка хромосомы (по Бриджесу), на каждом рисунке отмечены места разрывов хромосом, обозначенных либо буквами, либо цифрами. Фигурная скобка показывает исследованный участок. Для каждой хромосомы отдельно приводятся данные: 1) для случаев нехваток ее участков, 2) для дупликации их, 3) для постепенно увеличивающихся нехваток и 4) для постепенно увеличивающихся дупликаций. Отдельно даются карта стадий гибели организмов с нехватками и дупликациями III R хромосомы и такая же карта III L хромосомы. В картах на правой стороне отмечены физиологические признаки, на развитие которых влияют изменения по данным участкам, а на левой стороне—морфологические признаки. Из морфологических признаков отмечены: 1) изменения, связанные с развитием крыла,—растопыренность, вырезки, изменение жилкования, мягкость, если в опыте у гипоплии гиперплоидов они встречались с частотой, превышающей контроль не менее чем на 25%, 2) изменение щетинок—отсутствие и добавление всех или части щетинок головы и груди, если они встречались в том же проценте случаев; 3) уменьшение и грубость глаз у такого же процента описанных гипо- и гиперплоидов, 4) интерсексуальность и другие изменения полового аппарата.

Из физиологических признаков отмечены данные по влиянию нехваток и дупликаций на жизнеспособность и фертильность организмов. Для удобства и наглядности наши данные разбиты на следующие группы: 0—0,5%, жизнеспособных и фертильных организмов 0,5—10%, 10—35%, 35—60% и 60—75%.

В карту не внесено отдельно по каждому полу данных по фертильности, так как в огромном большинстве¹ никакой разницы обнаружено не было. Для обозначения стадии гибели организмов приняты следующие показатели.

Превышение гибели на стадии яйца в опыте на 4—8% против контроля отмечается как гибель, главным образом на стадии личинки, так как остальные 96—92% организмов гибнут не на стадии яйца, а позже. Превышение гибели на этой стадии на 9—16% против контроля отмечается, как гибель и на стадии яйца и на стадии личинки, так как значительная часть, как видим, гибнет на стадии яйца, но большая часть гибнет на стадии личинки. Превышение гибели на этой



3Rd
Рис. 12

¹ Исключения: участки 89A—90F и 89A—91 B, где стерильность самок выше стерильности самцов на 20 и больше процентов

стадии на 17—21%⁰ отмечается, как гибель главным образом на стадии яйца, так как на стадию личинки падает относительно небольшой процент гибели. Превышение более чем на 21%⁰ отмечается как гибель на стадии яйца. Следует отметить, что в случаях, где гибнут до вылупления и гипо- и гиперплоиды, эти цифры, конечно, изменяются: они увеличиваются вдвое.

Выводы

1. Анализ приведенных выше карт показывает значительно более сильное действие гетерозиготных нехваток по сравнению с гетерозиготными дупликациями. Это наблюдение совпадает с литературными данными и не является неожиданным, так как гетерозиготные нехватки нарушают хромосомальный баланс сильнее чем дупликации. Нехватки по отдельным участкам чаще всего влияют на жизнеспособность, чего и следовало ожидать.

2. Важным представляется тот вывод, что действие анеуплоидии по отдельным участкам оказалось в значительной степени специфичным. Дело не ограничивается общим влиянием на жизнеспособность, так мы видим, что гипоплоидия по большому участку между разрывами 153 и S₁₂ (III L), размером почти равная 1,5 единицам по цитологической карте хромосом Бриджеса, не вызывает ни морфологических изменений, ни понижения жизнеспособности, не приводит к высокому проценту стерильных самцов и самок. Ряд гетерозиготных нехваток по несравненно меньшим участкам, в некоторых случаях равных лишь одной десятой или десятым единицы Бриджесовской карты, т. е. захватывающих лишь 2—5 дисков, вызывает полную летальность; таковы, например, участки III-12—326; 125—33; 75—81; 81—88; 88—145; 145—294; III-13—1; I-68 и многие другие, что можно видеть на картах аутосом. В то же время гетерозиготная гипоплоидия по довольно значительному участку 68—3 (II R), размером более половины единицы по карте Бриджеса, не вызывает никакого заметного действия ни на жизнеспособность, ни на морфологические признаки, ни на процент фертильных особей.

Из этих сопоставлений можно сделать вывод об отсутствии прямого соотношения между размерами гипоплоидного участка и степенью нарушения нормального развития при неслишком больших размерах участков¹. Подобное же отсутствие соотношения между размерами участков и степенью нарушения нормального развития было найдено и для дупликаций, с тем лишь отличием, что это правило здесь справедливо и для значительно больших участков—отсутствие корреляции между размерами участков и степенью нарушения нормального развития наблюдаются и при размерах участков до 4—5 единиц по карте Бриджеса.

Это отсутствие соотношения между степенью нарушения хромосомального баланса и степенью нарушения нормального развития при небольших размерах участков является прямым доказательством качества изменений по отдельным участкам хромосом в отношении их влияния на развитие организма. Если мы теперь перейдем к более детальному рассмотрению действия отдельных анеуплоидных участков, то дифференцировка хромосом и специфичность действия разных анеуплоидий становится еще более ясной. Так, нехватка по участку 153—S₁₂ (размером около 1,5 единицы по карте Бриджеса) действует

¹ Этот вывод подтверждается отсутствием корреляции между размером нехватки и жизнеспособностью, при размерах участков не более 1,5 единицы.

только на стерильность; нехватка участка 66—684 приводит к вогнутости крыльев, неправильности жилкования, отсутствию ряда щетинок груди и головы; нехватка участка III 30— S_6 дает незначительное понижение жизнеспособности и отсутствие некоторых щетинок груди; нехватка участка 258—207 вызывает резкое понижение жизнеспособности и высокую степень стерильности, а нехватка участка 258— S_{12} —резкое понижение жизнеспособности, полную стерильность, ротацию половых органов у 100% самцов, а у некоторых самцов—разные степени интерсексуальности и, наконец, нехватка по участку 246—76 приводит к слабому понижению жизнеспособности, к слабому повышению стерильности и к уменьшению размеров глаз. Число примеров можно было бы значительно увеличить, но и приведенного количества достаточно для демонстрации положения, что каждый из участков действует весьма специфично. Этот характер действия по небольшого размера участкам приводит к тому, что один участок действует на стерильность, другой—на жизнеспособность и стерильность, третий—только на жизнеспособность и четвертый—преимущественно на какой-нибудь морфологический признак или группу морфологических признаков и т. д.

Тут следует отметить, что специфичность действия участков с летальным эффектом в значительной мере скрывается в тех случаях, когда мы отмечаем только наличие летального действия. Это обусловливается тем, что любое сильное нарушение нормального развития приводит к гибели организма. Между тем, как само собой понятно, причины гибели организма могут быть совершенно различными, и анеуплоидии по разным участкам могут вызывать нарушение различных важных для жизнедеятельности процессов. Что дело действительно обстоит именно так, доказывают наши данные по влиянию постепенного увеличения размеров анеуплоидных участков на стадию гибели организма. В этих опытах было показано (подробнее см. ниже), что гибель при наличии анеуплоидии по большому участку нередко происходит на более поздней стадии, чем гибель при наличии анеуплоидии по значительно меньшему участку.

Приведенные выше доказательства представляются нам достаточными для принятия вывода о специфичности действия анеуплоидий по отдельным участкам. Во всяком случае это относится к участкам не слишком большого размера. Особенно демонстративна эта специфичность в тех случаях, когда изменения по какому-либо минимальному участку вызывают у всех организмов, клетки которых обладают этими изменениями, характерные нарушения половой системы.

В то же время следует отметить, что некоторые изменения у анеуплоидных особей, например, мятость крыльев или их растопыренность, взятые сами по себе, не могут служить доказательством специфичности действия отдельных участков.

Несомненно, что в организме имеются своего рода „точки наименьшего сопротивления“, и самые разнообразные нарушения нормального развития, происходящие от разных причин, отражаются прежде всего на этих „точках наименьшего сопротивления“. Таким образом в этих случаях выводы о специфичности были бы не обоснованы.

3. Хромосомная система организма является целостной системой, развившейся в результате длительного исторического процесса. Свойства отдельных частей этой системы и характер взаимодействия между ними определяются всей предшествующей историей данного вида. Познавание этой системы как целого на основе изучения мутаций не

дает нам полного представления о значении всех ее частей и характере взаимодействия этих частей в индивидуальном развитии, хотя также дает представление о качественной дифференцировке хромосом.

В этом отношении интересный материал дает изучение влияния постепенного увеличения размеров анеуплоидных участков как гипоплоидий, так и гиперплоидий, которое показало наличие разных типов взаимодействия между анеуплоидными участками. При этом выяснилось широкое распространение антагонистического типа взаимодействия, приводящего к менее сильному действию большего участка по сравнению с действием любой из частей, составляющих данный участок. Распространенность антагонистического типа взаимодействия ясна из того, что на всех без исключения картах по влиянию постепенного увеличения размеров анеуплоидных участков мы наблюдаем наличие ряда случаев уменьшения степени нарушения нормального развития при увеличении размеров анеуплоидного участка. Так, небольшие дубликации по IIR в районе 32-й единицы по карте Бриджеса летальны, дубликации размером 32—34, 32—35 (72—27, 72—11, 72—31)—сильно или незначительно понижают жизнеспособность, но не летальны, а самый большой участок (72—31), кроме того, не действует на процент фертильных, в то время как значительно меньшие дубликации (72—11 и 72—27) заметно понижают процент фертильных. Летальность меньших участков при нехватках и жизнеспособность больших видна из карты по III^L, где нехватки участков 24⁴—15, 25⁴—81, 24⁴—88, 24—145 и 24⁴—29⁴—летальны (переживают не более 0,2% экземпляров), а жизнеспособность нехватки 244—284 равна 34%, притом процент фертильных тоже довольно высок. Наконец, большое число подобных же случаев мы находим и для дубликаций III^L и особенно много—для III^R.

Антагонистический тип взаимодействия удается установить и для анеуплоидных участков с летальным действием при определении стадии гибели организмов, несущих анеуплодию. Так, участок 205-III—30 вызывает гибель на стадии только что вылупившейся личинки, а несколько больший участок 205—S₆—на стадии 84—96-часовой личинки; нехватка 205-III—27 вызывает гибель на стадии яйца и личинки, а значительно большая 205—33—только на стадии личинки. Таким образом из этих данных ясно, что в некоторых случаях увеличение размера нехватки приводит не к перемещению гибели на более раннюю стадию, как этого следует ожидать при аддитивном типе взаимодействия анеуплоидных участков, но к смещению гибели на более позднюю стадию, т. е. приводит к уменьшению степени нарушения нормального развития. Подобные же соотношения наблюдались и для некоторых участков III^L (см. карту).

Таковы некоторые выводы, которые могут быть сделаны из наших исследований. Нужно отметить, что выводы эти носят самый общий и ориентировочный характер. Экспериментальные исследования этого рода представляют значительные трудности и в этом направлении нами сделаны лишь первые шаги. Однако и эти общие выводы представляют значительный интерес. Развитие организма, клетки которого обладают определенными изменениями по минимальным участкам хромосом, оказывается также измененным. Если бы эти изменения организма носили бы лишь суммарный характер, сводились бы к нарушению общей нормальной жизнедеятельности, то установление подобного факта интереса не представляло бы. Важно, однако, уста-

новление того факта, что в ряде случаев изменения организма оказываются весьма специфичными, определенные перестройки хромосомного аппарата влияют определенным же образом на развитие тех или иных особенностей организма. Этот вывод, полученный применением новой методики, интересен сам по себе, хотя мы не знаем еще самого интересного. Ведь нам известен только характер цитологических изменений и конечный эффект, сказывающийся в развитии организма, построенного из клеток с подобным изменением, промежуточные же звенья—на какой стадии развития организма и как сказываются изменения в клеточном материале,—нам неизвестны. А, очевидно, именно этот вопрос представляет основной интерес. Он может быть выяснен лишь эмбриологическими и физиологическими исследованиями над развитием организмов, клетки которых обладают теми или иными изменениями хромосомной структуры, исследованиями, которые составляют задачу дальнейшей работы.

DEVELOPMENT OF ORGANISMS WITH CHANGES OF THE MINIMAL CHROMOSOME STRUCTURES

N. V. DUBOVSKY, L. B. KELSTEIN, M. G. TZUBINA, E. V. DANILOVSKAYA,
A. F. SHEREMETEV

Sector of Darwinism and Genetics (Chief—Prof. I. M. Poliakov) of the Zoo-Biological Institute of the Kharkov State University

There has been obtained a great quantity of stocks of *Drosophila melanogaster* possessing heterozygous deficiencies and duplications along the second and third chromosomes. There has been studied the development of organisms with changes of the minimal chromosome structures, the influence of these changes on vitality, fertility and morphological characters. The action of aneuploids has been found a specific one, as well as the existence of interaction (complementary and antagonistic) of various chromosome-sections. There have been found also sections in the third chromosome in which aneuploidy led to changes of the sexual characters of *Drosophila melanogaster*.

ДУПЛІКОВАНІ ДІЛЯНКИ В НОРМАЛЬНИХ ХРОМОСОМ- НИХ КОМПЛЕКСАХ ТА ЇХ ДАЛЬША ЕВОЛЮЦІЯ

М. В. ДУБОВСЬКИЙ

Сектор дарвінізму і генетики (зав.—проф. І. М. Поляков) Зоолого-біологічного інституту Харківського державного університету

Прогресивний розвиток органічного світу, ускладнення та диференціювання органічних форм відбуваються на основі спадкової мінливості, що спрямовується творчою силою природного добору. Клітинна основа організму зазнає найглибшого диференціювання та ускладнення, справжнього розвитку, в процесі якого спостерігаються якісні новотвори.

З різноманітних форм зміни та диференціювання клітини (як основи розвитку організму) добре вивчено явище поліплоїдії. Як видно з багатьох досліджень, цей шлях диференціювання клітинного матеріалу має велике еволюційне значення. Можна стверджувати також, що при поліплоїдії справа не обмежується чисто кількісними змінами в складі хромосомного комплексу—в процесі дальшої еволюції настають і глибокі якісні зміни хромосом, відбувається своєрідна „дивергенція“ самого хромосомного матеріалу, гомологічні ділянки хромосом поліплоїдного комплексу перестають бути гомологічними. Особливо цікаво вивчити цей процес при „частковій поліплоїдії“, тобто коли в результаті гетерозиготних або гомозиготних дуплікацій в клітинах виявляються в потрібній або четвертій „дозі“ окремі ділянки хромосом. Гомологічні ці ділянки, чи вони вже зазнали дальших якісних видозмін, дальшої дивергенції; наскільки схожі одна з одною ці ділянки; яким чином у результаті цієї „дивергенції“ хромосомного матеріалу знову відновлюється диплоїдність, але вже на новій основі,—все це потребує дослідження. Саме цим питанням і присвячено цю роботу.

Досліджуючи хромосоми слинних залоз нормальних ліній *Drosophila melanogaster*, Бріджес показав, що вони мають ряд дуплікованих ділянок. Це твердження Бріджес доводить морфологічною схожістю будови дисків дуплікованих ділянок і наявністю тенденції до кон'югації поміж цими ділянками. Таким чином наведені Бріджесом цитологічні докази редуплікації зазначених ділянок хромосом є цілком переконливі, проте їх треба підтвердити генетичним шляхом. При постановці цієї роботи автор мав на меті:

1) дати генетичні докази положення, що зазначені вище (дупліковані за твердженням Бріджеса) ділянки справді є дуплікованими;

2) спробувати з'ясувати ступінь їх генетичного диференціювання, тобто в'ясувати, наскільки збереглась їх ідентичність, чи не стали вони алеломорфними або, нарешті, чи не зайшла їх генетична дивергенція ще далі.

Для роботи автор вибрав дві пари найбільших редукованих (за Бріджесом) ділянок хромосом у *Drosophila melanogaster*. Одна пара таких ділянок локалізована в районі 33—35, а друга—в районі 37—39 за цитологічною картою хромосом слинних залоз личинок Бріджеса. Обидві пари ділянок резташовані в лівому плечі другої хромосоми. Проте по ділянках, локалізованих в районі 37—39, достатнього матеріалу не вдалося зібрати, тому в цій статті він не обговорюватиметься. Як установив Бріджес, ділянка 32F—33C є зворотним повторенням ділянки 34F—35C.

Наявність дуплікацій і степінь генетичної дивергенції по зазначених ділянках визначались шляхом одержання анеуплоїдів різного типу і порівнянням їх дії, тобто відповідних анеуплоїдів, які охоплюють дупліковані ділянки. Крім того порівнювалось дію анеуплоїдів по дуплікованих ділянках з дією анеуплоїдів по звичайних ділянках хромосом. Нарешті, порівнювалось дію гомозиготних транслокацій II—IV (з місцями розривів у районах дуплікацій) з дією транслокацій з місцями розривів по інших ділянках хромосом, тобто ділянках без дуплікацій. При цьому автор виходив з таких положень:

Якщо вказані Бріджесом ділянки справді дупліковані і якщо дивергенція їх не зайшла занадто далеко, слід сподіватися, що, поперше, дія гетерозиготних недостач позначатиметься в них значно слабше, ніж у звичайних ділянках, бо порушення хромосомного балансу по цих ділянках замість звичайного 2:1 буде 4:3. Подруге, дія гомозиготних транслокацій з розривами всередині цього району буде значно слабша, ніж дія транслокацій з розривами в звичайних районах. Потрете, гомозиготні недостачі по дуплікованих районах не повинні приводити до нежиттєздатності, тоді як гомозиготні недостачі по звичайних ділянках повинні, як правило, приводити до нежиттєздатності через відсутність життєво необхідних елементів.

Зупинимось насамперед на локалізації¹ розривів транслокацій між лівим плечем другої хромосоми і четвертою хромосомою, які ми використали для експериментального одержання анеуплоїдів. Всі використані транслокації взаємні між другою і четвертою хромосомами, при чому є тільки два розриви і дві сполуки—ніяких інших перебудов, недостач або дуплікацій хромосомного матеріалу тут немає. Це доведено старанним вивченням гігантських хромосом слинних залоз личинок, гетерозиготних по кожній з цих транслокацій.

Розриви в четвертій хромосомі, в усіх транслокаціях, сталися в одному районі (недалеко від місця прикріплення нитки веретена)—101F за картою Бріджеса. Розриви в другій хромосомі знаходяться, за картою Бріджеса, в таких пунктах: транслокація 14—31F, транслокація—31—32C, транслокація 11—33C, транслокація 27—33F, транслокація 77—34F, транслокація 5—35A, транслокація 10—35A, транслокація 72—35B.

¹ Локалізація розривів провадилась звичайним цитологічним методом Пайнтера, за картою (Бріджеса) гігантських хромосом слинних залоз. Цю роботу провадила цитолог Є. В. Даниловська, якій автор висловлює свою подяку.

Більш точну локалізацію (до одного диска) видно на рис. 1.

Для одержання транслокацій і анеуплоїдій ми користувалися методами, описаними в попередніх наших роботах. (див., наприклад, Дубовський. 1939. Праці Зоолого-біологічного інституту т. VI). Для вивчення впливу анеуплоїдій та гомозиготних транслокацій на організм ми досліджували вплив їх на відносну життєздатність, морфологічні ознаки та процент стерильних самиць і самців. Методика і способи перерахунку застосовувалися ті самі, що й в попередніх роботах, бо процент нерозходження—інакше кажучи, процент утворення ортоплоїдних та анеуплоїдних гамет—у організмів, гетерозиготних по транслокаціях, або недостачах, або дуплікаціях, використаних в даній роботі, приблизно такий самий, що і в транслокаціях, використаних у попередній роботі (Дубовський—1939).

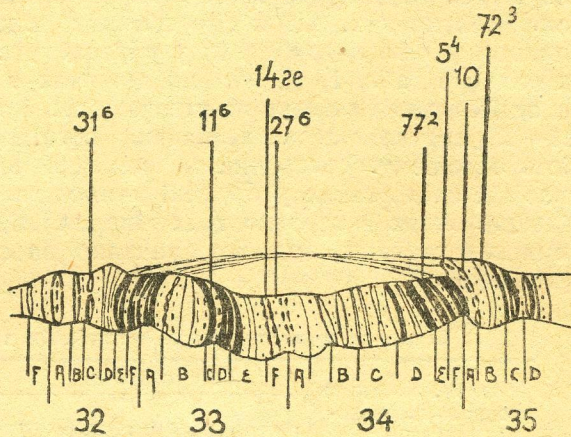


Рис. 1.

Відношення класів *Curly* до не-*Curly* дорівнює відношенню класу, гетерозиготного по транслокації або анеуплоїдії, до класу, гомозиготного по транслокації або анеуплоїдії.

Щоб з'ясувати відносну життєздатність, було вивчено для кожної комбінації розщеплення не менше 3000 і не більше 5500 мух. Морфологічні відхили визначались на підставі вивчення не менше 50 самиць і 50 самців. Стерильність установлювалась шляхом вивчення 50 самиць і 50 самців, індивідуально схрещених із сторонніми мухами. Всього було вивчено вплив анеуплоїдій 22 ділянок, одержаних в результаті перекомбінацій ділянок зазначених вище 8 транслокацій. Крім того всі ці транслокації переводились у гомозиготний стан.

В результаті експериментів встановлено:

1. Дія гомозиготних транслокацій

З усіх транслокацій, які знаходяться в межах природних дуплікацій, лише одна (77) виявилась нежиттєздатною в гомозиготному стані; всі інші (11, 27, 5, 10, 72) були не тільки цілком життєздатними, але навіть їх відносна життєздатність виявилась майже рівною або рівною життєздатності гетерозиготних транслокацій (процент відносної життєздатності різних транслокацій дорівнює 98—90).

Усі зазначені транслокації в гомозиготному стані не викликали будьяких морфологічних відхилів або зниження процента фертильних особин і з цього погляду не відрізнялись від контролю. Таким чином ми бачимо, що гомозиготні транслокації в районі природної дуплікації різко відрізняються від транслокацій в інших районах слабкою дією на життєздатність, морфологічні особливості та процент фертильних особин. Як ми бачили, тільки одна транслокація з шести виявила свій вплив, тоді як у гомозиготних транслокацій між четвертою і третьою хромосомами не менше $\frac{2}{3}$ усіх вивчених транслокацій так або інакше подіяли на організм.

2. Дія гетерозиготних анеуплоїдій

Як видно з табл. 1, всі ділянки, що знаходяться всередині природної дуплікації (11—27, 77—5, 77—10, 77—72, 5—10, 10—72, 5—72) відрізняються досить високою (порівняно з гетерозиготною транслокацією) відносною життєздатністю гетерозиготних недотач—від 137 до 71,8⁰%, або в середньому для всіх—майже 89⁰%. Всі вони характеризуються також відсутністю впливу на морфологічні ознаки та процент фертильних. Ці ж сім ділянок відзначаються своїм сильним впливом в разі наявності їх у вигляді гетерозиготної гіперплоїдії, що, як видно з табл. 1, на п'ятьох ділянках є летальною для організму, на одній—різко знижує життєздатність і тільки на останній ділянці (11—27) справляє лише незначний негативний вплив на життєздатність організму. Таким чином вивчення впливу гетерозиготних анеуплоїдій на ділянках усередині природних дуплікацій показує значно більший вплив гетерозиготних гіперплоїдій порівняно з гетерозиготними недотачами, тоді як звичайно зпостерігається зворотне співвідношення.

Таблиця 1

Відносна життєздатність організмів з анеуплоїдіями (в%)

Ділянки, обмежені розривами транслокацій	Гетерозиготні		Гомозиготні	
	гіперплоїдії	гіпоплоїдії	гіперплоїдії	гіпоплоїдії
31—11	79	0,2	?	0
—11—27	81	76,6	43,6	65,6
31—14	63,4	0	0	0
11—14	0	44	0	?
31—27	34	0	?	0
—77—5	45,7	71,8	0	11,1
—77—10	0	137,2	0	56,3
—77—72	0	84,6	0	44,4
—5—10	0	98,9	0	74,0
—10—72	0	78,0	0	35,4
—5—72	0	71,8	0	30,0
27—77	98	0	?	0
27—5	51,5	0	24,3	0
27—10	78,9	82,0	?	?
27—72	43,3	104,2	?	47,7
11—72	34,4	90,6	0	48,2
31—10	36,8	0	18,0	0
31—72	66,0	0	31,7	0
31—5	34,1	0	13,2	0
11—10	59,4	50,7	30,3	?
11—5	50,9	0	24,6	0
11—77	80,1	0	?	0

Примітка. Знаком мінус (—) позначено ділянки, що знаходяться всередині природної дуплікації.

3. Вплив гомозиготних анеуплоїдій

Як видно з табл. 2, всі ділянки всередині природних дуплікацій характеризуються відсутністю летальної дії їх гомозиготних недотач, на організм, хоч усі вони більше чи менше впливають на зниження відносної життєздатності. Три ділянки порівняно слабо знижують відносну життєздатність (відносна життєздатність організмів, гомозиготних по недотачах, ділянок 11—27, 77—10, 5—10), вище 50% життєздатності організмів, гетерозиготних по цих же недотачах.

Таблиця 2

Морфологічні зміни у організмів, гомозиготних по недостачах

Ділянки, обмежені транслокаціями	Очі	Щітинки		Крила	Інші ознаки
		Немає	Зайві		
10—5 . . .	Грубі у 24,7%	Відхилів немає	Відхилів немає	Відхилів немає	Відхилів немає
10—77 . . .	Відхилів немає	Теж	Теж	Теж	Теж
72—77 . . .	Теж	"	"	"	"
72—10 . . .	"	"	"	У 33% пом'яті, у 28% розчепирені	"
72—5 . . .	"	"	"	У 39% розчепирені	"
77—5 . . .	Грубі у 82%	"	"	У 90% самців і 17% самиць підняті вгору	"
27—11 . . .	Відхилів немає	"	У 20% зайві щітинки	Відхилів немає	"
72—11 . . .	Теж	"	Відхилів немає	Теж	"

Майже всі ділянки (гомозиготні недостачі) впливають і на морфологічні ознаки, і на зниження процента фертильних організмів (див. табл. 3). Гомозиготні гіперплоїдії всіх розглянутих вище ділянок, крім однієї, викликають летальний ефект.

Нарешті, район між природними дуплікаціями, описаними Бріджемсом, теж дуплікований; на це вказує життєздатність організмів, гомозиготних по ділянках 27—12 та 11—72; проте відсутність достатнього матеріалу не дає змоги докладніше зупинитися на аналізі цього положення.

Таблиця 3

Морфологічні зміни у організмів, гомозиготних по дуплікаціях

Ділянки, обмежені транслокаціями	Розчепирені крила	Інші ознаки
10—11	У 46%	Відхилів немає
5—31	У 90%	Теж
72—31	У 100%	"
5—11	Відхилів немає	"
10—31	У 73,7%	У 62% увігнуті крила
72—27	Відхилів немає	Відхилів немає
27—11	У 86,7%	" "

Висновки

1. Вивчення дуплікованих ділянок у нормальному хромосомному комплексі *Drosophila melanogaster* і дальших змін цих ділянок показало, що гетерозиготні недостачі всередині дуплікованих ділянок дуже мало впливають на морфологію, життєздатність і плодовитість багато менше, ніж гетерозиготні дуплікації. По звичайних ділянках спостерігається протилежне.

2. Гомозиготні недостачі по ділянках усередині дуплікацій теж не справляють дуже різкого впливу на життєздатність і хоч би напівлетального ефекту. Багато які недостачі не викликають різкої

зміни морфологічних ознак; ті гомозиготні недостачі, які діють на зміну морфологічних ознак, спричиняють лише незначні зміни.

3. Гомозиготні транслокації впливають на організм менше, ніж транслокації з розривами в інших районах.

4. Життєздатність організмів, гомозиготних по недостачах, на ділянках між природними дуплікаціями, описаними Бріджесом, доводить більш складну будову району 32—35 (за картою Бріджеса) і наявність тут ще кількох природних дуплікацій.

5. Наші генетичні дані підтверджують положення Бріджеса, одержане ним на підставі цитологічних досліджень, про наявність дуплікованих ділянок у нормальному хромосомному комплексі.

6. Одержані нами результати показують збереження алеломорфізму дуплікованих ділянок, але недостатні для дальшої конкретизації питання про ступінь генетичної дивергенції.

ДУПЛИЦИРОВАННЫЕ УЧАСТКИ В НОРМАЛЬНЫХ ХРОМОСОМНЫХ КОМПЛЕКСАХ И ИХ ДАЛЬНЕЙШАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Доц. Н. В. ДУБОВСКИЙ

Сектор дарвинизма и генетики (зав.—проф. И. М. Поляков) Зоолого-биологического института Харьковского государственного университета

Резюме

Изучение дублицированных участков в нормальном хромосомном комплексе *Drosophila melanogaster* и дальнейших изменений этих участков показало, что:

1. Гетерозиготные нехватки внутри дублицированных участков действуют очень слабо на морфологию, жизнеспособность и плодовитость,—много слабее, чем гетерозиготные дубликации. По обычным участкам мы видим обратную картину.

2. Гомозиготные нехватки по участкам внутри дубликаций также не оказывают очень резкого влияния на жизнеспособность и хотя понижают ее, но не вызывают летального или, хотя бы, полуметального эффекта. Многие гомозиготные нехватки не вызывают резкого изменения морфологических признаков; те же гомозиготные нехватки, которые действуют на изменение морфологических признаков, вызывают лишь незначительные изменения.

3. Гомозиготные транслокации оказывают более слабое действие на организм по сравнению с транслокациями с разрывами в других районах.

4. Жизнеспособность организмов, гомозиготных по нехваткам, по участкам между естественными дубликациями, описанными Бриджесом, доказывает более сложное строение района 32—35 по карте Бриджеса и наличие тут еще нескольких естественных дубликаций.

5. Наши генетические данные подтверждают положение Бриджеса, полученное им на основании цитологических исследований о наличии дублицированных участков в нормальном хромосомном комплексе, и показывают сохранение алеломорфизма дублицированных участков, но недостаточны для дальнейшей конкретизации вопроса о степени их генетической дивергенции.

DUPLICATED SECTIONS IN NORMAL CHROMOSOME COMPLEXES AND THEIR FURTHER EVOLUTION

N. V. DUBOVSKY

Sector of Darwinism and of Genetics (Chief—Prof. I. M. Poliakov) of the Zoological Biological Institute of the Kharkov State University

The study of duplicated sections in a normal chromosome complex of *Drosophila melanogaster* and of further changes of these sections has shown that: 1) Heterozygous deficiencies inside of duplicated sections effect very weakly the morphological characters, vitality and fertility, considerably less than heterozygous duplications. While on ether sections we observe an inverse result.

2) Homozygous deficiencies on sections inside of duplications also do not exert a very strong influence on vitality, and though they decrease it they do not provoke a lethal or even a semilethal effect. Many homozygous deficiencies do not provoke considerable changes of the morphological characters; those homozygous deficiencies which influence the changes of the morphological characters provoke but inconsiderable changes.

3) Homozygous translocations exert a weaker influence on organisms in comparison with translocations with ruptures in other regions.

4) The vitality of homozygous organisms with deficiencies, involving the sections between the natural duplications described by Bridges, testifies as to a more complicated structure of the region 32—35 on the map of Bridges and the presence of several more natural duplications in this place.

5) Our genetic data confirm the opinion obtained by Bridges on basis of cytologic investigations on the presence of duplicated sections in a normal chromosome complex.

6) Our data show the conservation of allelomorphism of duplicated sections, but they are insufficient for the solution of the problem on the degree of genetic divergence.

