

Преобразования хромозом под влиянием рентгеновских лучей.

Г. А. Левитский и А. Г. Араратян.

История вопроса.

Резкие нарушения процесса деления ядра, вызываемые рентгеновскими лучами, известны еще со времени работ в этом направлении Кёрнике (Körnische 1905) — над соматическим делением у *Pisum* и *V. Faba* и редуционным делением у *Lilium* и Гейджера (Gager 1908) — над соматическим делением у *Allium*. Более подробно этот вопрос исследован затем Мором (Mohr 1919) на сперматогенезе прямокрылого *Decticus* и в особенности Альберти и Политцером (Alberti und Politzer — 1923, 1924) на соматических митозах у саламандры. Последний автор, следуя за Г. Гертигом (G. Hertwig 1920), указывает на необходимость различать „первичный эффект“ лучей, представляющий результат непосредственного их действия на делящиеся клетки и наблюдаемый в материале фиксированном немедленно после облучения, и „вторичный“, выражающийся в тех аномалиях кариокинеза, которые обнаруживаются лишь спустя некоторое, более или менее продолжительное время.

Непосредственный эффект рентгеновских лучей выражается в резком и при том неправильном искажении формы, склеивании и съеживании хромозом, равно как и всей фигуры деления — с последующим прекращением на некоторое время размножения клеток.

В дальнейшем, когда клеточные деления восстанавливаются, они обнаруживают уже целый ряд разнообразных аномалий, представляющих „вторичный“ эффект облучения. Наиболее обычными, отмеченными уже первыми исследователями, отклонениями являются неправильности в распределении хромозом фигуры деления. Часть из них отстает, часть отбрасывается в сторону, иногда же хромозомы оказываются просто разбросанными в беспорядке по клетке (Körnische, l. c. fig. 12, 13, Gager, l. c. pl. V fig. 14—18, Alberti und Politzer 1923, Fig. 15—18, ср. также у P. Hertwig 1927, fig. 6—8). Отдельные хромозомы или их группы могут образовывать при этом особые маленькие добавочные ядра (Körnische—l. c. fig. 6— толковал их как результат амитоза, Gager—l. c. Pl. 6, fig. 1, 3, 5, 6). Наблюдаются изменения и самих хромозом — то в виде неправильных четковидных утолщений (Perthes 1907 — у *Ascaris*, P. Hertwig 1911 и Pain 1913 там же — после радия; Rekarrek 1927 — у *V. Faba*), то в виде полного распада их на отдельные фрагменты. Уже Perthes (1904) наблюдает это на сегментирующихся яйцах *Ascaris*, но не исключает возможности участия в производстве подобных картин и микротомного ножа. Явные фрагменты хромозом видны и на относящихся к луку рисунках Гейджера (Gager, l. c. Pl. 5, fig. 19, 15,

18 и т. д.), принимающего, однако, приводимое Miss Meggiman чрезвычайное ¹⁾ варьирование числа хромозом у этого объекта (от 10 до 38) и в нормальном состоянии.

Körnische (1905) наблюдал увеличение сверх нормы числа хромозом — одновременно с уменьшением их длины — в раннем диакинезе у *Lilium*.

Распад хромозом *Ascaris megalcephala* на отдельные зерна наблюдали Р. Hertwig (1911) и Pain (1913) под влиянием радия в половом тракте, так же, как он нормально имеет место в соматическом (ср. Р. Hertwig 1927, рис. 3 — 5). Безупречные картины коротеньких хроматиновых элементов наряду с нормальными крупными хромозомами наблюдали в неповрежденных клетках роговицы эпителия саламандры Alberti und Politzer (1923, fig. 15 — 18). Две картины с отдельными „фрагментами“ приводятся и Пекареком (l. c.) для *Vicia Faba* (рис. 12 и 15 табл. III). Нужно сказать, однако, что сам способ происхождения подобных „фрагментов“ — на почве действительного распада образовавшихся хромозом или возникновения их в таком же виде из покоящегося состояния — остается неясным.

По данным Гудспида (Goodspeed 1929) облучение хромозом в ранних профазе редукционного деления не оказывает на них никакого видимого влияния вплоть до стадии метафазы.

Начиная же с анафазы „когда хромозомы подпадают и под влияние энергизированной цитоплазмы“ (р. 245), они обнаруживают обильные отклонения как в их распределении, так и в виде фрагментации (Fig. 5), ведущие к резким аномалиям в образовании пыльцы (Fig. 6).

Поворотный пункт и начало новой эпохи в интересующем нас вопросе представляют сообщения Мёллера и Пэйнтера (Muller and Painter — 1929, Painter and Muller 1929) и Добжанского (Dobzhansky 1929) ²⁾ о вызванных рентгеновскими лучами „транслокациях“ у *Drosophila*. Обнаруженные первоначально при генетическом анализе сцепления между генами, принадлежащими разным хромозомам, естественно были истолкованы, как отделение соответственной части определенной хромозомы и прикрепление ее к определенной другой хромозоме. В целом ряде различных таких „перенесений“ групп генов, примыкающих друг к другу на хромозомной карте, цитологическое исследование показало, что хромозома, лишившаяся определенного участка этой карты, оказывается лишенной и определенного отрезка своего тела, а хромозома, получившая „участок карты“, оказывается — соответственно утраченному первой хромозомой отрезку — удлиненной.

При переносе фрагмента к хромозоме из другой пары мы имеем „транслокацию“ в собственном смысле, а в случае перемещения его к другой гомологичной хромозоме получается „дубликация“, удвоение в ней определенного участка генов. Иногда оторвавшийся фрагмент снова сплавляется с тем же местом той же своей хромозомы, но лишь повернувшись на 180° („инверсия“). Наконец, наблюдаются случаи, когда выпадает значительная часть из середины хромозомы, а два крайних отрезка соединяются вместе („deletion“ — выпадение). Все эти четыре случая констатированы и изучены параллельно генетически и цитологически Мёллером и Пэйнтером (Painter and Muller 1929).

В появившихся одновременно с указанными публикациями работах Гудспида (Goodspeed 1929, 1929a) мы находим данные о цитологических особенностях уклонных растений *Nicotiana Tabacum*, происходящих из подвергнутых рентгенизации половых клеток. Кроме растений с недостатками

¹⁾ И совершенно, конечно, невероятное.

²⁾ Ср. наш реферат в журнале „Природа“ 1929 г., № 10, стр. 907 — 910.

или избытком единичных хромозом, автор описывает еще пять особей с „фрагментами“ хромозом в редукционном делении, а в одном случае и в соматическом (1929a).

В следующем сообщении (Goodspeed 1930) указывается, что размеры подобных фрагментов (в мейозисе) колеблются от границ видимости до приближения к наименьшим унивалентам *N. Tabacum*. Наиболее часто они представляют приблизительно половину среднего унивалента. Они то теряются вследствие не правильностей мейозиса, то однообразно наблюдаются в матер. клетках пыльцы различных цветков. Иногда маленький фрагмент оказывается связанным с одним из бивалентов, часто при помощи тоненькой ниточки, передаваясь в таком виде и в гомеотипное деление.

В работе Гудспида и Авери (Goodspeed and Avery 1930) сообщаются уже более подробные данные о различных типах реорганизации „хромозом, характеризующих определенные особи“ из второго и третьего поколения потомства рентгенизированных или радионизированных растений *N. Tabacum*. Здесь, в мейозисе мы имеем целую серию своеобразных и сложных картин, иногда лишь с трудом поддающихся истолкованию. Наиболее уверенно устанавливаются „фрагменты“. Они большею частью одиночные, но иногда образуют особую маленькую „пару“, или бивалент (рис. 20). Часто такие фрагменты оказываются примыкающими к бивалентам или унивалентам (рис. 15, 16, 21, 22), иногда — наподобие „спутников“ — при помощи нити (рис. 17). В таком „добавлении“ („addition“) мы имеем дело или с „транслокацией“, или с „дубликацией“. При более значительных размерах хроматинных элементов, „пристающих“ к би- или унивалентам, — автор говорит уже о „присоединении“ („attachment“). Тройные и четверные группы получающиеся при этом не всегда легко бывает отличить от три- и квадрилвалентов (рис. 15 d, e, f).

Иногда „преобразование“ хромозом принимает очень сложный характер. Таковым является напр. случай, изображенный на рис. 1 — 7 в тексте и 1 — 7 табл. 18 и представляющий соединение очевидно гомологичных (в пределах гаплоидного набора) бивалентов, в одном из которых произошло, повидимому, выпадение небольшой части хромозомы („deletion“) с последующим ее приращением („attachment“) к той же хромозоме. В другом случае (рис. 8 — 14 и 8 — 17 в тексте) целая унивалентная хромозома присоединяется своими концами — в виде дужки — к компонентам одной из пар. При расхождении последних она растягивается и в конце концов (уже при 2-м делении) разрывается — обычно на две весьма неравные части, остающиеся в виде приращков („addition“) на соответствующих хромозомах.

Существенным обстоятельством является постоянство подобного рода уклоняющихся отношений, прослеженных иногда в нескольких поколениях.

В 1928 г. Л. Н. Делоне были начаты работы по рентгенизации молодых колосьев мягкой пшеницы. В 1930 г. мы имеем его сообщение (Делоне 1930) о ряде более или менее резко уклоняющихся растений, происшедших от облученных особей и оказавшихся различного рода хромозомными абберрантами. У двух из них просто недостает 1 или двух целых хромозом, три другие растения характеризуются изменениями самих хромозом. У одного (рис. 4) — 41 хромозома плюс крошечное хроматинное зернышко, принимаемое автором за единственно сохранившееся от исчезнувшей хромозомы ее „кинетическое тельце“, расположенное нормально в кинетической перемычке и служащее местом прикрепления нитей веретена (ср. Гранковску 1930).

Другое растение отличается нормальным числом хромозом — 42, но две из них оказываются „одноплечими“, как выражается автор, толкующий их, как „одиночные плечи“, отъединившиеся от вторых — „элиминированных“

и восстановившие кинетическую перемычку — а вместе с нею и новое плечо в виде головки (стр. 12). В дальнейшем изложении автор, впрочем не считает возможность такого восстановления точно доказанной (стр. 20, 21, 28 — 29), не давая, однако, никакого иного объяснения происхождению головки у новых для *Triticum* хромозом.

Третий абберрант обладает 45 хромосомами, из коих 43 нормальных дву-плечих, одна „одноплечая“ головчатая и одна — крупный фрагмент (рис. 4 внизу).

К 1930 году относится и заметка Сапегина (Sapегin 1930), где также указывается на разного рода хромозомные абберрации в потомстве рентгенизированной пшеницы.

Если в работах первого периода, начиная от Кёрнике (1905) и кончая Alberti and Politzer (1924) рентгеновские лучи могли рассматриваться как своего рода разрушительный или дезорганизующий фактор в отношении ядерного аппарата и митотического деления, то работы генетико-цитологического направления (Muller and Painter 1929, Dobzhansky 1929, Goodspeed and Avery 1930, Делоне 1930) показывают, что влияние этого физического агента может быть гораздо более тонким, сложным и существенным.

Вносясь в клетку в надлежащих дозах рентгеновские лучи могут создавать какие-то новые условия физико-химических равновесий, влекущие за собой не только разрушения и нарушения, но и некоторые преобразования ядерного аппарата — при том стойкого, наследственного характера. Самое интересное, что в данном случае не только возникают новое перераспределение хромозом — в смысле их элиминации или умножения¹⁾, но что в результате вызываемых облучением явлений фрагментации и транслокации сами хромозомы подвергаются изменению, внезапно появляются новые типы хромозом, изменяется идиограмма вида. Аналогичные явления наблюдались нами и в естественных условиях (Левитский и Шепелева, неопубл.) и играют, быть может, известную роль в процессе эволюции. Возникает, поэтому, настоятельная потребность ближе ознакомиться с существом этих преобразований и их пределами. Необходимым условием для этого является, однако, такая методика и объекты, которые достаточно ясно проявляли бы морфологию хромозом. Так как как-раз в этой области в нашей лаборатории достигнуты известные успехи (Левитский 1931), то мы и решили исследовать вопрос о влиянии рентгеновских лучей специально в отношении возникающих при этом преобразований морфологии хромозом, потому что и для понимания существа этой последней подобного рода экспериментально вызванные изменения должны доставить некоторые данные.

Материал и методика.

Для исследования нами были взяты три объекта: рожь (*Secale cereale*), вика (*Vicia sativa*) и *Crepis capillaris (virens)*. Облучению подвергались молодые проростки (возрастом 1 — 2 дня). Семена этих растений проращивались на пропускной бумаге в чашках Петри при t° 15 — 18 $^{\circ}$ С. Рентгенизация начиналась с 12 часов дня. Непосредственно перед рентгенизацией

¹⁾ Как появление триплоидных и тетраплоидных особей в потомстве рентгенизированного *Nicotiana Tabacum* (Goodspeed 1930) или в виде — минус- и плюс абберрантов у Делоне (1930).

фиксируются контрольные порции. После каждой дозы часть облученных проростков фиксировалась немедленно, вторая же лишь через 2 дня. Для *Secale* и *Crepis* применялся хондриозомный фиксаж „5—5“ (см. Левитский 1931), а *Vicia* фиксировалась хром-ацет-формолом „10—4—1“. Окраска—железный гематоксилин.

Во внимание обычно принимались лишь такие фигуры деления, которые полностью лежали в срезе, прикрываясь с обеих сторон плазмой.

Для облучения служили трубки, обозначаемые нами I, II и III.

- I. Philips Metallix, type C. № 322 с предельной мощностью в 1,8 м. А. (миллиампер).
- II. Philips Metalix, type DNS, № 517, с пред. мощн. 80 KV и м. А.
- III. С. Н. F. Müller, модель 29 с вольфр. антикат., пред. мощн. 85 KV. и 15 м. А.

Нами применялись следующие дозировки:

I	трубка	1,5	mA	60	kV	25	см. от антикатада	—	20, 40, 60, 90	мин.
II	„	5	mA	60	kV	25	„ „ „	—	5, 10, 20, 30	„
III	„	5	mA	60	kV	25	„ „ „	—	3, 6	м.

Фильтр не применялся.

Облучение проводилось таким образом. Порции проростков, предназначенные к облучению данной трубкой, помещались на смоченной фильтровальной бумаге и сверху покрыты такой же бумагой в общем кристаллизаторе все вместе под трубку. Через определенные промежутки времени ток выключался и убиралась соответственная порция проростков.

Так, работа I трубки прерывалась через каждые 20 минут, каждый раз на 10 минут, а после 60-минутной общей работы даже до 30 минут. Прерывание нужно было также в целях охлаждения трубки.

Работа II трубки прерывалась каждые 5 минут с пяти- и больше (до 15 м.) минутным перерывом.

В виду недлительных экспозиций для III трубки перерыв был очень коротким—только для извлечения трехминутной порции проростков.

Во всех случаях вольтаж одинаков и следовательно качество лучей также должно было быть одинаковым, но сравнительные наблюдения показали, что при том же вольтаже и ампераже III трубка воздействовала сильнее.

Результаты исследования.

При фиксации непосредственно после облучения срезы у всех растений очень бедны митозами, имеющиеся же в огромном большинстве скомканы—со съезженными, деформированными и слипшимися хромосомами. В более благоприятных случаях хромосомы лишь резко укорочены и утолщены. Исследование наше было поэтому сосредоточено на материале, фиксированном через два дня после рентгенизации.

Нижеприводимые таблицы дают общее представление об исследованном нами материале и результатах воздействия тех или иных доз облучения.

ТАБЛИЦА I.
Secale cereale.

Дозы	Число препаратов		Числа препаратов с уклонениями						
	Общее	С фигурами деления	Фрагменты	Отставшие хромоз.	Добавочные ядра	Числовые абerr.	Новые формы хромоз.	Транслокации	Слипание, кольца и т. д.
I 40 . . .	1	1	—	—	—	—	—	—	—
„ 60 . . .	3	3	1	—	—	—	1	—	—
„ 90 . . .	3	3	1	2	1	—	2	—	1
II 20 . . .	6	6	5	5	5	5	5	2	1
„ 30 . . .	5	—	—	—	—	—	—	—	—
III 6 . . .	2	2	2	1	2	—	2 обильно	—	—

Для опущенных здесь доз препараты не просматривались.

ТАБЛИЦА II.
Vicia sativa.

Дозы	Число препаратов		Число препаратов с уклонениями						
	Общее	С фигурами деления	Фрагменты	Отставшие хромоз.	Добавочные ядра	Числовые абerr.	Новые формы хромоз.	Транслокации	Слипание, кольца и т. д.
I 40 . . .	1	1	—	—	—	—	—	—	—
I 20 . . .	2	2	—	1	—	—	1	—	—
II 20 . . .	5	5	2	3	2	2	—	—	1
II 30 . . .	4	1	1	1	1	1	1	—	—

ТАБЛИЦА III.
Strepis capillaris.

Дозы	Число препаратов		Число препаратов с уклонениями						
	Общее	С фигурами деления	Фрагменты	Отставшие хромоз.	Добавочные ядра	Числовые абerr.	Новые формы хромоз.	Транслокации	Различн. деформации
I 40 . . .	1	1	—	—	—	—	1	1	—
I 60 . . .	1	1	1	1	1	1	—	—	—
I 90 . . .	1	1	1	1	1	—	1	1	—
II 10 . . .	1	1	—	1	—	—	—	—	—
II 20 . . .	2	2	2	—	1	1	2	1	2
II 30 . . .	3	—	—	—	—	—	—	—	—
III 6 . . .	2	2	2	—	1	—	—	1	1

Из приведенных данных видно, что известные дозы вызывают особенно обильные и разнообразные уклонения. Для *Secale* это: I—90 мин., II—20 мин. и III—6 мин. Для *Vicia*: II—20 мин. Для *Crepis*: I—60 мин., 90 мин., II—20 мин., III—6 мин.

При меньшей длительности облучения митозы обильны, но в огромном большинстве (у *Crepis*) или полностью (*Secale, Vicia*) нормальны. При более продолжительной экспозиции число их убывает или они отсутствуют полностью.

Если в отношении хромозомальных аномалий все три наши вида реагируют на отдельные дозы более или менее согласно, то в дальнейшем их развитии замечаются довольно разкие отличия. Это видно из вегетационных опытов, результаты которых приведены на таблицах IV—VI. Растения были облучены 20/IV—1930 г. и высажены в горшки по 1 экз.

ТАБЛИЦА IV.

Secale cereale 1).

Д о з а	Высажено экзempl.	Сохранилось через 25 дней	Выросли и дали плоды	
I 60 м.	10	10	—	—
II 10 м.	20	17	7	35%
II 20 м.	20	18 2)	—	—
II 40 м.	20	16 2)	—	—
III 3 м.	20	20	17	85%
III 6 м.	20	20 3)	11	55%
III 10 м.	20	20 3)	—	—

ТАБЛИЦА V.

Vicia sativa 4).

Д о з а	Высажено экзempl.	Сохранилось через 25 дней	Выросли и дали плоды
II 10	20	20	20
II 20	20	20	20
II 40	20	20	17
III 3	20	20	20 5)
III 6	20	20	20 5)
III 10	20	20	20

1) Почти у всех растений первый лист в смысле зеленой окраски — мозаичен.
 2) Не развились дальше 1-го листа, на каковом — белый налет солей. Эти листья сильно угнетены и заметно этиолированы.
 3) Кое-где белый налет солей.
 4) Первые листья мозаичны.
 5) Зацвели на 6 дней раньше остальных.

ТАБЛИЦА VI.

Crepis capillaris.

Д о з а	Высажено экземпл.	Сохранилось через 25 дней	Выросли и дали плоды
I 30	30	30	30
I 60	30	26	26
II 10	30	30	30
II 20	30	30	30
II 40	30	30 ¹⁾	2)
III 3	30	28	28
III 6	30	30	29
III 10	30	30	28

Из приведенных данных видна большая выносливость к рентгеновским лучам *Vicia* и *Crepis* и чувствительность *Secale*.

У *Vicia* лишь при одной из более сильных доз (II 40) 3 растения из 20 не дали плодов, у *Crepis* та же доза дала для большинства растений уже довольно сильное угнетение, у *Secale* — в четырех дозировках — ни одно растение не дожило до плодов, а в остальных лишь часть. У *Secale* дозы вызывающие ядерные аномалии, приводят к гибели все растения, у *Vicia* и *Crepis* — такие же дозы (I — 60, II — 20, III — 6) не оказывают на развитие и плодущность никакого влияния; оно становится заметным лишь при дозах более сильных (в особенности II — 40). Специально касательно *Crepis* следует, однако, отметить даже для доз, в общем, не оказывающих какого-либо вредного действия, выступание на общем однородном фоне ряда резко уклоняющихся по своему фенотипу растений. С них были взяты семена, и потомство их будет исследовано.

Secale cereale.

Карิโอтип — *Secale cereale* — характеризуется семью парами нормальных двуплечих хромосом без особенно резких различий между ними как по общей длине, так и по относительным размерам плеч (ср. Левитский 1931). Лишь одна пара выделяется своеобразными крупными придатками, отделенными ахроматическим перерывом. В силу такого сравнительного однообразия и невозможности непосредственного распознавания отдельных хромосом, изменения, вызываемые рентгенизацией, можно обнаружить лишь тогда, когда они проявляются в достаточно резкой форме.

Одна из сравнительно мало измененных пластинок представлена на рис. 1. Здесь — (выше середины) сразу же обращают на себя внимание две хромосомы с очень укороченными, почти головчатыми проксимальными плечами. Такие хромосомы характерны — в качестве добавочных к нормальному набору — для 16-хромосомной ржи (Левитский 1930), однако здесь они находятся

1) Заметно угнетены.

2) Нормально развилось лишь несколько растений; больше десятка вначале были сильно угнетены, потом пошли в рост и дали плоды.

в составе 14 хромозом и возникли путем изменения двух нормальных двухплечих хромозом. Часть вещества последних исчезла бесследно. Отсутствие хромозом с придатками (Левитский 1931) заставляет предполагать, что именно эти две однотипные хромозомы подверглись совершенно одинаковому изменению — в виде утраты большей части короткого плеча вместе с его придатком.

На рис. 2 мы видим 15 более крупных элементов и несколько мелких. Среди первых констатируются 10 нормальных двухплечих хромозом, одна головчатая (справа), два как-бы отдельных плеча (слева а и б) и два более коротких элемента (с и д). Соединяя а и б и придавши к короткому плечу головчатой хромозомы отрезки с и д, мы восстанавливаем 12 нормальных двухплечих хромозом ржи. Два хромозомы оказываются отсутствующими или представлены фрагментами. Два мелких элемента е и ф очень напоминают типичные для одной из пар хромозом ржи придатки. Остаются еще несколько мелких фрагментов, один из которых округлился в ядрышкоподобное образование.

В пластинке № 3 мы видим 11 нормальных двухплечих хромозом, одну головчатую (а), одну в виде плеча (б) и три более коротких фрагмента: один (внизу) с головкой (с) и два (д и е) нерасчлененных; два мелких фрагмента (в середине) напоминают придатки. Внизу ядрышкоподобный элемент.

Если мы попытаемся „восстановить“ недостающие три нормальные двухплечие хромозомы за счет уклонных элементов а, б, с, д, е, то в лучшем случае их хватит лишь на две хромозомы. Кроме того, у хромозом ф и г утрачена значительная часть одного из плеч.

В пластинке № 4, мы находим помимо описанных, еще и другие, более своеобразные изменения: резко сегментированную хромозому — внизу, кольцеобразный элемент — слева и нерасчлененный, но очень длинный (для плеча, элемент — сверху).

Пластинка № 5 представляет 14 хромозом, из них 8 нормальных двухплечих, из остальных же шести — три приблизительно вдвое короче нормы (а, б, с), а три — значительно длиннее (д, е, ф), состоя при этом каждая из трех частей, отделенных резкими перетяжками. Естественнее всего предположить транслокацию недостающих частей коротких элементов к ненормально удлиненным. Средние членики последних, однако, настолько коротки, что не могут соответствовать плечу, которое в данном случае у всех трех, получивших приращение хромозом, значит, должно было приобрести еще резкую вторичную перетяжку.

На рис. 6 представлены различные случаи, степени или, быть может, стадии обособления частей хромозомы. В А отделившиеся части плеча сохранили еще отчасти усеченную форму краев разрыва, в В и С — они уже слегка округлены. В С вверху мы имеем, по видимому, только что обособившиеся по перетяжке два плеча. Рис. В, D, E, F, G представляют различные степени разрыва, приближенного к перетяжке, что ведет к образованию описанных нами раньше головчатых хромозом¹⁾. Иногда разрыв происходит так близко от перетяжки, что остающаяся от плеча головка оказывается меньше среднего поперечника хромозомы (С — внизу).

На рис. 7 представлены примеры очень удлиненных и при том трех- или даже четырех-членистых хромозом. Один из краевых сегментов может быть толкуем как транслокация, хотя таковая в известных уже случаях выражается в полной облитерации места спайки.

Крайние случаи нарушения нормальных отношений представлены на

¹⁾ Этот же способ происхождения, очевидно, наиболее просто принять и для головчатых хромозом, описанных Делоне (1930) у пшеницы.

рис. 8 и 9. Они выражаются в резко выраженной фрагментации хромозом и в отбрасывании и отставании их во время митоза.

За счет подобных отброшенных хромозом, фрагментов или их групп образуются довольно обычные в рентгенизированном материале маленькие „добавочные ядра“ (рис. 10).

Vicia sativa.

Нормальная пластинка этого вида (рис. 11) состоит из пары нормальных двулучных хромозом (а и б) и пяти пар головчатых, одна из которых выделяется своей незначительной величиной.

Из того же корешка взята пластинка рис. 12. Из описанных только что типов мы находим здесь пару нормальных двулучных хромозом (а и б), являющихся, однако, в отличие от соответствующих хромозом предшествующей пластинки, почти равноплечими, 2 коротких головчатых хромозомы (внизу) и 6 длинных головчатых (вместо 8). Вместо отсутствующих двух хромозом последней категории оказывается: 1) одна очень короткая головчатая (в середине) и 2) одна очень крупная хромозома с сильно развитыми плечами — совершенно не типичная для *Vicia sativa* (слева). Если две новые хромозомы образовались из двух отсутствующих — а это будет наиболее простой и естественной гипотезой — то маленькую новую хромозому следует, очевидно, принять за проксимальный, снабженный головкой фрагмент одной из исчезнувших хромозом. Другой же фрагмент должен был присоединиться к второй недостающей крупной головчатой хромозоме и образовать вместе с ней новую V-образную двулучную хромозому. Головка прежней цельной хромозомы при этом, надо полагать, слилась с присоединившимся в ней фрагментом. Такое предположение будет проще нежели резорбирование головки и образование кинетической перетяжки в месте соединения двух ранее изолированных хроматиновых элементов.

Из одного и того же корешка взяты также и пластинки рис. 13 и 14. Они также существенно отличаются как от нормы, так и между собой.

Среди 15 хромозом рис. 13 с трудом отыскиваешь пару нормальных двулучных хромозом, представленных, очевидно, а и б. Они поражают своею резкою неравноплечестью, на рис. же 14 соответственный тип представлен всего лишь одной — почти равноплечей хромозомой (а).

Нова здесь для *V. sativa* и хромозома с — длинная с крупной удлиненно-эллиптической головкой, представленной, повидимому, в обеих пластинках.

В пластинке рис. 13 обращают на себя внимание 5 коротеньких хромозом — вместо нормальных двух, за счет чего и оказывается в ней 15 хромозом вместо 12.

Вторая пластинка (рис. 14) еще более резко отклоняется от нормы: часть хромозом заменена в ней мелкими фрагментами — с головками и без таковых, а одна из хромозом (спр. св.) подвергается, повидимому, какой-то вакуолистой дегенерации.

В пластинке рис. 15 отсутствует один компонент из пары мелких хромозом, замененный маленьким фрагментом.

Crepis capillaris.

Crepis capillaris представляет исключительную ясность кариологических отношений — в виде трех пар хромозом, каждая из которых сразу же может быть распознана и резко отличается от двух других. Эти особенности делают это растение чрезвычайно удобным объектом для изучения различных пре-

образований ядерного аппарата, ибо даже при самых резких изменениях хромозом их все-таки можно бывает узнать и установить, что именно с каждой из них произошло.

Нормальный набор *Crepis capillaris* (рис. 16) состоит, как известно, из пары длинных нормальных двулучных „крючковидных“ хромозом А, коротких головчатых С и длинных с маленькими головками и спутниками D¹).

На рис. 17 мы видим, у хромозомы А отчленившийся крупный дистальный сегмент; хромозома D резко укорочена, а хромозома С соответственным образом удлинена — очевидно за счет перенесенной к ней части хромозомы D.

В описанном случае перенесение („транслокация“) осуществлено к дистальному концу хромозомы другого типа. В следующем случае перенесенный крупный кусок прирастает к проксимальному концу хромозомы того же типа. Это нами констатировано у триплоидного растения — спустя месяц после рентгенизации его проростка. На рис. 18 А изображена нормальная триплоидная пластинка, а на 18 В мы видим, что типичная крючковидная хромозома А представлена лишь однажды, вместо же двух других имеется 1) маленькая равноплечая хромозома с плечами равными короткому плечу хромозомы А (в середине) и 2) равноплечая же, но с очень длинными плечами — равными длинному плечу той же хромозомы (вверху). Очевидно, большая часть одной хромозомы А оторвалась и приросла к короткому плечу другой одноименной хромозомы — на подобие того, как это мы видели у *Vicia sativa* на рис. 12.

На рис. 19 одна из хромозом А показывает разрыв длинного плеча недалеко от перетяжки — аналогичный тому, который предшествовал, очевидно, только что рассмотренной транслокации у триплоида. Вместо другой хромозомы той же пары мы имеем две хромозомы, в точности соответствующие по величине и расположению плечам типичной хромозомы А, но снабженные на месте бывшего соединения этих плеч совершенно явственными, резко отделенными маленькими головками — как у хромозомы типа D. Все это выглядит так, как если бы в данном случае имело место обособление плеч и восстановление ими кинетической перетяжки — внезапное новообразование „редуцированного плеча“ в виде крошечной головки.

Обособление плеч хромозомы А произошло также несомненно и в пластинке на рис. 20 (слева). Головку, однако, можно констатировать лишь на длинном плече.

Аналогичное изменение претерпела и головчатая хромозома С на рис. 22 (сл.). Ее крупная головка отделилась, а на внутреннем конце большего плеча видна образовавшаяся заново головка. Две хромозомы А соединились здесь, по видимому, своими короткими плечами. От длинного же плеча правой отделилась половина в виде крупного фрагмента, а от левой — мелкий фрагмент, с перетяжкой посредине.

„Ассоциация“ хромозом, очевидно, имела место и в пластинке рис. 21 (слева) с полной однако утратой каких бы то ни было следов соединения или перетяжек слившихся компонентов.

Обособление небольшого фрагмента от хромозомы С характеризует пластинку рис. 23. Фрагмент здесь также двойной.

В двух следующих пластинках мы видим транслокацию ничтожной по размерам, но весьма характерной частички хромозомы, именно ее спутника. На рис. 24 — с хромозомы D на С, а на рис. 25 — на А.

На первой пластинке вместо одной из хромозом А два фрагмента: один покрупнее, величиной — с половину длинного плеча ее, а другой равный ее

¹) У некоторых особей спутник имеется лишь на одной хромозоме, у иных и вовсе отсутствует.

короткому плечу, но с намечающейся перетяжкой посредине. В пластинке рис. 25, кроме перемещения спутника, произошли фрагментации и еще какие то не совсем ясные изменения, в результате которых, между прочим, хромозомы С резко удлинены, а головки их сокращены.

Чрезвычайно своеобразный случай представлен на рис. 26, где к нормальному набору прибавлена маленькая бисквитообразная хромозома со спутником — при наличии еще двух нормальных спутников на хромосомах типа D. Способ происхождения такого подлинного новообразования совершенно не ясен.

В пластинке рис. 27 констатируется прежде всего утрата значительной части плеча у двух хромозом — А и D. У хромозомы С (внизу) недостает части плеча у одной из дочерних ее половинок!

В пластинке рис. 28 фрагментации подверглись обе хромозомы D. Оба отделившиеся фрагмента имеются тут же налицо.

Разнообразные рассмотренные выше уклоняющиеся ядерные пластинки находились в одних и тех же корешках рядом друг с другом и с нормальными пластинками.

В материале, фиксированном два дня спустя после рентгенизации, каждая уклоняющаяся пластинка представлялась единственной в своем роде, и точных повторений, одинаковых аномальных пластинок мы не встречали. Очевидно, процессы деления в течение двух дней, протекших после рентгенизации, только что начались, и — при всей интенсивности процессов морфологических новообразований, последние не имели еще времени размножиться в результате деления клеток. Напротив, в исследованном нами более подробно корешке триплоидного растения, фиксированном через месяц после рентгенизации, аномальные пластинки разных типов повторялись, распределяясь по определенным секторам корешка.

Все поддающиеся анализу пластинки этого корешка были нами исследованы и каждая из них отмечена значком соответствующим ее типу — на поверхности круга, изображающего поперечный разрез корешка — в том месте, где данная пластинка находилась (рис. I — в тексте).

На рис. 18 В мы уже познакомились с одним из аномальных типов, обозначенных нами, как I. Отличие его от нормального заключается в замене двух крючковидных хромозом А двумя равноплечими — маленькой и большой, что объясняется переносом значительной части длинного плеча одной хромозомы А на короткое другой.

Нормальные пластинки занимают правый сектор корешка, а тип I — левый.

На рис. 29 изображена пластинка, представляющая II тип аномалий, занимающий узкий передний сектор корешка. На первый взгляд она похожа на только что разобранный I тип, именно наличием в ней несвойственной *Crepis* большой V-образной хромозомы. Происхождение последней здесь,

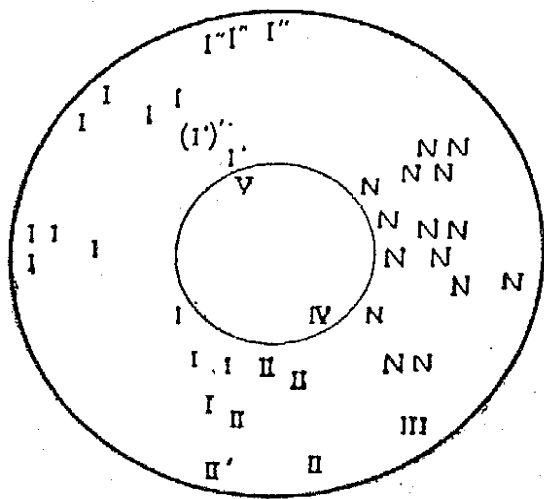


Рис. I. Распределение различных кариотипов в корешке триплоидного растения *Crepis capillaris* через месяц после рентгенизации.

N — нормальные; I, II, III, IV, V — производные от нормальных; I', I'' (I')', II' — вторичные производные.

Fig. I. Distribution of different karyotypes in a radicle of a triploid plant of *Crepis capillaris* 30 days after x-rays treatment.

N — normal, I, II, III, IV, V — derivative from the normal ones; I', I'' (I')', II' — secondary derivative ones.

однако, совсем иное. Если в первой среди нормальных хромозом недосчитывалось 2 А, то здесь не хватает одной С, одной D и половины плеча А (слева). Одно из плеч V-образной хромозомы соответствует по длине хромозоме D, а другие сумме $C + \frac{1}{2}$ плеча А. Таким образом, в состав этой новой хромозомы вошли три хромозомы — две полностью и одна частично. Новое обстоятельство, которое необходимо здесь еще отметить, это резорбирование кинетической перетяжки у одной из двух слившихся цельных хромозом — С или D.

Тип I был представлен 12-ю пластинками, II — четырьмя. Всего по одной пластинке представили еще три типа (III, IV и V), непосредственно и просто выводимые из нормы. Они приведены на рис. 30 — 32.

В первом из них (тип III, рис. 31) утеряна значительная часть одной из хромозом D, с остатком ее, быть может в виде маленького фрагмента (справа).

Во втором (тип IV, рис. 31) подобной же утрате — около половины плеча — подверглась хромозома А (справа). В третьем (тип V, рис. 32) произошла транслокация от хромозомы А (внизу) к хромозоме С (справа).

Самое, однако, замечательное, что в пределах секторов уклоняющихся типов I и II, констатируются в виде отдельных пластинок вторичные изменения этих типов. Мы приводим здесь лишь некоторые из них наиболее резкие и ясные.

Дальнейшее изменение типа II приводится на рис. 33. Здесь две хромозомы А лишены половины более длинного плеча, соответственно чему в плазме имеются 2 крупных фрагмента (сверху). Один из них (правый) мог быть срезан бритвой (он находится в соседнем срезе), другой же (слева) ясно прикрыт с обеих сторон плазмой и должен быть признан за подлинный фрагмент. Все остальное вполне соответствует типу II.

К типу I примыкают три его видоизменения, два из которых находятся в пределах сектора, занимаемого пластинками этого типа — I' и (I')', а третье (I'') — в виде трех пластинок — в дерматогене поблизости от сектора I.

Изменение I' представлено на рис. 34. Оно заключается в утрате маленькой двулучевой хромозомой, оставшейся от А, одного из ее плеч. Оставшаяся часть представлена в виде маленького клинообразного тельца. Все остальное вполне соответствует типу I.

На рис. 35 представлено дальнейшее изменение этого же типа I. Кроме утраты одного плеча у короткой хромозомы (слева), здесь произошло еще разъединение плеч характерной для типа I V-образной хромозомы (справа). Обе последние пластинки находятся поблизости одна от другой, и вторая из них является, быть может, еще последующим изменением вторичного изменения I'.

Последнее вторичное отклонение — от типа I — представленное тремя пластинками в дерматогене по близости от сектора I (рис. 36) касается маленькой V-образной хромозомы, оставшейся от А, и состоит в резком укорочении и обращении в головку одного из ее плеч (в середине).

Небольшое число хромозом у *Crepis capillaris* и ясные их отличия друг от друга делают возможным распознавать каждую из них даже при резких изменениях кариотипа и позволяют восстановить всю историю этих изменений. Последовательные этапы ее представляются в виде такого „дерева“ (рис. 38).

В целях большей точности некоторые более ясные случаи транслокаций были исследованы путем измерения соответствующих хромозом. Последнее производилось по выработанному одним из нас „проекционному“ методу (Левитский 1931) Е. М. Шенцлевой и коснулось четырех пластинок.

В первой из них (рис. 17) — казалось бы наиболее простой — как раз подлежащие измерению хромозомы (D^1 и C^1) представляют по характеру своего хода значительные неудобства — в связи с чем, повидимому, и результат получается менее удовлетворительный. В остальных же трех более благоприятных случаях измерение не только подтверждает выводы непосредственного наблюдения, но и вносит в них некоторые весьма интересные дополнения.

Рис. 17.

$$\begin{array}{lll} D_1 = 6,2 \mu & D = 2,3 \mu & \text{Недостача} = 3,9 \mu \\ C = 3,55 \mu & C_1 = 6,85 \mu & \text{Излишек} = 3,3 \mu \end{array}$$

Недосчитывается, таким образом, $0,6 \mu$. Они или утрачены клеткой или, что более вероятно, должны быть отнесены за счет преуменьшения длины хромозомы C_1 , описывающей в вертикальной проекции самую неудобную для измерения, плавную дугу, два отрезка которой приходится заменять прямыми линиями.

Рис. 18.

$$\begin{array}{lll} A_1 = 5,7 + 1,8 \mu & A_2 - a_2 = 1,4 + 1,8 \mu & \text{Недостача} = 4,3 \mu \\ A_3 (+ a_2) = 5,7 + 6,2 \mu & & \text{Излишек} = 4,4 \mu \end{array}$$

Практически — полное совпадение.

Рис. 30.

$$\begin{array}{lll} \left. \begin{array}{l} A_1 = 6,05 + 1,6 \mu \\ A_2 = 5,6 + 1,6 \mu \\ C_1 = 3,4 + 0,8 \mu \\ C_2 = 3,4 + 0,8 \mu \\ D_1 = 6,0 + 0,2 \mu \end{array} \right\} \text{Среднее} = 5,8 + 1,6 \mu & A_3 - a_3 = 3,6 + 1,6 \mu & \text{Недостача} = 2,2 \mu \\ C_3 - \text{отсутствует} & & \text{Недостача} = 3,4 + 0,8 = 4,2 \mu \\ D_3 (+ C + a) = 5,9 + 6,1 \mu & & \Sigma \text{недостач} = 6,4 \mu \\ & & \text{Излишек} = 6,1 \mu \end{array}$$

Цифры весьма близкие.

Рис. 33.

Здесь первоначальное наблюдение привело к заключению о транслокации с A_3 на C_3 . Измерением удалось вскрыть, более сложный и интересный, характер преобразования. Именно — прибавка к C_3 оказалась явно больше, чем утрата хромозомы A_3 . Недостающая часть утраты была обнаружена на хромозоме A_2 , оказавшейся как раз на соответствующий отрезок короче третьего гомолога — A_1 , размеры коего соответствуют обычным размерам той же хромозомы на других пластинках. Таким образом, к хромозоме C_3 были перенесены — сходно с только что разобранным случаем — части еще двух хромозом: A_2 и A_3 . Числовые данные представляются в таком виде:

$$\begin{array}{lll} A_1 = 5,3 + 1,6 \mu & A_2 = 4,25 + 1,6 \mu & \text{Недостача} = 1,05 \mu \\ & A_3 = 3,2 + 1,6 \mu & \text{Недостача} = 2,1 \mu \\ C_1 = 3,0 + 0,9 \mu & C_3 = 6,05 + 1,6 \mu & \Sigma \text{недостач} = 3,15 \mu \\ & & \text{Излишек} = 3,05 \mu \end{array}$$

Почти полное совпадение.

Обсуждение.

Только что изложенные результаты нашего исследования прежде всего показывают, что преобразования соматических хромозом под влиянием рент-

¹⁾ Расположена горизонтально. Головка и спутник в виду их незначительных объемов во внимание не принимаются.

геновских лучей, установленные генетиками для *Drosophila*, представляют собою явление общего характера, полностью и всесторонне оправдывающееся и на другом конце органического мира—у высших растений. Перед глазами цитолога, жившего до сих пор в атмосфере строгих и прочно установившихся внутрядерных соотношений, развертывается при исследовании рентгенизированных корешков непривычная и жуткая картина причудливых, поистине калейдоскопических преобразований „материальных носителей наследственности“—хромозом, утративших свою обычную устойчивость и как бы отданных на волю игры физико-химических случайностей, возникающих в клетке под влиянием рентгеновского облучения. Изменения, приурочивавшиеся доселе к длительным эволюционным эпохам, целые системы последовательных, разветвляющихся на подобие филогенетического дерева преобразований ядерного аппарата, констатируются в пределах жизни одного корешка. Таково, поистине потрясающее впечатление описанных выше картин на рядового цитолога.

Прежде чем обсуждать более обстоятельно их значение сделаем общий обзор установленного с его чисто фактической стороны.

Наиболее простым и исходным для остальных изменений хромозом, возникающих под влиянием рентгеновских лучей, является их „фрагментация“, т. е. разъединение и обособление отдельных порций их вещества. Это самое обычное и резко выраженное явление в рентгенизированных растениях, вызываемое, очевидно, непосредственно физико-химическими изменениями плазмы под влиянием облучения. Предположение, что разрыв хромозомы может производиться предварительно прирастающей к ней другой хромозомой (Painter and Muller 1929, p. 287), не имеет для себя никаких фактических оснований в нашем материале. Очень многочисленные и ясные случаи фрагментации совершенно не сопровождаются какими-либо срастаниями хромозом или транслокациями их частей (рис. 8, 9, 19, 20, 23, 24).

Разрыв хромозомы большей частью происходит вне кинетической перетяжки. Если бы однако вероятность разрыва для любого поперечника хромозомы (включая и перетяжку) была бы одинакова, то она была бы исчезающе мала для осуществления его точно в месте перетяжки. Между тем, мы имеем, напр., для *Crepis* на 24 случаев обособления частей хромозомы четыре несомненных обособления плеч (рис. 19, 20, 21, 35). Очевидно, значит, перетяжка в этом отношении более податлива, чем другие места хромозомы. То же, б. м., имеет место и для ахроматических перерывов (рис. 2, 3). Разрыв плеча может иметь место на любом месте его протяжения. Если он происходит вблизи перетяжки, то из нормальной двуплечей хромозомы получается головчатая (рис. 1, 2, 3, 6 b, c, g).

Осуществление разрыва данной хромозомы и в данном ее месте определяется не общими какими-либо условиями внутри клетки, а случайными комбинациями условий вблизи соответствующего места хромозомы. Это доказывается тем, что изменение затрагивает почти всегда (за исключением рис. 1) лишь одну из аллеломорфных хромозом, иногда даже лишь одну из дочерних половинок (рис. 27)—во всяком случае, практически тождественную с другой.

Отделившиеся части хромозом лежат нередко в непосредственной близости одна от другой (рис. 6a, b, c, g, 19, 20, 21, 23), свидетельствуя о том, что разрыв хромозомы произошел совсем недавно, именно в данном пространственном положении хромозомы.

При обособлении частей хромозомы размерами меньше поперечника они принимают б. ч. округлый, ядрышкоподобный вид (рис. 2, 8, 15); то же происходит иногда и с более крупными фрагментами (рис. 2, 3, 4). Фрагменты, лишенные кинетической перетяжки, повидимому, не передаются

в последующие генерации клеток и таким образом исключаются из набора. За это говорит нередкая недостача частей хромозомы, без наличия соответствующих им фрагментов или удлинений других хромозом в пластинке (рис. 1, 3, 27, 31, 32, 35, 36), а также отсутствие подобных нерасчлененных фрагментов в повторяющихся аномальных пластинках, наблюдавшихся нами спустя месяц после облучения. С другой стороны, следует отметить, однако, некоторые картины, говорящие за возможность новообразования кинетических перетяжек, как обособившимися плечами хромозомы, так и фрагментами плеч. Если головки на одном из разъединившихся плеч у хромозомы А (рис. 20) и хромозомы С (рис. 21) могут быть объяснены, как оставшиеся части меньшего плеча, то наличие подобных головок на обоих обособившихся плечах (хромосома А, рис. 19) неизбежно говорит за их новообразование. У некоторых фрагментов намечаются перетяжки и посередине их протяжения (рис. 21, 23, 24). В одном из случаев перед нами просто новая маленькая хромосома с перетяжкой и со спутником (рис. 26). Вопрос, однако, насколько все эти перетяжки являются действительно функционально кинетическими, пока остается окончательно не решенным.

Возможность удержаться и в последующих поколениях клеток оторвавшиеся фрагменты приобретают путем присоединения их к другим, снабженным кинетическими перемычками хромозомам.

Это ясно видно на повторных аномалиях набора с подобными „транслокациями“, рассмотренных нами выше в триплоидном корешке *Crepis*. Если „фрагментация“, особенно соединенная с полной утратой отделившегося фрагмента, выражается в укорочении некоторых хромозом, то „транслокация“ узнается по более или менее резкому их удлинению. Такие ненормально удлиненные хромозомы мы находили и у *Secale* (рис. 5, 7), но вполне ясное представление о том, какая именно хромосома, насколько и на счет какой другой хромозомы получила приращение, можно получить лишь на объектах с хорошо выраженной индивидуальностью хромозом, где каждую из них можно узнать, даже в случае ее изменения.

Первый такой случай мы имели у *Vicia sativa*. Здесь, правда, четыре пары головчатых хромозом не отличимы друг от друга, но когда одна из таких хромозом отделяет маленький участок с головкой, а остальной своей частью соединяется с другой такой же головчатой и образует крупную V-образную хромозому (рис. 12), то все обстоятельства такого „перемещения“ совершенно ясны.

У *Crepis* возможно установить каждый раз с полной уверенностью с какой хромозомы и на какое место какой другой хромозомы произошла транслокация. Нами наблюдались такие случаи: 1) с длинного плеча D на дл. пл. С (рис. 17), 2) с длинного плеча А на дл. пл. С (рис. 33), 3) с дл. пл. А на короткое плечо А (рис. 18b), 4) транслокации спутников с нитью: а) с головки D на головку С (рис. 24) и б) с головки D на короткое плечо А (рис. 25).

Констатировано нами и еще более сложное преобразование — „ассоциация“ хромозом: 1) двух однозначных хромозом — А (рис. 21) и двух различных хромозом — D и С (рис. 29). В первом случае еще можно заметить следы кинетических перетяжек, соединившихся хромозом, во втором они исчезли совершенно.

В последнем случае к двум ассоциированным цельным хромозомам (D и С) присоединяется еще крупный отрезок третьей хромозомы А. Аналогичный по сложности тип преобразования представляет и транслокация на одну хромозому отрезков двух других хромозом ($C_3 + a_2 + a_3$ — рис. 32).

Совершенно особое положение занимает образование новой маленькой

хромозомы — с такой характерной и так сказать „подлинной“ особенностью, как типичный спутник на ниточке (рис. 26).

Каков механизм воздействия рентгеновских лучей на хромозомы? В отношении изменений факториальных опыты приводят к признанию, что они сводятся „к внутримолекулярным реконструкциям, вызываемым прямым воздействием рентгеновских квант или электронов на отдельные гены“ (Тимофеев-Ресовский 1930).

Облученные хромозомы, переведенные в необлученную плазму (Тимофеев-Ресовский 1930), равно как необлученные хромозомы, переведенные в облученную плазму (Muller 1930), практически не отличаются по своей мутационной способности от хромозом контрольных, вовсе не облученных особей.

Что касается изменений кариотипических, то мы уже указывали, что фигуры деления, фиксированные немедленно после облучения, оказываются большей частью настолько скомканными, что анализу не поддаются, в немногих же сохранившихся в более или менее нормальном виде митозах никаких изменений, кроме типичного для всяких неблагоприятных воздействий на хромозомы общего их укорочения, мы не обнаружили. Все наблюдавшиеся нами изменения относятся к корешкам фиксированным через два дня или через месяц после облучения. В последнем случае особенно ясно, что изменения единичные, а также „вторичные“ имели место значительно позже воздействия X-лучей. Следует признать, таким образом, что для описанных нами преобразований хромозом — в противоположность факториальным изменениям — главную, если не исключительную, роль играет „последствие“ X-лучей, т.е. какие-то длительные, вернее всего химические изменения плазмы или хромозом, передающиеся из клетки в клетку, а быть может, и на следующие поколения особей.

Существенным свойством возникающих под влиянием рентгеновского облучения преобразований кариотипа является способность их к переходу в последующие генерации клеток. Лишенные части плеча, или получившие его приращение, или даже соединившиеся вместе в одну новую — все такие новые для данного вида хромозомы продолжают нормально расщепляться в процессе митоза и, как мы видели, передаваться от клетки к клетке. Попавши в половые клетки или в них возникши, они должны дать начало целым особям, а затем и расам с новыми кариотипами, резко отличающимися от родительского — так, как это уже доказано для *Drosophila* и некоторых высших растений. Дальнейшая судьба таких особей определится лишь степенью их жизнеспособности и способностью сохраниться в открытой природе — в борьбе за существование.

Мы уже указывали, что изменения кариотипа совершенно аналогичные только что описанным: фрагментации, делеции (выпадения), транслокации нами наблюдались у различных растений и в естественных условиях, в связи с чем мы должны считаться с вполне реальной возможностью подобных внезапных преобразований и в процессе эволюции. При анализе кариосистематических данных, при сравнении идиограмм близких видов, при построении на этих основаниях филогенетических схем мы должны иметь в виду и этого рода пертурбации ядерного аппарата. Последние, перекрещиваясь с изменениями общепринятого до сих пор типа — медленными и постепенными — вносят значительные осложнения в расшифровку филогенетических линий и процессов. Короткие хромозомы или их плечи могут быть и продуктами медленной редукции и внезапного распада хромозом или выпадения их частей; головчатые хромозомы могут происходить и от V-образных — путем редукции одного из плеч — и от их разъединившихся плеч, образовавших

новые кинетические перетяжки и головки; V-образные хромозомы могут быть исходным первичным типом и эволюционировать в сторону головчатых и, наоборот, головчатые, соединяясь вместе — давать V-образную хромозому вторичного происхождения и т. д. и т. д. В ряде случаев такого рода истолкование карнологических данных на основе подобных внезапных преобразований и были даваемы различными исследователями. Так, в семействе лилейных наряду с большинством видов, характеризующихся небольшим числом (8, 16, 12, 16, 24) крупных V-образных хромозом, попадаются отдельные типы, как *Funkia*, *Yucca* — с немногими длинными головчатыми хромозомами и большим количеством мелких и мельчайших, б. ч. бисквитообразных хромозом. Страсбургер давно уже высказывался за происхождение последних путем фрагментации (Strasburger 1910). М. Навашин при массовом исследовании *Crepis tectorum* обнаружили в одной особи добавочную маленькую хромозому со спутником (очень похожую на нашу в рис. 26) — в то время, как одна из хромозом D была лишена спутника и оказывалась несколько короче¹⁾. Автор толкует эту аномалию, как обособление проксимального кончика хромозомы D и образование ею новой головки (M. Nawaschin 1926).

Дарлингтон (Darlington 1929) обнаружил у *Tradescantia virginiana* — четыре формы с различными, но постоянными для каждой числами (2, 3, 4, 5) добавочных фрагментов. Рядом с этим у одной из исследованных им особей различные числа (4, 5, 6) характеризовали отдельные части растения, что автор объясняет „соматической потерей или добавлением“ — в результате неправильностей деления подобных фрагментов. Аналогичные фрагменты были им обнаружены и у одной разновидности *Fritillaria imperialis*. Все эти мелкие элементы снабжены явственными перетяжками, б. ч. терминальными, иногда и медиальными, образовавшимися, по автору, заново и служащими для прикрепления нитей веретена. Те же представления автор прилагает и для объяснения различий в идиограммах видов *Fritillaria*. Одни из них (*F. imperialis*, *Meleagris*, *latifolia*) обладают двумя парами V-образных и 10 — головчатых, а другие (*F. ruthenica*) — 5 парами V-образных и 4 — головчатых. Автор полагает, что первый кариотип произошел из второго путем распада трех пар V-образных хромозом на их плечи и превращения последних в головчатые хромозомы — вследствие образования ими субтерминальных перетяжек. Таким образом, головка хромозомы, толкуемая обычно как редуцированное плечо, т. е. происшедшее от более длинного путем его укорочения, здесь оказывается продуктом внезапного новообразования.

Аналогично, Свешникова (Sweschnikowa 1928) описывает расу *Vicia Cracca*, в которой пара крупных нормальных двухплечих хромозом заменена двумя парами меньших хромозом: одной — из нормальных двухплечих и другой — из головчатых. Она толкует такое преобразование, как результат „некоторых условий, которые вызвали возникновение хроматина в некоторой другой форме“ (стр. 1416).

Нужно сказать, что такого рода приписываемые хромозомам или „хроматину“ „формообразовательные способности“, настолько противоречат современным представлениям о существовании морфологического расчленения хромозом, что следует пока подождать для них более доказательных доводов. Вполне убедительным может быть лишь точно констатированное или искусственно вызванное в пределах особи или чистой линии новообразование кинетических перетяжек, способных к нормальному их функционированию. Указываемые условия остаются пока не выполненными — ни вообще,

¹⁾ Измерений, к сожалению, не произведено.

ни в частности в соответствующих приведенных выше (рис. 19, 21, 23, 24) наших данных. Несомненно, однако, что уже ближайшее время принесет нам разрешение этого основного для понимания природы хромосом вопроса.

Довольно многочисленны кардио-систематические данные, толкуемые как „ассоциация“, или соединение негомологичных хромосом, и среди них несколько весьма убедительных. На первом месте здесь должны быть поставлены кариотипические соотношения у различных прямокрылых, подробно изученные Мс. Clung'ом (1917) и его школой (Woolsey 1915, Robertson 1916). Здесь, как правило, отклонения от типичного для семейства числа — в сторону его уменьшения — сопровождаются появлением вместо типичных для семейства палочкообразных (головчатых) уменьшенного вдвое числа V-образных. Такие отклонения отмечены для отдельных родов и видов и даже особей внутри вида (подробней см. Левитский 1924 и 1931).

Явление того же порядка мы имеем у двух видов *Drosophila* (*D. obscura* и *Willistoni*), обладающих V-образными X-хромосомами, в противоположность вдвое более коротким и „палочкообразным“ (на самом деле неравноплечим)¹⁾ X-хромосомам *D. melanogaster*. Здесь предположение о присоединении к X-хромосомам пары автосом было полностью подтверждено и генетическим анализом (Lancefield and Metz 1922).

У некоторых других животных групп аналогичное истолкование кардио-систематических отношений также является довольно вероятным (*Nematodes* — Walton 1924, *Drosophilinae* — Metz and Moses — 1923)²⁾.

Гипотеза „транслокации“ до сих пор не находила еще себе места в истолкованиях морфологических различий кариотипов естественных групп³⁾ и постулируется пока лишь в виде так наз. „Segmental interchange“ между неаллеломорфными хромосомами — для объяснения различного рода аномальных группировок хромосом в редукционном делении (Belling 1927, Darlington 1929).

Возможно, что транслокации и делеции (выпадения) являются причиной наблюдаемых иногда резких различий между соответственными компонентами пары хромосом, как это констатировано у ряда животных (Carothers и др., приводимые у Wilson — 1925, стр. 931) и нами у некоторых растений (Левитский — 1931a, табл. III: *Trollius patulus*, *Nigella sativa*, *N. diversifolia*; табл. IV: *Delphinium Delavayi*; табл. V: *Aconitum orientale*, *Actaea erythrocarpa*).

Попытка объяснения вторичных перетяжек, как мест сращения транслокаций (Darlington 1929, стр. 264), должна быть отклонена, ибо, как мы видели на нашем экспериментальном материале (рис. 17, 18 B, 30, 33), никаких следов сращения при этом не наблюдается.

В связи с описанными выше внезапными преобразованиями хромосом возникает весьма важный вопрос — о путях и способах осуществления одного из самых распространенных процессов кардио-морфологической эволюции — „филогенетического укорочения“ (DeLanau 1926), или редукции хромосом. Представляет ли она, как полагает Делоне (l. c. стр. 349) очень медленный поступательный процесс, или и в данном случае возможны простые отрывы и утраты кусков хромосомы путем „фрагментации“. При достаточно большом числе видов даже чисто случайные различно локализованные разрывы могут дать в результате впечатление „непрерывного ряда последова-

1) Bridges 1927.

2) Более подробные данные см. у Рейтера (Reuter 1930).

3) Нами сделаны попытки в этом направлении для *Vicia Faba* и *Crepis pulchra* (Левитский 1931a, стр. 202).

тельных укорочений“ определенной хромозомы. Более существенным обстоятельством в данном случае является обнаруженная нами „передача“ некоторого состояния, благоприятствующего укорочению, на соседние участки и даже на другое плечо хромозомы (Левитский 1931а). Та же взаимозависимость отдельных частей хромозомы в процессе ее редукции может быть ясно усмотрена и на главном объекте Делонне — *Muscari*. Особенно наглядно в этом отношении сопоставление двух наборов на рис. 15 (1. с.), где видно, что редукция отдельных типов хромозом распространяется в равной мере на все морфологически обособленные части хромозом, вследствие чего и „специфические черты строения отдельных хромозом сохраняются при этом с величайшим постоянством“ (стр. 363).

Простые отрывы кусков хромозомы, носящие совершенно неупорядочный характер — своего рода „несчастных случайностей“, никак не могли бы вылиться в такого рода взаимозависимость в процессе укорочения отдельных частей хромозомы. Здесь, повидимому, неизбежно приходится принять процесс более глубокого, органического характера, выражающийся в последовательно распространяющемся внутреннем изменении вещества хромозомы.

Замечательный, как уже указывалось (Левитский 1931 а) факт равномерного фиалетического изменения обеих хромозом каждой индивидуальной пары также говорит против большой эволюционной распространности внезапных и резких изменений хромозом — поражающих, как при воздействии x -лучей, всегда отдельные хромозомы.

Этим отнюдь не исключается, однако, возможность в редких случаях и подобных изменений с дальнейшим филогенетическим сохранением, напр., укорочений хромозом путем простого отрыва участков их тела. Сюда как раз, быть может, относятся те случаи, где среди мало измененных V-образных хромозом резко выступает одна — лишь с ничтожным остатком одного из плеч, в виде головки, как это имеет место, напр., в родах *Nigella*, *Cimicifuga* и *Actaea* (Левитский 1931 а).

Как бы там ни было, из всего изложенного ясно, что с прибавлением к разнообразным, ранее привлекавшим внимание исследователей изменениям кариотипа еще описанных здесь новых преобразований внезапного характера проблема эволюции становится еще сложнее и многообразнее.

ЛИТЕРАТУРА.

Работы на русском языке.

- Делоне, Л. Н. 1929. — Опыты по рентгенизации культурных растений I. Пшеницы. Труды Научн. Инст. Селекции. Киев, в. 4.
Делоне, А. Н. 1930. — Опыты по рентгенизации пшениц. Научн. Инст. Селекции Союзсахара. Киев, т. VI, в. 2.
Левитский, Г. А. 1924. — Материальные основы наследственности. Киев.
Левитский, Г. А. 1931. — Морфология хромозом. Тр. по Прикл. Бот., Ген. и Сел., т. 27, в. 1.
Левитский, Г. А. 1931а. — Морфология хромозом и понятие „кариотипа“ в систематике. Тр. по Прикл. Бот., Ген. и Сел., т. 27, в. 1.

Работы на иностранных языках.

- Alberti, W. und Politzer, G. 1923. — Über den Einfluss der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 100.
Alberti, W. und Politzer, G. 1924. — Über den Einfluss der Röntgenstrahlung auf die Zellteilung. Ebenda. Bd. 103.
Belling, I. 1927. — The Attachment of chromosomes at the Reduction Division in Flowering Plants. Journ. of Gen. v. XVIII.
Bridges, C. B. 1927. — Constrictions in the chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Biol. Zbl. Bd. 47.
Darlington, C. D. 1929. — Chromosome behaviour and structural hybridity in the Tradescantiae. Journ. of Gen. v. XXI, № 2.
Delaunay, L. N. 1926. — Phylogenetische Chromosomenverkürzung. Zeitschrift f. Zellf. und mikroskopische Anat. Bd. 4, № 3.
Delaunay, L. N. 1930. — Die Chromosomenaberranten in der Nachkommenschaft von röntgenisierten Ähren einer reinen Linie von *Triticum vulgare albidum* All. Zeitschrift f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. LV.
Dobzhansky, Th. 1929. — Genetical and cytological proof of translocations involving the third and the fourth chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Biol. Zbl. Bd. 49, H. 7.
Dobzhansky, Th. 1930. — Translocations involving the third and the fourth chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Genetics, 15.
Gager, C. S. 1908. — Effects of the rays of radium on plants, Mem. New York Bot. Gard. 4.
Gates, R. R. 1924. — Polyploidy. Brit. Journ. Exp. Biol. 1.
Goodspeed, T. H. 1929. — Cytological and other Features of Variant Plants Produced from X-Rayed Sex Cells of *Nicotiana tabacum*. The Bot. Gazette v. LXXXVII, № 5.
Goodspeed, T. 1929. — The Effects of X-Rays and Radium. Journ. of Heredity, v. XX, № 6.
Goodspeed, T. H. 1930. — Meiotic phenomena characteristic of first generation progenies from X-Rayed tissues of *Nicotiana tabacum*. Univ. of Calif. Public. in Botany. V. II, № 18.
Goodspeed, T. H. and Avery, Pr. 1930 — Nature and Significance of Structural Chromosome Alterations Induced by X-rays and Radium. Cytologia v. I, № 3.
Hertwig, G. 1920. — Das Radiumexperiment in der Biologie. Strahlentherapie, Bd. II.
Hertwig, P. 1911. — Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderungen in den Kernteilungsfiguren von *Ascaris meg.* Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77.

- Hertwig, P. 1927. — Partielle Keimesschädigungen durch Radium- und Röntgenstrahlen. Handb. der Vererb. wiss. Bd. III.
- Koernicke, M. 1905. — Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. D. Bot. Ges. 23.
- Lancefield, R. C., Metz, Ch. W., 1921. — Non-disjunction and the chromosome relationships of *Drosophila Willistoni*. Am. Natur. 56.
- Mc. Clung, C. E. 1917. — The multiple chromosomes of *Hesperotettix* and *Mermiria*. Journ. Morph. 29.
- Merriman, M. L. 1904. — Vegetable cell. divisions in *Allium*. Bot. Gaz. 37.
- Metz, C. W. and Moses, M. S. 1923. — Chromosomes of *Drosophila*. Chromosome relationships and genetic behavior in the genus *Drosophila*. I — A comparison of the chromosomes of different species of *Drosophila*. Journ. Her. 14.
- Mohr, O. L. 1919. — Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluss der Radiumstrahlen und der Kältewirkung auf die Chromatinreifung und das Heterochromosomen bei *Decticus verrucivorus*. Arch. t. mikr. An. u. Entw. Bd. 92, Abt. II.
- Muller, H. J. and Painter, T. S. 1929. — The cytological expression of changes in Gen alignment produced by X-rays in *Drosophila*. The American Naturalist. V. LXIII.
- Nawaschin, M. S. 1926. — Variabilität des Zellkernes bei *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat. Bd. IV, H. 2.
- Painter, T. S. and Muller, H. J. 1929. — Parallel, Cytology and Genetics of induced translocations and deletions in *Drosophila*. Journ. of Heredity. v. XX, № 6.
- Payne, F. 1913. — A study on the effect of radium upon the eggs of *Ascaris megalcephala univalens*. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 36.
- Pekarek, J. 1927. — Über den Einfluss der Röntgenstrahlen auf die Kern- und Zellteilung bei Wurzelspitzen von *Vicia Faba*. Planta, Bd. 4, H. 3.
- Perthes, G. 1904. — Versuche über den Einfluss der Röntgenstrahlen und Radiumstrahlen auf die Zellteilung. Deutsche Med. Wochenschr. 30.
- Reuter, E. 1930. — Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen. Acta. Zool. fennica 9.
- Robertson, W. R. 1916. — Chromosome studies LI. Taxonomie relationships shown. in the chromosomes of *Tettigidae* and *Acrididae*: V-shaped chromosomes and their significance in *Acrididae*, *Locustidae* and *Gryllidae*: Chromosomes and Variation. Journ. of Morph. 27.
- Sapehin, A. A. 1930. — Röntgen-Mutationen beim Weizen (*Triticum vulgare*). Der-Züchter H. 9.
- Stein, E. 1922. — Über den Einfluss der Radiumbestrahlung auf *Antirrhinum*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. lehre Bd. 29.
- Strasburger, E. 1910. — Chromosomenzahl. Flora 100.
- Trankowsky, D. E. 1930. — „Leitkörperchen“ der Chromosomen bei einigen Angiospermen. Zeitschr. Zellf. u. mikr. Anat. Bd. 10, H. 4.
- Walton, A. C. 1924. — Studies on nematode gametogenesis. Zetschr. Zellen. u. Gewebel. I.
- Wilson, E. B. 1925. — The Cell in Development and Heredity.
- Woolsey, C. Y. 1915. — Linkage of Chromosomes correlated with reduction in numbers among the species of a genus, also within a species of the *Locustidae*. Biol Bull. 28.

ОБЪЯСНЕНИЯ РИСУНКОВ. EXPLANATION OF PLATES.

Таблица I. Plate I.

- Рис. 1. (Fig. 1). *Secale cereale* — II 20, № 1¹⁾.
Рис. 2. (Fig. 2). *Secale cereale* — III 6, № 2.
Рис. 3. (Fig. 3). *Secale cereale* — II 20, № 3.
Рис. 4. (Fig. 4). *Secale cereale* — II 20, № 4.
Рис. 5. (Fig. 5). *Secale cereale* — II 20, № 5.

Таблица II. Plate II.

- Рис. 6. (Fig. 6). *Secale cereale* А — III 6, № 6; В — III 6, № 7; С — III 6, № 6;
D — II 20, № 8; Е — II 20, № 9; F — II 20, № 8; G — II 20, № 10.
Рис. 7. (Fig. 7). *Secale cereale* А — II 20, № 11; В — II 20, № 5.
Рис. 8. (Fig. 8). *Secale cereale* — II 20, № 12.
Рис. 9. (Fig. 9). *Secale cereale* — II 20, № 12.
Рис. 10. (Fig. 10). *Secale cereale* — III 6, № 7, × 1000.

Таблица III. Plate III.

- Рис. 11. (Fig. 11). *Vicia sativa* — II 20, № 1.
Рис. 12. (Fig. 12). *Vicia sativa* — II 20, № 1.
Рис. 13. (Fig. 13). *Vicia sativa* — II 30, № 2.
Рис. 14. (Fig. 14). *Vicia sativa* — II 30, № 2.
Рис. 15. (Fig. 15). *Vicia sativa* — II 20, № 3.

Таблица IV. Plate IV.

- Рис. 16. (Fig. 16). *Crepis capillaris* — Норм. (Normal) № 1.
Рис. 17. (Fig. 17). *Crepis capillaris* — III 6, № 2.
Рис. 18. (Fig. 18). *Crepis capillaris* — Триплоид (Triploid) I 60, № 3
Рис. 19. (Fig. 19). *Crepis capillaris* — I 40, № 4.
Рис. 20. (Fig. 20). *Crepis capillaris* — I 60, № 5.
Рис. 21. (Fig. 21). *Crepis capillaris* — I 90, № 6.
Рис. 22. (Fig. 22). *Crepis capillaris* — II 20, № 7.

Таблица V. Plate V.

- Рис. 23. (Fig. 23). *Crepis capillaris* — I 90, № 6.
Рис. 24. (Fig. 24). *Crepis capillaris* — III 6, № 8.
Рис. 25. (Fig. 25). *Crepis capillaris* — I 40, № 9.
Рис. 26. (Fig. 26). *Crepis capillaris* — III 6, № 8.
Рис. 27. (Fig. 27). *Crepis capillaris* — II 20, № 10.
Рис. 28. (Fig. 28). *Crepis capillaris* — III 6, № 8.

¹⁾ В объяснениях рисунков указывается растение, примененная трубка, продолжительность облучения в минутах и № корешка. Увеличение везде × 4000.

Таблица VI. Plate VI.

- Рис. 29. *Crepis capillaris*—Триплоид. II аномальный тип.
Fig. 29. *Crepis capillaris*—Triploid. II-nd anomalous type.
Рис. 30. *Crepis capillaris*—Триплоид. III аномальный тип.
Fig. 30. *Crepis capillaris*—Triploid. III-d anomalous type.
Рис. 31. *Crepis capillaris*—Триплоид. IV аномальный тип.
Fig. 31. *Crepis capillaris*—Triploid. IV-th anomalous type.
Рис. 32. *Crepis capillaris*—Триплоид. V аномальный тип.
Fig. 32. *Crepis capillaris*—Triploid. V-th anomalous type.
Рис. 33. *Crepis capillaris*—Триплоид. Аномальный тип (II') производный от II.
Fig. 33. *Crepis capillaris*—Triploid. Anomalous type (II') derivative from II.

Таблица VII. Plate VII.

- Рис. 34. *Crepis capillaris*—Триплоид. Аномальный тип I', производный от I.
Fig. 34. *Crepis capillaris*—Triploid. An anomalous type I' derivative from I.
Рис. 35. *Crepis capillaris*—Триплоид. Аномальный тип (I')', производный от I'.
Fig. 35. *Crepis capillaris*—Triploid. An anomalous type (I')' derivative from I'.
Рис. 36. *Crepis capillaris*—Триплоид. Аномальный тип I'', производный от I.
Fig. 36. *Crepis capillaris*—Triploid. An anomalous type I'' derivative from I.

Таблица VIII. Plate VIII.

Рис. 37. — Преобразования кариотипа *Crepis capillaris* в пределах одного триплоидного корешка.

Fig. 37. — Transformation of the karyotype of *Crepis capillaris* in the boundaries of a triploid radicle.

ТАБЛИЦА I
ПЛАТЕ I



1



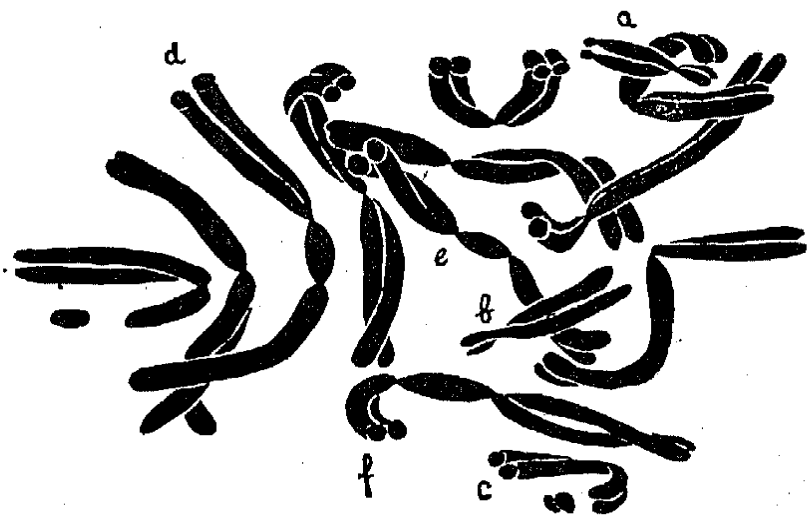
2



3



4



5

ТАБЛИЦА II
ПЛАТЕ II

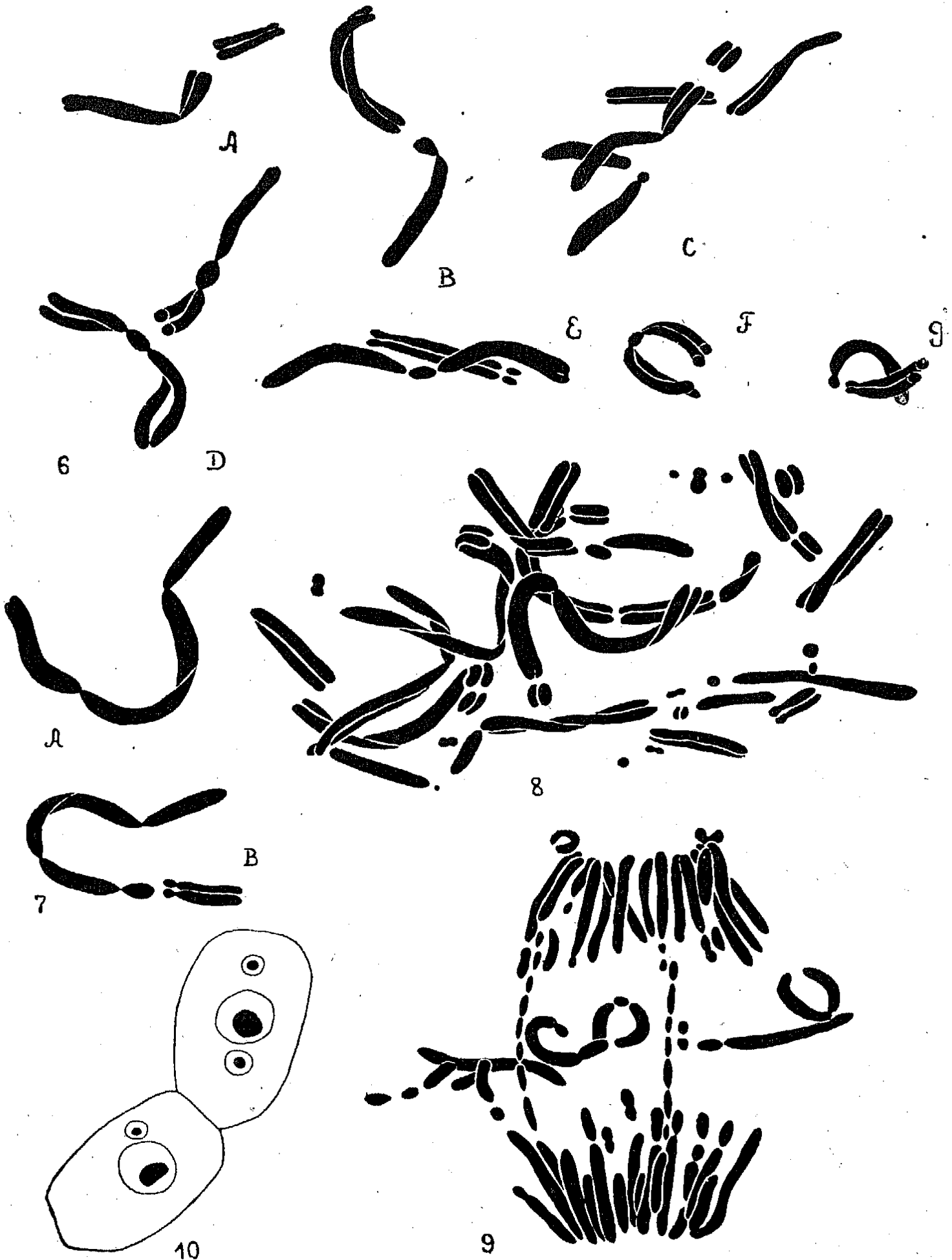
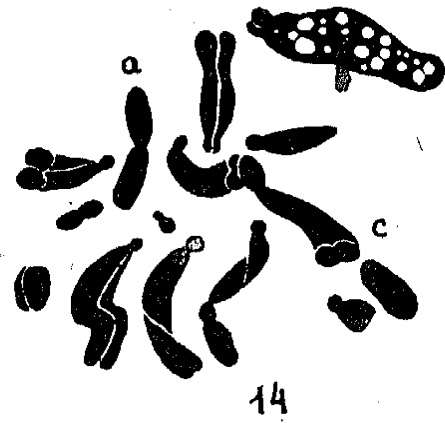
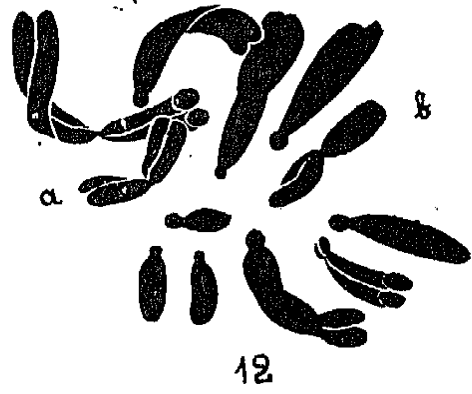


ТАБЛИЦА III
ПЛАТЕ III



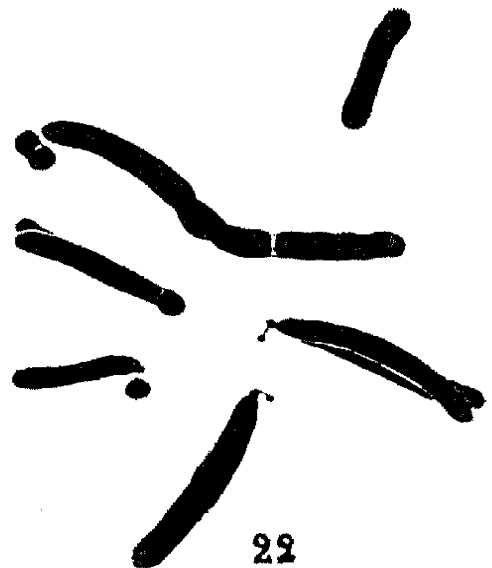
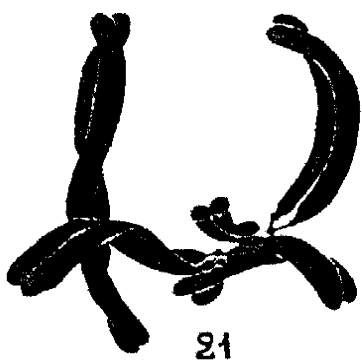
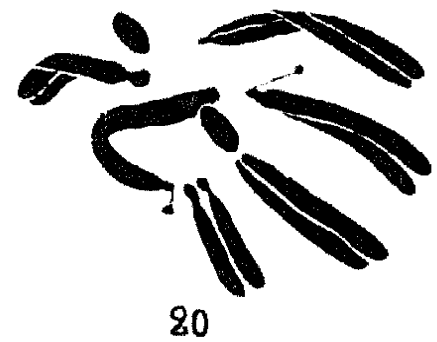
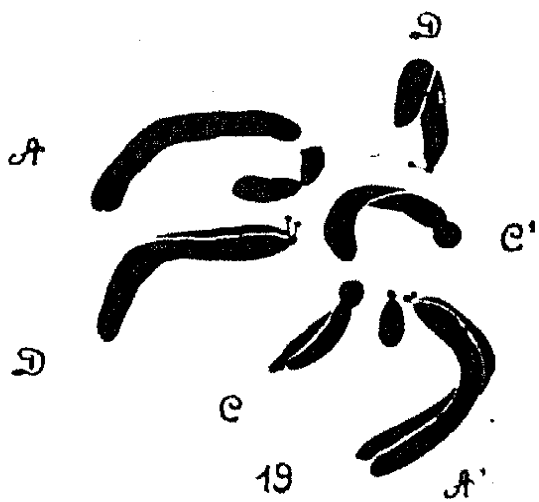
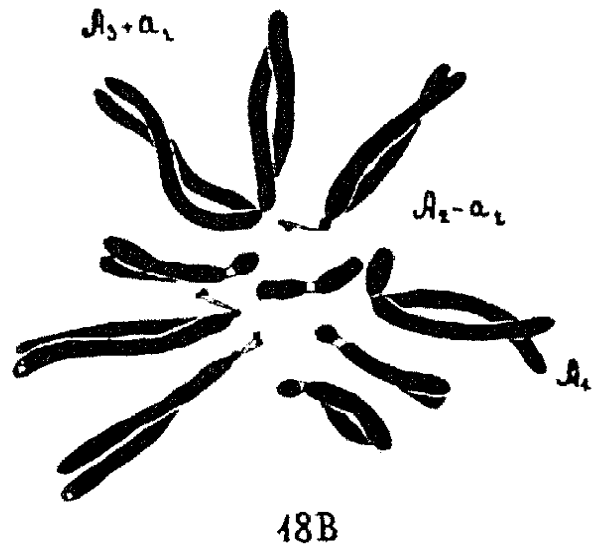
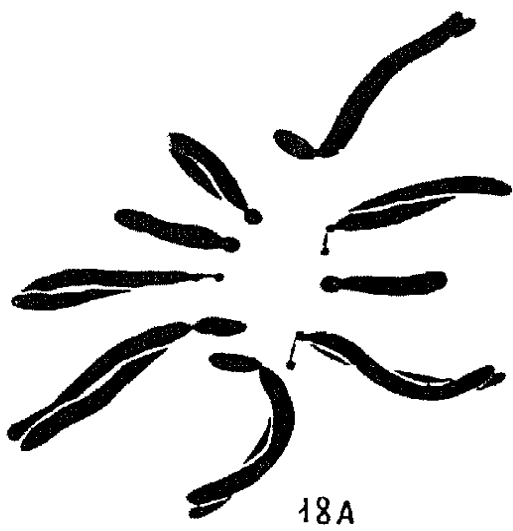
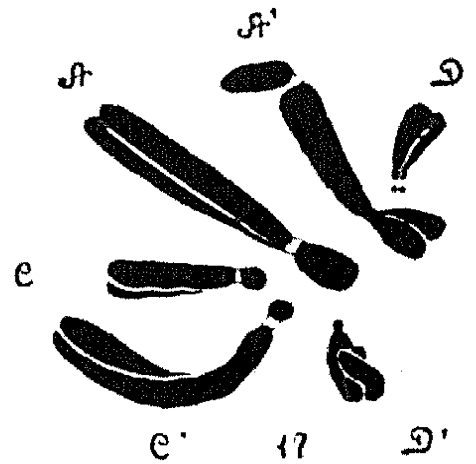
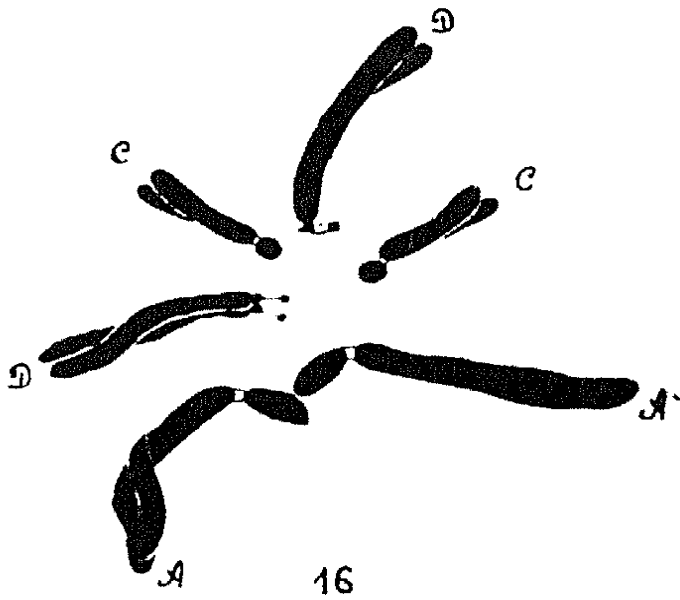


ТАБЛИЦА V
PLATE V

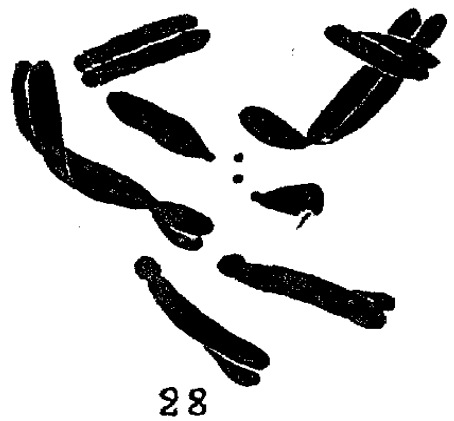
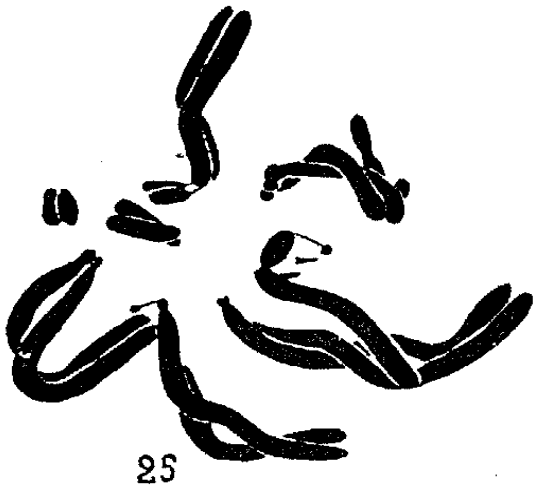
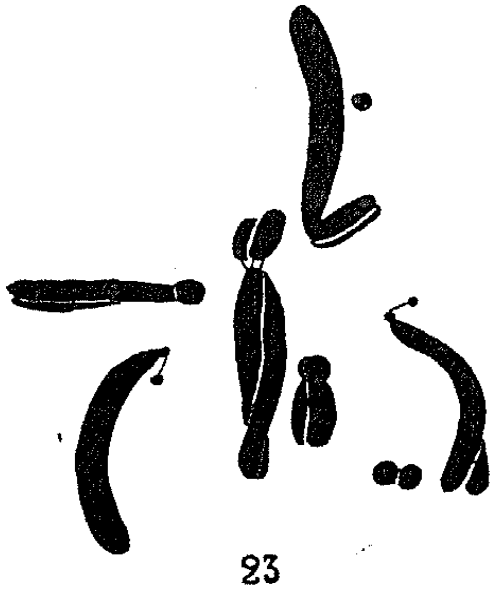


ТАБЛИЦА VI
 ПЛАТЕ VI

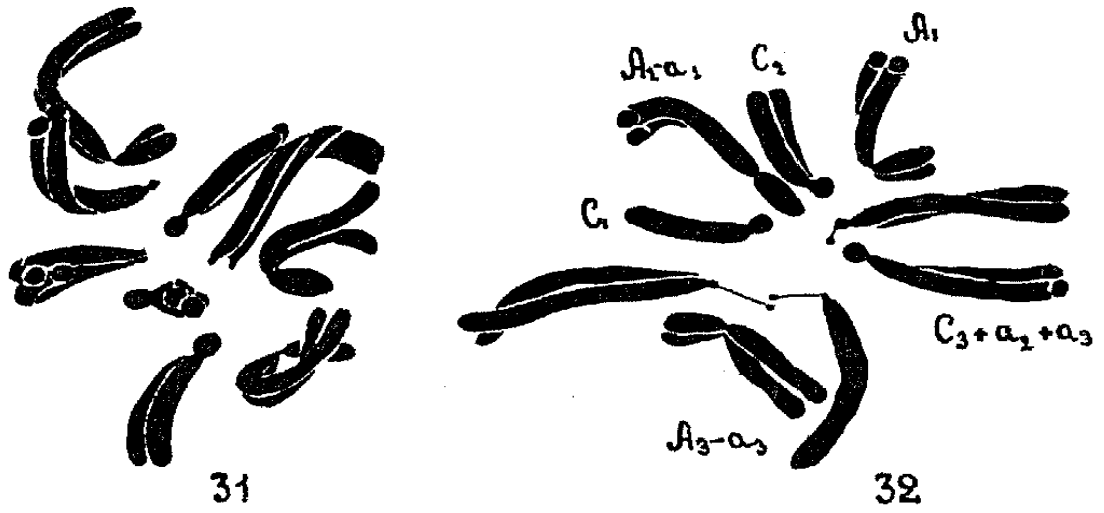
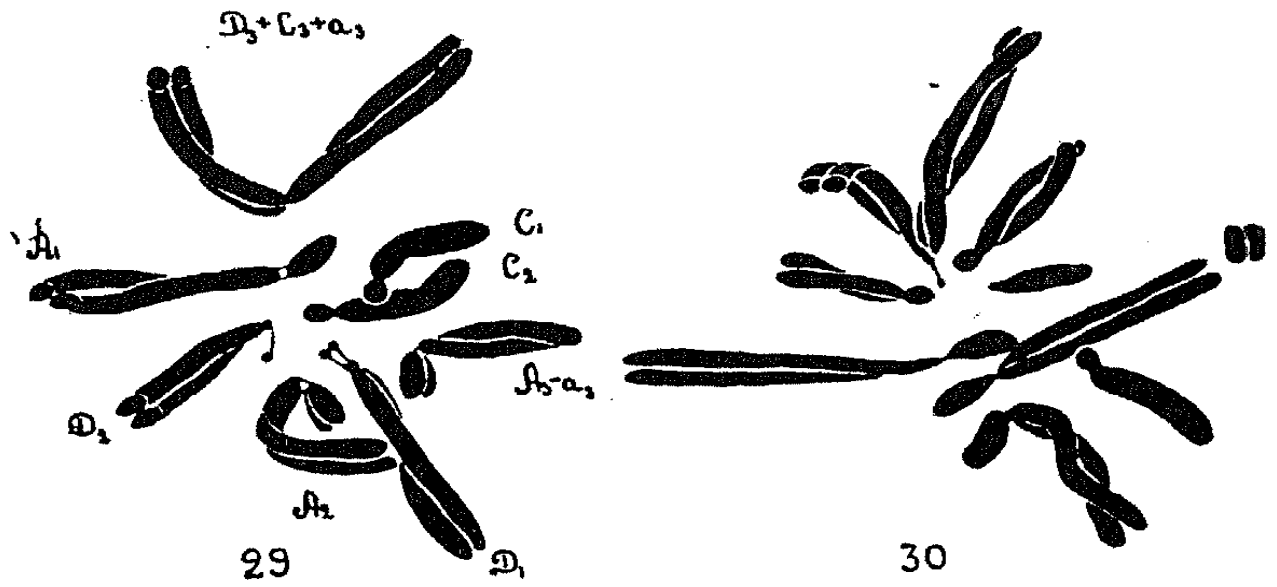
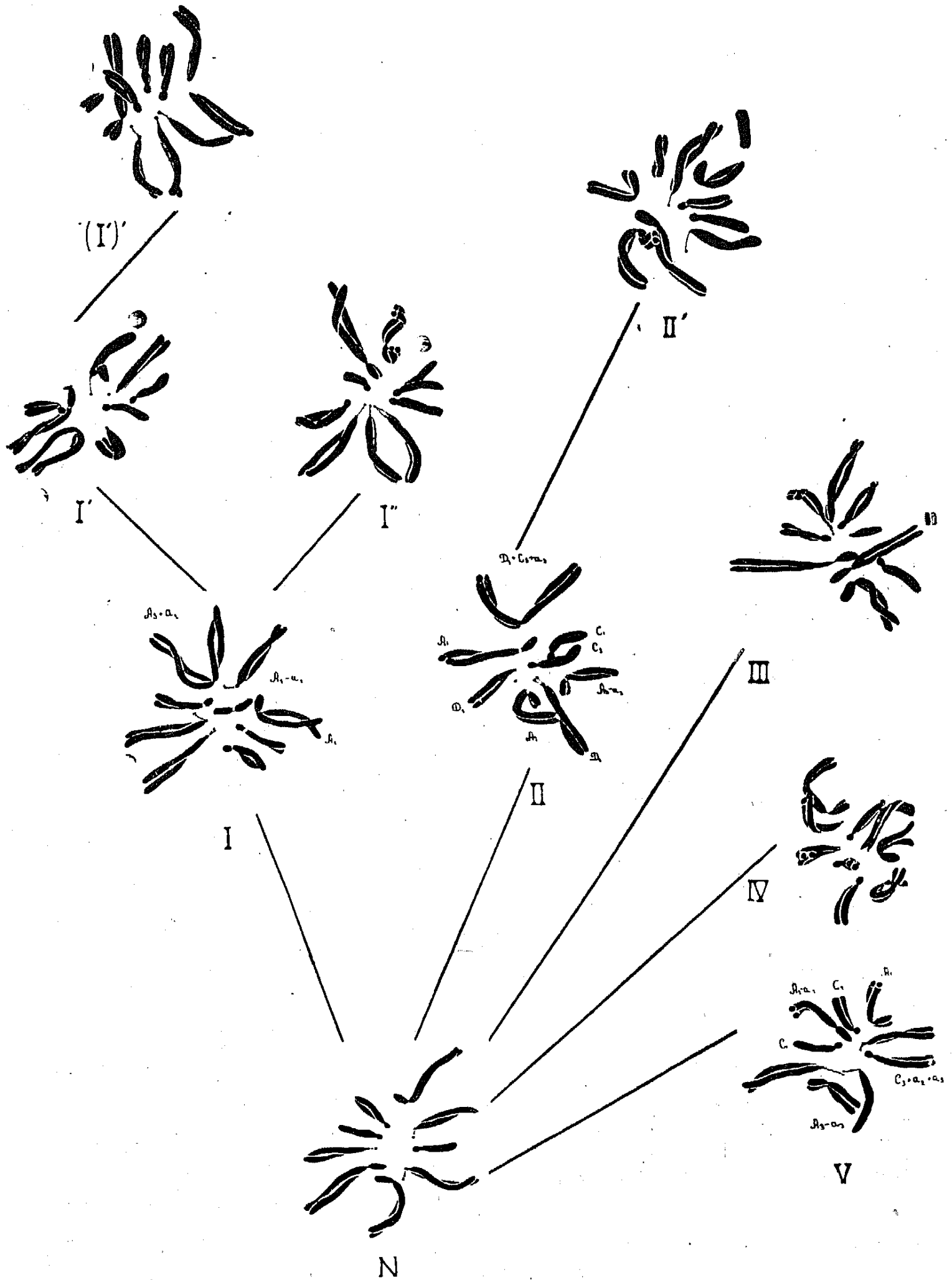


ТАБЛИЦА VII
ПЛАТЕ VII



ТАБЛИЦА VII
 ПЛАТЕ VIII



Transformations of chromosomes under the influence of X-rays.

Г. А. Левичский и А. Г. Араратян.

History of the question.

The sharp perturbations in the process of nucleus division, induced by the x-rays, have been known ever since the work conducted on these lines by Kōrnicke (1905)—on the somatic division in *Pisum* and *V. Faba* and the reduction division in *Lilium*, and that of Gager (1908)—on the somatic division in *Allium*. Later on, the question has been studied with more detail by Mōhr (1919) on the spermatogenesis of an Orthopteran, *Decticus*, and especially by Alberti and Politzer (1923, 1924) on the somatic mitoses of the salamander.

The turning point and beginning of a new era for the question we are interested in, are the communications of Muller and Painter (1929), Painter and Muller (1929) and Dobzhansky (1929) on the translocations induced by the x-rays in *Drosophila*.

If in the works of the first period the x-rays might be regarded as a kind of destructive or disorganizing factor—in regard to the nuclear apparatus and the mitotic division, the works of a genetic-cytological trend (Muller and Painter 1929, Dobzhansky 1929, Goodspeed and Avery 1930, Delaunay 1930) show that the influence of this physical agent may be much more subtle, complex and essential.

Entering the cell in proper doses, the x-rays create certain new conditions of the physico-chemical equilibria, leading not only to destruction and perturbation, but also to some transformations in the nuclear apparatus—of a steady, hereditary character. It is an interesting fact, that it is not only a rearrangement of the chromosomes, in the sense of their elimination or multiplication¹) which takes place in the given case. In result of the phenomena of fragmentation and translocation, induced by the x-ray treatment, the chromosomes themselves undergo changes: there suddenly appear new types of chromosomes, the idiogram of the species changes. Analogous phenomena have been observed by us under natural conditions too (Lewitsky and Shepeleva, unpubl.) and play perhaps an important role in the process of evolution. A closer knowledge of the nature of these transformations, as well as of their limits, becomes therefore an urgent want. An indispensable condition of this knowledge are however, such methodics and such objects in which the morphology of chromoso-

¹ As the occurrence of triploid and tetraploid individuals in the progeny of *Nicotiana Tabacum* treated with x-rays (Goodspeed 1930), or in form of minus- and plus aberrants (Delaunay 1930).

mes manifests itself sufficiently distinctly. As our laboratory may boast certain attainments in this domain (Lewitsky 1931), we have decided to study the question as to the influence of the x-rays in particular from the point of view of the transformations taking place in the morphology of the chromosomes, the more that such experimentally induced changes ought to afford some data for the comprehension of the very essence of this morphology.

Material and methodics.

Three plants were chosen for the investigation: rye (*Secale cereale*), vetch (*Vicia sativa*) and *Crepis capillaris (virens)*.

Exposure to the influence of x-rays was effectuated to the 1—2 days old seedlings. The seeds of these plants had been grown on filtering paper in Petri dishes at a temperature of 15°—18°C. The x-rays treatment began at noon. Immediately before the control portions had been fixed. After each dosis, a part of the seedlings subjected to the influence of x-rays was fixed forthwith, the other part—only after two days. For *Secale* and *Crepis* the chondriosome fixation „5—5“ (see Lewitsky 1931) was used, while *Vicia* was fixed with chrom-acetic formalin „10—4—1“. The staining was iron-alum-haematoxylin.

Only such figures of the division which lay entirely within the section and are covered on both sides with plasma, were taken into consideration.

Irradiation was effected by means of tubes designed by us as I, II and III

I. Philips Metallix, type C, N 322, of the outmost power 1,8 mA (milliamper).

II. Philips Metallix, tipe D; N 3, N 517, of the outmost power 8 kV, 6 mA.

III. C. H. F. Muller's, model 29, with a wolphram antikathode, of the outmost power 85 kV, 15 mA.

The following doses were used by us:

I.	tube	1.5 mA	60 kV	25 cm	from antikathode	— 22, 40, 60, 90 minutes.
II.	„	5 mA	60 kV	25	„ „ „	— 5, 10, 20, 30 „
III.	„	5 mA	60 kV	25	„ „ „	— 3, 6 „

A filter was not used.

Results of the investigation.

If fixed immediately after irradiation, the sections of all plants were very poor in mitoses, those present being mostly crumpled, with shrunken, deformed and agglutinate chromosomes. In rare more favourable cases the chromosomes were only greatly shortened and thickened. No other changes have been here observed. Our investigation was therefore concentrated on the material fixed two days after x-ray treatment. Here a multitude of chromosome transformations—side by side with normal ones—were to be seen.

Secale cereale.

The karyotype of *Secale cereale* is characterized of six pairs of „normal bi-armed“ ¹⁾ chromosomes showing no especially sharp differences (comp. Lewitsky 1931), and one pair distinguished by peculiar large appendages separated by an achromatic zone. In view of impossibility of directly discerning the most individual chromosome types the changes induced by x-ray treatment commonly become detectable only when they manifest themselves sufficiently sharply.

One rather little changed plate is represented in fig. 1 ²⁾. Two chromosomes to the right at once draw our attention by their very short, almost head-like proximal arms.

Such chromosomes are characteristic—as additional ones to the normal set—of 16-chromosome rye (Levitsky 1930). Here, however, they make part of a 14-chromosome set, having originated through the modification of two normal bi-armed chromosomes. Part of the substance of the latter has disappeared without a trace. The absence of chromosomes with appendages takes one suppose that just these two typical chromosomes have undergone a perfectly identical modification—by way of losing the greater part of the short arm along with its appendage.

In figure 2 we see 15 larger elements and several small ones. Among the first there are 10 normal bi-armed chromosomes, a headed one (to the right), two, as it were, separate arms (to the left—*a* and *b*) and two shorter elements (*c* and *d*).

By joining *a* and *b*, and adding the segments *c* and *d* to the short arm of the headed chromosome, we reconstitute the 12 normal bi-armed chromosomes of rye. Two chromosomes prove to be missing or are represented by fragments. The two small elements, *e* and *f* are very suggestive of the appendages typical of one of the chromosome pairs of rye. There remain still several small fragments one of which has been rounded into a nucleolus-like structure.

In (fig 3) we see 11 normal bi-armed chromosomes, a headed one (*a*), one in form of an arm (*b*) and three shorter fragments: one (*c*) with a head and two (*d*, *e*) non-differentiated ones; two small fragments (in the middle) recall appendages. Below there is a nucleolus-like element.

If we tried to „reconstitute“ the missing 3 normal bi-armed chromosomes by means of the deviating elements *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, these would suffice at best only for 2 chromosomes. Besides, in chromosomes *f* and *g* a considerable portion of one of the arms is lost.

In fig. 4 we find besides the above described changes, still other more peculiar ones: a sharply segmented chromosome (below), an annular element (to the left), and an undifferentiated, though very long (for an arm) element (above).

Fig 5 shows 14 chromosomes, 8 of them being normal bi-armed ones. Three, out of the remaining six, are about twice shorter than the norm (*a*, *b*, *c*); the other three are considerably longer (*d*, *e*, *f*); each of them consisting of three parts divided by sharp constrictions. The most natural would be to suppose the translocation of the missing parts of the

¹⁾ For terminologie see Lewitsky 1931.

²⁾ In the explanation of the figures we indicate the plant, the tube used, the duration of irradiation in minutes, and the No of the radicle. Magnification is everywhere $\times 4000$.

short elements to the abnormally long ones. The medium articles of the latter are however, so short that they cannot correspond to an arm which, in the given case, in all the chromosomes having received additions, must thus have acquired another sharp secondary constriction.

Fig. 6 shows different cases, degrees or perhaps stages of dissociation of the parts of the chromosome. In *A* the separated portions of the arm have partly retained the truncate shape of the rupture edges, while in *B* and *C* they are already slightly rounded. In *C* above, we have evidently two arms only just dissociated at the constriction. Fig. *B*, *D*, *E*, *F*, *G* represent different degrees of rupture near to the constriction, which leads to the formation of the above described headed chromosomes ¹⁾.

Sometimes the rupture occurs so near the constriction that the head remaining of the arm is smaller than the diameter of the chromosome (*C*—below).

Fig. 7 shows instances of very elongated and at the same time tri-(or even tetra-)articulate chromosomes. One of the end segments may be interpreted as translocation, though in the already known cases the latter shows in a perfect obliteration of the place of connection.

Extreme cases of the disturbance of normal conditions, are represented in fig. 8 and 7. They show themselves in a marked fragmentation of the chromosomes, as well as in their elimination and lagging during mitosis.

From such eliminated chromosomes, fragments, or their groups, the small „additional nuclei“ are formed, which are rather common in material treated with x-rays (fig. 10).

Vicia sativa.

The normal plate of this species (fig. 11) consists of a pair of normal bi-armed chromosomes (*a* and *b*) and of five pairs of headed chromosomes, one of which being small.

The plate of fig. 12 was taken from the same radicle. Of the just described types we find here a pair of normal bi-armed chromosomes (*a* and *b*) which, however, in distinction of the corresponding chromosomes of the preceding plate, are almost equal-armed, 2 short headed chromosomes (below), and 6 long headed ones (instead of 8). Instead of the two missing chromosomes of the last type we have: 1) one very short headed chromosome (in the middle) and 2) one very large chromosome with strongly developed arms, not in the least typical of *Vicia sativa* (to the left). If the two new chromosomes have been formed from the two missing ones—and this will be the simplest and most natural supposition—then the small new chromosome must be evidently regarded as a proximal headed fragment of one of the disappeared chromosomes. The other fragment must have associated with the other missing large headed chromosome and together with it must have formed a new V-shaped bi-armed chromosome. The head of the former entire chromosome will have fused, as must be supposed, with the fragment that associated with it. Such a supposition will be simpler than the resorption of the head and the

¹⁾ It will be the simplest way to assume the same mode of origin for the headed chromosomes described by Delaunay (1930) for wheat, as well as by me—in 16-chromosome rye (Levitsky 1930).

formation of a kinetic constriction in the place of connection of the formerly isolated chromatine elements.

The plates of fig 13 and 14 were taken from the same radicle. They differ considerably from the norm, as well as from one another.

Among the 15 chromosomes of fig. 13 a pair of normal bi-armed chromosomes, evidently represented by *a* and *b*, is found with some difficulty. They surprise one by their markedly unequal arms. In fig. 14 the corresponding type is represented by only one almost equal-armed chromosome (*a*).

New for *V. sativa* is here the chromosome *c*—long with a large, elongated-elliptical head—represented, evidently, in both plates.

In the plate of fig. 13 attention is drawn by 5 short chromosomes instead of 2 normal ones, for which reason we find 15 chromosomes in the plate—instead of 12.

The second plate (fig. 14) still more markedly departs from the norm: part of the chromosomes is replaced by small fragments—with heads and without them, while one of the chromosomes (to the right, above) evidently undergoes a kind of vacuolic degeneration.

In the plate of fig. 15 one element of the pair of small chromosomes is missing, being replaced by a small fragment.

Crepis capillaris.¹⁾

Crepis capillaris show exclusively distinct karyotypical conditions, in form of three pairs of chromosomes, each of which may be recognized at once and differs sharply from the two others. These peculiarities make the plant an extremely convenient subject for the study of different transformations in the nuclear apparatus, as even with the sharpest changes in the chromosomes, the latter may be still recognized, and it may be stated exactly what has happened to each of them.

The normal set of *Crepis capillaris* (fig. 16) consists, as well known, of one pair of normal bi-armed, „hook shaped“ chromosomes *A*, short headed ones *C*, and long ones with small heads and with satellites—*D*¹⁾.

In fig. 17 we see a large distal segment differentiating from chromosome *A*; chromosome *D* is much shortened, and chromosome *C* correspondingly elongated—evidently at the expense of a portion of chromosome *D* added to it.

In the above described case „translocation“ has taken place in regard to the distal end of a chromosome of another type. In the following case the translocated large fragment grows together with the proximal end of a chromosome of the same type. We have observed this in a triploid plant, a month after the seedling had been exposed to the x-radiation. Fig. 18 *A* shows a normal triploid plate, while in 18 *B* (of the same radicle) we see that the typical hook-like chromosome *A* is represented but once. Instead of the other two we have: 1) a small equal-armed chromosome whose arm length equals that of the short arm in chromosome *A* (in the middle), and 2) an also equal-armed chromosome, but with very long arms equal in length to the long arm of the same chromosome (above). Evidently a large portion of one of the chromo-

¹⁾ In some individuals a satellite is found only in one chromosome, or may be even entirely missing.

mes *A* has been torn away from its body and has grown together with the short arm of the other chromosome of the same type—in the same way as we have seen in *Vicia sativa* (fig. 12).

In fig. 19 one of the chromosomes *A* shows the rupture of the long arm, not far from the constriction, analogous to the one which had evidently preceded the just described translocation in the triploid. Instead of the other chromosome of the same pair, we have two chromosomes exactly corresponding in size and arrangement to the arms of the typical chromosome *A*, but showing in the place of the former connection of these arms quite distinct, sharply differentiated small heads—as in the chromosome of the type *D*. All this looks, as if in the given case a differentiation of the arms and the restitution of the kinetic constriction, had taken place, i. e. a sudden new formation of a „reduced arm“ in form of a minute head.

A separation of the arms of chromosomes *A* has evidently also taken place in fig. 20 (to the left). A head, however, may be observed only on the long arm.

An analogous change has been undergone by the headed chromosome *C* in fig. 21 (to the left). Its large head has separated from the body, while at the inner end of the long arm we see a new formed head. The two chromosomes *A* have evidently joined by their short arms. From the long arm of the right chromosome a half has separated in form of a large fragment, from the left chromosome—a small fragment with a constriction in the middle.

An „association“ of chromosomes has evidently also taken place in the plate represented in fig. 22 (to the left), all traces of a connection or of the constrictions of the fused chromosomes having entirely disappeared.

The plate in fig. 23 is characterized by the detachment of a small fragment from chromosome *C*. The fragment is here also constricted.

In the two following plates we see the translocation of a very characteristic part of the chromosome, though insignificant in its dimensions, namely the satellite. In fig. 24—from chromosome *D* to *C*, and in fig. 25—to *A*.

In the first plate we have two fragments, instead of one of the chromosomes *A*: one of these fragments is of larger size, about one half of the long arm of the chromosome; the second fragment is equal to the short arm, with the suggestion of a constriction in the middle. In the plate represented in fig. 25, besides the translocation of the satellites, fragmentation has taken place, as well as some other not quite distinct changes, in result of which the chromosomes *C* have become markedly elongated, while their heads are shortened.

A peculiar case is represented in fig. 26, where the normal set has been joined by a small dump-bell shaped chromosome with satellite—in the presence of two other normal satellites on the chromosomes of type *D*. The way in which such a real new formation has originated remain quite unexplained.

The first we state in the plate of fig. 27 is the loss of a considerable portion of the arm in two chromosomes—*A* and *D*. In chromosome *C* (below) a portion of the arm in one of the daughter halves is missing.

In the plate represented in fig. 28 both chromosomes *D* have undergone fragmentation. Both detached fragments are present.

The various deviating nuclear plates discussed above, were found in the same radicles side by side with one another, and with normal plates. In the material fixed 2 days after x-ray treatment, each deviating plate appeared unique in its way, and exact repetitions, i. e. equal anomalous plates have not been observed. During the two days elapsed after x-ray treatment, the processes of division had, evidently, just begun, and with all the intensity of the processes of morphological transformations, the latter had had no time to multiply in result of cell division. On the contrary, in a minutely investigated radicle of a triploid plant, fixed a month after x-ray treatment, the anomalous plates of different types repeated themselves being distributed in definite sectors of the radicle.

All plates of this radicle suitable for analysis have been investigated by us and each of them has been marked by a sign corresponding to its type—on the surface of a circle representing the cross section of the radicle—in the places where each given plate was situated (see fig. I on the p. 276).

In fig. 18 we have seen already one of the abnormal types designated by us as the type I. Its distinction from the normal type consists in its—normally hook shaped—chromosomes *A*, having been replaced by two equal-armed ones—one small and one large. This may be explained by the translocation of a considerable portion of the long arm of one of the chromosomes *A* to the short arm of the other chromosome.

The normal plates occupy the right sector of the radicle, the type I—the left one.

Fig. 29 shows a plate representing the anomalous type II, occupying the narrow front sector of the radicle. At first sight it recalls the just discussed type I, by the presence of a large V-shaped chromosome not peculiar to *Crepis*. The origin of this chromosome is here, however, a quite different one. If among the normal chromosomes of the type I there were lacking two *A*, here we miss one *C*, one *D*, and half of the arm of *A* (to the left). One of the arms of the V-shaped chromosome corresponds in length to the chromosome *D*, the other corresponds to the sum of $C + \frac{1}{2}$ of the arm of *A*. Thus, the new chromosome is made up by three chromosomes, two having been incorporated entirely and one partly. A new circumstance which must be noted, is the resorption of the kinetic constriction in one of the two chromosomes having fused—*C* or *D*.

Type I was represented by 12 plates; type II—by four. Three more types (III, IV and V), directly and simply derivative from the normal type, were represented by one plate each. They are given in fig. 30—32.

In one of these plates (type III, fig. 30) a considerable part of one of the chromosomes *D*, has been lost, with its remainder, perhaps in form of a small fragment (to the right).

In the second plate (type IV, fig. 31) chromosome *A* (to the right) has suffered a similar loss—about half of the arm. In the third plate (type V, fig. 32) a translocation from the chromosome *A* (below) to the chromosome *C* (to the right) has taken place.

The most remarkable is, however, that within the sectors of the deviating types I and II, there may be stated secondary changes of these types in form of separate plates. We give here only some of them, the most marked and distinct ones.

The further changes of the type II are shown in fig. 33. Here two chromosomes *A* have lost half of their longer arm, and correspondingly there are 2 large fragments (above) in the plasma. One of them (the right

hand one) may have been cut away by the razor (it is found in the next section), but the other (to the left) is obviously covered on both sides with plasma, and must be regarded as a true fragment. The rest perfectly corresponds to the type II.

The type I is joined by three of its modifications, two of which may be found within the sector, occupied by the platee of this type — I' and (I'), the third (I'') — in form of three plates — in the dermatogen near sector I.

The modification I' is represented in fig. 34. It consists in the loss of one arm by the small bi-armed chromosome left over from A. The remainder appears as a small wedge-shaped body. The rest perfectly corresponds to the type I.

Fig. 35 shows the further modification of the same type I. Besides the loss of one arm by the short chromosome (to the left), here has taken place a disjunction of the arms of the V-shaped chromosome (to the right) characteristic of type I. The two last plates are near to one another, and the second of them is perhaps a still further modification of the secondary modification of I'.

The last secondary deviation from the type I, represented by three plates in the dermatogen near sector I (fig. 36), refers to the small V-shaped chromosome left from A, and consists in the marked shortening of one of its arms (in the middle), and its turning into a head.

The small number of chromosomes in *Crepis capillaris*, and their clear distinctions from one another, enable us to recognize each of them even in the presence of sharp changes of the karyotype, and allow to trace the whole history of these changes. Its successive stages may be represented in form of a "tree" (see fig. 37).

For the purpose of greater accuracy some of the more marked cases of translocations, were investigated by way of measuring the corresponding chromosomes. The measuring carried out by E. M. Shepeleva, according to the "projection" method elaborated by us (Lewitsky 1931), embraced four plates. In the first of them (fig. 17) — the simplest one should think — the chromosomes which had to be measured (D_1 and C_1) represent considerable difficulties by the character of their progress. It is evidently for this reason that the results obtained are less satisfactory. In the other three, more favourable cases, the measuring not only confirms the results of direct observation, but discloses some new and interesting data.

Fig. 17.

$D_1 = 6.2 \mu$	$D = 2.3 \mu$	Deficit = 3.9 μ
$C = 3.55 \mu$	$C_1 = 6.85 \mu$	Surplus = 3.3 μ

Thu 0.6 μ are missing. They have been either lost by the cell or, and this is more probable, must be referred to the diminution of the length of chromosome C_1 showing, in vertical projection a most inconvenient for measuring, smooth curve, two segments of which have to be replaced by straight lines.

Fig. 18.

$A_1 = 5.7 + 1.8 \mu$	$A_2 - a_2 = 1.4 + 1.8 \mu$	Deficit = 4.3 μ
$A_3 (+ a_2) = 5.7 + 6.2 \mu$		Surplus = 4.4 μ

Practically — perfect coincidence.

Fig. 30.

$A_1 = 6.05 + 1.6 \mu$ $A_2 = 5.6 + 1.6 \mu$ $C_1 = 3.4 + 0.8 \mu$ $C_2 = 3.4 + 0.8 \mu$ $D_1 = 6.0 + 0.2 \mu$ ¹⁾ $D_3 (+ C + a) = 5.9 + 6.1 \mu$	$\left. \begin{array}{l} \text{mean} = 5.8 + 1.6 \mu \\ C_3 - \text{missing} \end{array} \right\}$	$A_3 - a_3 = 3.6 + 1.6 \mu$ $\text{Deficit} = 2.2 \mu$ $\text{Deficit} = 3.4 + 0.8 = 4.2 \mu$ <hr style="width: 50%; margin-left: 0;"/> $\text{Deficit} = 6.4 \mu$ $\text{Surplus} = 6.1 \mu$
---	--	---

Figures very proximate.

Fig. 33.

Here the original observation has led us to the conclusion as to the translocation from A_3 to C_3 . Measuring has revealed a more complex and interesting character of transformation. Namely—the addition to C_3 has proved obviously greater than the loss of A_3 . The missing part of the loss was discovered in the chromosome A_2 which proved to be, just by the corresponding segment, shorter than the third homologon— A_1 , whose dimensions were the usual ones shown by the same chromosome in the other plates. Thus, similarly to the just discussed case, portions of two chromosomes: A_2 and A_3 , were translocated to C_3 .

The numerical data are as follows:

$A_1 = 5.3 + 1.6 \mu$	$A_2 = 4.25 + 1.6 \mu$	$\text{Deficit} = 1.05 \mu$
	$A_3 = 3.2 + 1.6 \mu$	$\text{Deficit} = 2.1 \mu$
		<hr style="width: 50%; margin-left: 0;"/>
$C_1 = 3.0 + 0.9 \mu$	$C_3 = 6.05 + 1.6 \mu$	$\text{Deficit} = 3.15 \mu$
		$\text{Surplus} = 3.05 \mu$

Almost perfect coincidence.

DISCUSSION.

The above exposed results of our investigation, show in the first place that the transformation of the somatic chromosomes under the influence of x-rays, established by genetists for *Drosophila*, is a phenomenon of general character, which has proved true also for another domain of the organic world—the higher plants. In investigating the radicles exposed to the influence of x-rays, the cytologist, having lived up to now in an atmosphere of strictly and firmly established intra-nuclear relations, is confronted by an unfamiliar and confusing picture of queer, really kaleidoscopic transformations of the “material bearers of heredity”—which are the chromosomes—having lost their usual stability and becoming a plaything of physico-chemical casualties which arise in the cell under the influence of x-ray treatment.

Changes up to now referred to long evolutionary periods, whole systems of successive transformations of the nuclear apparatus, branching like a phylogenetic tree, may be established during the life of one radicle. Such is a really shocking impression of the above described pictures for an average cytologist.

¹⁾ Arrangement horizontal. Head and satellite, in view of their insignificant volume, have been left out of consideration.

Before discussing their meaning in a more detailed way, we shall give a general survey of their pure matter of facts.

The simplest and the initial for all other modifications of the chromosomes, arising under the influence of x-ray, is their fragmentation, i. e. the disconnection and detachment of separate portions of their substance. This is a most common and marked phenomenon in plants treated with x-rays—evidently directly induced by physico-chemical changes under the influence of irradiation. The supposition that the rupture of a chromosome may be effected by the previous growing together with another chromosome (Painter and Muller 1929, p. 287) is not substantiated by facts in our material. Very numerous and distinct cases of fragmentation are attended neither by growing together of chromosomes, nor by translocation of their portions (fig. 8, 9, 19, 20, 23, 24).

The rupture of a chromosome mostly takes place beyond the kinetic constriction. However, if probability of rupture were the same for any diameter of the chromosome (constriction inclusive), then it would be infinitesimal for the realization of this rupture exactly in the place of the constriction. Still, for instance in *Crepis*, we have 4 indubitable cases of the detachment of arms (fig. 19, 20, 21), out of 20 cases of the dissociation of arm portions. Evidently the constriction gives way more readily than the other places of the chromosome. The same perhaps is true of the achromatic areas (fig. 2, 3).

A rupture of the arm may happen in any place of its extension. If it takes place near the constriction, then the normal bi-armed chromosome becomes a headed one (fig. 1, 2, 3, 6 b, c, g).

The realization of the rupture of a given chromosome in a given place of it, is determined not by any general conditions within the cell but by accidental local combinations of conditions near the corresponding place of the chromosome. This is proved by the fact that the changes affect almost always (with the exception of fig. 1) only one of the allelomorphous chromosomes, sometimes even only one of the daughter halves (fig. 27) — in any case identical to the other.

The parts having separated from the chromosome lie not infrequently in immediate vicinity of one another (fig. 6a, b, c, g, 19, 20, 21, 23), pointing out that the rupture of the chromosome has taken place quite recently, i. e. during the given spatial position of the chromosome.

If the parts having separated from the chromosome are smaller in their dimensions than the diameter, they mostly assume a roundish nucleolus-like shape (fig. 2, 8, 15); the same applies sometimes also to larger fragments (fig. 2, 3, 4).

Fragments deprived of a kinetic constriction are, evidently, not transmitted to the subsequent cell generations, and are thus excluded from the set. This is indicated by the not infrequent missing of chromosome portions, without the presence of corresponding fragments or the elongation of any other chromosomes in the plate (fig. 1, 3, 27, 31, 32, 35, 36), as well as by the absence of such undifferentiated fragments in the repeated anomalous plates observed a month after irradiation. On the other hand, some pictures should be noted, pointing to the possibility of the new formation of kinetic constrictions in detached chromosome arm, as well as in fragments of arms. If the heads in one of the detached arms of chromosome A (fig. 20) and chromosome C (fig. 21) may be explained as the remaining parts of the smaller arm, then the presence of such heads in both detached arms (chromosome A, fig. 19) testifies

of their new-formation. In some fragments there is the suggestion of a constriction in the middle of their extension (fig. 21, 23, 24). In one case we have simply to deal with a new small chromosome with constriction and satellite (fig. 26). The question, however, how far all these constrictions are really functionally kinetic ones, has, not yet been finally settled.

The real capability of subsisting in the subsequent cell generations, is acquired by the separated fragments by way of their associating with other chromosomes possessing kinetic constrictions. This may be clearly seen on the repeated anomalies of the set with such "translocations" discussed above, in reference to a triploid radicle of *Crepis*.

If fragmentation, especially if combined with entire loss of the detached fragment, shows itself in the shortening of some chromosomes, the "translocation" may be recognized by their more or less marked elongation. Such an abnormal elongation of the chromosomes we find in *Secale* (fig. 5, 7). However, a clear concept as to which chromosome, in what degree and at the expense of which other chromosome has received an addition, may be obtained only on objects with a marked individuality of chromosomes, where each of them may be recognized even in case of its modification.

Our first such case was in *Vicia sativa*. It is true that here the four pair of headed chromosomes cannot be distinguished from one another, but when one of these chromosomes detaches a small portion with a head, while the remainder associated with another headed chromosome, forming a large V-shaped one (fig. 12), then all circumstances of such a "translocation" are perfectly clear.

In *Crepis* it is possible to establish every time with certainty, from which chromosome and to which point of another chromosome translocation has taken place. We have observed the following cases: 1) From the long arm of *D* to the long arm of *C* (fig. 17); 2) from the long arm of *A* to the long arm of *C* (fig. 33); 3) from the long arm of *A* to the short arm of *A* (fig. 18 b); 4) translocation of satellites with a thread: a) from the head of *D* to the head of *C* (fig. 24) and b) from the head of *D* to the short arm of *A* (fig. 25).

We have observed a still more complex transformation—the "association" of chromosomes: 1) of two equivalent chromosomes—*A* (fig. 21) and of two different chromosomes—*D* and *C* (fig. 29). In the first case traces of the kinetic constrictions of the united chromosomes may still be found, in the second case they have entirely disappeared.

In the latter case the two associated entire chromosomes (*D* and *C*) have been joined by a large fragment of a third chromosome—*A*. A type of transformation analogous in complexity to the preceding one, is the translocation of fragments from two chromosomes to a third ($C_3 + a_2 + a_3$ —fig. 32).

A position quite apart is occupied by the formation of a small new chromosome showing such a characteristic and "authentic" peculiarity as a typical satellite on a thread (fig. 26).

What is the action mechanism of the x-rays upon the chromosomes? There seems to be a sharp difference in this respect between the gene and chromosome changes. The first are caused by an immediate action of the x-rays on individual genes (Muller 1930, Timofeeff Resovsky 1930), for the second a marked "postaction" is characteristic—in form of some durable chemical change of the plasm or the chromosomes themselves. The single and "secondary" chromosome transformations described by us

in a radicle, fixed a month after treatment, are especially demonstrative in this respect.

An essential property of the transformations of the karyotype, arising under the influence of x-ray, is their capability for being transmitted to the subsequent cell generations. Deprived of a portion of their arm, or having received an addition to it, or even having united with other ones into one new chromosome—all such chromosomes, new for the species, continue to split normally in the process of mitosis and to be transmitted from cell to cell. Having found their way into sexual cells, or having originating in them, they must give rise to individuals, and afterwards to races, with new karyotypes sharply differing from the parental one—as has been proved already for *Drosophila* and some higher plants. The further destiny of such individuals will be determined solely by their vitality and their capability to stand their ground under natural conditions, in the struggle for life.

We have mentioned already, that changes in the karyotype perfectly analogous to the just described ones—fragmentation, deletion, translocation—have been observed by us in different plants under natural conditions, so that the actual possibility of such sudden transformations in the process of evolution must be taken into account. In analysing karyo-systematical data, in comparing idiograms of akin species, in drawing up phylogenetic schemes on this basis, we must bear in mind the possibility of such perturbations of the nuclear apparatus. These perturbations, intermingling with the slow and gradual changes which were up to now the generally accepted type, considerably complicate the unraveling of the phylogenetical lines and processes. Short chromosomes or their arms may be the result of slow reduction, as well as sudden fragmentation of the chromosomes, or loss of their parts; headed chromosomes may have arisen from V-shaped ones, by way of reduction of one of the arms, as well as from their detached arms having formed new kinetic constrictions and heads; V-shaped chromosomes may represent the initial primary type and evolve towards headed ones, or, on the contrary, headed chromosomes, associating with one another, may produce a V-shaped chromosome of secondary origin, and so on.

In a series of cases the interpretation of the karyological data on the basis of such sudden transformation, has been given by different investigators. Thus in the family *Liliaceae*, along with the majority of species characterized by a small number (8, 16, 12, 16, 24) of large V-shaped chromosomes, there occur separate types, as *Funkia*, *Jucca*, showing a few long, headed chromosomes and a great number of small and very small, mostly dumb-bell shaped chromosomes. Strassburger long ago emitted the supposition as to the origin of the last kind of chromosomes, by way of fragmentation. M. Nawaschin, during a mass investigation of *Crepis*, detected in one individual a small additional chromosome with a satellite (very like our chromosome in fig. 26), while one of the chromosomes *D* was deprived of a satellite and proved somewhat shorter¹). The author interpretes this anomaly as the separation of the proximal end of the chromosome *D* and the formation of a new head to it (M. Nawaschin 1926).

Darlington (1929) has detected in *Tradescantia virginiana*, four forms with different (2, 3, 4, 5) numbers of additional fragments, constant

¹ Unfortunately no measurements are given.

for each form. In one of the individuals investigated by him, separate parts of the plant were characterized by different numbers (4, 5, 6), a fact explained by the author by "somatic loss or gain", in result of irregular division of such fragments. Analogous fragments were found in one variety of *Fritillaria imperialis*. All these small elements show distinct constrictions, mostly terminal, sometimes median ones, having formed anew, according to the author, and serving for the attachment of the spindle threads. The author resorts to the same conceptions for explaining the differences in the idiograms of the species of *Fritillaria*. Some of them (*F. imperialis*, *Meleagris*, *latifolia*), show two pairs of V-shaped and 10 headed chromosomes, other species (*F. ruthenica*) have 5 pairs of V-shaped and 4 headed chromosomes. The author supposes that the first karyotype has originated from the second by way of fragmentation of the three pairs of V-shaped chromosomes into their arms, and the transformation of the latter into headed chromosomes, owing to the formation of subterminal constrictions. Thus, the head of the chromosome, usually interpreted as reduced arm, i. e. having arisen from a longer one by way of its shortening, is here interpreted as the result of sudden new formation.

Analogically, Sweschnikowa (1928) describes a race of *Vicia cracca* in which a pair of large normal bi-armed chromosomes has been replaced by two pairs of smaller ones: one pair of normal bi-armed chromosomes, the other of headed ones. The author interprets this transformation in the way, „dass gewisse Bedingungen das Entstehen des Chromatins in einer anderen Form veranlassten“ (page 1416).

It must be said that such a "form building faculty" attributed to the chromosomes or the "chromatin", so much disagrees with the existing notions as to the essence of the morphological differentiation of the chromosomes, that one had better wait until more demonstrative arguments are available. Only a positively stated, or artificially induced (within the limits of an individual or pure line) new formation of kinetic constrictions able to function normally, may be quite convincing. These conditions have not been fulfilled up to now, either in general, or in particular, in regard to our data mentioned above (fig. 19, 21, 23, 24). There is no doubt, however, that the nearest future will enable us to solve this question, essential for the comprehension of the nature of chromosomes.

Karyo-systematical data interpreted as "association" or union of non-homologous chromosomes, are pretty numerous, and some of them are rather convincing. The first place belongs here to the karyotypical features in different orthopteran insects, studied in detail by Mc. Clung (1917) and his school (Woolsey 1915, Robertson 1916). Here, as a rule, the deviations from the number typical of the family, towards its diminution, are attended by the appearance of a twice reduced number of V-shaped chromosomes, instead of the rod-shaped (headed) ones typical of the family. Such deviations have been recorded for separate genera and species, even for individuals within a species.

A phenomenon of the same order we see in two species of *Drosophila* (*D. obscura* and *Willistoni*), possessing V-shaped x-chromosomes in opposition to the twice shorter and "rod-shaped" (in reality unequally armed) ¹⁾ x-chromosomes of *D. melanogaster*. Here the supposition as to

¹⁾ Bridges 1927.

the addition of a pair of autosomes to the x-chromosomes, has been confirmed by a genetical analysis (Lancefield and Metz 1922).

In some other animal groups an analogous interpretation of the karyo-systematical relations is also rather probable (*Nematodes* — Walton 1924, *Drosophilinae* — Metz and Moses 1923) ¹⁾.

The hypothesis of „translocation“ up to now has found no place in interpretation of the morphological differences in the karyotypes of natural groups ²⁾. So far, it is postulated only as the so called “segmental interchange“ between non allelomorphous chromosomes, in order to explain the different anomalous groupings of the chromosomes in the reduction division (Belling 1927, Darlington 1929).

It is possible that translocations and deletions are the cause of the sometimes observed sharp differences between the corresponding components of a pair of chromosomes, as has been stated in a series of animals (Carothers, etc. mentioned by Wilson, 1925, p. 731), and by us in some plants (Lewitsky 1931 a).

The attempt to explain the secondary constrictions as the places where the translocations have grown together (Darlington 1929, pag. 264), must be rejected, as, according to our experimental material (fig. 17, 18B, 30, 33), no traces of growing together of joined parts have been observed.

In connection with the above described sudden transformations of the chromosomes there arises a rather important question as to the ways and modes of realization of one of the most widespread processes of karyo-morphological evolution, the “phylogenetical shortening“ (Delaunay 1926) or the „reduction“ of the chromosomes. Is it as supposed by Delaunay (l. c., pag. 349), a very slowly advancing process, or can simple breaking off and loss of portions of the chromosome through fragmentation take place also in the given case. With a sufficiently great number of species even purely accidental differently localized ruptures may ultimately lead to the impression of an “uninterrupted series of successive shortenings“ of a definite chromosome. A more important circumstance revealed by us in the given case, is the transmission of a certain condition favouring a reduction, to the neighbouring areas and even to the other arm of the chromosome (Lewitsky 1931a). The same correlation of the separate chromosome parts in the process of its reduction, may be clearly seen in the main object of Delaunay — *Muscari*. Especially illustrative is the comparison of two sets in fig. 15 (l. c.) showing that the reduction of the separate chromosome types extends in the same degree to all morphologically differentiated parts of the chromosomes (l. c. p. 363). The simple breaking off chromosome fragments, being of a quite unregulated character, so to speak “casualties“, could by no means result in such an correlation as observed in the process of shortening of the separate parts of the chromosome. There, evidently, we have to deal with a deeper process of an organic character, finding expression in the successive progressing along a chromosome of an internal change of the chromosome substance.

This does not exclude the possibility of a phylogenetical shortening of chromosomes through simple breaking off of fragments of their body.

¹⁾ For more detailed data see Reuter 1930.

²⁾ Attempts on these lines have been made by us in regard to *Vicia Faba* and *Crepis pulchra* (Lewitsky 1931).

Hereto belong perhaps the cases where among the but slightly modified V-shaped chromosomes, one chromosome stands out sharply, showing but an insignificant remainder of one of its arms, in form of a head, as it is the case in the genera *Nigella*, *Cimicifuga*, *Actaea* (Lewitsky 1931 a).

From the above stated it follows; that through the addition of the here described new transformations of a sudden character, to the diversity of changes in the karyotype, having already before drawn the attention of investigators—the problem of evolution becomes still more complicated and multiform.
