

Mieczysław Rozmus

MITOZA W KOMÓRKACH MEZYSTEMATYCZNYCH OKTAPLOIDALNYCH FORM TRITICALE

/Pszężyto/

Mianem *Triticale* określa się powszechnie mieszańce międzyrodzajowe uzyskane eksperymentalnie na drodze krzyżowania a następnie podwajania liczby chromosomów pomiędzy różnymi gatunkami *Triticum* L. i *Secale* L. [1, 4, 7]. Krzyżowania takie wykonywane były już od bardzo dawna. Wilson w 1876 roku opisał pierwsze mieszańce pszenicy z żytem, nieco później bo w roku 1891 Rimpau doniósł o uzyskaniu ustalonych mieszańców międzyrodzajowych, powstałych w wyniku krzyżowania pszenicy z żytem. Pracom tym w pierwszym etapie przyświecał cel czysto praktyczny, chodziło bowiem o wprowadzenie do pszenicy takich cech żyta jak zimotrwałość, odporność na choroby i szkodniki oraz zdolność wegetacji w surowszych aniżeli pszenica warunkach klimatyczno-glebowych. Znaczna odległość systematyczna rodzajów *Triticum* L. oraz *Secale* L. pozwalała przypuszczać, że płodność uzyskanych syntetycznie amphidiploidów będzie wysoka. W toku późniejszych badań nad *Triticale* obok aspektów praktycznych wyłoniło się również szereg interesujących problemów ogólnie genetycznych, takich jak stabilność kariologiczna mieszańców, substytucja chromosomów, lokalizacja genów i wiele innych [5, 6, 8, 9].

Znane dotąd formy *Triticale* można z uwagi na somatyczną liczbę chromosomów podzielić na dwie grupy: pierwsza z nich to formy o liczbie chromosomów $2n = 42$, druga natomiast stanowią osobniki o liczbie chromosomów $2n = 56$. Formy pierwszej grupy powstały na ogół jako wynik krzyżowania tetraploidalnych pszenic ($2n = 28$) z żytem ($2n = 14$), a następnie podwojenia liczby chromosomów mieszańca. Materiał wyjściowy dla syntezy drugiej grupy osobników *Triticale* stanowiła heksaploidalna pszenica ($2n = 42$) oraz żyto ($2n = 14$), drugim etapem syntezy tych form było podobnie jak u wyżej opisanych podwojenie liczby chromosomów form mieszańcowych.

Najliczniej reprezentowanymi i stosunkowo najlepiej poznanymi są heksaploidalne Triticale, których formami rodzicielskimi są *Triticum aestivum* L. i *Secale cereale* L. [1, 4, 5, 6, 7]. Mimo używania jako komponentów rodzicielskich różnych odmian *T. aestivum* i *S. cereale*, to jednak nie udało się dotąd stworzyć takich Triticale, któreby były całkowicie płodne. Obniżenie płodności tych form tłumaczy większość autorów [4, 5, 6] zakłóceniami mejozy, polegającymi na braku koniugacji niektórych chromosomów, a ponadto na tworzeniu się obok zmiennej liczby bivalentów również koniugacji chromosomowych wyższego rzędu. W wyniku zakłóceń mejozy, powstaje część mikro- i makrospor o nie zrównoważonych liczbach chromosomów, co stanowi dość często istotną przeszkodę dla rozwoju gametofitów i przebiegu procesów płciowych. Czasami jednak, a zwłaszcza wtedy, gdy odchylenia od prawidłowej liczby chromosomów są nieznaczne, ze spor takich rozwijają się gametofity, następuje podwójne zapłodnienie i rozwój sporofitu o nieprawidłowej liczbie chromosomów.

Z przedstawionych danych wynika, że selekcja cytologiczna otrzymanych form Triticale, prowadzona w kierunku wyboru do dalszej hodowli wyłącznie osobników o liczbie chromosomów $2n = 56$ i prawidłowej ich koniugacji w profazie pierwszego podziału mejozy winna doprowadzić do uzyskania ustabilizowanej cytologicznie odmiany Triticale. W toku prowadzonych przeze mnie badań kontrolnych nad potomstwem Triticale o ustabilizowanej liczbie chromosomów $2n = 56$ stwierdziłem zróżnicowanie cytologiczne potomstwa oraz zauważyłem pewne nieprawidłowości przebiegu mitozy w komórkach merystematycznych stożków wzrostu korzeni. Zakłócenia te oraz ich konsekwencje cytologiczne wydały mi się interesujące, gdyż mogą rzucić nieco światła na ciągle jeszcze dyskutowany problem stabilizacji cytologicznej Triticale.

M a t e r i a ł i m e t o d y k a b a d a ń

Materiał do badań stanowiły ziarniaki Triticale w liczbie 200 sztuk pochodzące z dwudziestu roślin o sprawdzonej uprzednio liczbie chromosomów $2n = 56$. Z każdej rośliny badano oddzielnie dziesięć ziarniaków. Ziarniaki danej rośliny pochodziły z jednego kłosa. Formami wyjściowymi wymienionych roślin Triticale była heksaploidalna pszenica *Triticum vulgare* L. oraz żyto diploidalne *Secale cereale* L. Syntezy tej formy dokonano w Zakładzie Roślin Zbożowych IHAR w Krakowie.

Przeznaczone do badań cytologicznych ziarniaki wysiewano na szalkach Petriego, na bibule filtracyjnej zwilżonej obficie wodą wodociągo-

wą. Kiełkowanie przebiegało w warunkach laboratoryjnych w temp. ok. 20°C. Procent kiełkujących ziarniaków był bardzo wysoki, wynosił bowiem 96,4%. Po trzech dniach od chwili wysiania pobierano korzenie zarodkowe i utrwalono je w uproszczonym utrwalaczu Carnoy'a, złożonym z alkoholu etylowego 100% i kwasu octowego lodowatego w stosunku 3 : 1. Dla wyróżnicowania jądra komórkowego i chromosomów stosowano mikrochemiczną reakcję Feulgena. Preparaty wykonano metodą rozmazową. Analizy cytologiczne oraz mikrofotografie wykonywano przy użyciu mikroskopu NfPk z nasadką mikrofotograficzną Zeiss'a. Powiększenia zamieszczono przy odnośnych figurach w tekście.

W y n i k i b a d a ń

Liczba chromosomów

Jak już wspomniano analizowane w toku niniejszej pracy ziarniaki stanowiły potomstwo roślin o zbadanej uprzednio liczbie chromosomów $2n=56$. Procent związanych ziarniaków był również stosunkowo wysoki, wynosił bowiem 91,38%. Należało więc oczekiwać, że potomstwo tych roślin będzie w bardzo wysokim stopniu ustabilizowane cytologicznie co do liczby chromosomów. Tymczasem zaś analizy cytologiczne 103 płytek metafazowych ujawniły daleko idące zróżnicowanie cytologiczne nawet w obrębie jednej rośliny. W żadnej z badanych płytek nie stwierdzono liczby chromosomów wyższej od $2n = 56$. Natomiast w każdej z badanych roślin znajdowano obok płytek o liczbie chromosomów $2n = 56$ płytki z liczbami niższymi. Wśród tych liczb niższych spotykano takie jak: $2n = 55, 54, 52, 51, 48$. Częstotliwość występowania metafaz z wymienionymi liczbami chromosomów ilustruje tabela 1. Widać z niej, że częstotliwość występowania płytek z kolejnymi liczbami chromosomów jest różna. W obrębie poszczególnych roślin dało się zauważyć zróżnicowanie polegające na tym, że pewne z nich zawierały większy procent komórek o prawidłowej liczbie chromosomów, u innych natomiast procent takich komórek był znikomy /tabela 1/. Żadna z badanych 65 siewek nie wykazywała zdecydowanej jednolitości kariologicznej, dotyczącej liczby chromosomów. Takie zróżnicowanie cytologiczne badanych siewek nie może być konsekwencją zakłóceń mejozy w komórkach sporogonicznych ich form rodzicielskich, wręcz przeciwnie przedstawione w tabeli 1 wyniki wskazują na to, że u większości form rodzicielskich mejoza przebiegała normalnie i do zygoty wniesione zostały prawidłowe liczby chromosomów, dające w sumie $2n = 56$, spotykane z różną częstotliwością w komórkach so-

matycznych badanych siewek Triticale. Z powyższego należałoby wnosić, że różnicowanie kariologiczne prowadzące do obniżenia liczby chromosomów ma miejsce już po zapłodnieniu w toku kolejnych etapów ontogenezy zarodka. Przeprowadzone w toku wykonywania niniejszej pracy obserwacje cytologiczne nad kolejnymi stadiami mitozy w merystemach stożków wzrostu korzeni Triticale potwierdzają w pełni ten wniosek.

Jądra interfazowe

Obserwacje cytologiczne nad morfologią jąder interfazowych Triticale przeprowadzono na dość obszernym materiale, badano bowiem 2 017 jąder pochodzących z 65 siewek /tabela 1/. Obraz cytologiczny 995 jąder komórkowych wydawał się być normalny /Fig. 1/, natomiast w 1 022 przypadkach podejrzewa się wystąpienie pewnych anomalii w obrębie jąder. Za prawidłowo wykształcone jądra komórek tkanki merystematycznej uznano te, które cechował kształt kulisty, centralne położenie w obrębie komórki, znaczna barwność oraz obecność najczęściej dwóch jąderek. Jeżeli natomiast średnica danego jądra była prawie dwukrotnie większa, liczba jąderek wynosiła od 3 do 4 zaś kształt był kulisty lub biszkoptowaty to ten typ jąder komórkowych uznawano za anormalny /Fig. 2, 3/. Ponadto jako nieprawidłowe klasyfikowano również spotykane sporadycznie dwujądrowe komórki merystematyczne /Fig. 4/. Przyczyną formowania takich anormalnych jąder jest obserwowane zlewanie się jąder potomnych w obrębie danej komórki lub brak rozchodzenia się podzielonych w metafazie chromosomów somatycznych i tworzenie się jąder restytucyjnych; zjawiska tego jednakże nie zdołałem stwierdzić w badanym przeze mnie materiale. Jądra takie winny zawierać podwojoną liczbę chromosomów. Formowanie się jąder komórkowych o podwojonej lub uwielokrotnionej liczbie chromosomów może być również konsekwencją endomitozy. Jednak obserwowane obrazy cytologiczne jąder w badanym materiale zaprzeczają możliwości ich powstania na tej drodze. Z przedstawionych danych wynika, że należałoby się również spodziewać metafaz z podwojoną liczbą chromosomów; jednakże żadna z analizowanych płytek metafazowych nie zawierała wyższej od $2n = 56$ liczby chromosomów. Nasuwa się przypuszczenie, że być może ten typ jąder komórkowych bądź to traci aktywność mitotyczną, bądź też cechuje je znaczne obniżenie aktywności.

Profazy

Kolejne etapy stadium profazy w większości obserwowanych komórek /tabela 1/ przebiegały prawidłowo. Barwność jąder wzrastała, zwiększała się

ich objętość oraz poczynają wyróżnicowywać się chromosomy, widoczne w tym stadium w postaci stopniowo grubniejących, gęsto splecionych nici /Fig. 5/. Jąderka już w pierwszych etapach profazy przestają być widoczne. W końcowym etapie profazy silnie zespiralizowane chromosomy podlegają kongresji w płaszczyznę równikową komórki. Na tym etapie profazy błona jądrowa przestaje być widoczna. W pięciu komórkach na 412 badanych w tym stadium dało się zauważyć zgrupowanie substancji chromatynowej w jednej części jądra, pozostała zaś wykazywała zupełny brak barwności /Fig. 6/. Dalejszych etapów mitozy w tym typie jąder nie udało mi się prześledzić. W komórkach o jądrach dużych oraz komórkach dwujądrowych nie zdołano zaobserwować żadnego ze stadiów mitozy; obrazy cytologiczne tych jąder przypominały obrazy jąder metabolicznych w tkankach wyróżnicowanych.

Metafazy

Stadium metafazy trwało stosunkowo krótko. Chromosomy w tym stadium osiągały maksimum spiralizacji; wszystkie były prawidłowo ułożone w płaszczyźnie równikowej komórki /Fig. 1/ i każdy z nich podlegał podziałowi wzdłuż na dwa potomne. Chromosomy potomne orientowały się swymi centromerami do przeciwnych biegunów komórki. Spotykane w metafazie liczby chromosomów w merystemach poszczególnych siewek zestawiono w tabeli 1 i omówiono na początku tego rozdziału pracy. Co się tyczy morfologii chromosomów genomów AA, BB, DD, RR w kompleksie chromosomowym omawianych form *Triticale*, to zagadnienia te stanowić będą przedmiot oddzielnej pracy.

Anafazy i Telofazy

Ana- i telofazy obserwowano w 144 komórkach merystematycznych. W większości badanych przypadków podzielone w metafazie chromosomy przemieszczały się do przeciwnych biegunów komórki. Równocześnie podlegały one procesom despiralizacji i demukleinizacji. Figury ana-telofazowe były na ogół bardzo stłoczone, co najprawdopodobniej związane było z dużą liczbą chromosomów, stąd też w tym stadium mitozy nie można było uzyskać żadnych dodatkowych informacji co do liczby chromosomów /Fig. 7/. Po rozjeździe się chromosomów w płaszczyźnie równikowej zakładał się fragmoplast. Wokół grup zespiralizowanych chromosomów na biegunach komórki zakładały się błony i następowało ostateczne formowanie się jąder potomnych.

Wśród badanych w tym stadium komórek stwierdzono 18,05% takich, gdzie widać było pewne nieprawidłowości w rozchodzeniu się podzielonych w metafazie chromosomów. Do najczęściej spotykanych nieprawidłowości należało tworzenie się jednego lub kilku mostów chromosomowych pomiędzy biegu-

nami komórki /Fig. 8, 9/. Mosty te pod koniec telofazy ulegały rozerwaniu, a tworzące je chromosomy były częściowo lub całkowicie włączane do jąder potomnych /Fig. 10/. Zjawiska takie obserwowano w ośmiu komórkach. W innych dwunastu komórkach udało się również stwierdzić obecność mostów chromosomowych, lecz nie podlegały one rozrywaniu, mimo, że rozdział pozostałych chromosomów był już całkowicie zakończony /Fig. 11/ i wokół grup chromosomów telofazowych zaczynała formować się błona jądrowa. Wreszcie w pozostałych sześciu komórkach stwierdziłem brak rozchodzenia się dwóch chromosomów. Chromosomy te po rozejściu się pozostałych widać było w dalszym ciągu w płaszczyźnie równikowej /Fig. 12/. Opisane wyżej nieprawidłowości prowadzą zatem do zróżnicowania cytologicznego komórek merystematycznych, dotyczącego liczby chromosomów. Ten typ zróżnicowania nosi nazwę zróżnicowania aneusomatycznego i został opisany po raz pierwszy przez Duncana /1945/ u *Paphiopedilum Wardii*. Dane liczbowe dotyczące zróżnicowania aneusomatycznego w korzeniach poszczególnych roślin ilustruje tabela 1.

D y s k u s j a

Kariologia różnych heksaploidalnych form *Triticale* stanowiła przedmiot badań wielu autorów [4, 5, 6, 7, 8]. Zdecydowana większość cytowanych autorów stwierdza zgodnie, iż główną przyczyną kariologicznego zróżnicowania potomstwa *Triticale* oraz obniżenia jego płodności są zakłócenia mejozy, prowadzące w dalszej konsekwencji do powstania gamet o nieściśle haploidalnej liczbie chromosomów [4, 6, 7]. Nieprawidłowości odnoszące się do procesu koniugacji chromosomów związane są ze stopniem powinowactwa genomów chromosomowych AA, BB, DD, RR [1, 6, 9, 13], zmianami strukturalnymi pewnych chromosomów [11, 12, 13], ponadto według niektórych autorów [8, 9] proces ten uwarunkowany jest genowo.

Uzyskane w toku niniejszej pracy wyniki badań cytologicznych wykazały, że większość badanych osobników cechuje zróżnicowanie aneusomatyczne, wyrażające się obecnością somatycznych liczb chromosomów $2n = 56, 55, 54, 52, 51, 48$ /tabela 1/. Wielce prawdopodobnym jest, iż osobniki te będą wykazywały również obniżoną płodność oraz kariologiczne zróżnicowanie potomstwa odnośnie liczby chromosomów. Z powyższego wynika, że aneusomatyczność stanowi kolejną przyczynę obniżenia płodności i zróżnicowania cytologicznego potomstwa *Triticale*. Aneusomatyczność znana jest i u innych roślin [1, 2, 3] w szczególności zaś u poliploidów uzyskanych eksperymentalnie działaniem kolchicyny, u mieszańców pokolenia E_1 , uzy-

skanych w wyniku krzyżowań pomiędzy dwoma gatunkami rodzaju *Godetia* [2] oraz jest bardzo pospolitą u roślin rozmnażających się wegetatywnie [2, 15, 16].

U badanych przeze mnie osobników *Triticale* aneusomatyczne zróżnicowanie było rezultatem takich nieprawidłowości podziału mitotycznego, jak formowanie się mostów pomiędzy biegunami komórki, a następnie całkowita lub częściowa eliminacja tworzących je chromosomów, brak rozchodzenia pewnych chromosomów, a tym samym ich eliminacja. W związku z tym, że stopień spiralizacji chromosomów w badanym materiale oraz lepkość ich matrix wydają się być normalne, stąd też podejrzewa się, że opisane zakłócenia są konsekwencją wadliwego wykształcenia i być może funkcjonowania wrzeczona podziałowego. Podstawą do zajęcia takiego właśnie stanowiska co do mechanizmu prowadzącego do omawianego zróżnicowania jest również fakt, że Hakansson /1950/, Meyer /1965/, Vaarama /1949/ i Rychlewski /1967/ w podobny sposób interpretują aneusomatyczne zróżnicowanie badanych przez siebie gatunków roślin.

LITERATURA

- [1] Darlington C. D., 1965. *Cytologia*. London.
- [2] Hakansson A., 1950. *Hereditas* 36: 39-59.
- [3] Meyer M., 1965. *Biol. Zentralbl.* 84: 563-605.
- [4] Müntzing A., 1939. *Hereditas* 25: 387-430.
- [5] Müntzing A., 1957. *Hereditas Suppl.* Vol. 51-56.
- [6] Müntzing A., Hrish N. J., Tarkowski C., 1963. *Hereditas* 49: 78-90.
- [7] Nakajima G., 1952. *Cytologia* 17: 144-155.
- [8] Riley R., 1960. *Heredity* 15: 407-429.
- [9] Riley R., 1963. *Genetics Today*. 681-688.
- [10] Riley R., 1963. *Heredity* 18: 287-306.
- [11] Riley R., Chapman V., 1963. *Heredity* 18: 473-484.
- [12] Ruley R., Kempanna C., 1964. *Heredity* 19: 289-299.
- [13] Riley R., Lewis K. R., 1965. *Heredity. Suppl.* Vol.1-123.
- [14] Rychlewski R., 1967. *Acta Biol. Crac.* 10: 55-72.
- [15] Sharama A. K., 1956. *Caryologia* 9: 93-130.
- [16] Vaarama A., 1949. *Hereditas* 35: 136-162.

Stadia mitozy w komórkach Tritticale

Nr siewki	Liczba badań korzeni	Liczba badań płytek	Liczba jąder badanych w toku mitozy												Ogółem badanych komórek	Liczba chromosomów /2n/					
			J. Interfazowe		Profaza		Metafaza		Anafaza		Telofoza		56	55		54	52	51	48		
			N	Z	N	Z	N	Z	N	Z	N	Z									
1/II/67	2	5	50	43	12	1	2	3	3	3	1	4	1	120	2	-	1	1	-	1	
2/II/67	3	5	50	72	32	-	-	5	4	4	5	5	169	-	3	1	1	-	-		
3/II/67	2	3	50	50	9	-	1	2	3	4	1	4	120	1	-	2	-	-	-		
4/II/67	3	7	50	39	61	-	3	4	5	-	2	2	164	3	2	1	-	-	1		
5/II/67	3	6	50	65	63	2	1	5	2	-	-	3	191	1	2	1	-	-	1		
6/II/67	4	3	50	51	14	-	1	2	-	-	2	2	120	1	-	-	2	-	-		
7/II/67	3	5	53	76	18	-	-	5	7	-	1	1	161	-	1	3	-	1	-		
8/II/67	3	5	58	35	25	1	2	3	3	2	5	5	132	2	2	1	-	-	-		
9/II/67	3	7	42	58	13	-	1	6	1	-	7	7	130	1	-	2	-	-	2		
10/II/67	4	5	45	75	6	-	4	1	-	-	-	2	133	4	1	-	-	-	-		
11/II/67	3	6	63	29	10	-	3	3	4	2	3	3	114	3	4	2	1	-	-		
12/II/67	3	6	46	38	17	-	2	4	2	2	5	5	115	2	4	1	-	-	-		
13/II/67	4	7	70	25	8	-	4	3	3	4	4	4	120	4	2	1	-	-	-		
14/II/67	3	6	30	32	12	1	1	5	6	1	5	5	94	1	-	-	-	-	3		
15/II/67	3	2	63	70	15	-	1	1	7	1	7	7	165	1	-	-	1	-	-		
16/II/67	4	2	35	60	18	-	-	2	2	2	9	9	131	-	1	1	-	-	-		
17/II/67	4	3	43	72	25	-	2	1	3	-	2	2	149	2	-	1	1	-	-		
18/II/67	4	7	81	75	30	-	3	4	4	-	1	1	199	3	3	1	2	-	1		
19/II/67	3	6	40	22	12	-	2	4	5	1	4	4	90	2	2	2	-	-	-		
20/II/67	4	7	26	35	7	-	1	6	3	-	5	5	85	1	-	2	2	-	3		
Ogółem	65	103	995	1022	407	5	34	69	64	8	80	18	2702	34	20	22	8	7	12		
Procent		100	36,82	37,82	15,06	0,18	1,25	2,51	2,36	0,29	2,96	0,66	100	33,00	19,41	21,35	7,78	6,79	11,65		

Plansa I

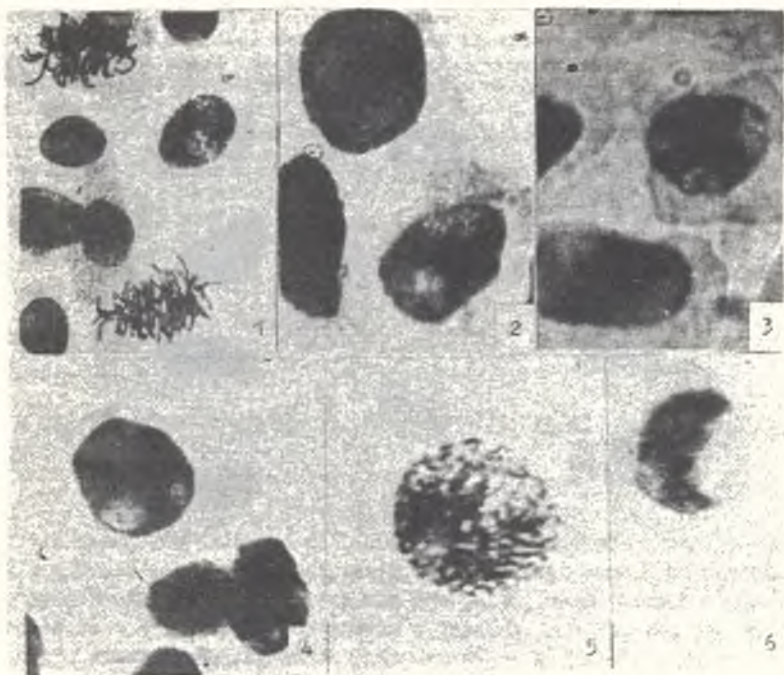


Fig. 1. Jądra interfazowe oraz stadium metafazy mitotycznej.

Fig. 2. Jądra interfazowe.

Fig. 3. Jądra interfazowe; w jednym z nich widoczne trzy jąderka.

Fig. 4. Jądra interfazowe; widoczna komórka z dwoma zlewającymi się jądrami.

Fig. 5. Wczesna profaza mitotyczna.

Fig. 6. Jądro komórkowe wykazujące nieprawidłową barwliwość.

Powiększenie wszystkich figur 1500 x.

Plansa II

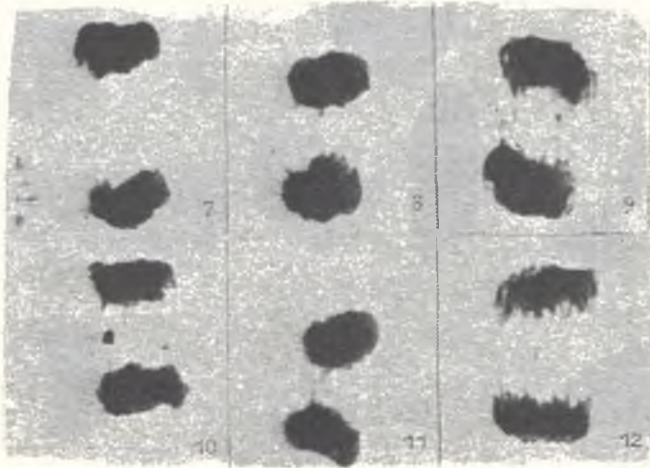


Fig. 7. Ana-telofaza mitotyczna.

Fig. 8. Telofaza mitotyczna z widocznym mostem chromosomowym.

Fig. 9. Telofaza mitotyczna z widocznymi dwoma mostami chromosomowymi.

Fig. 10. Telofaza mitotyczna z wyeliminowanym fragmentem chromosomu.

Fig. 11. Jądra potomne połączone mostem chromosomowym.

Fig. 12. Późna anafaza mitotyczna z widocznymi dwoma wyeliminowanymi chromosomami.

Powiększenie wszystkich figur 1500 x.

Mieczysław Rozmus

MITOSIS IN MERISTEMATIC CELLS OF OCTOPLOIDAL TRITICALE FORMS /WHEAT-RYE/

The obtained results of cytological investigation into the process of mitotic division in the vertical meristems of Triticale roots have led up to the conclusion that these specimens are aneusomatically differentiated. In the examined material, beside the regular chromosome number $2n = 56$, also cells with $2n = 55, 54, 52, 51$, and 48 have been revealed. This differentiation should be attributed to the disturbances found in the process of mitosis, which consisted in the formation of chromosome bridges between the cell's poles and in the fact that some of the chromosomes do not part.

The interphase nuclei are differentiated as regards size and the number of nucleoli. It is suspected that the larger nuclei have a double or multiplied number of chromosomes. No mitotic divisions in large-nuclei cells have been found to occur. Neither is their genesis quite clear.

The author discusses the problem of the possible reasons for the cytological differentiation of the Triticale breed and for its lowered fertility, as well as the question of aneusomatic differentiation.

Мечислав Розмус

MITOS В КЛЕТКАХ МЕРИСТЕМАТИЧЕСКИХ ОКТОПЛОИДНЫХ ФОРМ ТРИТИКАЛЕ /ПШЕНИЧНО-РЯБИНЫЙ ГИБРИД/

Итоги цитологического исследования процесса деления в верхушечных меристемах корней TRITICALE приводят к заключению, что для этих особей характерна анеусоматическая дифференциация. В исследованном материале, кроме клеток с нормальным числом хромосомов $2n = 56$, встречались клетки с числами $2n = 55, 54, 52, 51, 48$. Эта дифференциация является последствием установленного нарушения хода митоза, заключающегося в образовании хромосомных мостов между полюсами клетки и отсутствием расхождения некоторых хромосомов.

Интерфазовые ядра дифференцированы по отношению величин и числа ядрышек. Можно полагать, что в ядрах больших размеров имеется удвоенное или увеличенное во много раз число хромосомов. Митотического деления в клетках с большими ядрами не удалось обнаружить; неясно также их происхождение.

В статье обсуждается вопрос о причинах цитологической дифференциации потомства TRITICALE и понижения его плодовитости, а также вопрос об анеусоматической дифференциации.