

<https://doi.org/10.3176/biol.1975.3.02>

УДК 575:633.11

Тамара ШНАЙДЕР

К ВОПРОСУ О ЦИТОМИКСИСЕ У РАСТЕНИЙ

В ходе исследований по экспериментальному мутагенезу у мутантов, индуцированных химическими мутагенами у сорта яровой пшеницы 'Норрэна', и у гибридов, полученных от скрещивания мутантов с исходным сортом, в материнских клетках пыльцы (МКП) нами (Шнайдер, Пярди, 1972) наблюдались экструзия хроматина, нарушения спирализации хромосомом и миграция хромосомом из одной МКП в другую (рис. 1—7).

В связи с тем, что к явлению миграции хроматина некоторые исследователи и по сей день относятся с недоверием, возможно, не лишней будет попытка краткого обзора литературы по этому вопросу.

Передвижение ядерного вещества из одной растительной клетки в цитоплазму другой впервые было описано русским ученым В. Арнольди (Arnoldi, 1900) в репродуктивных органах голосеменных растений. В 1901 году Г. Миэ (Miehe, 1901) наблюдал переход ядер из одной клетки в другую в эпидермисе, снятом с листьев лука, ириса, аспарагуса и других видов растений. М. Кернике (Koernicke, 1901) отмечал передвижение ядерного вещества из одних МКП в другие у *Crocus vernus*. Термин цитомиксис для обозначения перехода хроматина из одной клетки через цитоплазматические тяжи в другую близлежащую клетку был предложен Р. Р. Гейтсом (Gates, 1911), который наблюдал это явление в микроспорогенезе у мутантов и исходных форм *Oenothera gigas*, полученных им от Г. де Фриза.

В. Готтшалк (Gottschalk, 1970) предлагает обозначать описываемое явление как «миграцию хромосомом и ядра», поскольку под термином цитомиксис одни авторы понимают переход бесструктурных капель хроматина, а другие — передвижение целых хромосомом.

Наблюдения за ходом мейоза и митоза у различных форм тритикале, пшенично-элимусных и пшенично-пырейных гибридов показывают часто встречающуюся асинхронность в прохождении фаз деления, цитомиксис и экструзию хроматина (Bleier, 1930; Persival, 1930; Powers, 1932; Kattermann, 1933; Kihara, Lilienfeld, 1934; Авдулов, 1937; Gaul, 1954; Marschall, Schmidt, 1954; Кравченко, Сулима, 1970; Петрова, 1970; Романов, Орлова, 1971; Шкутина, 1971; Горбань, Шулындин, 1973; Козловская, 1973; Пospelова, 1973; Шкутина, Козловская, 1974 и др.).

Подобные же явления отмечались рядом авторов у гибридов роз (Erlanson, 1929), у гибридов *Corylus* и *Alnus* (Woodworth, 1929), у гибридов табака (Gerstel, Burns, 1966), у гибридов гороха (Fouzdar, Tandom, 1972) и у гибридов проса африканского (Pantulu, Manga, 1972) и др.

Неправильный ход мейоза у растений-регенерантов гибрида *Nicotiana glauca* × *N. glauca* описывает М. Лунева с соавторами (1972), при

этом случаи цитомиксиса наблюдались наряду с самыми разнообразными аномалиями.

Следует отметить, что, если, согласно одним авторам, цитомиксис и экструзия хроматина отмечались только у гибридов и их не наблюдалось у родительских форм (Fouzdar, Tandom, 1972), то, согласно другим, у родительских форм также встречался цитомиксис, однако, значительно реже, чем у гибридов (Powers, 1932; Сьбева, 1974).

Имеются также данные о миграции ядра и хромосом у мутантов, например, у мутантов ячменя (Kamra, 19606), хлопчатника (Егамбердиев, Воробьева, 1969), гороха (Gottschalk, 1970), пшеницы (Zschege, 1963).

Л. Фролова и З. Шамина (1974) наблюдали клетки неправильной формы с выпячиванием участка ядра или выбросом ядерного материала за пределы клетки в культуре клеток *Vicia faba*.

Несмотря на то что со времени первых описаний цитомиксиса прошло около семидесяти лет, сущность этого явления до сих пор окончательно не выяснена — не найдено однозначного и достаточно убедительного объяснения этому феномену. Более того, среди ученых не существует единого мнения в отношении причин цитомиксиса. Одни рассматривают его как артефакт, обусловленный механическими повреждениями, раневыми раздражениями, фиксацией, центрифугированием, температурными условиями и т. д. Другие же считают, что цитомиксис — патологическое явление, вызванное нарушением нормального физиологического состояния ядра и цитоплазмы в результате гибридизации, мутаций, действия неблагоприятных условий выращивания и пр.

Имеются указания на то, что причиной цитомиксиса могут быть различные заболевания растений, в частности, мозаика лука, тюльпанов, орхидей (Смирнова, 1954).

На роль погодных условий в происхождении аномалий мейоза указывает К. Черев (Zschege, 1963), которая наблюдала нарушения спирализации хромосом в профазе мейоза у растений M_3 мутанта пшеницы, полученного под действием химических мутагенов, причем в другие годы опыта у этого мутанта и у его потомства подобных нарушений не отмечалось. По мнению автора, причиной указанных аномалий могло быть необычно жаркое и сухое лето 1959 года. Г. Медведева и В. Базавлук (1951) также допускают, что причиной перехода ядерного вещества из одной МКП в другую у ветвистой пшеницы могут быть неблагоприятные температурные условия во время прохождения у растений мейоза. Японский исследователь (Inagiyama, 1929) отмечал значительно чаще экструзию хроматина у различных садовых и диких форм ириса в том материале, который был подвергнут действию экстремальных температур.

Многие авторы, однако, наблюдали миграцию хроматина как в митозе, так и в мейозе у большого числа видов растений при нормальном температурном режиме, независимо от методики приготовления препаратов, фиксации, окраски и пр. (West, Lechmere, 1915; Баранов, 1926; Roscoe, 1927; Ruttle, 1928; Nandi, 1937; Jacob, 1941; Müntzing, Prakken, 1941; У Су-сюань, 1955; Schnack, Fehleisen, 1957; Maréchal, 1963; Миляева, 1965, 1967; Bhandari и др., 1969; Raghuvanshi, Chauhan, 1969; Ключарева, 1970, 1973 и др.).

В связи с тем, что к явлению цитомиксиса долгое время сохранялось весьма скептическое отношение со стороны значительной части исследователей, многие рассматривали это явление как артефакт, не заслуживающий тщательного изучения. Между тем, еще в 1928 году известный русский цитолог Г. Левитский с сожалением отмечал: «Вообще очень жаль, что эта область исследования, так хорошо начатого Миэ и так

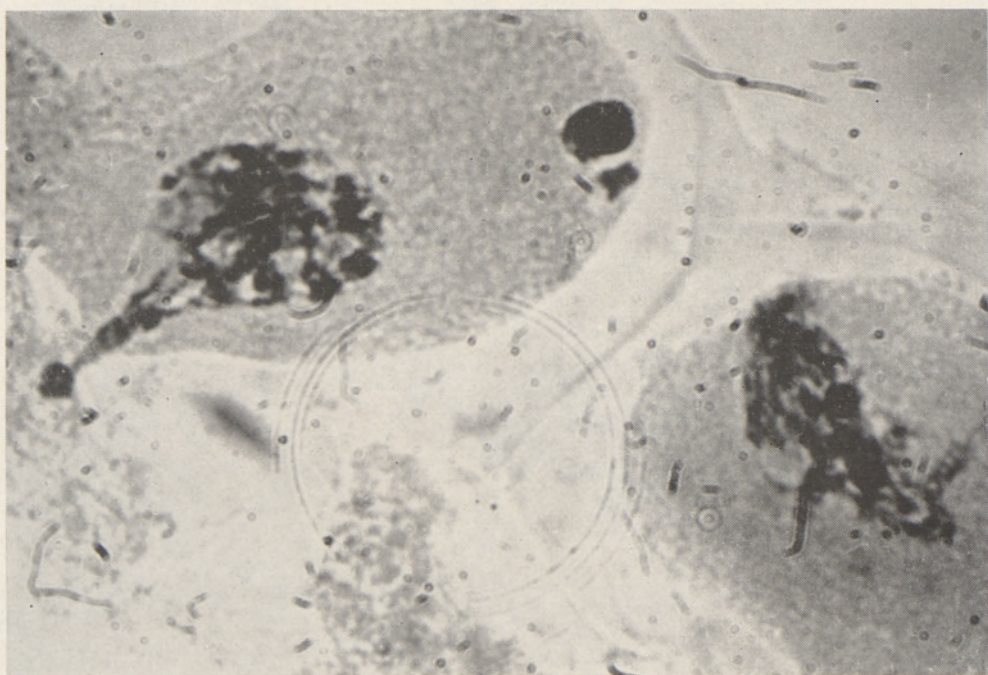
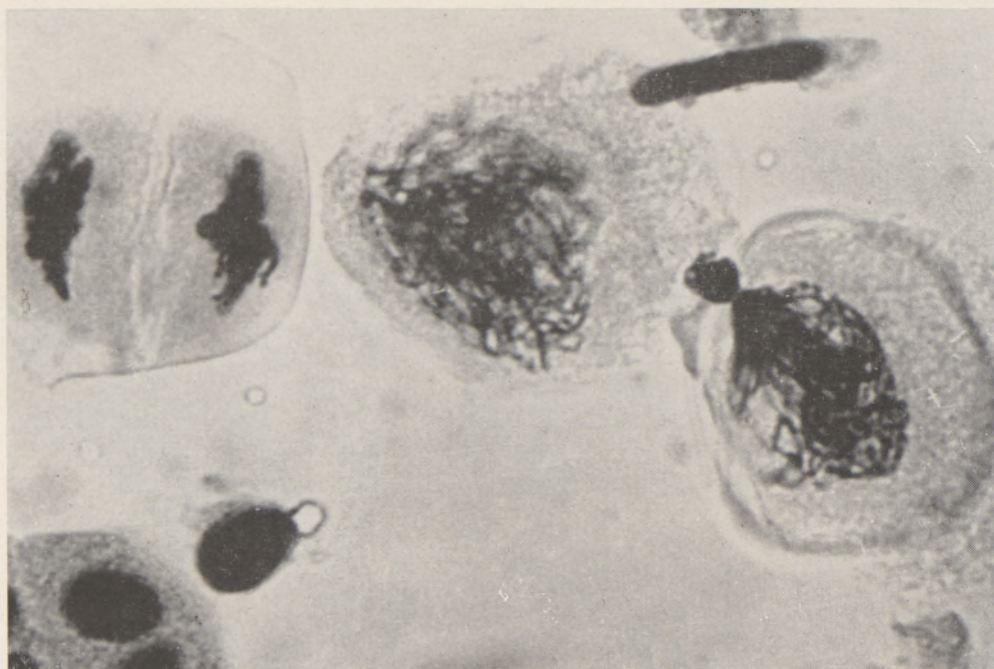


Рис. 1, 2. Экструзия хроматина из одних МКП в другие в профазе I мейоза (1100X, 1300X).

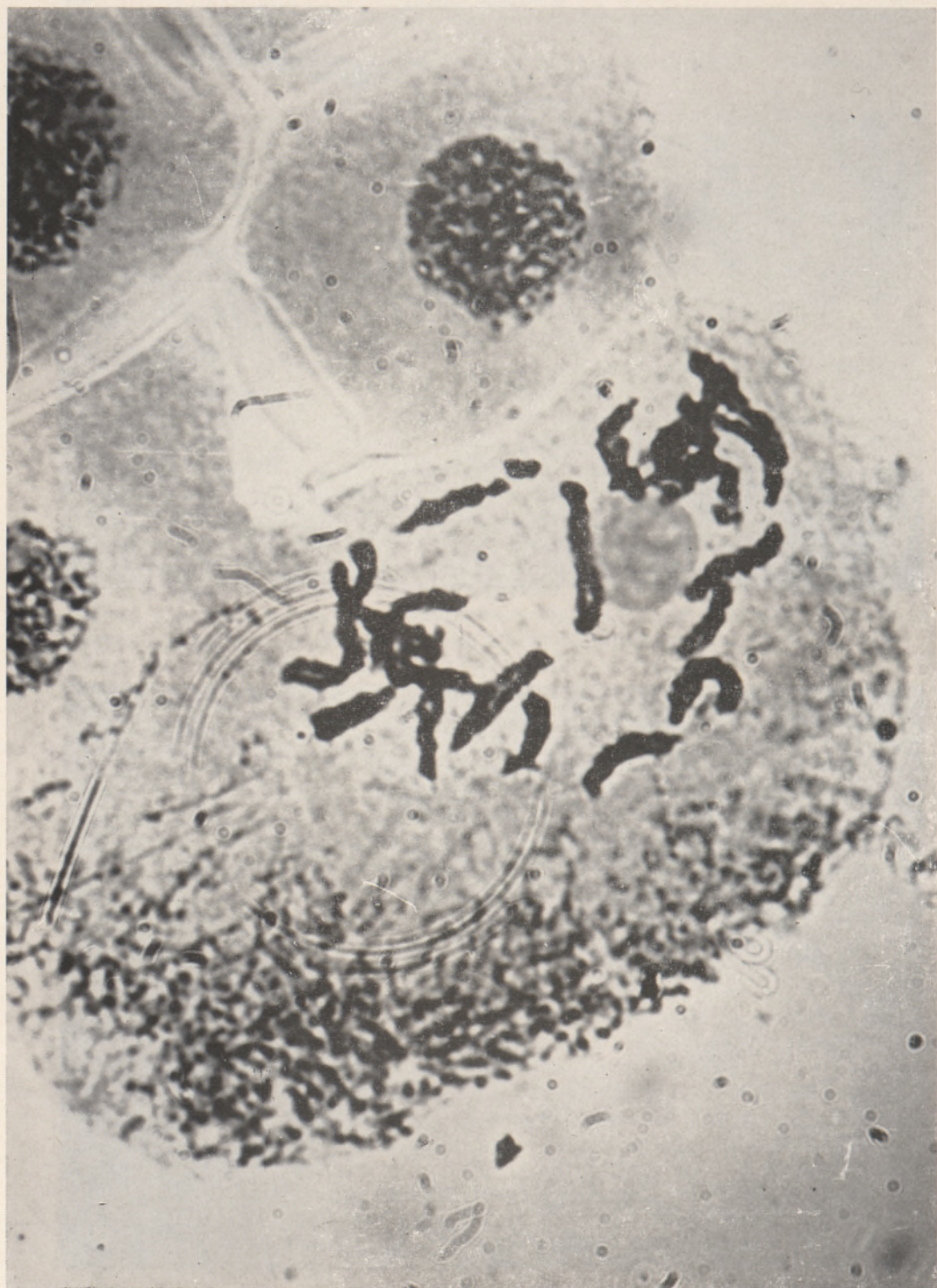


Рис. 3. Хромосомы и диспергированный хроматин в диакинезе профазы I (1600X).

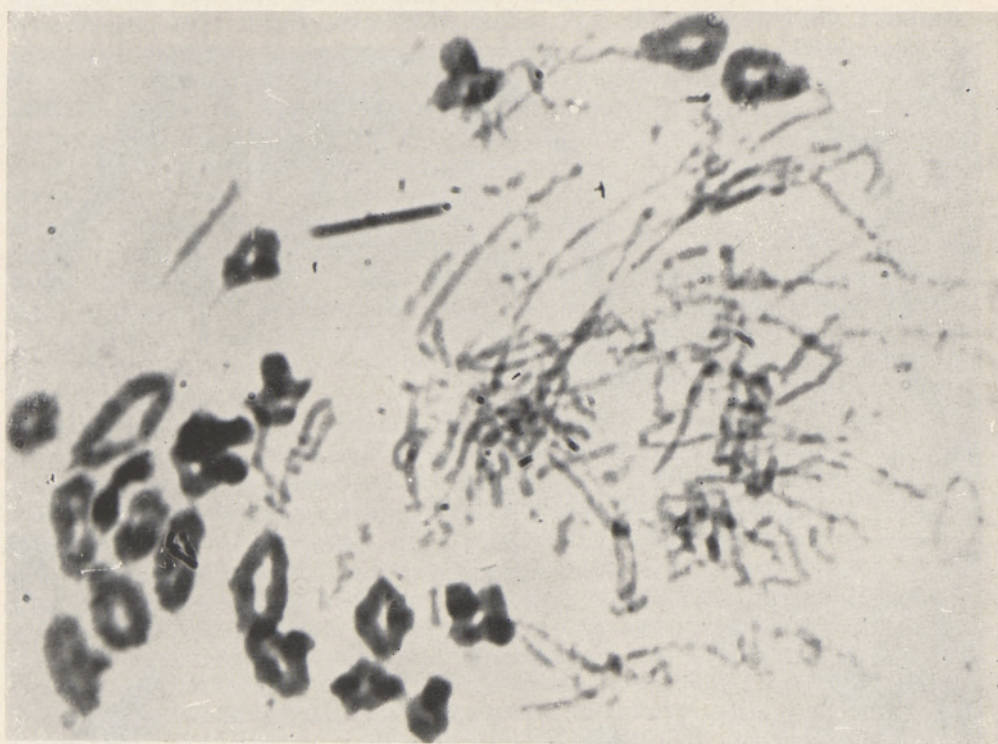
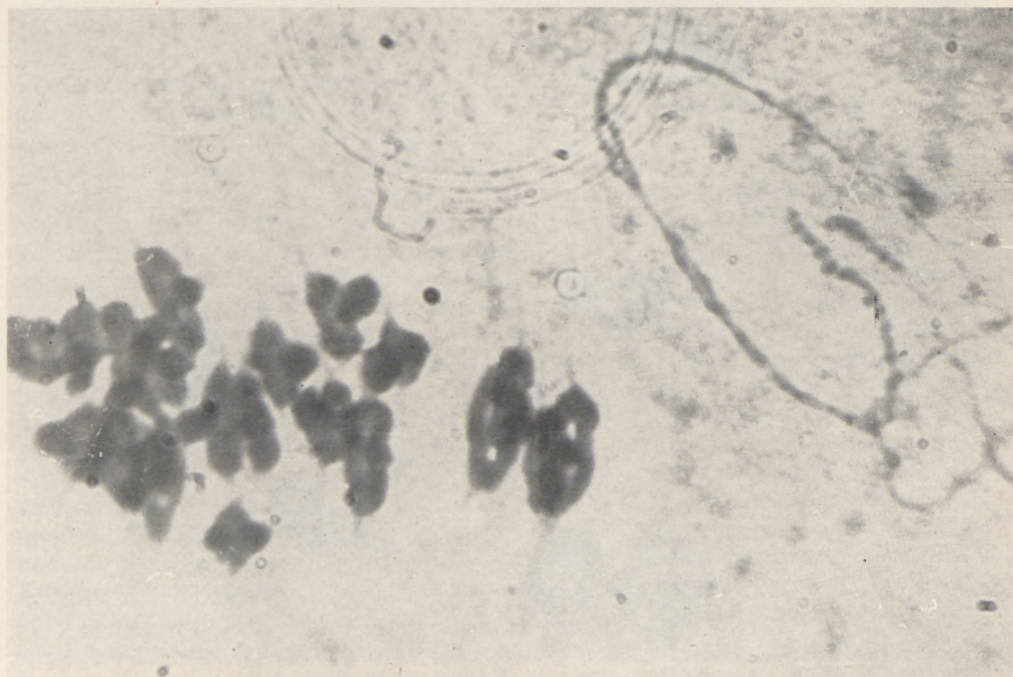


Рис. 4, 5. Слабо спирализованные хроматиновые нити и биваленты в метафазе I (1800X).

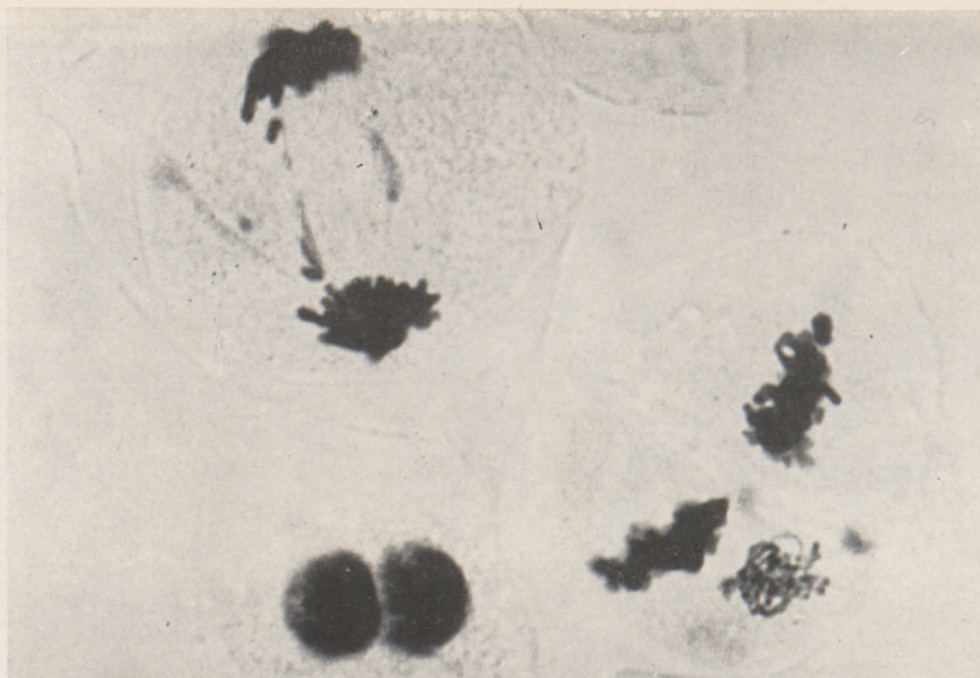


Рис. 6. Мост и фрагмент в анафазе I и метафаза II с клубком хромосом профазного типа (1000 \times).

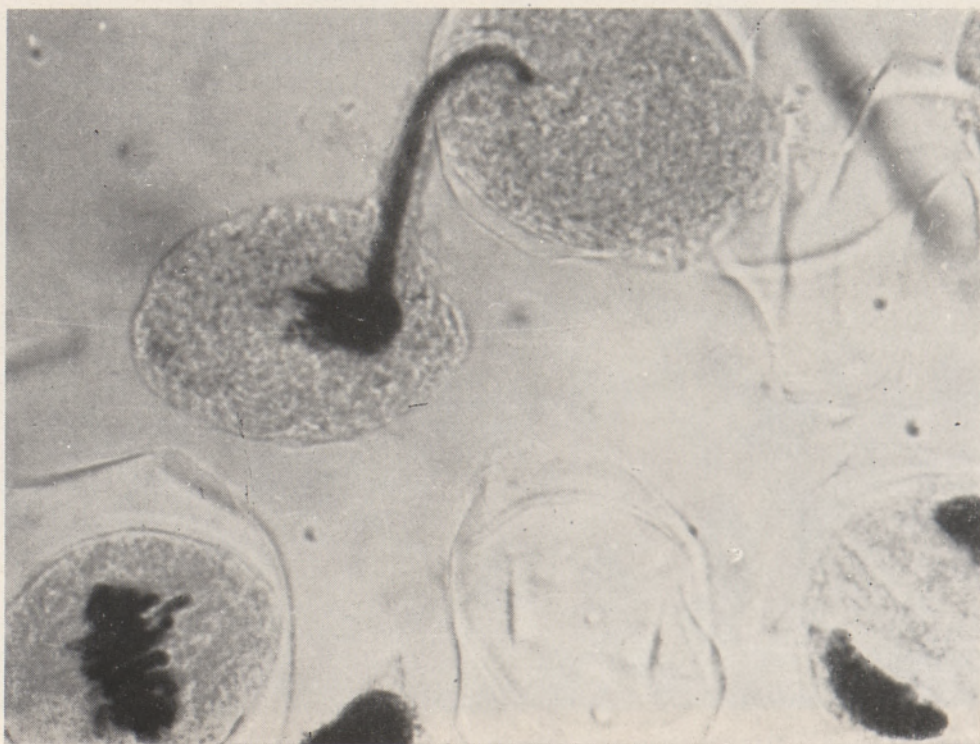


Рис. 7. Цитоплазматический тяж с хроматином между двумя МКП (900 \times).

много обещающего в отношении клеточной физиологии, остается с тех пор в пренебрежении». Сам Г. Левитский наблюдал картины миграции хроматина в мейозе у *Plantago major* и описывает это следующим образом: «Первая картина, полученная мною в материнских клетках пыльцы... была настолько необычна, что некоторые из моих коллег-цитологов отказывались дать ей какое-либо истолкование, и, во всяком случае не соглашались видеть в изображенных здесь неправильно извитых нитевидных образованиях, пробегающих из одной клетки в другую, видоизмененные хромозомы первого митоза гоногенеза. Мне же лично такое истолкование казалось вполне вероятным...». Г. Левитский отмечает, что указанные аномалии наблюдались в том случае, если пыльники раздавливались или разрезались до фиксации. По его мнению, поврежденные, деформированные клетки являются источником изменения физико-химического состояния цитоплазмы, которое, распространяясь по плазмодесмам, вызывает изменение ее капиллярных свойств. Относительно механизма цитомиксиса Г. Миэ еще в 1901 г. высказал предположение относительно двух факторов, которые могут обуславливать это явление: внезапно возникающая вследствие ранения резкая разница в тургоре у двух соседних клеток и незначительные повреждения кожного слоя у пор клеточной оболочки.

С целью проверки правильности утверждений о том, что причинами цитомиксиса могут быть механические повреждения пыльников и тканей во время их сбора, недостаточно совершенная методика приготовления препаратов, влияние фиксаторов и т. д. (Fraser, 1914; Erlanson, 1929; Woodworth, 1931; Inariyama, 1932; Gelin, 1937; Mensinkai, 1939; Linnert, 1955; Takats, 1959; Tarkowska, 1965, 1966, 1973; Whelan, Hornby, 1969) были предприняты специальные опыты. Так, пакистанские исследователи (Baqar, Husain, 1969) изучили много видов растений, используя разную технику фиксации и окраски, и установили, что методика приготовления препаратов, фиксация и окраска не могут быть причинами миграции хроматина. В их опытах эти факторы даже не повышали частоты возникновения цитомиксиса. Китайские ученые (У Су-сюань, 1955; Cheng Kuochang и др., 1964) провели тщательные исследования с целью изучения этого явления у видов лилии с применением различных фиксаторов (Ньюкомера, Карнуа, Навашина, жидкости Флемминга) и пришли к выводу, что основной причиной экстрюзии хроматина и цитомиксиса являются изменения физиологического состояния МКП, не обусловленные внешними воздействиями.

Хотя часть исследователей допускает, что механические повреждения, фиксация и техника приготовления препаратов могут влиять на частоту цитомиксиса, однако, по их мнению, каждый из этих факторов не может быть единственной причиной, обуславливающей цитомиксис.

Тарковской (Tarkowska, 1965, 1966, 1973) были проведены весьма обширные и основательные методические опыты по изучению влияния температурных шоков, сжатия, давления, укалывания тупой и острой иглой, разрезания тупой и острой бритвой, центрифугирования и различных фиксаторов на частоту цитомиксиса в вегетативных тканях *Ophiopogon*, *Reinekea*, *Tradescantia*, *Allium* и в МКП *Lilium candidum*. Температурные шоки, центрифугирование и фиксаторы не вызывали цитомиксиса. Укалывание тонкой иглой или надрезание острой бритвой не индуцировали этого явления. По мнению Тарковской, цитомиксис нельзя рассматривать как реакцию клеток на любое повреждение. В ее опытах цитомиксис как в мейозе, так и в митозе индуцировался только такими механическими повреждениями, которые обуславливали резкие и достаточно сильные различия в осмотическом давлении между сосед-

ними клетками. При выравнивании этого давления наблюдается перетекание протопласта из одной клетки в другую через плазмодесмы или цитомиктические каналы. Согласно данным Тарковской, полученным на *Lilium candidum*, осмотическое давление клеточного сока в микроспорозитах изменяется на различных фазах мейоза: от пролептотены до зиготены осмотическое давление постепенно возрастает и достигает максимума при переходе от зиготены к пахитене, в диплотене наблюдается резкое падение осмотического давления. Тарковская приходит к заключению, что цитомиксис — ненормальное явление, патологическое по своей природе.

Многочисленные литературные данные позволяют представить в общих чертах процессы, происходящие в клетках при цитомиксисе. Перемещение хроматина из одной МКП в другую чаще всего происходит в начале профазы — в лептотене-зиготене — и достигает максимума в пахитене (Digby, 1909; Fraser, 1914; Youngman, 1931; Stebbins, 1932; Kihara, Lilienfeld, 1934; Matsuura, 1935; Mensinkai, 1939; Vaarama, 1941; Nybom, 1946; Linnert, 1955; Kamra, 19606; Cheng Kuo-chang и др., 1964; Tarkowska, 1973). В диплотене и прометафазе-метафазе среднее число элиминирующих хроматиновых телец значительно снижается. Так, по данным (Vaarama, 1941), полученным на *Sagittaria natans*, средний объем элиминирующих телец и их среднее число повышается в пахитене и снижается в прометафазе-метафазе I деления мейоза. По мнению ряда авторов, элиминация хроматина спорадически может происходить и на более поздних стадиях мейоза, вплоть до телофазы II (Stebbins, 1932; Sarvella, 1958; Kamra, 19606; Maréchal, 1963; Bell, 1964; Weiling, 1965a, б; Vaagar, Husain, 1969), однако большая часть исследователей придерживается того мнения, что миграция хроматина происходит в основном в профазе I, что, по всей вероятности, связано как с высокой лабильностью профазы, обусловленной экстенсивными процессами, происходящими в клетках в этот период (Nybom, 1946), так и с особенностями формирования каллозной оболочки МКП и образованием цитомиктических каналов (Risueño и др., 1973).

Известно, что миграция хроматина, как правило, происходит не синхронно, т. е. не одновременно во всех МКП, а только в части их, в то время как остальные клетки вполне нормальны по внешнему виду и по развитию. Наблюдения показывают, что экструзия хроматина может происходить одновременно в различном числе клеток и движение хроматина может идти во всех клетках или в одном направлении (Gates, 1911), или в разных (West, Lechmere, 1915; Kattermann, 1933; Kamra, 19606). Одна клетка может быть связана цитоплазматическими тяжами с проходящим по ним хроматином с 3—5 или большим числом клеток (Баранов, 1926; Kattermann, 1933; Vaarama, 1941; Gottschalk, 1970). Миграция хроматина из ядра происходит либо в одном пункте ядерной оболочки, либо одновременно в нескольких и, видимо, сопровождается расширением пор или же частичным разрушением оболочки ядра. Нередки случаи, когда одна и та же клетка может быть и донором и реципиентом. В. Готтшалк (Gottschalk, 1970) приводит в своей статье схему, изображающую состояние микроспорозитов перед началом миграции ядер и в конце этого процесса, в результате которого одни клетки могут полностью лишиться хроматина, в то время как другие получают его в избыточном количестве.

Миграцию хроматина и цитомиксис наблюдали у большого числа видов растений на временных и на постоянных препаратах, с помощью не только световой, но и электронной микроскопии. Электронномикрограммы дают убедительные картины перехода хроматина из одной

клетки в другую (Bopp-Hassenkamp, 1959; Eschrich, 1963; Heslop-Harrison, 1964, 1966a, б; Weiling, 1965a, б; Чеботарь, 1967; Risueño и др., 1969; Купцов, Гуляев, 1973). Исследования этих авторов позволяют более детально представить последовательные стадии процессов, происходящих в МКП. Клетки археспориальной ткани пронизаны плазмодесмами, связывающими их между собой и с клетками тапетума. На премейотической стадии клетки археспория окружены пектоцеллюлозными оболочками. В ранней профазе вокруг МКП начинается отложение каллозной оболочки, в которой формируются цитомиктические каналы. Число их меньше числа исходных плазмодесм, но диаметр их больше — от 0,5 до 1,5 мкм. У *Cannabis sativa*, например, площадь поперечного сечения плазмодесм составляет 5×10^{-4} мкм², а цитомиктического канала — 1,5 мкм². Через эти каналы, по мнению некоторых исследователей, могут проходить клеточные органеллы — пластиды, митохондрии (Heslop-Harrison, 1966a). Ф. Вайлингу (Weiling, 1965б) удалось наблюдать цитомиксис в том случае, когда хромосомы в МКП *Cucurbita* и *Lycopersicum* были полностью дифференцированы, при этом во время прохождения через цитомиктические каналы тонкая структура хромосом частично повреждалась.

В конце профазы или на более поздней стадии мейоза (в зависимости от вида растений) каллозный слой полностью закрывает цитомиктические каналы. Если в начале профазы мейоза вся спорогенная масса представляет собой как бы один гигантский ценоцит, в котором все микроспорциты связаны между собой посредством цитоплазматических тяжей и развитие мейоцитов идет синхронно, то после прекращения цитоплазматических связей между клетками их развитие становится менее синхронным. Изоляция МКП, возникающая с закрытием цитомиктических каналов, предполагает клеточную автономию.

Авторадиографические исследования с меченым ¹⁴C тимидином в пыльниках *Lilium* показали, что позже пахитенной стадии профазы не наблюдалось включения предшественника ДНК (Heslop-Harrison, Mackenzie, 1967). По мнению авторов, эти данные хорошо согласуются во времени с исчезновением цитомиктических каналов и формированием вокруг мейоцитов плотного каллозного слоя. Тесной взаимосвязью мейоцитов в начале мейоза может объясняться и то, что мейоциты не удается культивировать *in vitro* на ранних стадиях профазы, в то время как на более поздних стадиях мейоза возможно их культивирование на искусственных средах (Heslop-Harrison, 1966б).

Ряд исследователей считает цитомиксис возможной причиной возникновения анеуплоидов, полиплоидов, двуядерных клеток (Ruttle, 1928; Woodworth, 1929; Persival, 1930; Kihara, Lilienfeld, 1934; Breslavetz, 1935; Matsuura, 1935; Nandi, 1937; Sarvella, 1958; Kamra, 1960a; Weiling, 1965a, б; Романов, Орлова, 1971).

Согласно имеющимся данным, аномалии мейоза, происходящие в некоторой части клеток, в том числе и цитомиксис, не оказывают существенного влияния на ход развития основной массы пыльцевых зерен и процент формирующейся жизнеспособной пыльцы может быть достаточно высоким (Youngman, 1931; Sparrow, Hammond, 1947; Fouzdar, Tandom, 1972; Pantulu, Manga, 1972).

С целью выявления возможных причин миграции хроматина большой методический опыт на обширном материале (лилия, триллиум, пeon, лук, традесканция и др.) провели А. Х. Спэрроу и М. Р. Хэммонд (Sparrow, Hammond, 1947) с использованием различных фиксаторов (ацеталкоголь, фиксатор Навашина, Лакура, жидкость Флемминга) и разных красителей (ацетокармин, ацеторсеин, пропионокармин, Фельген, прочный

зеленый, кристаллический фиолетовый, сафранин и др.). В ранней профазе авторы наблюдали в цитоплазме хроматиновые включения, представляющие собой сферические тельца, хорошо окрашивающиеся ядерными красителями. Цитофотометрические исследования показали, что эти хроматиновые тельца содержат ДНК и белок. Хроматиновые тельца встречались в основном в профазе мейоза, причем к концу профазы, в диплотене, число их снижалось. Диаметр их варьировал от 0,3 до 7 мкм. Число клеток с хроматиновыми тельцами и число телец на клетку было различным, в некоторых случаях хроматиновые тельца встречались практически в каждой клетке. Положение хроматиновых телец в клетках было самым различным — около ядерной мембраны, в цитоплазме, рядом с хромосомами, иногда хроматиновые тельца находились в цитоплазме одной клетки и были связаны хроматиновыми нитями с ядром другой клетки. По предположению авторов, эти Фельген-положительные тельца формируются внутри ядра или у ядерной мембраны и они, по-видимому, могут функционировать как места синтеза белка, или же могут превращаться в РНК в цитоплазме соседней МКП. А. Х. Спэрроу и М. Р. Хэммонд допускают, что образование хроматиновых телец происходит в определенных условиях в совершенно нормальных клетках, в которых эти тельца осуществляют какую-то полезную функцию в клеточном метаболизме. По мнению авторов, инфекция, экстремальные температуры, механические повреждения, плохая фиксация и т. д. не являются причиной появления хроматиновых телец и их перехода из одной клетки в другую, хотя эти факторы в известной мере могут оказывать влияние на указанные процессы и их нельзя полностью исключить.

Кроме А. Х. Спэрроу и М. Р. Хэммонд, миграцию хроматиновых глобул в цитоплазму в синаптической фазе мейоза у растений, а также в митозах наблюдали и другие исследователи (Digby, 1909, West, Lechmere, 1915; Cooper, 1952; Kato, 1955; Kamra, 1960б; Ahokas, 1971; Klášterská, 1971, 1974; Klášterská, Natarajan, 1974). Эти авторы давали описанному явлению самые различные толкования, рассматривая хроматиновые тельца как резервный материал, необходимый для завершения мейоза, как место синтеза белка, как результат нарушения процесса деления и т. д.

В динамике экструзия хроматина из ядра в цитоплазму наблюдалась в фазовом контрасте в культуре клеток HeLa и была снята на киноплёнку микроцейтраферным методом (Magrot и др., 1964).

Было высказано мнение о том, что тапетум пыльников при дегенерации может являться источником материала для синтеза ДНК в мейоцитах (Gates, Rees, 1921; Kattermann, 1933; Cooper, 1952; Gaul, 1954; Linskens, 1958; Sarvella, 1958). Однако последующие исследования С. Т. Такатса (Takats, 1959, 1962) не подтвердили этих предположений. Тщательное изучение им процесса микроспорогенеза у *Lilium longiflorum* с использованием методов цитофотометрии и автордиографии показало, что меченый тритием тимидин не обнаруживался в хроматине микроспор после разрушения тапетума, куда был введен меченый предшественник ДНК. Автор пришел к заключению, что ДНК тапетума не переходит в МКП, во всяком случае на ранних фазах мейоза.

Согласно данным ряда исследователей, мейоз у растений начинается с незавершенным синтезом ДНК и гистона. В интерфазе синтезируется примерно 99,7% и в профазе (зиготене-пахитене) — 0,3% всей ДНК (Hotta и др., 1966; Ito и др., 1967; Константинов, 1971). В профазе I мейоза синтезируется также значительное количество РНК (Church, 1973). В мейотическом цикле период наибольшей синтетической актив-

ности совпадает с началом профазы I. Повышенная активность метаболических процессов, происходящих в мейоцитах, связана, по-видимому, в некоторых случаях с обменом макромолекулярными соединениями между клетками, что находит свое выражение в статичных картинах экструзии хроматина и миграции хромосом, наблюдаемых в цитологических исследованиях.

Дарлингтон и Лакур (Darlington, La Cour, 1946) одними из первых предположили, что масса хроматиновых телец, окружающих ядра спороцитов, необходима для начала и нормального протекания мейоза. У трех видов *Fritillaria* они наблюдали массы Фельген-положительных телец, окружавших ядра мегаспоральных материнских клеток в самом начале профазы. По предположению авторов, эти тельца являются источником ДНК, необходимой для нормального прохождения мейоза. Возможно, что функциональное значение цитомиктических каналов заключается в возможности обмена ядерным материалом между мейоцитами в ходе профазы мейоза. До рекомбинации и обмена хроматином между несестринскими хроматидами гомологичных хромосом все МКП генетически идентичны, но после возникновения новых гаплоидных ядер происходит полная изоляция спор каллозной оболочкой тетрад (Heslop-Harrison, 1966b).

По мнению Э. Дэвидсона (1972), в настоящее время трофическая функция питающих клеток у животных стала совершенно очевидной и появление *de novo* в растущем ооците продуктов генной активности не всегда можно объяснить деятельностью генома самого ооцита. РНК, белки, рибосомы и даже целые клеточные органеллы могут синтезироваться во вспомогательных клетках и затем транспортироваться в ооцит. В некоторых случаях синтетическая активность питающих клеток может полностью заменять активность ооцита и трудно установить, какая часть общей генетической информации, заключенной в ооците в виде молекул РНК, является результатом активности генома самого ооцита, и какая часть поступает из питающих и фолликулярных клеток. Очевидно, эта пропорция зависит от вида животного. Приведенные Э. Дэвидсоном данные свидетельствуют о том, что в политрофных мероистических яичниках насекомых РНК, необходимая для ооцита, синтезируется в питательных клетках и затем транспортируется в ооцит через цитоплазматические мостики, соединяющие последний с питающими клетками.

На основании описанных данных, проводя аналогию, можно допустить, что процесс миграции ядерного материала, закономерный для оогенеза отдельных представителей животного мира, имеет место и у большого числа видов растений и встречается с различной частотой как в норме, так и в патологии. Миграция ядер и хромосом у растений из одних клеток в другие происходит в митозе и в мейозе и является в некоторых случаях, по-видимому, естественным феноменом, не обусловленным фиксацией, окраской или методикой приготовления препаратов. Однако, несомненно, что температурные шоки, химические вещества, инфекции, механические повреждения и другие воздействия могут способствовать повышению частоты миграции хромосом и ядра. В настоящее время причины миграции ядерного материала окончательно не установлены. По всей вероятности, обмен ядерным материалом между мейоцитами связан с физиологическим состоянием клеток и с переходом их от митотического деления к мейотическому.

В заключение следует подчеркнуть, что имеющиеся в литературе данные достаточно убедительно свидетельствуют о том, что явление цитомиксиса — не артефакт, а естественное явление, требующее всестороннего изучения, о чем еще около 50 лет назад писал Г. Левитский.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдулов Н. П., 1937. Неправильность митоза у пырейных гибридов. В сб.: Работы по цитологии культурных растений. Тр. Саратовской селекц. оп. ст. М.-Л. : 99—108.
- Баранов П., 1926. К вопросу о миграции ядер. Миграция ядер в корешках лютика. Бюлл. Среднеазиатского гос. университета, вып. 14. Ташкент : 1—2.
- Горбань Г. С., Шульдин А. Ф., 1973. Цитомиксис у 56-хромосомных межамфидиплоидных гибридов. Цитология и генетика 7 (3) : 214—216.
- Дэвидсон Э., 1972. Действие генов в раннем развитии. М.
- Егамбердиев А. Е., Воробьева Г. А., 1969. О цитомиксисе, наблюдаемом при воздействии на семена хлопчатника мутагенами. Докл. АН УзССР (10) : 50—52.
- Ключарева М. В., 1970. Экструзия и цитомиксис в материнских клетках пыльцы ячменя. Ж. общей биологии 31 (5) : 615—619.
- Ключарева М. В., 1973. Движение хроматина в материнских клетках пыльцы *Crepis capillaris* (L.) Wallr. Ж. общей биологии 34 (6) : 907—915.
- Козловская В. Ф., 1973. Цитогенетический анализ мутантов пшенично-ржаных и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов. Автореф. дисс. канд. биол. н. Новосибирск.
- Константинов А. В., 1971. Мейоз. Минск.
- Кравченко А. Н., Сулима Ю. Г., 1970. Цитологическое изучение мейоза у некоторых форм *Triticale* и их гибридов. Изв. АН МолдССР, сер. биол. и хим. наук (5) : 29—35.
- Купцов Н. С., Гуляев В. А., 1973. Цитомиксиз на примере спорогенной ткани сахарной свеклы. В сб.: Генетические и цитологические исследования ядерной и цитоплазматической наследственности. Минск : 224—229.
- Левитский Г. А., 1928. Экспериментально вызванное перемещение хромосом из одной клетки в другую. Ж. русского ботанического общества 13 (1—2) : 19—25.
- Лулева М. Э., Бутенко Р. Г., Поддубная-Арнольди В. А., 1972. Культура тканей — этап в гибридизации травянистых и древесных форм *Nicotiana*. Цитология и генетика 6 (4) : 291—297.
- Медведева Г., Базавлук В., 1951. К вопросу о стерильности ветвистой пшеницы. Докл. АН СССР 77 (6) : 1099—1102.
- Миляева Э. Л., 1965. К вопросу о цитомиксисе в процессе микроспорогенеза. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, вып. 59 : 53—59.
- Миляева Э. Л., 1967. Цитохимическое и электронномикроскопическое изучение микроспорогенеза *Citrus sinensis*. Автореф. канд. дисс. б. н. М.
- Петрова К. А., 1970. Особенности стерильности пшенично-элимусных гибридов первого поколения и возможности ее преодоления. В сб.: Отдаленная гибридизация и полиплоидия. М. : 58—77.
- Поспелова Л. С., 1973. Мейотическая нестабильность многолетних пшенично-ржано-пырейных гибридов А. И. Державина и возможные причины ее возникновения. Цитология и генетика 7 (3) : 224—228.
- Романов И. Д., Орлова И. Н., 1971. Цитомиксис и его последствия в микроспороцитах *Triticale*. Генетика 7 (12) : 5—13.
- Смирнова В. А., 1954. О передвигении ядер при мозаичных заболеваниях некоторых однодольных. Бюлл. МОИП, отд. биологии 59 (5) : 71—76.
- Събева З., 1974. Цитологично проучване на хибриди в F₁, на *Triticum aestivum* с *Triticale* и *Secalotriticum*. Генет. и селекция (НРБ) 7 (2) : 136—147.
- У Су-сюань, 1955. Вопрос о явлении передвижения ядер через отверстия оболочки растительной клетки. Acta Bot. Sinica 4 (3) : 233—243.
- Фролова Л. В., Шамина З. Б., 1974. Цитогенетическая характеристика культуры тканей растений из семейства бобовых. Цитология и генетика 8 (5) : 413—418.
- Чеботарь А. А., 1967. Пиноцитоз и цитомиксис на примере спорогенной ткани межродового гибрида *Zea mays* × *Euchlaena mexicana*. Изв. АН МолдССР, сер. биол. и хим. наук 7 : 80—88.
- Шкутина Ф. М., 1971. Влияние геномов ржи и пырея на цитогенетическую стабильность пшенично-ржаных и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов. В сб.: Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М. : 222—242.
- Шкутина Ф. М., Козловская В. Ф., 1974. Цитомиксис в мейозе у некоторых гибридных форм злаков подтрибы *Triticinae*. Генетика 10 (5) : 5—12.
- Ahokas H., 1971. Notes on polyploidy and hybridity in *Vaccinium* species. Ann. Bot. Fenn. 8 : 254—256.

- Arnoldi W., 1900. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen: IV. Was sind die «Keimbläschen» oder «Hofmeisters-Körperchen» in der Eizelle der Abietinen? Flora oder Allgem. Bot. Z. 87 : 194—204.
- Baquar S. R., Husain S. Afaq, 1969. Cytoplasmic channels and chromatin migration in the meiocytes of *Arnebia hispidissima* /Sieb./ DC. Ann. Bot. 33 (132) : 821—831.
- Bell C. R., 1964. Cytomixis on *Tauschia nudicaulis* Schlecht (Apiaceae). Cytologia 29 (4) : 396—398.
- Bhandari N. N., Tandon S. L., Sarmishtha Jain, 1969. Some observations on the cytology and cytomixis in *Canavalia* DC. Cytologia 34 : 22—28.
- Bleier H., 1930. Untersuchungen über das Verhalten der verschiedenen Kernkomponenten bei der Reduktionsteilung von Bastarden. La Cellule 40 (1) : 85—144.
- Bopp-Hassenkamp G., 1959. «Cytomixis» im elektronenmikroskopischen Bild. Exptl Cell Res. 18 (1) : 182—184.
- Breslavetz L. P., 1935. Abnormal development of pollen in different races and grafts of hemp. Genetica 17 : 154—169.
- Cheng Kuo-chang, Nieh Hsiu-wan, Yang Chin-lan, Wang I-hsiu, 1964. Chromatin extrusion in pollen mother cells in relation to mechanical injury and fixing fluids during microsporogenesis. Acta Bot. Sinica 12 (4) : 289—303.
- Church K., 1973. Meiosis in *Ornithogalum virens* (Liliaceae) III. Pattern of RNA synthesis during meiotic prophase. Cytologia 38 (2) : 291—300.
- Cooper D. C., 1952. The transfer of desoxyribose nucleic acid from the tapetum to the microsporocytes at the onset of meiosis. Amer. Nat. 86 (829) : 219—229.
- Darlington C. D., La Cour L. F., 1946. Nucleic acid and the beginning of meiosis. Nature 157 : 875—876.
- Digby L., 1909. Observations on «chromatin bodies» and their relation to the nucleolus in *Galtonia candicans* Decsd. Ann. Bot. 23 : 491—502.
- Erlanson E. W., 1929. Cytological conditions and evidences for hybridity in North American wild roses. Bot. Gaz. 87 (4) : 443—506.
- Eschrich W., 1963. Cytoplasmabridgen zwischen den Pollenmutterzellen von *Cucurbita ficifolia* im Elektronenmikroskop. Protoplasma 56 (4) : 718—722.
- Fouzdar A., Tandon S. L., 1972. Cytomixis in the F₁ hybrid of *Pisum sativum* L. × *P. arvense* L. Current Sci. 41 (24) : 886—888.
- Fraser H. C. I., 1914. The behaviour of the chromatin in the meiotic divisions of *Vicia faba*. Ann. Bot. 28 : 633—642.
- Gates R. R., 1911. Pollen formation in *Oenothera gigas*. Ann. Bot. 25 : 909—940.
- Gates R. R., Rees E. M., 1921. A cytological study of pollen development in *Lactuca*. Ann. Bot. 35 : 365—398.
- Gaul H., 1954. Über meiotische Fragment- und Brückenbildung der Bastarde *Secale* und *Triticum* × *Agropyrum*. Chromosoma 6 (4) : 314—329.
- Gelin O. E. V., 1937. Embryologische und cytologische Studien in Heliantheae-Coreopsidinae. Acta Horti Berg. 11 : 99—128.
- Gerstel D. U., Burns J. A., 1966. Chromosomes of unusual length in hybrids between two species of *Nicotiana*. Chromosomes Today, p. 1 : 41—56.
- Gottschalk W., 1970. Chromosome and nucleus migration during microsporogenesis of *Pisum sativum*. The Nucleus 13 (1) : 1—9.
- Heslop-Harrison J., 1964. Cell walls, cell membranes and protoplasmic connections during meiosis and pollen development. Pollen Physiology and Fertilization, Amsterdam : 39—47.
- Heslop-Harrison J., 1966a. Cytoplasmic continuities during spore formation in flowering plants. Endeavour 25 (95) : 65—72.
- Heslop-Harrison J., 1966b. Cytoplasmic connexions between Angiosperm meiocytes. Ann. Bot. 30 (118) : 221—230.
- Heslop-Harrison J., Mackenzie A., 1967. Autoradiography of soluble (2-¹⁴C) thymidine derivatives during meiosis and microsporogenesis in *Lilium* anthers. J. Cell Sci. 2 : 387—400.
- Hotta Y., Ito M., Stern H., 1966. Synthesis of DNA during meiosis. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 56 : 1184—1191.
- Inariyama S., 1929. Karyological studies of *Iris Kaempferi*. Sieb. Japan. J. Bot. 4 (4) : 405—426.
- Ito M., Hotta Y., Stern H., 1967. Studies of meiosis *in vitro*. II. Effect of inhibiting DNA synthesis during meiotic prophase on chromosome structure and behavior. Develop. Biol. 6 : 54—77.
- Jacob K. T., 1941. Certain abnormalities in the root tips of cotton. Current Sci. 10 (3) : 174—175.
- Kamra Om P., 1960a. Occurrence of binucleate and multinucleate pollen mother cells in *Hordeum*. Hereditas 46 (3—4) : 536—542.
- Kamra Om P., 1960b. Chromatin extrusion and cytomixis in pollen mother cells of *Hordeum*. Hereditas 46 (3—4) : 592—600.

- Kato Y., 1955. Polyploid mitoses, extranuclear bodies, and mitotic aberrations in seedlings of *Lilium Maximowiczii* Regel. *Cytologia* 20 (1) : 1—10.
- Kattermann G., 1933. Ein Beitrag zur Frage der Dualität der Bestandteile des Bastardkernes. *Planta* 18 (4) : 751—785.
- Kihara H., Lilienfeld F., 1934. Kerneinwanderung und Bildung syndiploider Pollenmutterzellen bei dem F₁-Bastard *Triticum aegilopoides* × *Aegilops squarrosa*. Japan. J. Genetics 10 (1) : 1—28.
- Kláštorská I., 1971. New phenomena during meiosis in the genus *Rosa*. *Hereditas* 67 (1) : 55—64.
- Kláštorská I., 1974. Studies in the cytology of the genus *Rosa*. Wallenberg-laboratoriet University of Stockholm. Thesis Ph. doct. Stockholm.
- Kláštorská I., Natarajan A. T., 1974. Cytological studies of the genus *Rosa* with special reference to the section *Caninae*. *Hereditas* 76 : 97—108.
- Koernicke M., 1901. Über Ortsveränderung von Zellkernen. Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn 1901 : 14—25.
- Lima-de-Faria A., Nilsson B., Cave D., Puga A., Jaworska H., 1968. Tritium labelling and cytochemistry of extra DNA in *Acheta*. *Chromosoma* 25 (1) : 1—20.
- Linnert G., 1955. Cytologische Grundlagen für Sterilitätserscheinungen in der Gattung *Salvia*. *Der Züchter* 25 (7/9) : 237—241.
- Linskens H. F., 1958. Physiologische Untersuchungen zur Reifeteilung. II. Über die Änderung des Nukleinsäuregehaltes während der Pollenmeiose und Pollenentwicklung von *Lilium henryi*. *Acta botan. Nederlandica* 7 : 61—68.
- Magrot T., Fakan F., Bednář O., 1964. Beobachtung der Extrusion der Nucleolar-substanz. *Naturwissenschaften* 51 (19) : 465.
- Maréchal R., 1963. Quelques observations sur le phénomène de cytomixie chez *Gossypium*. *Bulletin de l'Institut Agronomique et des Stations de Recherches de Gembloux* 31 (1) : 224—240.
- Marshall H. G., Schmidt J. W., 1954. A study of the meiotic stability of certain agroticum hybrids. *Agronomy J.* 46 (8) : 383—388.
- Matsuura H., 1935. A cytological study of *Phacellanthus tubiflorus* Sieb. et Zuc. *J. of the Faculty Sci. Hokkaido Imp. Univ.* 3 : 169—187.
- Mensinkai S. W., 1939. Cytological studies in the genus *Gladiolus*. *Cytologia* 10 : 59—72.
- Miehe H., 1901. Ueber die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. *Flora* 88 (1) : 105—142.
- Müntzing A., Prakken R., 1941. Chromosomal aberrations in rye populations. *Hereditas* 27 : 273—308.
- Nandi E. K., 1937. Cytological investigations of rice varieties. *Cytologia* 8 (1—4) : 277—305.
- Nybom N., 1946. Note on a case of sticky chromosomes and cytomixis. *Bot. Notiser* (1) : 122—124.
- Pantulu Y. V., Manga V., 1972. Cyto-genetics of 16 chromosome plants in pearl millet. *Cytologia* 37 (3) : 389—394.
- Persival J., 1930. Cytological studies of some hybrids between of *Aegilops* sp. × Wheats and of some hybrids between different species of *Aegilops*. *J. Genetics* 22 : 201—278.
- Powers Le Roy, 1932. Cytologic and genetic studies of variability of strains of wheat derived from interspecific crosses. *J. Agricult. Res.* 44 (11) : 797—831.
- Raghuvanshi S. S., Chauhan A. K. S., 1969. Apocynacea III. Investigations on the role of chromosomal aberrations and polyploidy in evolution of varieties in *Tabernaemontana divaricata*. *Cytologia* 34 (3) : 382—393.
- Risueño M. C., Giménez-Martín G., López-Saez J., García M. J. R., 1969. Connexions between meiocytes in plants. *Cytologia* 34 (2) : 262—272.
- Risueño M. C., Giménez-Martín G., García M. J. R., 1973. Structural changes in the cell wall of meiocytes. *Cytologia* 38 (2) : 177—186.
- Roscoe M. V., 1927. Cytological studies in the genus *Typha*. *Bot. Gaz.* 84 : 392—406.
- Ruttle M. L., 1928. Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. 11. Diploidy and partial diploidy in root tips of *Tabacum* haploids. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 11 : 213—231.
- Sarvella P., 1958. Cyto-mixis and the loss of chromosomes in meiotic and somatic cells of *Gossypium*. *Cytologia* 23 : 14—24.
- Sharma V. N., 1967. Histochemical studies of nucleolus and nucleolar extrusions in *Dipteran* oogenesis. *Cytologia* 32 (3—4) : 524—531.
- Schnack B., Fehleisen S., 1957. Cyto-mixis en *Bouchea fluminensis* (Velloso) Moldenke (Verbenaceae). *Darwiniana* 11 : 244—255.

- Sparrow A. H., Hammond M. R., 1947. Cytological evidence for the transfer of desoxyribose nucleus acid from nucleus to cytoplasm in certain plant cells. *Amer. J. Bot.* **34** (8) : 139—145.
- Stebbins G. L., 1932. Cytology of *Antennaria*. 11. Parthenogenetic species. *Bot. Gaz.* **94** : 322—345.
- Takats S. T., 1959. Chromatin extrusion and DNA transfer during microsporogenesis. *Chromosoma* **10** : 430—453.
- Takats S. T., 1962. An attempt to detect utilisation of DNA breakdown products from the tapetum for DNA synthesis in the microspores of *Lilium longiflorum*. *Amer. J. Bot.* **49** (7) : 748—758.
- Tarkowska J., 1965. Experimental analysis of the mechanism of cytomixis. 1. Cytomixis in vegetative tissues. *Acta Soc. Bot. Polon.* **34** (1) : 27—44.
- Tarkowska J., 1966. Experimental analysis of the mechanism of cytomixis. 11. Cytomixis in the pollen mother cells of the lily — *Lilium candidum* L. *Acta soc. Bot. Polon.* **35** (1) : 25—40.
- Tarkowska J. A., 1973. The nature of cytomixis. *Caryologia* **25** (Suppl.) : 151—157.
- Tashiro Y., Matsuura S., Morimoto T., Nagata S., 1968. Extrusion of nuclear materials into cytoplasm in the posterior silk gland cells of silk worm, *Bombyx mori*. *J. Cell Biol.* **36** (3) : C5—C10.
- Vaarama A., 1941. Beobachtungen über die Cytomixis in meiotischen Pollenmutterzellen von *Sagittaria natans* Pall. *Suomalaisen tiedeakatemia toimituksia ser. A. IV. Biologica.* Helsinki : 1—20.
- Weiling F., 1965a. Zur Feinstruktur der Plasmodemen und Plasmakanäle bei Pollenmutterzellen. *Planta* **64** (2) : 97—118.
- Weiling F., 1965b. Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen zum Problem der Cytomixis sowie ihrer möglichen Beziehung zur Potocytosi Untersuchungen bei *Cucurbita*-Arten und *Lycopersicum esculentum*. *Planta*, **67** : 182—212.
- West C., Lechmere A. E., 1915. On chromatin extrusion in pollen mother cells of *Lilium candidum*. *Linn. Ann. Bot.* **29** : 286—292.
- Whelan E. D. P., Hornby C. A., 1969. Meiotic synchrony, cytoplasmic continuity and cytomictic phenomena during microsporogenesis of *Prunus avium*. *Canad. J. Genet. Cytol.* **11** (3) : 668—672.
- Woodworth R. H., 1929. Cytological studies in the *Betulaceae*. II. *Corylus* and *Alnus*. *Bot. Gaz.* **88** : 383—399.
- Woodworth R. H., 1931. Cytomixis. *J. Arnold Arboretum* **12** : 23—25.
- Youngman W., 1931. Studies in the cytology of the Hibisceae 111. A study of the prophase of the nucleus of the pollen mother cell of *Thespesia populnea*. *Ann. Bot.* **45** : 211—227.
- Zschege C., 1963. Mutationsauslösung durch Chemikalien bei Weizen. IV. Cytogenetische Untersuchungen an Mutanten. *Z. Pflanzenzucht.* **49** (2) : 122—160.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
30/VIII 1974

Tamara ŠNAIDER

TAIMEDI TSÜTOMIKSISEST

Resümee

Artiklis antakse ülevaade tööst, milles kirjeldatakse mitmesuguste taimeliikide tuuma ja kromosoomide rakuvahelist migratsiooni mitoosi või meioosi kestel. Ülevaates esitatakse valgus- ja elektronmikroskoopia andmeid, mis tunnistavad, et tsütomiksise ei ole fikseerimisest, värvimisest või preparaadi valmistamise meetoodikast johtuv artefakt, vaid taimeriigis küllalt laialt levinud nähtus. Vaadeldakse rakkudes tsütomiksise puhul toimuvaid protsesse ja arutatakse selle nähtuse võimalikke põhjusi.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Toimetusse saabunud
30. VIII 1974

Тамара SHNAIDER

ON THE CYTOMIXIS IN PLANTS

Summary

A review of literature on chromosome and nucleus migration during the different stages of mitosis and meiosis from a cell to the adjacent one in different plant species is presented. The data of light- and electronmicroscopy as well as observations of many authors gave both evidence and proof that the cause of cytomixis is not necessarily a faulty fixation, staining, squashing, and so on, but is a natural phenomenon occurring in plants. The successive processes which take place in cells during chromatin migration are considered, and various interpretations concerning the possible causes of cytomixis are discussed.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Experimental Biology

Received
Aug. 30. 1974

Yakovlev, V. I. 1972. On the mechanism of cytomixis. *Genetika* 9: 122-124.

Went, F. W. 1949. The mechanism of cytomixis. *Chromosoma* 10: 439-453.

Went, F. W. 1952. On cytomixis. *Chromosoma* 17: 1-12.

Went, F. W. 1953. On cytomixis. *Chromosoma* 18: 1-12.

Went, F. W. 1954. On cytomixis. *Chromosoma* 19: 1-12.

Went, F. W. 1955. On cytomixis. *Chromosoma* 20: 1-12.

Went, F. W. 1956. On cytomixis. *Chromosoma* 21: 1-12.

Went, F. W. 1957. On cytomixis. *Chromosoma* 22: 1-12.

Went, F. W. 1958. On cytomixis. *Chromosoma* 23: 1-12.

Went, F. W. 1959. On cytomixis. *Chromosoma* 24: 1-12.

Went, F. W. 1960. On cytomixis. *Chromosoma* 25: 1-12.

Went, F. W. 1961. On cytomixis. *Chromosoma* 26: 1-12.

Went, F. W. 1962. On cytomixis. *Chromosoma* 27: 1-12.

Went, F. W. 1963. On cytomixis. *Chromosoma* 28: 1-12.

Went, F. W. 1964. On cytomixis. *Chromosoma* 29: 1-12.

Went, F. W. 1965. On cytomixis. *Chromosoma* 30: 1-12.

Went, F. W. 1966. On cytomixis. *Chromosoma* 31: 1-12.

Went, F. W. 1967. On cytomixis. *Chromosoma* 32: 1-12.

Went, F. W. 1968. On cytomixis. *Chromosoma* 33: 1-12.

Went, F. W. 1969. On cytomixis. *Chromosoma* 34: 1-12.

Went, F. W. 1970. On cytomixis. *Chromosoma* 35: 1-12.

Went, F. W. 1971. On cytomixis. *Chromosoma* 36: 1-12.

Went, F. W. 1972. On cytomixis. *Chromosoma* 37: 1-12.

Went, F. W. 1973. On cytomixis. *Chromosoma* 38: 1-12.

Went, F. W. 1974. On cytomixis. *Chromosoma* 39: 1-12.

Went, F. W. 1975. On cytomixis. *Chromosoma* 40: 1-12.

Went, F. W. 1976. On cytomixis. *Chromosoma* 41: 1-12.

Went, F. W. 1977. On cytomixis. *Chromosoma* 42: 1-12.

Went, F. W. 1978. On cytomixis. *Chromosoma* 43: 1-12.

Went, F. W. 1979. On cytomixis. *Chromosoma* 44: 1-12.

Went, F. W. 1980. On cytomixis. *Chromosoma* 45: 1-12.

Went, F. W. 1981. On cytomixis. *Chromosoma* 46: 1-12.

Went, F. W. 1982. On cytomixis. *Chromosoma* 47: 1-12.

Went, F. W. 1983. On cytomixis. *Chromosoma* 48: 1-12.

Went, F. W. 1984. On cytomixis. *Chromosoma* 49: 1-12.

Went, F. W. 1985. On cytomixis. *Chromosoma* 50: 1-12.

Went, F. W. 1986. On cytomixis. *Chromosoma* 51: 1-12.

Went, F. W. 1987. On cytomixis. *Chromosoma* 52: 1-12.

Went, F. W. 1988. On cytomixis. *Chromosoma* 53: 1-12.

Went, F. W. 1989. On cytomixis. *Chromosoma* 54: 1-12.

Went, F. W. 1990. On cytomixis. *Chromosoma* 55: 1-12.

Went, F. W. 1991. On cytomixis. *Chromosoma* 56: 1-12.

Went, F. W. 1992. On cytomixis. *Chromosoma* 57: 1-12.

Went, F. W. 1993. On cytomixis. *Chromosoma* 58: 1-12.

Went, F. W. 1994. On cytomixis. *Chromosoma* 59: 1-12.

Went, F. W. 1995. On cytomixis. *Chromosoma* 60: 1-12.

Went, F. W. 1996. On cytomixis. *Chromosoma* 61: 1-12.

Went, F. W. 1997. On cytomixis. *Chromosoma* 62: 1-12.

Went, F. W. 1998. On cytomixis. *Chromosoma* 63: 1-12.

Went, F. W. 1999. On cytomixis. *Chromosoma* 64: 1-12.

Went, F. W. 2000. On cytomixis. *Chromosoma* 65: 1-12.

Went, F. W. 2001. On cytomixis. *Chromosoma* 66: 1-12.

Went, F. W. 2002. On cytomixis. *Chromosoma* 67: 1-12.

Went, F. W. 2003. On cytomixis. *Chromosoma* 68: 1-12.

Went, F. W. 2004. On cytomixis. *Chromosoma* 69: 1-12.

Went, F. W. 2005. On cytomixis. *Chromosoma* 70: 1-12.

Went, F. W. 2006. On cytomixis. *Chromosoma* 71: 1-12.

Went, F. W. 2007. On cytomixis. *Chromosoma* 72: 1-12.

Went, F. W. 2008. On cytomixis. *Chromosoma* 73: 1-12.

Went, F. W. 2009. On cytomixis. *Chromosoma* 74: 1-12.

Went, F. W. 2010. On cytomixis. *Chromosoma* 75: 1-12.

Went, F. W. 2011. On cytomixis. *Chromosoma* 76: 1-12.

Went, F. W. 2012. On cytomixis. *Chromosoma* 77: 1-12.

Went, F. W. 2013. On cytomixis. *Chromosoma* 78: 1-12.

Went, F. W. 2014. On cytomixis. *Chromosoma* 79: 1-12.

Went, F. W. 2015. On cytomixis. *Chromosoma* 80: 1-12.

Went, F. W. 2016. On cytomixis. *Chromosoma* 81: 1-12.

Went, F. W. 2017. On cytomixis. *Chromosoma* 82: 1-12.

Went, F. W. 2018. On cytomixis. *Chromosoma* 83: 1-12.

Went, F. W. 2019. On cytomixis. *Chromosoma* 84: 1-12.

Went, F. W. 2020. On cytomixis. *Chromosoma* 85: 1-12.

Went, F. W. 2021. On cytomixis. *Chromosoma* 86: 1-12.

Went, F. W. 2022. On cytomixis. *Chromosoma* 87: 1-12.

Went, F. W. 2023. On cytomixis. *Chromosoma* 88: 1-12.

Went, F. W. 2024. On cytomixis. *Chromosoma* 89: 1-12.

Went, F. W. 2025. On cytomixis. *Chromosoma* 90: 1-12.