

Д. КОСТОВ

**ЧАСТОТА ПОЛИЭМБРИОНИИ И ХЛОРОФИЛЬНЫХ ВАРИАЦИЙ
У РЖИ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 8 VI 1939)

Исследования, проведенные Каппертом⁽¹⁾ на *Linum*, Рампа, Пар-тасарати и Рамануждамом⁽²⁾ на *Oryza*, показали, что некоторые растения, развивающиеся из близнецовых проростков, являются гаплоидными. Намикава и Каваками⁽³⁾ выращивали взрослые близнецовые растения пшеницы и среди растений с нормальным числом хромосом нашли гаплоидные, триплоидные и тетраплоидные. В последнее время был проведен ряд более широких исследований в этом направлении. Из них я напому здесь исследования Харланда⁽⁴⁾, Мюнцинга⁽⁵⁾ и др., также показавшие, что полиэмбриония ведет к эуплоидным изменениям чисел хромосом.

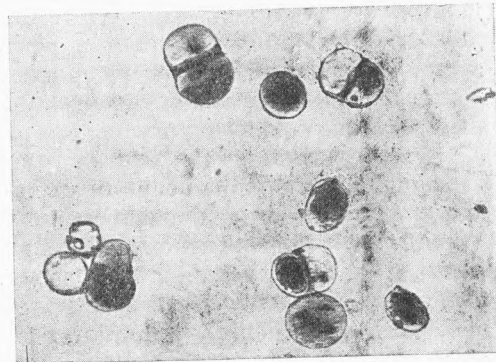
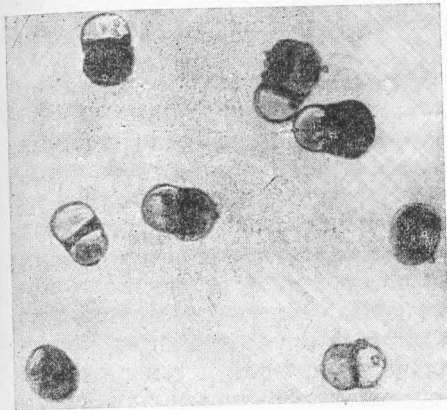
В настоящее время мы имеем хорошие методы получения полиплоидных растений (колхицин, аценафтен, бромнафталин, бромаценафтен, этилмеркурхлор, и др.), но не имеем надежных методов получения гаплоидов [Kostoff⁽⁶⁾]. X-лучи, ненормальные температуры и межвидовая гибридизация кажутся в этом отношении менее эффективными, чем полиэмбриония.

Гаплоиды были описаны у многих растений, которые оказывались жизнеспособными в сильно инбридированном (гомозиготном) состоянии. *Secale cereale* является перекрестником, «дегенерирующим» при инбридинге, поэтому гаплоидия для этого растения должна быть, как правило, летальна или полуметальна. Я попробовал проверить этот вывод. Для этого в ящики с песком были высеяны 27 020 зерен *Secale cereale* сорта Вятка. Песок был расчерчен на квадраты размером 1×1 см, и в каждый квадрат помещалось одно зерно, полуприкрытое песком. Зерна регулярно поливались. Таким образом из 27 020 зерен было выращено 20 393 проростка. Среди этих проростков мы нашли 5 парных близнецов, одну тройню и 27 альбиносов. Все 10 растений-двойников и 2 из тройни были цитологически изучены и оказались обладающими нормальным соматическим числом хромосом, $2n=14$. Точно также, высеяв 53 780 зерен, мы вырастили 39 606 проростков выщепенцев типа *Secale cereale*, происходивших от скрещивания *Secale cereale* × *Secale montanum*. Среди этих проростков мы нашли 32 пары близнецов и 7 альбиносов (табл. 1). 60 растений из числа близнецов имели в соматических клетках по 14 хромосом, одно растение (№ 38) было триплоидным и имело 21 хромосому. Шесть растений близнецов погибли на ранней стадии развития и три из них не были изучены цитоло-

Таблица 1

Р а с т е н и я	Посеяно семян	Выра- щено сеянцев	Найдено пар близне- цов		Число Троен	Найдено альбиносов	
			число	%		число	%
<i>Secale cereale</i> , сорт Вятка . . .	27020	20393	5	0.029	1	27	0.132
Выщепенцы типа <i>Secale cereale</i> от скрещивания <i>S. cereale</i> × × <i>S. montanum</i>	53780	39606	32	0.08	—	7	0.0176
<i>Triticum vulgare</i> № 2411 . . .	33220	18275	4	0.021	—	—	—

гически. Одно из диплоидных растений из числа близнецов оказалось структурным гибридом, образовавшим: 1) $5\Pi + 1\Pi + 1\Pi$, 2) $5\Pi + 1\Pi$ и 3) $6\Pi + 2\Pi$. Другое растение из этой пары было нормальным. Триплоидное растение давало большой процент abortивной пыльцы, в среднем 72% (июль), 68% (сентябрь), 84% (октябрь). Изучавшиеся на ацетокармино-



Фиг. 1 и 2. Пыльца триплоидного растения ржи

вых препаратах зрелые пыльцевые зерна составляли пары, причем одно или оба зерна из каждой пары были обычно abortивными. В тех случаях, когда лишь одно из пары пыльцевых зерен было abortивным, жизнеспособное близнецовое зерно было гораздо крупнее abortивного (фиг. 1 и 2).

В первом мейотическом делении мы находили от 0 до 5 тривалентов, чаще всего 2, 3 или 4. Растение образовало 8 колосьев; на 6 из них было в общей сложности 216 колосков, т. е. 432 цветка. Эти 6 колосьев дали от свободного опыления 8 зерен, причем 2 из них были маленькими, сморщенными, со слабо развитыми зародышами; они не проросли. Два колоса были покрыты изоляторами и вовсе не дали семян.

Параллельно с изучением полиэмбрионии у ржи такие же исследования были проведены и с мягкой пшеницей—растением, допускающим высокую степень гомозиготизации без симптомов «вырождения». Мы вырастили 18 275 проростков из 23 220 зерен *T. vulgare* № 2411. Среди этих проростков было 4 пары близнецов (табл. 1). Два проростка из 2 разных пар были гаплоидными ($n=21$), из остальных же 6 развились нормальные диплоидные растения ($2n=42$). Гаплоидные растения были меньше нормальных и образовали колосья меньших размеров. В первом мейотическом делении одного из этих гаплоидов на ацетокарминовых препаратах мы находили обычно 21 унивалент или 19 унивалентов и 1 бивалент. В редких клетках

было 2 бивалента. В 1 материнской клетке пыльцы было найдено 3 бивалента.

Из 73 выращенных и цитологически изученных близнецовых растений ржи лишь 1 оказалось триплоидом и 1 структурным гибридом, гаплоиды же найдены не были. В то же время из 8 близнецов у пшеницы было выращено два гаплоида, что составляет 25% гаплоидов.

До настоящего времени взрослые гаплоиды *Secale cereale* еще не были получены. Мюнцинг⁽⁷⁾ пишет, что в результате воздействия ненормальной температуры он получил слабо жизнеспособного и рано погибшего гаплоида у ржи, однако, судя по фотографии его на фиг. 2, кажется возможным, что это растение было получено из близнецовой пары. Отсутствие гаплоидов среди изученных нами близнецовых пар объясняется скорее всего отмиранием гаплоидов на ранней стадии развития; выживают и могут дальше расти лишь диплоидные близнецы.

Относительно способа возникновения 2 зародышей в 1 семязпочке имеется не мало спекуляций. В тех случаях, когда полиэмбриония является результатом нуцеллярной эмбрионии, развивающиеся из семян зародыши, проростки и растения должны быть диплоидными и обладать генетической конституцией матери. Зародыши, являющиеся близнецами, должны быть диплоидными и в том случае, если они возникают из первых двух клеток, образующихся в результате дробления оплодотворенного яйца. Если один зародыш развивается из оплодотворенного яйца, а другой из эндосперма, то должны возникать один диплоидный и один триплоидный зародыши. Если один зародыш развивается из оплодотворенного яйца, а другой из гаплоидной клетки зародышевого мешка (например одной из антиподов), то должна возникнуть пара близнецов, состоящая из диплоида и гаплоида. Если в последнем случае у зародыша на одной из ранних стадий его развития произойдет удвоение числа хромосом, то могут появиться два диплоидных зародыша. Близнецовая пара, состоящая из 2 диплоидов, или тройня из 3 диплоидов могут также возникнуть в случае, если в микропиле проникнут две пыльцевые трубки, и генеративное ядро одной из них оплодотворит яйцо, другие же генеративные ядра оплодотворят полярное ядро и одно или большее число ядер антиподов. Способа возникновения среди близнецов тетраплоидных растений и полиплоидов высшего порядка мы еще не знаем. Полиспермия и оплодотворение слившихся друг с другом клеток антиподов кажутся более вероятным процессом, чем удвоение на ранней стадии развития числа хромосом у одного из двух близнецовых диплоидных растений, однако и эта последняя возможность не является исключенной.

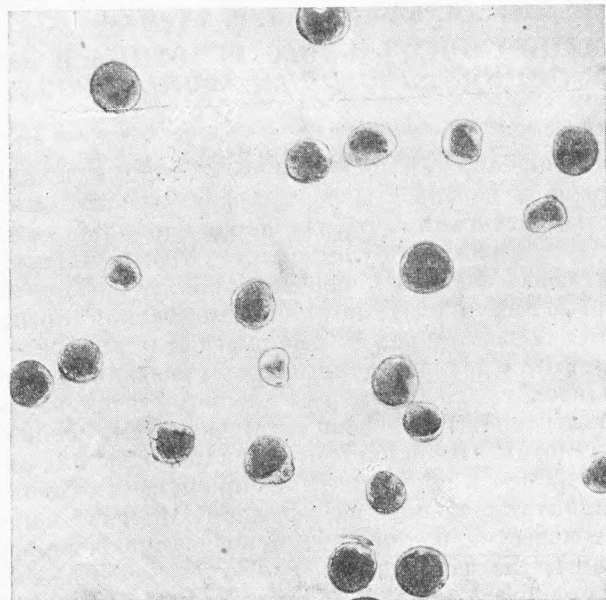
Изученные нами близнецы *Secale*, повидимому, не являлись результатом нуцеллярной эмбрионии, так как отличались друг от друга морфологически.

Нормальное течение мейозиса и нормальная плодовитость второго близнецового растения из пары, в которой был найден структурный гибрид, также подтверждает это предположение. Структурный гибрид образовывал около 50% абортивной пыльцы (фиг. 3) и был лишь частично плодовит.

Близнецовые пары *Secale*, состоящие из 2 диплоидов, повидимому, не являются результатом удвоения числа хромосом на ранней стадии развития у гаплоидного близнецового растения пары, первоначально состоявшей из диплоида и гаплоида, ибо диплоид, возникший из гаплоида путем удвоения числа хромосом в соматической клетке, был бы почти абсолютно гомозиготным, а это у ржи привело бы к полулетальному или летальному исходу. Наиболее вероятным способом возникновения изученных мною близнецов у ржи является, повидимому, следующий: один проросток про-

исходит из оплодотворенного яйца, другой из оплодотворенной антиподальной клетки; триплоидное растение происходит, скорее всего, из клетки эндосперма. Кажется очень вероятным, что обычно единичные растения *Secale* происходят из близнецовых пар, состоящих из диплоидного и гаплоидного зародышей, но гаплоидный зародыш обычно погибает на ранней стадии развития.

Полиэмбриония у покрытосемянных растений представляет собой очень обычное явление. Как правило, она является результатом определенных отклонений в процессах развития зародышевого мешка и опло-



Фиг. 3. Пыльца структурного гибрида из близнецовой пары.

дотворения. Они приводят к эуплоидным изменениям чисел хромосом, имеющим большое эволюционное значение. В особенности это относится к тетраплоидам и гаплоидам с частичным аутосинdezом в мейозисе. Частота полиэмбрионии в наших опытах была очень высокой: у ржи сорта Вятка приблизительно 1 на 3500, у выщепенцев типа *Secale cereale* 1 на 1200, у пшеницы приблизительно 1 на 5000. Частота хлорофильных aberrаций (альбинотические проростки) у ржи сорта Вятка была равна приблизительно 1 на 800, а у выщепенцев типа *Secale cereale* 1 на 6000.

Эти числа свидетельствуют о чрезвычайно большой частоте наследственных изменений.

Институт генетики
Академия Наук СССР
Москва

Поступило
10 VI 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. Карперт, *Biolog. Zentralbl.*, **53**, 276 (1933). ² Ramiah et al., *Current Sci.*, **1**, 277 (1933). ³ Namikawa a. Kawakami, *Proc. Imper. Acad. Japan*, **10**, 668 (1934). ⁴ S. G. Harland, *Journ. Heredity*, **27**, 229 (1936). ⁵ A. Müntzing, *Cytologia, Fujii Jub. vol.*, **211** (1937). ⁶ D. Kostoff, *Bibliograph. Genetica*, **14** (1939). ⁷ A. Müntzing, *Hereditas*, **23**, 401 (1937).