

ГЕНЕТИКА

Г. Д. ПРАТАСЕНЯ

ИЗУЧЕНИЕ ПОЛИПЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ. ПАРАЛЛЕЛЬНАЯ  
ИЗМЕНЧИВОСТЬ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 1 IV 1938)

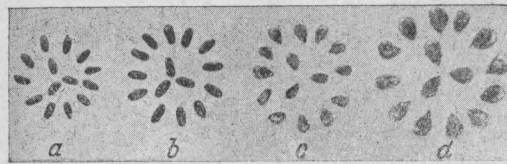
Получение полиплоидных растений в экспериментальных условиях и всестороннее их изучение могут пролить свет на филогению растений. Об этом говорят наблюдения, которые произведены в последние годы. Примером могут служить данные Gregor and Sansome<sup>(10)</sup> по экспериментальному получению гексаплоида *Phleum*, близкого к существующему в природе; A. Müntzing<sup>(12, 13)</sup> по получению существующего в природе вида *Galeopsis* в результате скрещивания других двух видов, В. А. Рыбина для *Prunus domestica* и *P. insititia*<sup>(6)</sup>; М. Г. Туманян<sup>(7)</sup> по получению тетраплоида пшеницы однозернянки, названной *Triticum jerevani*, вида, который является близким к двузернянкам *Tr. dicoccoides*. К сожалению во многих исследованиях по экспериментальному получению полиплоидных растений нет подробного описания изменений во всех частях вновь возникших полиплоидных растений. Сопоставляя изменения, происходящие в различных частях растения одновременно с удвоением числа хромосом, в экспериментальных условиях для различных видов, как близких, так и отдаленных, наблюдаются параллельные изменения гомологичных признаков (величина хлорофильных зерен, клеток, цветов, семян и др.). Вопросу параллельной изменчивости у близких и отдаленных видов не малое внимание уделено Дарвином<sup>(2)</sup> и многими другими авторами. Мы имеем в работе акад. Н. И. Вавилова подробную разработку вопроса параллельной изменчивости, сведенного в общую форму: «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости»<sup>(1)</sup>.

В нашем сообщении будет обращено внимание на параллельные изменения гомологичных признаков растений разных видов, полученных в строго экспериментальных условиях при удвоении числа хромосом в клетках растений.

Первое, что наблюдалось нами, как и целым рядом других авторов, — это, что у всех полученных аутополиплоидных растений заметно увеличены размеры цветов. Второе не менее важное изменение, которое наблюдалось у полученных в экспериментальных условиях полиплоидных растений, на что почему-то другие авторы указывают очень мало, — это изменение размеров семян и хромосом. Наблюдения над изменениями в связи с удвоением числа хромосом произведены у аутотетраплоидов *Pelargonium roseum*, *Solanum lycopersicum*, *Nicotiana glauca*, а также амфидиплоидов *Nicotiana rustica* × *N. tabacum* и *N. tabacum* × *glauca*. Все перечисленные

полиплоидные растения кроме амфидиплоида *N. tabacum* × *glauca* получены от удвоения числа хромосом в соматических клетках растений при регенерации (4, 5). Амфидиплоид *N. tabacum* × *glauca* получен Терновским при гибридизации.

Просматривая семена аутотетраплоидов в сравнении с их исходными формами, нетрудно видеть (фиг. 1), что размеры семян аутотетраплоидов больше размера семян исходных диплоидных растений. Для большей уверенности в различии размеров были взвешены семена всех имеющихся у нас полиплоидов и их исходных форм. Результаты взвешивания помещены в таблице. Прежде чем взвешивать (для сравнения полиплоидов с их исходными формами), семена всех *Nicotiana* погружались в воду.



Фиг. 1.—Семена: *a*—диплоид герани, *b*—аутотетраплоид герани, *c*—диплоид томата, *d*—аутотетраплоид томата (натуральная величина).

При погружении в воду внешне совершенно одинаковые семена делились на две группы: одни тонули в воде, другие оставались на поверхности. Непогружающиеся семена имели только оболочку, а внутри они были совершенно пустые. Пустых семян, по внешнему виду не отличающихся от выполненных, было очень много у аутотетраплоида *Nicotiana glauca* и амфидиплоидов *N. rustica* × *tabacum* и *N. tabacum* × *glauca*, в то время как у исходных видов *N. tabacum*, *N. rustica* и *N. glauca* почти все семена были выполненными. У диплоидной *N. glauca* из 1 000 семян утонули в воде 988 и только 12 оставались на поверхности. Погружающиеся семена извлекались из воды и высушивались в одинаковых условиях при комнатной температуре в течение 5 дней, и после этого они были взвешены. 1 000 семян аутотетраплоида *N. glauca* до отделения пустых семян весит 0.0349 г, после отделения 0.0634 г. У амфидиплоида *N. tabacum* × *glauca* 1 000 семян до отделения пустых весит 0.0379 г, а 1 000 семян выполненных весит 0.0944 г.

	<i>Pelargonium roseum</i>		<i>Solanum lycopersicum</i>		<i>Nicotiana glauca</i>		Амфидиплоид <i>N. rustica</i> × <i>N. tabacum</i>	Амфидиплоид <i>N. tabacum</i> × <i>N. glauca</i>	<i>Nicotiana rustica</i>	<i>Nicotiana tabacum</i>
	Диплоид	Тетраплоид	Диплоид	Тетраплоид	Диплоид	Тетраплоид				
Взвешено семян . . . . .	14	2 000	137	376	1 000	1 000	1 000	1 000	600	1 000
Вес взвешенных семян в граммах . . . . .	0.04	10.00	0.4374	1.794	0.0494	0.0634	0.1828	0.0944	0.2280	0.082
Вес в граммах в переводе на 1 000 семян . . . . .	2.857	5.00	3.193	4.558	0.0494	0.0634	0.1828	0.0944	0.380	0.082

Как видно из таблицы, вес семян аутотетраплоидов больше веса семян исходных диплоидных форм. Что же касается амфидиплоидов, то несмотря на увеличение числа хромосом вес их семян не всегда больше веса семян вида с более крупными семенами, вошедшего в скрещивание, от которого получается амфидиплоид. Об этом говорят данные взвешивания семян амфидиплоида *N. rustica* × *tabacum* при сравнении их с семенами исходного вида *N. rustica*. У амфидиплоида *N. rustica* × *tabacum* полный

диплоидный набор хромосом *N. rustica* плюс полный диплоидный набор хромосом *N. tabacum*, а вес семян *N. rustica* больше веса семян амфидиплоида *N. rustica* × *tabacum*. В то же время у амфидиплоида *N. tabacum* × *glauca* вес семян больше веса семян каждого из видов в отдельности, вошедших в скрещивание. Эти данные дают основание сделать вывод: 1) с удвоением числа хромосом при аутополиплоидии параллельно у всех наших видов идет увеличение размеров семян. На увеличение размеров семян, при незаметном увеличении вегетативной массы у тетраплоида, при сравнении с диплоидом указывает и Randolph (14) для кукурузы. 1 000 зерен диплоидной кукурузы весит 221.6 г, а тетраплоида 330.2 г. 2) У амфидиплоидов по сравнению с исходными видами изменение величины семян не всегда пропорционально изменению количества хроматина в ядре. Вероятно с удвоением числа хромосом у гибридов *N. rustica* × *N. tabacum* происходит увеличение размеров семян, но к сожалению мы не можем сравнить семена амфидиплоида *N. rustica* × *tabacum* с семенами амфигаплоида от этого же скрещивания, так как последние были у нас совершенно стерильны. 3) Величина семян амфидиплоидов при большом различии по величине семян исходных видов, вошедших в скрещивание, может быть меньше величины семян исходного вида с более крупными семенами.

Причину увеличения размеров семян у тетраплоида кукурузы при сравнении с семенами диплоида Randolph (14) склонен видеть в лучшем питании семян тетраплоидов благодаря некоторой невыполненности початков кукурузы. Это мнение при исследовании зависимости веса семян от их количества на одну коробочку у амфидиплоида *N. rustica* × *tabacum*, а также на одно соцветие у диплоида и тетраплоида у *Pelargonium roseum* не подтвердилось.

Как бы то ни было, заслуживает быть отмеченным факт, что при удвоении числа хромосом параллельно идет увеличение размеров семян для *Pelargonium roseum*, *Solanum lycopersicum* и *N. glauca*, принадлежащих разным семействам, а при учете данных Randolph'a о кукурузе, и разным классам (*Mono-* и *Dicotyledoneae*), на что указано и Н. И. Вавиловым [(1), стр. 115].

Попытка сравнения числа хромосом и их объема, с одной стороны, с величиной и весом семян, — с другой, сделана Ishii (11) для *Dianthus*. Эти данные не дали ясной корреляции. Наблюдаемая корреляция у растений с малыми числами хромосом при сравнении с многохромосомными видами нарушается.

Изучая внешние изменения растений в связи с изменениями кариотипа *Ononis reclinata*, Карташева (9), сравнивая *Lotus angustissima* (12 хромосом) с *L. hispidum* (24 хромосомы), не находит, что тетраплоидные виды и разновидности указанных растений отличаются от диплоидов большими размерами вегетативных и генеративных органов. Эти случаи повидимому можно объяснить на основании данных, полученных на примере амфидиплоида *N. rustica* × *tabacum*, у которого, как уже указано, семена мельче, чем у одного исходного вида, несмотря на большее число хромосом. Однако все же для *Trigonella*, а затем и Финн (8) для *Monogyna*, так же как и Ishii (11) для *Dianthus*, придерживаются взгляда, что с увеличением объема [Финн (8), Ishii (11)] и удвоением числа [Ishii (11)] хромосом увеличивается и размер различных органов.

У исследованных нами видов с определенностью устанавливается параллельное увеличение размеров семян у всех экспериментально полученных аутополиплоидов одновременно с удвоением числа хромосом, а у амфидиплоидов при сравнении с исходными видами несмотря на увеличение числа хромосом бывает уменьшение величины семян. Что в последнем случае является причиной уменьшения размеров семян, накопление ли хрома-

тина сверх предела, после которого наступает уменьшение, или получается промежуточный размер между величинами семян исходных видов, сказать трудно; повидимому последнее.

При цитологическом исследовании аутотетраплоида *N. glauca* резко бросается в глаза очень уменьшенный размер хромосом в сравнении с его диплоидной формой. Такое же уменьшение размера хромосом после удвоения их числа наблюдалось еще раньше у герани [рис. на стр. 9 (4)]. В связи с тем, что в первое время не учитывались температурные данные во время фиксации материала для цитологического анализа, не представлялось возможным сказать что-либо в отношении изменения величины хромосом одновременно с удвоением их числа.

В последнее время были посажены в совершенно одинаковых условиях растения диплоидной и аутотетраплоидной *N. glauca*. Фиксация материала для цитологического анализа произведена одним фиксатором и одновременно. Дальнейшее исследование проведено с одними реактивами и при одинаковых установках микроскопа и рисовального прибора. Как можно видеть из фиг. 2, величина хромосом диплоидной *N. glauca* превосходит величину хромосом аутотетраплоида *N. glauca*.

Этот последний момент подтверждает на материале определенного происхождения предположение Левицкого и Кузьминой [(3), стр. 20] об уменьшении величины хромосом с увеличением их числа у рода *Festuca* и находится в противоречии с указаниями Финна (8) для секции *Monogynella* и *Callicianche*, где по его мнению процесс шел в направлении увеличения массы хромосом.

Если учесть для данных Левицкого и Кузьминой указания (3) о подавленности аутотетраплоида *N. glauca* в сравнении с исходной формой, то все же необходимо иметь в виду, что в потомстве этого аутотетраплоида большинство растений превосходит по величине диплоидную *N. glauca*. Данные изменения величины хромосом дают основание сказать, как это уже и раньше предполагалось [Карташева (9), стр. 12], что мы наблюдаем не только явление удвоения числа хромосом, но одновременно и более глубокие изменения каротипа, выражающиеся в изменении размеров и формы хромосом, влекущем за собой целый ряд изменений морфологических, физиологических, химических и др. При исследовании потомства экспериментально полученных полиплоидов по внешней морфологии наблюдалось очень большое разнообразие различных признаков. Все разнообразие, наблюдаемое в потомстве амфидиплоида *N. rustica* × *tabacum*, не укладывается ни в одну из известных нам схем. Это явление мы склонны приписать не расщеплению полученного полиплоида, а мутабельности клеток растений как в соме, так и в генеративных органах.

Нередко наблюдались почковые мутации. Побеги мутировавших почек имели цветы с совершенно иной окраской венчика, формой и окраской чашечки и т. д., чем цветы основного растения. Подробно об этом явлении будет написано в другой работе. Здесь остановимся на признаке расположения боковых жилок листовой пластинки. Это интересно в том отношении, что в экспериментальных условиях у растений, принадлежащих к двум совершенно различным видам, с удвоением числа хромосом идет параллельно изменению гомологичных признаков, что служит подтверждением положений, разработанных Н. И. Вавиловым (1).

Одним из этих видов является амфидиплоид *N. rustica* × *tabacum* ( $n=48$ ) (4) и вторым—аутотетраплоид *N. glauca* ( $n=24$ ) (5). В потомстве амфидиплоида *N. rustica* × *tabacum* получилось, как выше указано, большое разнообразие форм. Наряду с другими формами в третьем поколении обнаружены формы растений, у которых боковые жилки листовых пластинок отходят от главной жилки под очень острым углом (фиг. 3, с), и очень ча-

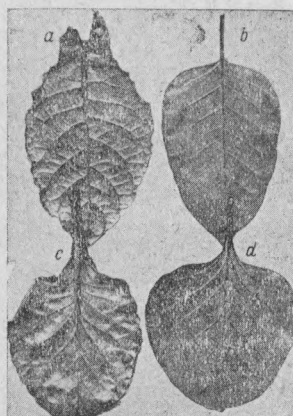
сто черешок переходит в листовую пластинку не одной главной жилкой, как у исходных форм, а пучком параллельно расположенных жилок, которые после перехода черешка в пластинку листа как бы «веерно» расходятся в стороны к краям листовой пластинки. Главная жилка листовой пластинки все же более мощная, чем боковые жилки.

Такую же картину расположения боковых жилок листовой пластинки можно видеть у аутотетраплоида *N. glauca* (фиг. 3, *d*—лист аутотетраплоида, фиг. 3, *b*—диплоида) с той лишь разницей, что в потомстве аутотетраплоида расщепления по этому признаку не наблюдалось.

При скрещивании амфидиплоида *N. rustica* × *tabacum* с диплоидом *N. glauca* полностью доминирует расположение жилок листовой пластинки



Фиг. 2.—Соматические пластинки: *a*—диплоид *N. glauca* и *b*—аутотетраплоид *N. glauca*.



Фиг. 3.—Листья: *a*—*N. tabacum*, *b*—*N. glauca*, *c*—амфидиплоид *N. rustica* × *N. tabacum*, *d*—аутотетраплоид *N. glauca*.

диплоида *N. glauca*. При скрещивании с аутотетраплоидом *N. glauca* в  $F_1$  встречаются как растения с «веерным» расположением жилок листовой пластинки, так и аналогичные получающимся при скрещивании с диплоидом. Эти данные дают основание говорить о рецессивности признака «веерного» расположения боковых жилок листовой пластинки у полученных полиплоидных растений.

#### ВЫВОДЫ

1. С удвоением числа хромосом при аутополиплоидии увеличился размер семян параллельно для *Pelargonium roseum*, *Solanum lycopersicum* и *N. glauca* и у амфидиплоида *N. tabacum* × *glauca*.
2. У амфидиплоида *N. rustica* × *tabacum* несмотря на увеличение числа хромосом в сравнении с *N. rustica* размер семян меньше, чем у *N. rustica* (промежуточный между *N. rustica* и *N. tabacum*).
3. С удвоением числа хромосом у *N. glauca* уменьшился размер хромосом.
4. Одновременно с удвоением числа хромосом у *N. glauca* и у гибрида *N. rustica* × *N. tabacum* появился, параллельно у обоих полиплоидов, рецессивный признак «веерного» расположения боковых жилок листовой пластинки.

Цитогенетическая лаборатория  
Никитского сада им. Молотова.  
Ялта.

Поступило  
2 IV 1938.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Н. И. Вавилов, Теоретические основы селекции растений, I, 75—128 (1935). <sup>2</sup> Ч. Дарвин, Происхождение видов, перев. Тимирязева (1937). <sup>3</sup> Г. А. Левицкий, Н. Е. Кузьмина, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., XVII, вып. 3, 3—36 (1927). <sup>4</sup> Г. Д. Пратасеня, Тр. Гос. Никитского бот. сада, XIX, вып. 1, 1—20 (1935). <sup>5</sup> Г. Д. Пратасеня, ДАН, XIV, № 7, 449—451 (1937). <sup>6</sup> В. А. Рыбин, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., серия II, № 10, 1—44 (1936). <sup>7</sup> М. Г. Туманян, ДАН, XVI, № 6, 333—336 (1937). <sup>8</sup> В. В. Финн, Жур. Института Бот. АН УССР, № 12 (20), 83—105 (1937). <sup>9</sup> И. Н. Карташева, Тр. Томск. гос. ун-та, 85, 1—92 (1932). <sup>10</sup> J. W. Gregor a. F. W. Sansome, Journ. Genet., 22, 373—387 (1930). <sup>11</sup> T. Ishii, Cytologia (Tokio), 1, 335—339 (1930). <sup>12</sup> A. Müntzing, Hereditas, 14, 163—172 (1930). <sup>13</sup> A. Müntzing, Hereditas, 16, 105—154 (1932). <sup>14</sup> L. F. Randolph, Reprinted f. Journ. of Agric. Research, 50, № 7, 591—605 (1935).