

Н. Э. ЗАЙКОВСКАЯ

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ К ВОПРОСУ ОБ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ СИНТЕЗЕ ВИДА *BETA TRIGYNA* W. et K. ($2n=54$)

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 20 IV 1939)

В 1935 г. обычным цитологическим методом на проростках корешков было установлено, что один из гибридов, полученных В. П. Зосимовичем от межвидового скрещивания *Beta lomatogona* F. et M. ($2n=18$) × *Beta corolliflora* Zos.* ($2n=36$) и имеющих обычно 27 хромосом, имел 54 хромосомы в соматических клетках. Такое число хромосом могло получиться только в результате удвоения всего набора хромосом гибрида, являющегося следовательно амфидиплоидом. В. П. Зосимович установил, что амфидиплоид, происходя от двух диких видов, больше сходен по морфологическим признакам с третьим диким видом *B. trigyna* W. et K. ($2n=54$), и предположил, что ему удалось искусственно воспроизвести этот вид, естественно возникший некогда по его мнению аналогичным путем. При всех цитологических исследованиях имелось в виду это указание и производилось сравнение амфидиплоида с видом *B. trigyna*.

В настоящем сообщении приведены результаты изучения редукционного деления у трех межвидовых гибридов—амфидиплоида, аналогичного гибрида с неудвоенным числом хромосом и гибрида *B. lomatogona* × *B. trigyna*, и у двух полиплоидных видов *B. corolliflora* и *B. trigyna* (табл. 1).

Большое влияние на течение и результативность мейозиса имеет процесс конъюгации хромосом, заканчивающийся стадией диакинеза и являющийся у свеклы наиболее доступным изучению в это время. В табл. 1 представлены результаты подсчета чисел унивалентов, бивалентов и высших соединений в диакинезе всех исследованных форм.

Процесс конъюгации хромосом наиболее правилен у тетраплоидного вида *B. corolliflora*, у которого унивалентов в диакинезе нет совсем. Высшие соединения (квадриваленты) образуются очень редко, хотя по Зосимовичу геномная формула этого вида *cccc* и в наборе соматических хромосом М. И. Спротиную установлено наличие 4 хромосом каждого типа.

У вида *B. trigyna* в противоположность данным Зейтца полное число бивалентов 27 образовалось лишь один раз, во всех остальных 11 случаях число бивалентов колебалось от 26 до 22 и унивалентов соответственно от 2 до 10.

* *B. corolliflora* Zos. (syn. *B. trigyna* f. *tetraploidea*)—новый вид, открытый В. П. Зосимовичем.

Таблица 1

Конъюгация хромосом в диакинезе

Происхождение	Число хромосом	Геном. формула	Квадриваленты	Триваленты	Биваленты	Униваленты	Всего отдельных	Число случаев
<i>B. corolliflora</i> Zos.	36	cccc	2	—	14	—	16	1
	36	»	1	—	16	—	17	2
	36	»	—	—	18	—	18	5
<i>B. trigyna</i> W. et K.	54	llcccc	—	—	27	—	27	1
	54	»	—	—	26	2	28	4
	54	»	—	—	25	4	29	3
	54	»	—	—	24	6	30	2
	54	»	—	—	23	8	31	1
	54	»	—	—	22	10	32	1
<i>B. lomatogona</i> F. et M. × × <i>B. corolliflora</i> Zos.	27	lcc	—	—	9	9	18	4
	27	»	—	1	8	8	17	7
	27	»	—	2	7	7	16	2
	27	»	—	3	6	6	15	1
<i>B. lomatogona</i> F. et M. × × <i>B. trigyna</i> W. et K.	36	llcc	—	—	18	—	18	1
	36	»	—	—	17	2	19	1
	36	»	—	—	16	4	20	2
	36	»	—	—	15	6	21	4
	36	»	—	—	14	8	22	4
	36	»	—	—	13	10	23	2
	36	»	—	—	12	12	24	1
<i>B. lomatogona</i> F. et M. × × <i>B. corolliflora</i> Zos. (амфидиплоид).	54	llcccc	—	—	22	10	32	1
	54	»	—	—	21	12	33	2
	54	»	—	—	19	16	35	3
	54	»	—	—	18	18	36	1

У амфидиплоида характер диакинеза сходен с *B. trigyna*, но конъюгация хромосом у него еще более ослаблена. Число бивалентов варьирует от 22 до 18 и унивалентом соответственно от 10 до 18.

У гибрида $l_{18}C_{36}$, имеющего в соме 27 хромосом, 18 хромосом конъюгируют во всех случаях, образуя 9 бивалентов; 9 унивалентом иногда лежат все одиночно, иногда же 1—3 из них прикрепляются к бивалентам, образуя тривалентные соединения.

У гибрида $l_{18}^{\prime}{}_{51}$, имеющего сбалансированное число хромосом в соме 36, полное число бивалентов образовалось лишь один раз; во всех остальных 14 случаях число бивалентов колебалось от 17 до 12 и унивалентом соответственно от 2 до 12.

Дальнейшее течение мейозиса также наиболее правильно происходит у вида *B. corolliflora*, у которого лишь изредка наблюдаются единичные отстающие хромосомы, и в результате обоих делений мейозиса образуется в 97% случаев нормальные четыре ядра, лежащие вначале в одной материнской клетке пыльцы все вместе (табл. 2).

В литературе для указанной стадии не имеется особого названия; она продолжается от телофазы 2-го деления до образования тетрады; в это время из кучек хромосом, как они видны во второй телофазе, формируются

Таблица 2

Число дочерних ядер и отставших хромосом в плазме после
обоих делений мейозиса

Происхождение	2 ядра		3 ядра		4 ядра		5 ядер		6 ядер		Всего
	2 ядра	+ хром. в плазме	3 ядра	+ хром. в плазме	4 ядра	+ хром. в плазме	5 ядер	+ хром. в плазме	6 ядер	+ хром. в плазме	
<i>B. corolliflora</i>	—	—	—	—	97	3	—	—	—	—	100
<i>B. trigyna</i>	5	2	6	14	63	9	1	—	—	—	100
<i>B. lomatogona</i> × <i>B. corolliflora</i>	—	2	2	5	38	30	11	7	3	2	100
<i>B. lomatogona</i> × <i>B. trigyna</i>	—	1	1	5	72	18	2	—	1	—	100
Амфидиплоид	1	2	1	10	55	26	4	1	—	—	100

молодые дочерние ядра, лежащие у свеклы все четыре в одной материнской клетке пыльца, делящейся потом на 4 части, каждая из которых содержит вполне сформированное ядро с ядрышком. На этой стадии 4 ядер результаты мейозиса у свеклы видны наиболее ясно.

У всех остальных исследованных форм, включая вид *B. trigyna*, редукционное деление характеризуется рядом неправильностей, выражающихся в отставании более или менее значительного числа хромосом, с образованием мостиков, добавочных маленьких ядер и выбрасыванием единичных хромосом в плазму. Иногда разбросанные хромосомы собираются после первого деления в одно ядро, образуя затем «диады», кроме которых иногда имеются еще единичные хромосомы, оставшиеся в плазме. Наиболее часто «диады» наблюдаются в *B. trigyna* (табл. 2), реже у амфидиплоида и еще реже у гибридов $l_{18}C_{36}$ и $l_{18}t_{54}$. Интересно отметить, что по данным табл. 2 процент нормальных 4-ядерных клеток, образовавшихся в результате обоих делений мейозиса, выше у гибрида $l_{18}t_{54}$, чем у вида *B. trigyna*, что подтверждает предположение В. П. Зосимовича о гибридном происхождении этого вида. У амфидиплоида результативность мейозиса сходна в *B. trigyna*. Гибрид $l_{18}C_{36}$ с 27 хромосомами имеет наиболее расстроенный процесс редукционного деления и наименьший процент нормальных 4-ядерных клеток.

В табл. 3 приведены данные о количестве пыльца в пыльниках зрелых бутонов или раскрывающихся цветов.

Количество и качество зрелой пыльца, образуемой исследованными формами, можно было предвидеть по течению процесса мейозиса, но при этом кроме механизма распределения хромосом надо учитывать и качественную сторону процесса. Определенное выше количество правильных 4-ядерных клеток для каждого вида не целиком определяет количество нормальной зрелой пыльца. Например гибрид $l_{18}C_{36}$ уступает *B. trigyna* и амфидиплоиду по проценту 4-ядерных клеток менее значительно, чем они уступают *B. corolliflora*, и однако эти виды по количеству пыльца во взрослых пыльниках не отличимы от *B. corolliflora* и резко отличаются от гибрида $l_{18}C_{36}$. Это объясняется тем, что у гибрида $l_{18}C_{36}$, как это было установлено в предыдущей работе, новообразованные клетки пыльца имеют чаще всего 12—14 хромосом, из которых 9 получены от поделившихся бивалентов, а 4—5 представляют часть 9 унивалентов, случайно отошедших к одному из полюсов, и являются нежизнеспособными несмотря на образование иногда после деления правильных 4 ядер. По количеству пыльца во взрослых пыльниках все исследованные формы разделились на две группы, в одну вошел гибрид $l_{18}C_{36}$, образующий мало зре-

Таблица 3

Количество зрелой пыльцы в пыльниках и ее качество *

Происхождение	Число хромосом	Колич. пыльцы во взросл. пыльниках	Диаметр выполненной пыльцы в μ							Колич. дегенерир. пыльцы	Характер цветения
			40.0—35.1	35.0—30.1	30.0—25.1	25.0—20.1	20.0—15.1	15.0—10.1	10.0—5.1		
<i>B. corolliflora</i> . .	36	Много	+	+++	+++	++	+	+	+	Един. зерна	Открытый
<i>B. trigyna</i> . . .	54	Много	++	+++	++	+	+	++	+	Очень мало	Полуоткрытый
<i>B. lomatogona</i> . .	18	Много	-	+	++	+++	++	+	-	Нет	Полуоткрытый
<i>B. lomatogona</i> × × <i>B. corolliflora</i>	27	Мало	-	-	+	++	++	+	+	Много	Полуоткрытый
<i>B. lomatogona</i> × × <i>B. trigyna</i> . .	36	Много	+	+++	+++	++	+	+	+	Очень мало	Полуоткрытый
Амфидиплоид . .	54	Много	++	+++	++	+	+	++	+	Очень мало	Полуоткрытый

* В данной таблице знак + обозначает «мало»; ++ — «среднее количество»; +++ — «много».

лой пыльцы, в другую—все остальные. Весьма вероятно, что у вида *B. trigyna*, амфидиплоида и гибрида $1_{18}t_{54}$ пыльцы образуется меньше, чем у *B. corolliflora*, но на-глаз и под микроскопом этого не видно. По качеству пыльца гибрида $1_{18}t_{54}$ не отличается от пыльцы *B. corolliflora*, в то время как пыльца *B. trigyna* и амфидиплоида хуже и имеет значительный процент карликовых зерен.

В ы в о д ы. 1. В вопросе о происхождении вида *B. corolliflora* правильность процесса редукционного деления в материнских клетках пыльцы этого вида поддерживает предположение об его аутотетраплоидном возникновении; необходимо отметить слабую склонность к образованию высших соединений в диакинезе аутотетраплоида, что по нашим данным вообще свойственно полиплоидным формам и гибридам свеклы.

2. Предположение В. П. Зосимовича о гибридном происхождении вида *B. trigyna* вполне подтвердилось наличием ряда неправильностей в мейозисе этого вида, характерных для гибридов.

3. Амфидиплоид, спонтанно возникший при межвидовом скрещивании *B. lomatogona* × *B. corolliflora* и похожий по морфологическим признакам на вид *B. trigyna*, оказался сходным с ним и по цитологическим данным: по числу хромосом, течению и результативности мейозиса, количеству и качеству взрослой пыльцы в зрелых бутонах. Образование амфидиплоидом меньшего числа бивалентов в диакинезе объясняется его недавним возникновением.

4. Данные Зейтца о постоянном образовании в диакинезе *B. trigyna* 27 бивалентов на нашем материале не подтвердились. Число бивалентов колебалось от 27 до 22 и унивалентов от 0 до 10.

Лаборатория цитологии
Всесоюзного научно-исследовательского института
сахарной промышленности (Киев).

Поступило
3 V 1939.