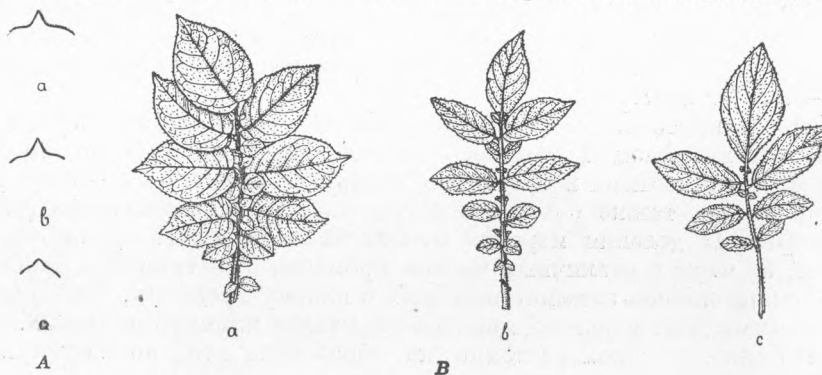


Е. В. ИВАНОВСКАЯ

ГАПЛОИДНОЕ РАСТЕНИЕ *SOLANUM TUBEROSUM* L.

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 2 VI 1939)

При скрещивании позднего селекционного сорта Авроры (*Solanum tuberosum* L. $2n=48$) (♀) с *Solanum Rybinii* Juz. et Buk. ($2n=24$) (♂) В. И. Садовниковой (Ленинградская картофельная станция) получено из семени растение, в котором нами было определено соматическое число



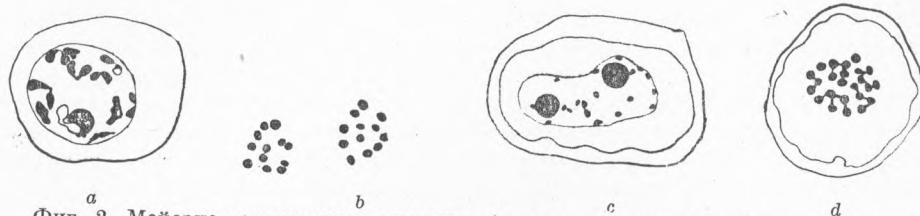
Фиг. 1. Акумены (А) и листья (В): Авроры (а), гаплоидного растения Авроры (b) и *S. Rybinii* (c)

хромосом $2n=24$. Это растение не имело признаков *S. Rybinii*, но в целом ряде признаков оно отличалось и от Авроры.

Цветоножка растения, чашечка, венчик, его красно-фиолетовая окраска, гофрированность, форма акуменов (фиг. 1 А), плеч, искривленность пыльников не отличались от признаков материнской формы (Авроры), так же как и розовая с темнорозовыми глазками окраска клубней. Но, с другой стороны, оно имело 6—7-парные, значительно слабее опушенные, иначе рассеченные листья (фиг. 1 В), несколько отличающиеся по форме долей, с более тонкой листовой пластинкой и сильно выраженным нисбегаем, меньшую высоту куста, несколько иное ветвление, меньшей величины и другой формы клубни и т. д. Лепестки цветка были тоньше, чем у Авроры, и легко рвались. Сам цветок был несколько меньших размеров и имел приятный запах (цветки Авроры без запаха). Растение имело очень маленькое, компактное гнездо с большим числом (50—100) мелких клубней слабо удлиненной формы. Клубни Авроры довольно крупные и круглые. Процент крахмала в клубнях растения (10.7%) несколько

ниже, чем у Авроры. В начале лета растение отставало в развитии и сильно страдало от капустной блохи. Растение характеризовалось массовым развитием пазушных побегов в нижней части главных стеблей, имеющих здесь очень короткие междоузлия. Цвело оно обильно всю вторую половину лета.

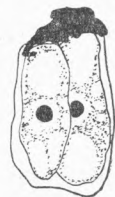
Относительно возникновения данного растения возможны три предположения: 1) растение с 24 хромосомами могло иметь плазму *S. tuberosum*, а хромосомы—*S. Rybinii*, т. е. возникнуть в результате андрогенеза,



Фиг. 2. Мейозис гаплоидного растения Авроры: диакинез с 12 бивалентами (а), метафаза II деления с пластинками по 12 хромосом (b), интеркинез с соматическим числом хромосом (с), метафаза II деления с соматическим числом хромосом (d). $\times 3200$

причем попавшее в яйцеклетку мужское генеративное ядро должно было иметь соматическое число хромосом, а ядро яйцеклетки дегенерировать; 2) оно могло являться гибридом и возникнуть от соединения полугаплоидной 12-хромосомной гаметы Авроры с гаплоидной 12-хромосомной гаметой *S. Rybinii*; 3) оно могло возникнуть в результате генеративного партеногенетического развития яйцеклетки или генеративной апогамии.

Во всех известных случаях андрогенеза растение повторяет отцовский тип; но морфологический анализ растения не обнаружил у него признаков *S. Rybinii*. Гибридом также это растение очевидно не является, так как мейозис 48-хромосомной Авроры протекает относительно правильно,



Фиг. 3. Два зародышевых мешка Авроры, образовавшиеся из двух тетрад. $\times 1600$

и образование у нее 12-хромосомной гаметы является очень мало вероятным. Аврора самофертильна: в 1938 г. на 10 кустах образовала 3 ягоды с семенами от естественного самоопыления. Следовательно, вероятнее всего происхождения данного растения от партеногенетического развития яйцеклетки или генеративной апогамии, т. е. в том и другом случае это растение должно являться гаплоидом Авроры.

Гаплоиды известны в самых разнообразных родах: *Crepis*, *Datura*, *Nicotiana*, *Oenothera*, *Triticum* и др. (1, 2). Они получены при межвидовых скрещиваниях, воздействием высокой и низкой температур, опылением рентгенизированной пылью, а также спонтанно и среди близнецовых растений.

В роде *Solanum* известны гаплоиды у двух видов: гаплоид *S. nigrum* L., $2n=36$, полученный при опылении *S. nigrum* пылью *S. luteum* и при самоопылении периклиальной химеры *S. nigrum* (3), и гаплоидный близнец $2n=24$ в потомстве тетраплоидного F_1 *S. chaucha* \times *S. tuberosum* (4). У первого в мейозисе образуются биваленты, и число их варьирует от 3 до 12, у второго—12 бивалентов, в большинстве МКП.

Мейозис гаплоида Авроры протекает с образованием 12—11 бивалентов (некоторые с двумя хиазмами) и часто 1—2 отдельностей вне пластинки; иногда наблюдаются 2 хромосомы, связанные с ядрышком (фиг. 2, а). В анафазе I деления встречаются хроматиновые мостики (около 7%).

Пластинки метафазы II деления правильные, насчитывается 11—12—13 отдельных (фиг. 2, *b*), часто одна в плазме.

В одном углу гнезда на препарате обнаружены следующие стадии, последовательно расположенные по возрасту: одноцентровый (фиг. 2, *c*) и двуцентровый интеркинезы, оба с причудливыми формами,—результат I деления, как-то особенно неправильно протекающего; затем мета-анафазы с одним веретеном, скорее ранние метафазы II деления, образующиеся из клеток с выпавшим I делением; далее расположены двух типов метафазы II деления с соматическим числом хромосом: с округлой правильной пластинкой—из клеток с выпавшим I делением (фиг. 2, *d*) и с пластинкой, составленной из двух слившихся пластинок метафазы II деления, которые образовались из двухцентрового, также ненормального интеркинеза; затем анафазы и телофазы II деления клеток с соматическим числом хромосом, и те и другие только с двумя центрами. Остальная огромная площадь гнезда заполнена нормальными телофазами II деления с 4 центрами, и среди них лишь чрезвычайно редко попадались телофазы II деления с 2 центрами.

Таким образом, наряду с совершенно правильно протекающим делением, дающим гаметы с 12 хромосомами, в некоторых весьма малочисленных местах и уголках пыльников гаплоида наблюдалось деление, дающее 24-хромосомные гаметы. Чем отличаются условия такого уголка от основной части пыльника, сказать трудно. Никаких видимых повреждений на пыльниках около таких мест обнаружить не удалось. Весь данный материал зафиксирован одновременно в середине августа 1937 г.

Нормальное деление давало 4-центровые телофазы и затем правильные тетрады (очень редко пентады). На препаратах с телофазами и стадией тетрад наблюдалась та же картина двух разно протекающих делений—среди массы гнезд, набитых тетрадами, вдруг встречался уголок или участок, сплошь заполненный правильно сформированными диадами. В других случаях диады встречались лишь изредка, единицами.

В одном пыльнике с пыльцой (на нем была обнаружена группа семязпочек со стадией профазы) встретилось очень маленькое добавочное гнездо, в котором были перемешаны все стадии мейозиса. Деление протекало неправильно, в некоторых клетках со стадией диакинеза можно было насчитать около 24 отдельных. Клетки этого гнезда составляли плотную ткань и имели сильно вытянутую форму.

Характерной чертой макроспорогенеза как гаплоида, так и Авроры оказалась дифференциация в одной семязпочке двух материнских клеток зародышевого мешка (фиг. 3). Макроспорогенез происходит не одновременно с микроспорогенезом. Так, у Авроры первое деление в семязпочке начинается тогда, когда в пыльнике уже сформировалась пыльца. Очень незначительное число зародышевых мешков, варьирующее в разных пестиках и даже гнездах, дегенерирует.

В макроспорогенезе у Авроры, как и в микроспорогенезе, в метафазе I деления наблюдалось около 24 отдельных и вне пластинки 1—3. Встречались единичные триваленты и тетраваленты. В диакинезе один раз наблюдались 2 пары хромосом, связанные с ядрышком. В метафазе II деления были правильные пластинки, и в плазме 1—2 отдельные. В одном препарате встретились мета-анафазы II деления с трудно анализируемыми цепями хромосом.

Как мог вероятнее всего возникнуть данный гаплоид? Культурный колумбийский *S. Rybinii* довольно трудно скрещивается с сортами *S. tuberosum*, но вряд ли при возникновении гаплоида играла роль несовместимость гамет. Учитывая большой процент семязпочек с двумя близнецовыми материнскими клетками зародышевого мешка, весьма вероятно партено-

генетическое развитие такого нормального зародышевого мешка, который был стимулирован к развитию своим близнецом, возможно оплодотворенным. Стимуляция могла также исходить от пыльцевых трубок или пыльцы *S. Rybinii*.

Конъюгация, как правило, всех 24 хромосом у гаплоида доказывает возможность автосиндеза двух геномов *S. tuberosum* и указывает, собственно, на полиплоидность гаплоида.

В мейозисе Авроры обнаружено подавляющее количество бивалентов; видимо, тут сказалось проявление относительно более высокой степени близости геномов.

В. И. Садовниковой получены гибриды гаплоида с несколькими сортами *S. tuberosum* и также F_2 от естественного самоопыления (12 ягод, в них три семечка); в обоих случаях жизнеспособными гаметными гаплоида были только 24-хромосомные (подсчет числа хромосом в этих растениях сделан В. И. Ивановым).

Нормальная конъюгация хромосом в мейозисе и в то же время стерильность гамет с редуцированным числом хромосом у гаплоида *S. tuberosum* указывает на то, что исходной формой *S. tuberosum* был гибрид между двумя видами—каждый с $n=12$ хромосомам. Последние при этом обладали гомологичными и одинаково размещенными генами, достаточно близкими, чтобы осуществлять нормальное конъюгационное притяжение, но слишком различными, чтобы заменять друг друга в различных перегруппировках хромосом двух видов. Удвоению хромосомного набора такого гибрида обязан своим происхождением *S. tuberosum*, являющийся, таким образом, не автотетраплоидом, в каком случае имела бы нормальная плодовитость за счет редуцированных гамет у его гаплоида, а амфидиплоидом указанного выше типа.

В заключение выражаю благодарность С. М. Букасову и Г. А. Левитскому за руководство и консультацию.

Всесоюзный институт растениеводства
г. Пушкин

Поступило
5 VI 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. Д. Карпеченко, Теоретич. основы сел. растений, 1 (1935). ² М. А. Иванов, Изв. биолого-геогр. научно-исслед. ин-та при Вост.-сиб. гос. университ., 7, вып. 3—4 (1937). ³ С. А. Jorgensen, Journ. of Genetics, 19, № 2 (1928). ⁴ R. Lamm, Hereditas, 24 (1938).