

В. А. РЫБИН

ПОЛУЧЕНИЕ ТЕТРАПЛОИДОВ У *Helianthus annuus* L. ПУТЕМ ВОЗДЕЙСТВИЯ КОЛХИЦИНОМ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 4 VI 1939)

Представители семейства *Compositae* при воздействии на них колхицином, повидимому, легко дают химерные побеги с тетраплоидной тканью, равно как и цветки с крупной (полиплоидной) пыльцой. Уже в работе 1937 г. среди растений, реагирующих на колхицин образованием химерных побегов и цветков с крупной (полиплоидной) пыльцой, Блексли (1) приводит одного представителя *Compositae*, именно *Cosmos*.

Во втором опубликованном лабораторией Блексли (2) списке растений с удвоенным при помощи колхицина числом хромосом фигурируют уже три представителя *Compositae*: *Cosmos*, *Bidens* и *Rudbeckia*. Индуцированные колхицином тетраплоиды получены кроме того Моррисоном (3) у *Linnia* и Костовым и Тибер (4) у *Taraxacum*.

В качестве представителя семейства *Compositae* в своих опытах по получению тетраплоидов с помощью колхицинового метода я выбрал *Helianthus annuus* L., масличный сорт Саратовской станции № 169. Оказалось, что подсолнечник чрезвычайно отзывчив на воздействие колхицина. Опыт проводился двумя способами: 1) нанесением капель раствора колхицина на верхушку стебля и 2) погружением молодых растений в раствор.

При нанесении капель раствора на верхушку стебля, где они хорошо удерживаются в углублении, образуемом молодыми листочками, уже через день-два можно заметить действие колхицина. Первоначально оно выражается лишь побледнением самых мелких листочков и основания более крупных. Далее наступает задержка в росте, а развивающиеся листья приобретают очень своеобразный вид: пластинки их деформируются, получая неправильные контуры, мякоть листа между жилками пузыревидно вздувается, отчего лист получает морщинистый, как бы измятый вид. Окраска листа заметно темнеет. Капли растворов колхицина в 0.05 и 0.1% наносились мною по вечерам в продолжение 8 дней. Затем растениям была предоставлена возможность свободно развиваться без какого-либо экспериментального вмешательства. Такие растения зацветали, давая нормальные корзинки. Крупных пыльцевых зерен у растений, получавших колхицин в виде капель, найдено не было. К моменту созревания корзинки были равномерно заполнены нормальными семянками.

Значительно более сильное действие на растения подсолнечника оказало погружение их в раствор колхицина. Четыре молодых растения подсолнечника (на стадии первых шести листьев) были погружены в 0.05%-й раствор колхицина и оставлены в нем до следующего дня при температуре 20—25°. Перед погружением у всех 4 растений ножницами была надрезана первая пара листьев (при этом либо отрезались концы листьев под

острым углом к средней жилке, либо делалось по несколько надрезов между нервами 2-го порядка). Через 5 дней после операции погружения все 4 растения характерным образом изменили свою внешность (фиг. 1). Вторая и третья пара листьев приобрели морщинисто-пузырчатый вид. Края их вследствие неравномерного роста стали волнистыми. Листовые пластинки дугообразно изогнулись и стали выпуклыми на верхней стороне. Стебель получил заметное утолщение к вершине, постепенно сглаживавшееся книзу. В течение следующих 10—15 дней растения почти полностью остановили



Фиг. 1. Справа—опытное растение подсолнечника (Саратовский масличный 169) № 1 через 5 дней после погружения в раствор колхицина, слева—контроль

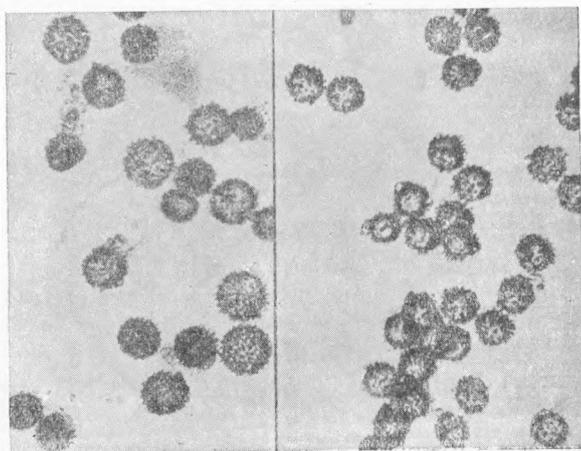


Фиг. 2. Уродливое фасцированное соцветие подсолнечника (Саратовский масличный 169) на главном стебле опытного растения № 1

рост, окраска листьев, в особенности молодых, заметно побледнела, и казалось, что растения не способны более оправиться. Однако позже главные стебли возобновили свой рост, и через месяц с небольшим после погружения в колхицин на верхушках главных стеблей у всех четырех растений стало ясно заметным формирование соцветий. Стебель имел в это время весьма своеобразный вид: постепенно утолщаясь кверху, он достигал на определенной высоте максимальной толщины, а затем снова утончался к вершине, что придавало ему вид удлиненного веретена. Одновременно с закладкой соцветия на главном стебле из пазух нижележащих, нередко уродливых листьев с пузырчато-взднутой между жилками паренхимой листа, стали появляться пазушные побеги. В конце июля, т. е. примерно через два месяца после погружения растений в колхицин, главные стебли зацвели. Соцветия главных стеблей отличались крайней степенью уродливости (фиг. 2). У изображенного на фиг. 2 растения № 1 вместо нормальной корзинки стебель заканчивался шарообразной головкой, в которой при детальном рассматривании с трудом можно было различить 7—8 сросшихся уродливых корзиночек. Язычковые цветки в каждой из таких корзиночек отличались уродливостью и неодинаковыми размерами. Наряду с трубчатыми и язычковыми цветками шарообразная фасциация несла и уродливые, неодинаково развитые листочки обертки и даже уродливые листья. Просмотр пыльцы в сравнительный микроскоп показал, что цветки фасцированного соцветия содержат пыльцевые зерна, в 2 и 4 раза превышающие по своему размеру пыльцевые зерна контрольных растений (фиг. 3). Три зацветших одновременно растения с уродливыми фасцированными соцветиями и крупными пыльцевыми зернами были опылены переносом пыльцы при помощи птичьего пера, путем вырывания тычинок и прикосновения ими к рыльцам и приведением соцветий во взаимное соприкосновение. 4-ое растение цвело

позже и искусственно не опылялось. Изолирования соцветий не проводилось.

Из 4 уродливых соцветий лишь одно, именно соцветие растения № 1, завязало одну семянку. Соцветия главного стебля остальных 3 растений отцвели и засохли, не образовав семян. Единственная семянка растения № 1 отличалась ненормальностью строения: вместо двух ребер она имела их четыре и производила впечатление сросшейся из двух. Вместо билатеральной симметрии она обнаруживала радиальную симметрию. Заключавшееся в ней семя не было сплюснуто, как обычно, а представлялось в поперечном сечении совершенно округлым.



Фиг. 3. Пыльца *Helianthus annuus* слева—опытного растения № 1, справа—контрольного растения, снятая в поле зрения сравнительного микроскопа

Через шесть дней после цветения главных стеблей началось цветение боковых пазушных побегов, которые к этому времени, обогнав главный стебель, придали растениям своеобразный вид канделябр. На веретенообразно утолщенной части стебля у некоторых из растений стали появляться в это время продольные трещины-раз-

рывы, свидетельствовавшие, по всей видимости, о сильном механическом давлении внутренних тканей утолщенной части стебля. Образовавшаяся трещина вскоре заплывала изнутри разросшейся на подобие каллюса тканью.

Образовавшиеся в значительном количестве пазушные побеги несли нормальные по внешности листья. Более сильные из побегов образовали корзинки. Некоторые из корзинок были развиты нормально, тогда как у других наблюдалась асимметрия, выражавшаяся в неодинаковом развитии язычковых цветков. В пределах одной корзинки наряду с секторами, несшими более крупные язычковые цветки, наблюдались и сектора с более мелкими, иногда неправильной формы, и недоразвитыми цветками.

Просмотр пыльцы показал, что некоторые из корзинок имеют пыльцевые зерна нормальных размеров, тогда как в других была обнаружена пыльца с зернами, вдвое и вчетверо превосходившими норму. Наблюдение показало, что в подобных корзинках часто попадаются трубчатые цветки с повышенным числом долей венчика. Корзинки, где было установлено присутствие крупной (полиплоидной) пыльцы, отмечались этикеткой. Изолирования корзинок и искусственного опыления цветков крупной пыльцой не было, и все корзинки завязывали семена в условиях свободного опыления.

Во время уборки корзинок с опытных растений мое внимание было привлечено неодинаковым размером семян одной и той же корзинки и асимметрическим их расположением внутри корзинки. Нередко в пределах одной корзинки резко выделялся островок крупных семян, отделенный от более мелких полосой цветков, не завязавших семян вовсе (фиг. 4). Иногда крупные семена непосредственно граничили с более мелкими и т. д. Любопытно, что описанное явление наблюдалось лишь в корзинках, в которых во время цветения была обнаружена крупная пыльца. Это дает

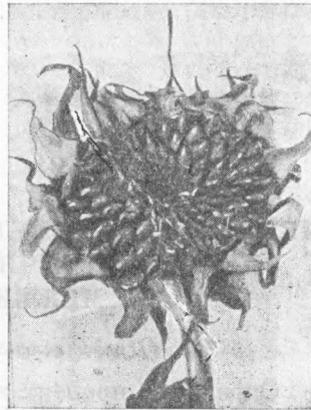
основание предполагать, что подобные корзинки имеют химерное строение и состоят из участков ткани, отличающихся друг от друга по числу хромосом. Для возможности проверки этого предположения крупные и мелкие семянки с отдельных участков корзинок были собраны отдельно.

Не дожидаясь весеннего посева, я прорастил единственную семянку, завязавшуюся на главном стебле растения № 1 (см. выше). Предварительно я освободил семя от оболочки плода, поместив его на влажную фильтровальную бумагу. Уже через день семя проросло и было посажено в горшок с землей. Подсчет хромосом в первичном корешке, фиксированном хромацет-формолом Навашина (в пропорции 10:4:1), показал, что сеянец имеет тетраплоидное число хромосом—68. В отличие от диплоидных сеянцев тетраплоидный имел грушевидно-округлую форму семяночек.

Получение тетраплоидного сеянца из семянки главного стебля растения № 1 дает основание ожидать, что и среди семянок, полученных из корзинок боковых побегов этого же растения, имевших крупную пыльцу, будут обнаружены полиплоидные сеянцы.

Тетраплоидный подсолнечник, полученный в результате удвоения числа хромосом у стандартного масличного сорта № 169, может явиться ценным объектом для выяснения вопроса об изменении интенсивности накопления масла у *Helianthus* при удвоении числа хромосом. *A priori* можно ожидать, что масличность диплоидной и тетраплоидной форм будет неодинакова. Основанием для такого предположения служат литературные данные об изменении биохимических свойств растения при удвоении числа хромосом⁽¹⁾.

Тетраплоидный *Helianthus annuus* может представить интерес и при работе по скрещиванию подсолнечника с земляной грушей (*Helianthus tuberosus* L.). Последний вид является гексаплоидом. Щибре^(6, 7) удалось получить 68-хромосомный гибрид между земляной грушей и подсолнечником, имеющий значительный селекционный интерес. Скрещивание тетраплоидного подсолнечника с упомянутым гибридом, равно как и с гексаплоидным *Helianthus tuberosus* с цитогенетической точки зрения является весьма интересным, поскольку вопросы авто- и аллосинтеза при междувидовых скрещиваниях в роде *Helianthus* далеко еще не изучены. Между тем выяснение этих вопросов для рода *Helianthus*, включающего два важных культурных представителя и имеющего хорошо выраженный полиплоидный ряд, может дать интересные и практически важные результаты.



Фиг. 4. Зрелая корзинка одной из боковых ветвей опытного растения подсолнечника, погружавшегося в колхицин. Слева внизу — островок крупных семянок, справа вверху — мелких. Между ними — бесплодная зона

Поступило
7 VI 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ A. F. Blakeslee and A. G. Auer, J. Hered., 28, 393—411 (1937). ² Carnegie Inst. Washington, Year-Book, 37 (1938). ³ (Edit. note) J. Hered., 29, 5, 187—188 (1938). ⁴ Д. Костови Е. Тибер, ДАН, XXII, 3 (1939). ⁵ A. Müntzing, Hereditas, XXI, 263—378 (1936). ⁶ Н. Щибря, ДАН, II (XI), 5 (1936). ⁷ Н. Щибря, Изв. Акад. Наук, сер. биол., № 3 (1938).

⁽¹⁾ Сводку литературы см. у Мюнтцинга⁽⁵⁾.