

## В. ПОДДУБНАЯ-АРНОЛЬДИ

РАЗВИТИЕ ПЫЛЬЦЫ И ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ В РОДЕ *Taraxacum*

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 28 IV 1939)

Совсем недавно среди представителей рода *Taraxacum* в нашей флоре были обнаружены каучуконосные виды: *T. kok-saghyz* Rod. и *T. hibernum* Stev. Это открытие значительно повышает интерес к роду *Taraxacum*. Помимо того род этот интересен в том отношении, что многие виды его, в том числе и *T. hibernum*, характеризуются бесполом размножением. Тип бесполого размножения, обнаруженный здесь, относится к нередуцированному партеногенезу, при котором развитие зародыша происходит без оплодотворения из нередуцированной яйцеклетки. В настоящее время усилиями ряда ученых<sup>(2,5)</sup> исследовано более 50 видов рода *Taraxacum*, причем установлено, что подавляющее большинство его видов размножается партеногенетично, нормальное половое размножение обнаружено пока только у 10 видов, в том числе и у *T. kok-saghyz*. Партеногенез в роде *Taraxacum* тесно связан с полиплоидией: все нормальные в половом отношении виды имеют диплоидное число хромосом (16), все партеногенетические — полиплоидное (24, 32, 40, 48), причем большинство партеногенетических видов имеет число хромосом 24, т. е. является триплоидами. Проблема бесполого размножения имеет широкое теоретическое и практическое значения, ибо с одной стороны она прымыкает к вопросам видообразования и эволюции, а с другой, к вопросам закрепления новых форм путем получения гомозиготных форм (при редуцированном партеногенезе) и константных гетерозиготных (при других типах бесполого размножения).

В целях выяснения характера и причин бесполого размножения, а также установления возможности искусственного возбуждения партеногенеза мною были поставлены различные опыты и прежде всего опыты по отдаленной гибридизации, так как по мнению ряда исследователей<sup>(1,3,6)</sup> различные формы бесполого размножения, в том числе и партеногенез, являются непосредственным следствием гибридизации.

Изложу кратко результаты, полученные мною при межвидовой гибридизации в роде *Taraxacum*. Работа эта проводилась в контакте с аналогичной работой В. Королевой, причем я больше углублялась в цитоэмбриологическое исследование родительских видов и гибридов, в то время как В. Королева<sup>(4)</sup> во внешнеморфологическое.

Мною были произведены следующие скрещивания: *T. kok-saghyz* × *T. multiscaposum*, *T. multiscaposum* × *T. kok-saghyz*, *T. kok-saghyz* × *T. serotti*

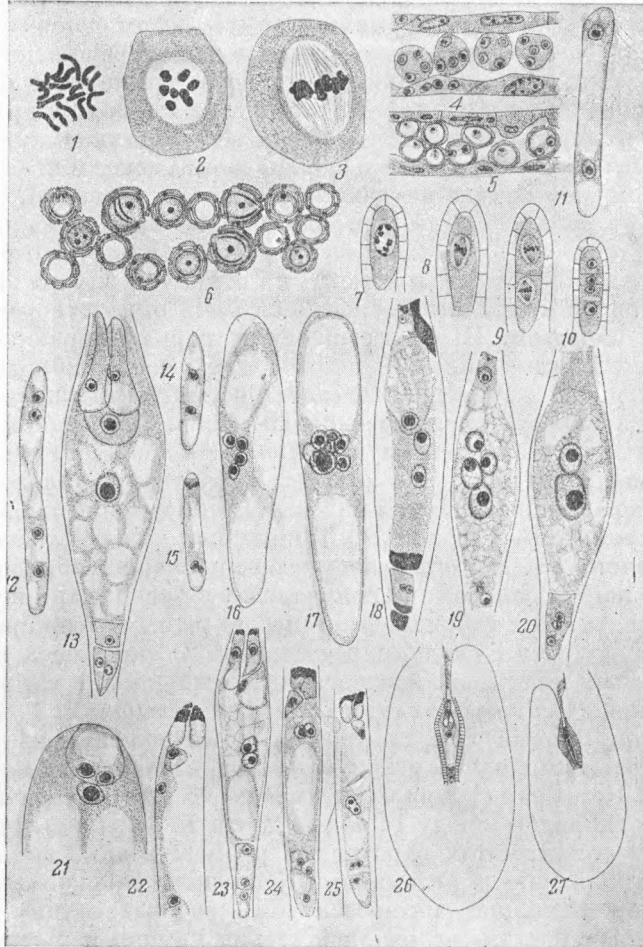
*num*, *T. serotinum* × *T. kok-saghyz*, *T. kok-saghyz* × *T. bessarabicum*, *T. multiscaposum* × *T. serotinum*, *T. multiscaposum* × *T. bessarabicum*, *T. kok-saghyz* × *T. brevicorniculatum*, *T. kok-saghyz* × *T. officinale*, *T. kok-saghyz* × *T. hybernum*.

Последние три отцовские виды являются партеногенетически размножающимися, все остальные нормальными в половом отношении. Гибриды были получены только от первых 7 комбинаций скрещиваний. В результате произведенных скрещиваний установлено, что нормальные в половом отношении виды этого рода хорошо скрещиваются друг с другом и легко дают гибриды, нормальные же с партеногенетическими скрестить не удается, берем ли мы партеногенетические виды за отцовское или за материнское растение. В первом случае неудача объясняется, очевидно, большой или даже полной стерильностью пыльцы партеногенетических видов, во втором тем, что у партеногенетических видов зародыш развивается очень рано, еще до открытия цветков, так что к моменту их открытия внутри зародышевого мешка имеется не яйцеклетка, способная быть оплодотворенной, а многоклеточный зародыш. При скрещивании нормально размножающихся, одинаково хромосомных видов *Taraxacum* между собой гибриды хотя и легко получаются, но почти полностью стерильны, что указывает на генетическую отдаленность скрещивающихся видов. По внешним своим признакам гибриды в большинстве случаев являлись промежуточными по отношению к своим родителям. Что касается характера размножения, то они все оказались размножающимися половым путем и имели сходное с родителями число хромосом—16 (фиг. 1, 1). Таким образом, в результате межвидовой гибридизации в роде *Taraxacum* мною не получено гибридов с отклоняющимися числами хромосом, не получено и гибридов, партеногенетически размножающихся. Все гибриды были исследованы цитозембриологически, причем были получены сходные результаты. Остановлюсь на описании более интересных и детально исследованных гибридов, а именно гибридов от скрещивания: 1) *T. kok-saghyz* × *T. multiscaposum* и 2) *T. kok-saghyz* × *T. serotinum*. Первый гибрид интересен в том отношении, что он оказался совершенно сходным с одним из одуванчиков, засоряющих кок-сагыз, что заставило В. Королеву<sup>(4)</sup> прийти к выводу, что этот одуванчик является естественным гибридом между *T. kok-saghyz* и *T. multiscaposum*, который встречается в естественных зарослях в промежуточных местообитаниях обоих видов, являющихся эндемиками Кегенского района Алма-Атинской области. Второй гибрид интересен тем, что все органы его, в том числе соцветия и цветки, отличались весьма крупными размерами, приближаясь в этом отношении больше к *T. serotinum*, чем к *T. kok-saghyz*. Так например, в то время как диаметр соцветия *T. kok-saghyz* составляет 25—30 мм, а *T. serotinum* 50 мм, у гибрида *T. kok-saghyz* × *T. serotinum* он равен 40—45 мм.

При изучении развития пыльцы и зародышевых мешков гибридов мною установлено, что редукционное деление при образовании их протекает совершенно правильно несмотря на генетическую отдаленность скрещивавшихся видов (фиг. 1, 2, 3, 7—9). Благодаря нормальной конъюгации хромосом образуется 8 нормальных бивалентов и нормальные тетрады микро- и макроспор (фиг. 1, 4, 10), но на более поздних стадиях развития, повидимому, благодаря генетической и физиологической дисгармониям у гибридов большинство пыльцы (фиг. 1, 5, 6) и зародышевых мешков (фиг. 1, 14—25, 27) у них погибает, в результате чего несмотря на наличие правильно конъюгации хромосом гибриды оказываются почти полностью стерильными.

Рост и деление клеток и ядер пыльцы и зародышевого мешка гибридов постепенно прекращается, содержимое клеток сжимается и разрушается, пыльца часто становится пустой внутри (фиг. 1, 6), вместо зародышевого

мешка в семязпочках часто можно обнаружить лишь следы его разрушения в виде темного тяжа (фиг. 1, 27). При изучении зародышевых мешков гибридов часто наблюдались: остановка в развитии и дегенерация на



Фиг. 1. Гибрид *T. kok-saghyz* × *T. multiscapum*. 1—Пластинка хромосом. × 3500. 2—Метафаза 1-го деления мейозиса при образовании пыльцы. × 3500 × 3500. 3—То же. 4—Тетрады пыльцы. × 1300. 5—Нормальная двуядерная и дегенерирующая пыльца. × 800. 6—Нормальная трехъядерная и дегенерирующая пыльца. × 800.

22—Верхняя часть зародышевого мешка с дегенерирующим яйцевым аппаратом. × 1300. 23—Зародышевый мешок с дегенерирующей яйцеклеткой. × 1000. 24—Зародышевый мешок с дегенерирующим яйцевым аппаратом. × 1000. 25—То же. × 1000. 26—Семязпочка с нормальным зародышевым мешком. × 200. 27—Семязпочка со следами дегенерировавшего зародышевого мешка.

Гибрид *T. kok-saghyz* × *T. serotinum*. 7—Диакinesis в материнской клетке макроспор. × 800. 8—Метафаза 1-го деления мейозиса в М. К. М. × 800. 9—Метафаза 2-го деления мейозиса в М. К. М. × 800. 10—Тетрада макроспор. × 800. 11—Нормальный 2-ядерный зародышевый мешок. × 1000. 12—Нормальный 4-ядерный зародышевый мешок. × 1000. 13—Нормальный готовый зародышевый мешок. × 1000. 14—Дегенерирующий 2-ядерный зародышевый мешок. × 1000. 15—Дегенерирующий 4-ядерный зародышевый мешок. × 1000. 16—Отсутствие поляризации в 4-ядерном зародышевом мешке. × 1000. 17—Отсутствие поляризации в зародышевом мешке, имеющем 7 ядер вместо 8. × 1000. 18—Ненормальный зародышевый мешок с ядрами. × 1000. 19—То же. × 1000. 20—Ненормальный зародышевый мешок с 5 ядрами. × 1000. 21—Ненормальная 2-ядерная яйцеклетка. × 1000

2—4-ядерных стадиях (фиг. 1, 14—15), потеря полярности и нормальной дифференцировки его элементов (фиг. 1, 16—20), изменение общего числа ядер и клеток вследствие слияния одних и отсутствия деления других (фиг. 1, 17—21), частичная или полная дегенерация прежде всего яйцевого аппарата в 8-ядерном зародышевом мешке (фиг. 1, 22—25) и т. д.

У гибрида *T. multiscaposum* × *T. serotinum* нередко наблюдалось отмирание пыльцы до распада тетрады на отдельные микроспоры, причем здесь отмирала не только вся пыльца, но и вся ткань пыльника, благодаря чему цветки этого гибрида становились однополыми чисто женскими. Однако такое крайнее проявление стерильности было исключением. Обычно же цветки гибрида являются обоеполыми, совершенно нормальными по внешнему виду, хотя процент фертильной пыльцы и зародышевых мешков у них крайне ничтожен: процент нормальной трехъядерной пыльцы (фиг. 1, 6) к моменту распускания цветков в среднем равен 4—5; процент нормальных 8-ядерных зародышевых мешков (фиг. 1, 13, 26) в среднем равен 9—10, процент образования семян еще меньший (2—3%), так как наряду с дегенерацией пыльцы и зародышевых мешков у гибридов наблюдается и дегенерация оплодотворенных яйцеклеток и зародышей на ранних стадиях развития, но об этом будет специальная статья.

Наличие почти полной стерильности гибридов, отсутствие у них партеногенетического размножения, способствующего закреплению новых форм, наличие у гибридов [по данным В. Королевой<sup>(4)</sup>], меньшего, чем у *T. kok-saghyz*, процента каучука заставляет придти к выводу, что отдаленная гибридизация вряд ли может иметь перспективы для селекции *T. kok-saghyz*.

Институт генетики  
Академия Наук СССР  
Москва

Поступило  
16 V 1939

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> A. Ernst, Jena (1918). <sup>2</sup> A. Gustafson, Hereditas, XVI (1932).  
<sup>3</sup> J. Sv. Holmgren, Vet. Acad. Handl., 59, № 7 (1919). <sup>4</sup> В. Королева, ДАН, (1939). <sup>5</sup> В. Поддубная-Арнольд и В. Дианова, Бот. журн. СССР, 22, № 3 (1937). <sup>6</sup> O. Winge, C. R. Trav. Lab., Carlsberg, 13 (1917).