

И. ЧУКСАНОВА

КАРИОТИПЫ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН У ТРИПЛОИДНОГО *CREPIS CAPILLARIS* WALLR.

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 26 VII 1939)

Триплоиды известны у очень многих растений. Характерная особенность их—большой процент стерильности (^{5, 7, 9, 11}).

В потомстве триплоиды должны образовывать диплоиды, триплоиды, простые, двойные и прочие трисомики. При этом трисомиков, согласно теории сочетаний должно получаться значительно больше, чем диплоидов и триплоидов. В мейозисе хромосомы, распределяясь случайно, дают во вторых метафазах пластинки с числом хромосом от гаплоидного до диплоидного в теоретически ожидаемой частоте (^{3, 6}). Тем не менее известно, что триплоидные растения образуют далеко не все ожидаемые формы. Так, в потомстве триплоидных томатов наиболее часто из трисомиков встречаются 25-хромосомные формы, т. е. простые трисомики ($2x+1$) и совсем не было получено растений с числом хромосом больше $2x+3$ (⁴). Напротив, у триплоидной петунии были встречены при самоопылении только $2x+5$ -, 6-, 7-хромосомные формы (^{3, 6}). У триплоидного *Crepis capillaris* образуются главным образом триплоиды (28.8%) и диплоиды (63.9%), трисомиков же образуется только 3% (⁸).

Таким образом, из теоретически ожидаемых хромосомных комбинаций осуществляются лишь немногие.

Представлялось интересным выяснить, не является ли тому причиной пониженная жизнеспособность некоторых хромосомных комбинаций пыльцевых зерен.

Обычно об образующихся гаметах судят по потомству или по подсчетам числа хромосом на вторых метафазах в мейозисе. Но суждение по потомству не различает гаметическую стерильность от зиготической, а числа хромосом в метафазах не дают еще представления о действительных комбинациях образующихся пыльцевых зерен. Кроме того, каждая хромосома специфична, и возможно, что гаметы с некоторыми карิโอ-типами менее часто встречаются, чем другие, при подсчете же только чисел хромосом эта разница во встречаемости отдельных комбинаций нивелируется.

В нашей работе мы пытались выяснить, все ли карิโอ-типы пыльцевых зерен одинаково часто встречаются. Для этого наиболее удобным объектом оказался *Crepis capillaris*.

Он имеет мало хромосом ($2x=6$), и каждая хромосома хорошо морфологически отличима: А—большая неравноплечая хромосома, D—мень-

шая хромосома со спутником, С—маленькая хромосома со вторым плечом в виде головки.

В лаборатории цитологии при Пушкинском отделении Всесоюзного института растениеводства Г. А. Левитским были получены при воздействии X-лучей триплоидные мутанты у *Crepis capillaris* ($3x=9$). Они и послужили материалом для нашей работы. Методика—ацетокармин.

Согласно теории сочетания триплоидный *Crepis capillaris* должен дать 8 типов гамет одинаковой встречаемости. Нами были просмотрены у триплоидов № 1720 и № 1714 метафазы первого деления в пыльцевых зернах. Полученные данные сведены в табл. 1. Она показывает, что все возможные теоретические кариотипы пыльцевых зерен, от гаплоидных до диплоидных в первом делении пыльцевых зерен образуются, причем встречаемость большинства типов—в пределах ожидания (фиг. 1).

Таблица 1

Кариотипы 1-го деления в пыльцевых зернах триплоидов *Crepis capillaris* в нормальных условиях

Кариотипы	№ раст. 1720					№ раст. 1714				
	Замечено		Ожидаемо %	Разность %	D m	Замечено		Ожидаемо %	Разность %	D m
	Число	%				Число	%			
2 ADC	45	6	12.5	-6.5	4.3	17	6.74	12.5	-5.76	3.66
ADC	39	15.6	12.5	+3.1	1.4	47	18.65	12.5	+6.15	2.51
ADC+AD	36	14.4	12.5	+1.9	0.85	39	15.47	12.5	+2.97	1.30
ADC+C	23	9.2	12.5	-3.3	1.8	29	11.54	12.5	-9.93	0.42
ADC+AC	31	12.4	12.5	-0.1	0.048	14	5.56	12.5	-6.94	4.8
ADC+D	38	15.2	12.5	+2.7	1.2	36	14.28	12.5	+1.78	0.80
ADC+DC	35	14	12.5	+1.5	0.68	35	13.88	12.5	+1.38	0.63
ADC+A	33	13.2	12.5	+0.7	0.32	35	13.88	12.5	+1.38	0.63
	250	100	100	—	—	252	100	100	—	—

Определенно меньше образуется диплоидных пыльцевых зерен. Так в № 1720 диплоидных пыльцевых зерен по отношению к гаплоидным образуется приблизительно в отношении 1 : 2, в № 1714 диплоидных пыльцевых зерен еще меньше—приблизительно в отношении 1 : 3. Во встречаемости некоторых других типов пыльцевых зерен с добавочными хромосомами также можно подметить некоторую разницу от ожидаемого числа.

Достоверным, однако, оказывается лишь отклонение у пыльцевых зерен с кариотипом ADC+AC—у № 1714.

На основании этих данных сказать что-либо о жизнеспособности тех или иных кариотипов пыльцевых зерен не представляется возможным, так как они все почти встречаются в пределах ожидания, те же расхождения, о которых уже выше говорилось, не могут объяснить малой встречаемости трисомиков в потомстве триплоидов. Просмотр пыльцы в стадии первого деления также не показывает большого процента стерильности, который характерен для триплоидов.

Казалось, что жизнеспособность пыльцевых зерен можно проверить, поставив развитие пыльцы в менее благоприятные условия, например, при пониженной температуре. Тогда, если они обладают одинаковой степенью жизнеспособности, они будут одинаково реагировать на изменение условий, т. е. встречаемость пыльцевых зерен с различными кариотипами в одинаковой степени снизится. Если же они не равны по жизнеспособ-

ности, то встречаемость тех, которые менее жизнеспособны, будет снижена резко.

Одно из растений (№ 1720) продолжало еще бутонировать в середине сентября, когда условия естественно были уже менее благоприятны вследствие пониженной температуры, и таким образом оказалось возможным сделать указанную проверку пыльцевых зерен на жизнеспособность.

Просмотрено было 116 пыльцевых зерен в стадии первого деления. Они показали следующую картину (табл. 2): пыльцевых зерен с добавочными хромосомами оказалось значительно меньше, чем ожидалось, за исключением пыльцевых зерен с добавочными хромосомами AD и A, которых все же несколько больше ожидаемого, но значительно меньше числа гаплоидных пыльцевых зерен. Диплоидные пыльцевые зерна оказались в том же отношении к гаплоидным, а именно, в отношении 1 : 2, как и прежде—при благоприятных условиях.

Таблица 2

Кариотипы I деления пыльцевых зерен триплоидного *Crepis capillaris* при неблагоприятных условиях развития

Кариотипы	№ растения 1720		Ожидаемо %	Разность %	D m
	Замечено				
	Число	%			
2 ADC	18	15.5	12.5	+ 3.0	0.89
ADC	38	32.7	12.5	+20.2	4.6
ADC+AD	20	17.2	12.5	+ 4.7	1.34
ADC+C	5	4.3	12.5	— 8.2	4.36
ADC+AC	5	4.3	12.5	— 8.2	4.36
ADC+D	6	5.2	12.5	— 7.3	3.5
ADC+DC	8	6.9	12.5	— 5.6	2.5
ADC+A	16	13.8	12.5	+ 1.3	0.4
	116	100	100	—	—

Таким образом, ясно, что пыльцевые зерна с добавочными хромосомами у *Crepis capillaris* отличаются пониженной жизнеспособностью. При благоприятных условиях они еще сохраняются в первом делении в более или менее нормальной пропорции, при неблагоприятных условиях в той же стадии мы их получаем только 51.8%, вместо ожидаемых 75%. Следовательно уже 23.2% к началу первого деления дегенерирует. В дальнейшем, вероятно, и остальные пыльцевые зерна с добавочными хромосомами дегенерируют. Замечены картины дегенерации генеративного ядра и спермиев.

В стадии зрелой пыльцы, когда уже образованы спермии, подсчет пустой, дегенерировавшей пыльцы, развившейся в благоприятных условиях, показывает в нормальном *Crepis capillaris* 5.8% стерильности, в триплоиде № 1720 42.2%, в № 1714—52.6%, тогда как теоретически, при условии, что все пыльцевые зерна с добавочными хромосомами нежизнеспособны, ожидается в триплоиде около 81% (75+5.8) стерильной пыльцы. Отсюда можно думать, что при благоприятных условиях развития часть пыльцевых зерен с добавочным числом хромосом может быть жизнеспособной и функционирующей.

В неблагоприятных условиях, при бутонизации в сентябре, в триплоиде № 1720 найдено 79.7% стерильной пыльцы, что весьма близко

к теоретически ожидаемому проценту (80.8%)—при условии нежизнеспособности всех пыльцевых зерен с добавочным числом хромосом.

Подсчет семян показал 97.3% стерильных семян в триплоиде № 1720 и 98.3% в триплоиде № 1714, при 36.3% стерильных семян в нормальном *Crepis capillaris*¹. Таким образом у триплоидов по сравнению с нормальными растениями свыше 60% семян не развивается, что должно быть, по видимому, отнесено за счет нежизнеспособности гаметных и зиготных комбинаций с избытком хромосом. Во всяком случае, как указывалось в потомстве триплоидного *Crepis capillaris*, опыленного с диплоидов, образуются только триплоиды и диплоиды. Однако, исходя из того, что не-



Фиг. 1. Каротины пыльцевых зерен в первом делении: а) ADC, б) 2 ADC, в) ADC + AD, д) ADC + C, е) ADC + AC, ф) ADC + D, г) ADC + DC, h) ADC + A

которые пыльцевые зерна с добавочными хромосомами, например ADC + AD и ADC + A и при неблагоприятных условиях образуются в достаточном количестве, не исключена возможность, что при некоторых условиях могут быть получены в потомстве триплоидного *Crepis capillaris* и трисомики. Так М. Навашину⁹ удалось получить 3% трисомиков: трипло—А, трипло—D, трипло—АС, трипло—DC и трипло—AD. Не было же получено совершенно трипло—С.

Постоянство отношений диплоидных пыльцевых зерен к гаплоидным при благоприятных и неблагоприятных условиях говорит о том, что они достаточно жизнеспособны.

Отношение диплоидных и гаплоидных пыльцевых зерен (1 : 2; 1 : 3) не может быть объяснено дегенерацией диплоидных пыльцевых зерен, так как в этом случае оно не должно сохраняться в неблагоприятных условиях. Думается, что это отношение является следствием отставания хромосом в мейозисе, неоднократно отмеченного в литературе^{1, 5, 3}). М. Навашин⁹ указывает, что в потомстве триплоидного *Crepis capillaris* при опылении его с диплоидным образуются триплоиды и диплоиды в отношении 1 : 2 (2х—66.7%, 3х—31.4%) вместо ожидаемого 1 : 1. Объясняя это отношение, он делает предположение, «не отстающие ли хромосомы» могут объяснить его образование. Наши данные показывают, что это отношение диплоидов и триплоидов в потомстве триплоидов (опыленных с диплоидов) объясняется отношением образующихся диплоидных и гаплоидных яйцеклеток, которое—в свою очередь—является следствием отставания хромосом. Действительно, если данные гаметы образуются

¹ Семена с соцветий, которые проходили бутонизацию в сентябре, не были получены, так как все цветки пошли в работу для выяснения кариотипов пыльцевых зерен в потомстве.

в отношении 1 : 2, то при открытом опылении диплоида должно быть в потомстве триплоидов и диплоидов отношение 1 : 2.

Цитологическая лаборатория
Всесоюзного института растениеводства
Ленинград—Пушкин

Поступило
29 VII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ J. Belling a. A. E. Blakeslee, Amer. Natur., 56 (1922). ² C. Darlington, Recent advances in cytology (1932). ³ H. Dermen, Amer. J. Bot., 18 (1931). ⁴ J. Lesley, J. Genetics, B. 1—43 (1928). ⁵ M. M. Lesley, J. Genetics, II, 267—279. ⁶ H. Matsuda, Cytologia, v. 6, № 4 (1935). ⁷ F. Morinaga a. Fukushima, Jap. Journ. of Bot., 7 (1935). ⁸ M. Nawashin, Genetics, 10 (1925). ⁹ M. Nawashin, Univ. Calif. Publ. Agr. Sci., 2 (1929). ¹⁰ Д. Ф. Петров, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. II, № 8 (1935). ¹¹ F. W. Sansome, Recent advances in plant genetics (1932).