

М. А. РОЗАНОВА

**О ПОЛИМОРФНОМ ВОЗНИКНОВЕНИИ ВИДОВ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 9 II 1938)

В последнее время в литературе уделяется большое внимание проблеме амфидиплоидии. Возникновение путем скрещивания новых константных или относительно константных форм (амфидиплоидов), имеющих суммированное число хромосом обоих родителей, отмечено в самых различных семействах, родах и видах.

Эти так называемые «species novae» хотя и не являются в эволюционном смысле видами, так как неизвестна их жизнеспособность, но вместе с тем они служат первым доказательством того, что путем амфидиплоидии могут возникать новые виды.

Дальнейшие экспериментальные исследования показали, что синтетическим путем могут быть получены и «species verae», т. е. виды, встречающиеся в природе.

Такие примеры еще немногочисленны, но они еще с большей ясностью показывают значение амфидиплоидии в видообразовании. Из числа полученных экспериментальным путем «species verae» в настоящее время известны следующие: Мюнцинг<sup>(12, 13)</sup> путем скрещивания *Galeopsis pubescens* ( $n=8$ ) × *G. speciosa* ( $n=8$ ) получил *G. Tetrahit* ( $n=16$ ), Грегор и Сенсом<sup>(8)</sup> и Грегор<sup>(9)</sup> путем скрещивания *Phleum pratense* ( $n=7$ ) × *P. alpinum* ( $n=14$ ) получили *P. pratense hexaploidium* ( $n=21$ ) (форму, встречающуюся в природе); Розанова<sup>(2)</sup> путем скрещивания *Rubus idaeus* ( $n=7$ ) × *R. caesius* ( $n=14$ ) получила *R. maximus* ( $n=21$ ); Рыбин<sup>(3, 4)</sup> путем скрещивания *Prunus divaricata* ( $n=16$ ) × *P. spinosa* ( $n=8$ ) получил тип *P. domestica* ( $n=24$ ).

Синтетически полученные виды не должны быть вполне идентичны видам, существующим в природе, так как последние прошли уже определенный этап в истории своего развития.

Но в виду того, что отличия эти могут быть не резко выражены и в виду полиморфизма природного вида точно установить эти отличия в настоящее время представляется затруднительным. Необходимо более длительное изучение и сравнение природных и синтетических видов.

В связи с установлением факта возможного получения видов путем амфидиплоидии необходимо допустить и возможность полиморфного возникновения видов.

В литературе отмечено, что полиморфизм в потомстве амфидиплоидов может возникнуть по следующим причинам:

Во-первых, вследствие гомологичности некоторых хромосом тех видов, которые дали начало амфидиплоиду. Благодаря этому в мейозисе могут

образовываться мультиваленты и в результате гаметы с отклоняющимися числами хромосом, что ведет к образованию в потомстве хромосомальных aberrантов (5, 10, 11, 15, 16).

Во-вторых, вследствие неслияния некоторых гомологичных хромосом, что ведет к возникновению гамет с отклоняющимися числами. Причиной этого явления Мюнцинг<sup>(14)</sup> считает различие между материнской плазмой и набором хромосом другого родителя.

В-третьих, вследствие гетерозиготности одного или обоих родителей, благодаря которой наблюдается расщепление по тем признакам, по которым родители были гетерозиготны<sup>(1)</sup>.

Кроме этих причин возможного возникновения полиморфных видов нами при получении синтетического вида *Rubus maximus* выявлены еще следующие причины:

1) Вид может возникнуть сразу полиморфно, если виды, давшие начало амфидиплоиду, состоят из различных рас. При наложении друг на друга ареалов видов родителей различные расы могут гибридизировать, и поэтому по всему ареалу могут возникать амфидиплоиды различного типа. Таким образом новый вид будет представлять сразу сложный *conspicies*.

2) Новый вид может возникнуть сразу полиморфно в том случае, если при скрещивании двух видов возникают не только амфидиплоиды, но и другие сочетания геномов, которые могут оставаться жизнеспособными.

Не касаясь подробно тех данных, которые приведены нами по получению синтетического вида ранее<sup>(2)</sup>, мы приведем только те, которые освещают наши положения о полиморфном возникновении вида.

При скрещивании *Rubus idaeus* L. × *R. caesius* L. различные расы дали различный результат, причем фертильное потомство получено только в двух случаях: при скрещивании *Rubus idaeus* с пермской и с туркестанской расой *Rubus caesius*. Эти скрещивания дали следующее: при скрещивании *R. idaeus* ( $n=7$ ) с туркестанской расой *R. caesius* ( $n=14$ ) получился гибрид  $F_1$  почти стерильный, имеющий, как и следовало ожидать, 21 хромосому. Анализ мейозиса данного гибрида показал, что в первом делении наблюдается тип реституционного ядра, что ведет к образованию гамет с соматическим числом хромосом. Такие гаметы образуются очевидно весьма редко, и процент нормальной пыльцы колеблется от 2—6. Завязывание плодов, которое изредка наблюдается (в виде единичных костянок) при свободном опылении, может быть результатом слияния двух соматических гамет данного гибрида или соматической женской гаметы гибрида с нормальной гаметой одного из родителей (так как в питомнике родители были посажены вблизи гибридов). В первом случае единично возникают амфидиплоиды, во втором случае 28-(при опылении *R. idaeus*) и 35-(при опылении *R. caesius*) хромосомные гибриды. Потомство амфидиплоида оказалось кариологически константным (о морфологической константности по небольшим сеянцам судить трудно), потомство 28- и 35-хромосомных гибридов еще не получено.

При скрещивании *Rubus idaeus* с пермской расой (*R. caesius*) в  $F_1$  получились или стерильные 21-хромосомальные индивиды или фертильные 28-хромосомные. Последние очевидно получены путем слияния материнской гаметы с соматическим числом хромосом (14) с нормальной гаметой *R. caesius* (14).

В виду того что у 28-хромосомного гибрида тычинки не развиты, самоопыление не могло происходить. При скрещивании 28-хромосомного гибрида с *R. idaeus* ( $n=7$ ) получалось только 28-хромосомное потомство. При скрещивании с *R. caesius* завязывание происходило плохо; полученные гибриды (в количестве пяти) имели 35 хромосом. В виду того что цито-

логически проследить макроспорогенез до настоящего времени не удалось, судить о жизнеспособности гамет можно лишь по анализу потомства. Как видно из приведенных данных, анализ показывает, что у 28-хромосомного гибрида жизненными оказываются 21-хромосомные гаметы.

В итоге, если гаплоидную формулу генома *R. idaeus* ( $n=7$ ) мы обозначим буквой *J* и генома *R. caesius* ( $n=14$ )—*CC* (мы еще не имеем данных для дифференциации этих геномов), то для указанных двух скрещиваний полученные гибриды будут иметь следующие формулы:

*JCC* ( $2n=21$ )—стерильный или почти стерильный гибрид  $F_1$ . *JJCC* ( $2n=28$ )—фертильный гибрид  $F_1$  от скрещивания *R. idaeus* × *R. caesius* (пермская раса); фертильный гибрид  $F_2$  от скрещивания *R. idaeus* × *R. caesius* (туркестанская раса) × *R. idaeus* и от скрещивания 28-хромосомного гибрида *R. idaeus* × *R. caesius* (пермская раса) × *R. idaeus*. *JCCCC* ( $2n=35$ )—относительно фертильный гибрид от скрещивания 28-хромосомного гибрида [*R. idaeus* × *R. caesius* (пермская раса)] × *R. caesius* и от скрещивания [*R. idaeus* × *R. caesius* (туркестанская раса)] × *R. caesius*. *JJCCCC* ( $2n=42$ )—фертильный амфидиплоид из  $F_2$  от скрещивания *R. idaeus* × *R. caesius* (туркестанская раса).

Из данных гибридов амфидиплоид и 28-хромосомный гибрид весьма близки по признакам к *R. maximus* Marsson [от скрещивания *R. idaeus* × *R. caesius* (пермская раса)]; остальные гибриды несут также признаки видов серии *Sub-Idaei* (куда относится и *R. maximus*). Иначе говоря, путем этих скрещиваний доказано происхождение серии *Sub-Idaei* и найдено объяснение ее полиморфизма. Фокке, устанавливая серию *Sub-Idaei*, включил в нее сначала один вид с четырьмя подвидами<sup>(6)</sup>, затем два вида<sup>(7)</sup>. Это говорит за то, что серия *Sub-Idaei* полиморфна и границы видов не точны.

На основе наших данных полиморфизм данной серии—понятное явление. Некоторые формы или виды, входящие в нее, будут как амфидиплоиды константны или относительно константны, другие будут изменяться и колебаться в сочетании своих геномов в зависимости от типа гамет, вступающих в соединения. В природе серия *Sub-Idaei* распространена на юге Швеции, в Дании, на севере Германии; нами был найден один 35-хромосомный индивид, близкий видам этой серии, в районе Кирова. Иначе говоря, серия *Sub-Idaei* распространена там, где накладываются друг на друга ареалы видов *Rubus idaeus* и *R. caesius* и где экологические условия благоприятствуют встрече этих видов.

Таким образом эксперимент вскрывает нам процессы, происходящие в природе, а наблюдения видов в природе подтверждают эксперимент.

Указывая на возможность полиморфного возникновения видов, мы должны отметить, что допускаем и мономорфный тип возникновения видов; в этом случае полиморфизм возникает впоследствии. В случае полиморфного возникновения вида полиморфизм будет обычно разлитым по всему ареалу вида, в случае мономорфного—полиморфизм, образующийся позднее, может быть как разлитым, так и сосредоточенным в определенных условиях. Тип полиморфизма определяется в этом случае экологическими условиями, в которых находится вид, и его дифференциацией. При сильной дифференциации вида больше шансов, что полиморфизм будет разлитым, при слабой дифференциации—более концентрированным. Таким образом тип полиморфизма вида есть функция способа возникновения вида, его дифференциации и экологических условий, в которых данный вид находится.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Г. Д. Карпеченко, Теор. осн. селекц., 1 (1935). <sup>2</sup> М. Розанова, Ботан. журн., 19, 1 (1934). <sup>3</sup> В. Рыбин, Соц. раст., 15 (1935). <sup>4</sup> В. Рыбин, Тр. прикл. бот., ген. и сел., 2, 10 (1936). <sup>5</sup> Buxton a. Newton, J. Gen., 19, 3 (1928). <sup>6</sup> W. Focke in Syn. mitteleuropaischen Flora (Ascherson u. Graebner), 6 (1904). <sup>7</sup> W. Focke, Bibl. Bot., 3 (1914). <sup>8</sup> Gregor a. Sansome, J. Gen., 22, 3 (1930). <sup>9</sup> Gregor, J. Phyt., 30, 3 (1931). <sup>10</sup> W. Lammerts, Genetics, 16, 3 (1931). <sup>11</sup> W. Lammerts, Cytolog., 4, 1 (1932). <sup>12</sup> A. Muntzing, Hereditas, 14, 2 (1930). <sup>13</sup> A. Muntzing, Hereditas, 16 (1932). <sup>14</sup> Muntzing, Hereditas, 20, 1—2 (1935). <sup>15</sup> C. Poole, Un. Calif. Publ. Agr. Sc., 6, 9 (1932). <sup>16</sup> M. Skalinskа, Proc. 6 Int. Congr. Ithaca, 2 (1932).