

ДОНЧО КОСТОВ

ИССЛЕДОВАНИЯ ПОЛИПЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ. XVIII. ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ГИБРИДОВ И АМФИДИПЛОИДОВ *NICOTIANA SYLVESTRIS* × *N. TOMENTOSIFORMIS* И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ВОПРОСА О ПРОИСХОЖДЕНИИ *N. TABACUM*

(Представлено академиком Н. И. Васильевым 3 I 1938)

Культурный табак *Nicotiana tabacum* L. представляет собой вид, редко встречающийся в природе в качестве «дикорастущего», и систематики склонны считать, что такие спорадически встречающиеся растения являются вторичными и происходят от культурных. Вопрос о происхождении *Nicotiana tabacum* возбуждался неоднократно. Около 10 лет тому назад на 5-м Международном генетическом конгрессе Клаусен [1927/28 (3)] выдвинул гипотезу, что *N. tabacum* ($n=24$) произошел от межвидового гибрида между *N. sylvestris* ($n=12$) и *N. tomentosa* ($n=12$). Гипотеза Клаусена (4) была построена на следующих положениях: 1) *N. tabacum* имеет вдвое больше хромосом, чем его предполагаемый предок, 2) гаплоид *N. tabacum* обнаруживает мейозис, сходный с мейозисом F_1 *N. sylvestris* × *tomentosa*, т. е. с асиндезом и образованием единичных или малочисленных бивалентов, 3) F_1 *N. tabacum* × *sylvestris* и F_1 *N. tabacum* × *tomentosa* образуют в течение первой мейотической метафазы 12 бивалентов и 12 унивалентов. На том же конгрессе Бригер [1927/28 (1)] отверг гипотезу Клаусена, утверждая, что гены предполагаемого предка у *N. tabacum* отсутствуют.

Проверяя гипотезу Клаусена, я предпринял скрещивания *N. tabacum* с F_1 *N. sylvestris* × *N. tomentosiformis*. *N. tomentosiformis* (в более ранних работах этот вид называется *N. Rusbyi*, $n=12$) находится в очень близком родстве с *N. tomentosa*: он легко скрещивается с *N. tomentosa*, а гибриды, имеющие нормальный мейозис, вполне плодовиты. Я предпочел вместо *N. tomentosa* взять *N. tomentosiformis* по следующим причинам: гибрид F_1 *N. sylvestris* × *N. tomentosiformis* морфологически более похож на *N. tabacum* и 2) *N. tomentosiformis* обладает сравнительно более коротким вегетационным периодом, чем *N. tomentosa*, что свидетельствует о более близком родстве с *N. tabacum*. Гибрид F_1 *N. sylvestris* × *tomentosiformis* самостерилен, однако иногда он дает высокий процент нередуцированных жизнеспособных гамет, особенно при высокой температуре и недостаточной влажности. От тройного скрещивания *N. tabacum* × (*sylvestris* × *tomentosiformis*) я получил многочисленные гибриды [Костов, 1930, 1931 (6,7)]. Большинство из них имело $n=24$, $2n=48$ хромосомам, обладало плодовитостью при самоопылении и почти нормальным мейози-

сом [Костов, 1933 (8)]. Однако некоторые имели число хромосом, отличное от 48, и были лишь частично плодовиты. Одновременно со мной Бригер [1930 (2)] независимо получил аналогичный тройной гибрид, но он скрещивал F_1 (*N. tabacum* × *tomentosiformis*) × *N. sylvestris*.

Получение вполне плодовитых тройных гибридов *N. tabacum* × (*sylvestris* × *tomentosiformis*) ($2n=48$) было первым экспериментальным подтверждением гипотезы Клаусена с той лишь поправкой, что по видимому правильнее считать одним из предков *N. tomentosiformis*, а не *N. tomentosa* (8). У тройного плодовитого гибрида хромосомы *N. sylvestris* ($n=12$) конъюгируют с 12 хромосомами *N. tabacum* ($n=24$), тогда как остальные 12 хромосом *N. tabacum* конъюгируют с хромосомами *N. tomentosiformis*; таким образом у плодовитого тройного гибрида образуются 24 бивалента, вполне нормально расходящихся во время первой анафазы. Частичная гомологичность одной или нескольких хромосом *N. tomentosiformis* и *sylvestris* могла иногда вести к образованию тривалентных (реже квадрилентных) хромосом, которые в дальнейшем вызвали некоторые ненормальности хода мейозиса, на что уже указывалось раньше (8). Эти гибриды обладают постоянством своих хромосом, но расщепляются в отношении своих признаков, давая начало большому числу форм, из которых многие напоминают уже существующие сорта *N. tabacum*. Гибриды, полученные от скрещивания плодовитых тройных гибридов с *N. tabacum*, также оказались плодовитыми.

Цитологическое поведение тройного гибрида, обладающего полными наборами хромосом *N. sylvestris*, *tomentosiformis* и *tabacum* ($12+12+24=48$), было первым экспериментальным подтверждением гипотезы Клаусена. Однако не хватало еще одного доказательства, именно: необходимо было синтетически получить вид *N. tabacum*, удвоив число хромосом у гибрида *N. sylvestris* × *N. tomentosiformis* [Костов, 1936 (9)]. Это было очень трудной задачей, так как F_1 -гибриды *N. sylvestris* × *N. tomentosiformis* бесплодны, а также потому, что у табака трудно получить побеги из раневых каллюсов (в отличие от томата), среди которых можно рассчитывать найти тетраплоиды. Я настойчиво в течение нескольких лет опылял F_1 *N. sylvestris* × *N. tomentosiformis* пыльцой *N. sylvestris*, но мне удалось получить лишь очень незначительное число семян. Из этих семян были выращены растения, у двух из которых оказалось 36 хромосом, остальные же имели большие или меньшие числа. Оба эти 36-хромосомных растения были триплоидами, обладая двумя геномами от *N. sylvestris* и одним от *N. tomentosiformis*. Они имели неправильный мейозис и были бесплодны, но приносили семена при скрещивании с *N. tomentosiformis* несколько лучше, чем при скрещивании F_1 с *N. sylvestris*. От такого скрещивания [(*N. sylvestris* × *tomentosiformis*) × *N. sylvestris*] × *tomentosiformis* было получено большое количество семян, из которых выращено много растений. Между этими растениями наблюдались значительные морфологические различия. Для цитологического исследования я отобрал формы, внешне сходные с гибридами F_1 . Из этих растений 2 оказались с 48 хромосомами, у остальных же хромосом было больше или меньше. Оба эти растения были почти вполне плодовиты и очень походили на *N. tabacum*. Морфологически они не были совершенно одинаковы, особенно в отношении своих цветков. Оба были однако аллотетраплоидными *N. sylvestris* × *tomentosiformis*. Скрестив эти 2 растения с *N. tabacum*, мы получили плодовитые гибриды, которые в дальнейшем расщеплялись так, как расщепляются отдаленные межсортовые гибриды *N. tabacum*.

Гибриды, имеющие больше или меньше 48 хромосом, были частично плодовиты. В их потомствах выщепилось несколько 48-хромосомных типов, а также хромосомные абберанты нескольких типов. Некоторые из первых

сильно напоминали определенные продукты расщепления, получающиеся от самоопыления тройного, вполне плодового гибрида *N. tabacum* × (*sylvestris* × *tomentosiformis*).

Изучая три последовательных поколения, полученные от обоих аллотетраплоидных растений *N. sylvestris*—*N. tomentosiformis*, я обнаружил постоянное появление растений с повышенной плодовитостью (т. е. вполне плодовых) и с пониженной плодовитостью (т. е. частично плодовых). Причину вышеописанных явлений можно искать в поведении хромосом у гибридов F_1 и у форм, получающихся от обратных скрещиваний.

Оба аллотетраплоидных растения дали морфологически весьма однородные потомства; лишь очень небольшой процент потомков отличался в различных отношениях от родительских форм.

Изучая мейозис у гибридов F_1 , *N. sylvestris* × *N. tomentosiformis*, я нашел весьма изменчивое число бивалентов. Внешние условия пови-



А—24 бивалентные хромосомы у амфидиплоида, В—вид сбоку метафазы 1-го деления с двумя унивалентами и С—также вид сбоку метафазы 1-го деления с тривалентом и тремя унивалентными хромосомами у амфидиплоида *N. sylvestris* × *tomentosiformis*.

димому несколько влияют на образование бивалентов, так как у одного и того же растения я нашел летом больший процент бивалентов, чем осенью. В таблице даются результаты летних наблюдений.

Число бивалентных хромосом, образованных в материнских клетках пыльцы (М. К. П.) гибрида F_1

| Число бивалентов, найденных в М. К. П. | | | | | | | % М. К. П., содержащих не менее одного бивалента | Триваленты | Полива-ленты |
|--|----|----|----|---|---|---|--|------------|--------------|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | | |
| М. К. П. | 35 | 23 | 16 | 9 | 3 | 1 | 61.2 | 2 | 1 |

Компоненты бивалентов у гибрида F_1 обычно соединены одной хиазмой.

Данные, приведенные в таблице, показывают, что 61.2% М. К. П. имеют не менее одного бивалента (т. е. содержат по меньшей мере одну хиазму на клетку). Другими словами, из 85 М. К. П. 52 образуют кроссоверные гаметы. Вероятно, что большинство кроссоверных гамет (возможно даже все они) жизнеспособно, о чем можно заключить по жизнеспособности гамет, содержащих $n-1=23$ хромосомы и образуемых аллополиплоидными моносомиками *sylvestris*—*tomentosiformis* и моносомиками *N. tabacum* [ср. Clausen, 1932 (5), Olmo, 1936 (10)].

Образование различных гамет с соматическим числом хромосом вследствие кроссинговера между хромосомами *sylvestris* и *tomentosiformis*

очевидно ответственно за различия, обнаруженные между впервые полученными амфидиплоидами.

Аллополиплоиды обыкновенно образовывали 24 бивалента, но иногда наблюдались также и униваленты и поливаленты; последнее обстоятельство ответственно за дальнейшие аномалии в мейотических процессах, а также объясняет полиморфизм вида *N. tabacum*.

Сообщенные выше данные подтверждают гипотезу Клаусена о происхождении *N. tabacum*. Было бы не логично требовать, чтобы наши синтетически полученные формы *N. tabacum* были идентичны определенным сортам *N. tabacum*, так как нельзя игнорировать элементы исторические. Интересно прибавить однако, что большинство аллополиплоидных форм *N. sylvestris*—*tomentosiformis* оказываются настолько сходными с *N. tabacum*, что причисляются специалистами по табаку к виду *N. tabacum*.

Географические ареалы *N. tomentosiformis* и *N. sylvestris* соприкасаются, а возможно и заходят друг за друга в Северной Аргентине—Южной Бразилии, области, где всего вероятнее возник *N. tabacum* в результате удвоения хромосомного набора у гибрида F_1 *sylvestris*—*tomentosiformis*.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.
Москва.

[Поступило
4 I 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ F. Brieger, ZS. Ind. Abst. Vererb., 46, 22 (1927/28). ² F. Brieger, Ber. d. Deutsh. Bot. Gesellsch., 48, 95—97 (1930). ³ R. Clausen, ZS. Ind. Abst. Vererb., 46, 25 (1927/28). ⁴ R. Clausen, Cal. Publ. Bot., II, 177—211 (1928). ⁵ R. Clausen, Proc. 6th Intern. Congr. Genet., 2, 23—25 (1932). ⁶ D. Kostoff, Genetica, 12, 33—139 (1930). ⁷ D. Kostoff, Amer. Journ. Bot., 18, 112—114 (1931). ⁸ D. Kostoff, Bull. Appl. Bot., Gen., Plant Breed., ser. II, № 5, 167—205 (1933). ⁹ D. Kostoff, Bull. Biol. et Méd. Exper., I, 395 (1936). ¹⁰ H. P. Olmo, Cytologia, 7, 143—159 (1936).