

ГЕНЕТИКА

А. С. КАСПАРЯН

**ГАПЛОИДЫ И ГАПЛО-ДИПЛОИДЫ В ГИБРИДНЫХ БЛИЗНЕЦОВЫХ РАСТЕНИЯХ ПШЕНИЦ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 28 II 1938)

У пшениц, так же как и у ряда других культур, изредка встречаются семена, прорастающие двумя, а иногда и тремя ростками.

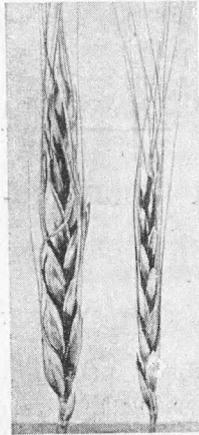
В 1937 г. нами было исследовано семь таких близнецовых растений пшениц. Четыре из них были обнаружены Е. И. Николаенко среди  $F_1$  скрещиваний различных географических форм твердых пшениц (материал Н. И. Вавилова), одно—среди  $F_1$  скрещивания мягкой пшеницы с дикой двузернянкой и два—среди мягкой пшеницы (наш материал от воздействия высокой температуры на зиготу). На ранних стадиях развития каждая близнецовая пара разъединялась осторожно бритвой и рассаживалась в горшки.

Как видно из нижеприводимой таблицы, у двух из семи близнецовых растений один из побегов был гапloidный, у двух других—гапло-дипloidный (т. е. содержал гапloidный набор одного родителя и дипloidный другого) и у трех оба побега были нормально дипloidные.

№ п./п.	Гибриды и виды пшениц, давшие близнецовые растения	Соматические числа хромосом в сестринских растениях	
		I	II
1	<i>Tr. durum quasi-affine</i> ( $2n=28$ ) × <i>Tr. durum hordeiforme</i> ( $2n=28$ ) . . . . .	28	14
2	<i>Tr. durum melanopus</i> ( $2n=28$ ) × <i>Tr. durum leucurum</i> ( $2n=28$ ) . . . . .	28	42
3	<i>Tr. durum melanopus</i> ( $2n=28$ ) × <i>Tr. durum leucurum</i> ( $2n=28$ ) . . . . .	28	28
4	<i>Tr. durum leucurum</i> ( $2n=28$ ) × <i>Tr. durum melanopus</i> ( $2n=28$ ) . . . . .	28	28
5	<i>Tr. vulgare erythrospermum</i> ( $2n=42$ ) × <i>Tr. armeniacum</i> ( $2n=28$ ) . . . . .	35	49
6	<i>Tr. vulgare erythrospermum</i> ( $2n=42$ ) . . . . .	42	21
7	<i>Tr. vulgare erythrospermum</i> ( $2n=42$ ) . . . . .	42	42

Растения близнецовой пары *Tr. durum quasi-affine* (Кипр) × *Tr. durum hordeiforme* 010 (Днепропетровск) отличались друг от друга с самого начала развития. Ростки были не одинаковой величины, больший был

гибридный ( $2n=28$ ), меньший—гаплоидный с соматическим числом хромосом, равным 14. После развития первых же листьев было обнаружено, что гаплоидное растение так же, как и материнское растение *Tr. durum quasi-affine*, было безлигульно. В зрелом состоянии гаплоид был ниже (65 см) диплоида (83 см), отличаясь от него более узкими, короткими листьями, более мелкими колосьями, с уменьшенным количеством колосков в них, с более узкими колосковыми чешуями и нежными, тонкими остями (фиг. 1).



Фиг. 1. Диплоидный и гаплоидный колосья *Tr. durum quasi-affine* × *Tr. durum leucurum* и соматическая пластинка гаплоида.

Пыльца у гибридного растения нормальна, у гаплоида—совершенно стерильна. Диплоид нормально плодovit, гаплоид при самоопылении стерилен; от опыления *Tr. Timopheevi* завязалось одно зерно.

В близнецовой паре *Tr. durum melanopus* 069 × *Tr. durum leucurum* (Сардиния) также имелись отличия между сестринскими растениями с первых стадий развития. Большой росток был нормально гибридный ( $2n=28$ ), меньший и имевший более темнозеленую окраску—гапло-диплоидный ( $2n=42$ ). Это растение совершенно не кустилось, в зрелом состоянии было значительно ниже (75 см) диплоида (105 см) и резко отличалось своей темнозеленой окраской. Колос и все элементы колоса по сравнению с диплоидом были увеличены (фиг. 2). Пыльцевые зерна сильно варьировали по величине и процентов на 30 были стерильны. Плодовитость гапло-диплоида низкая, при свободном опылении завязалось лишь 3 зерна.

В близнецовой паре *Tr. vulgare erythrosperrum* Новинка так же, как и в первом случае, больший росток был нормально диплоидный ( $2n=42$ ), меньший—гаплоидный с соматическим числом хромосом, равным 21. Сестринские растения до выколашивания почти ничем не отличались между собой. В зрелом состоянии гаплоид был несколько выше диплоида, с более узкими, длинными колосьями (фиг. 3). Отличить гаплоид от диплоида можно было только по полной стерильности его. От опыления *Tr. durum hordeiforme* завязалось 3 зерна.

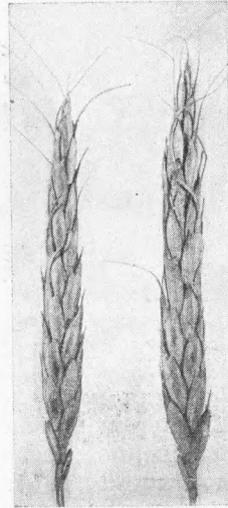
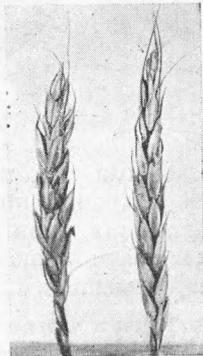
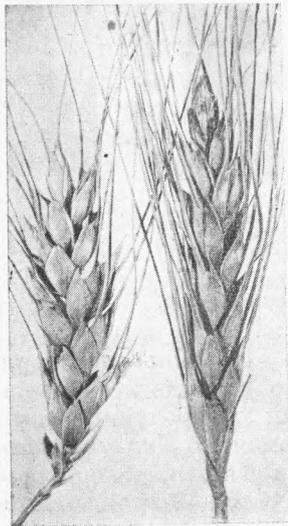
В близнецовой паре *Tr. vulgare erythrosperrum* × *Tr. armeniacum* оба ростка были гибридными, но в то время как больший был нормально гибридный ( $2n=35$ ), меньший имел удвоенный набор отцовских хромосом ( $2n=49$ ).

На первых стадиях развития 49-хромосомное растение отличалось значительно более густым опушением, характеризующим отцовскую форму. В зрелом состоянии оно было несколько ниже нормально гибридного растения. Все органы цветка, колоски и колосья у него несколько увеличены (фиг. 4). Пыльца у 49-хромосомного растения, хотя и варьирует по величине, но по внешнему виду процентов на 80 нормальна, и плодовитость при свободном опылении достигает 12%, в то время как пыльца у нормально гибридного растения почти полностью стерильна и  $F_1$  бесплодно (фиг. 5).

По исследованиям Е. Н. Макушиной (аспиранта Лаборатории генетики) *Tr. dicoccoides* ssp. *armeniacum* дает абсолютно стерильное потомство при скрещивании не только с мягкой, но и со всеми другими пшеницами, даже с *dicoccoides*, что и заставило выделить этот подвид в самостоятельный вид *Tr. armeniacum* (1). Описанный же выше случай удвоения набора хромосом *Tr. armeniacum* в гибриде приводит, как мы видим, к совершенно иному

поведению гибридного потомства в отношении его плодовитости. В данном случае мы имеем еще один пример большого значения полиплоидности при гибридизации.

В литературе за последние годы появился ряд работ по близнецовым растениям, но почти во всех случаях последние получены на негибридном материале (1, 2, 3, 4, 5, 6). Среди исследованных же нами 7 близнецовых растений 5 были гибридами первого поколения, что дало возможность в некоторых случаях совершенно точно установить участие материнских



Фиг. 2. Диплоидный и триплоидный колосья *Tr. durum melanopus* × *Tr. durum hordei forme* и соматическая пластинка триплоида.

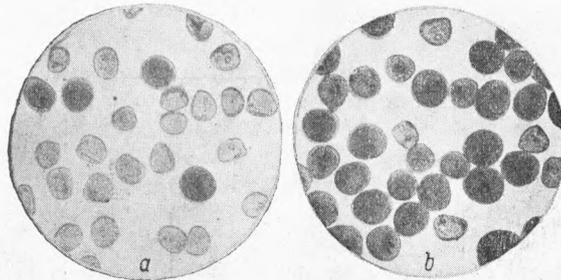
Фиг. 3. Диплоидный и гексаплоидный колосья *Tr. vulgare erythrosperrum* и соматическая пластинка гексаплоида.

Фиг. 4. 35- и 49-хромосомные колосья *Tr. vulgare erythrosperrum* × *Tr. armeniacum* и соматическая пластинка 49-хромосомного растения.

и отцовских геномов и следовательно ближе подойти к пониманию механизма возникновения близнецовых растений. Прямых эмбриологических исследований относительно способов возникновения близнецовых растений и их хромосомальных отклонений нет помимо работы Каперта (7), которому удалось видеть у льна близнецовые зародыши в эмбриональной стадии развития, но установить, какие элементы зародышевого мешка были инициальными для них, все же не удалось. Работа в этой области очень затруднительна из-за ничтожного процента появляющихся близнецовых растений, поэтому исследование их в первом гибридном поколении приобретает особый интерес. Так например, то обстоятельство, что гексаплоидное растение в близнецовой паре *Tr. durum quasi-affine* × *Tr. durum hordei forme*, подобно исходной материнской форме, было безлигульно, с несомненностью свидетельствует о том, что инициальной клеткой для него явилась или добавочная яйцеклетка или же клетка антиподы или синергиды,

принявшая на себя функцию яйцеклетки и стимулированная к развитию без оплодотворения.

Еще более показателен случай появления растения с удвоенным набором отцовских хромосом в близнецовой паре *Tr. vulgare erythrospermum* × *Tr. armeniacum*, противоречащий существующему до сих пор мнению, что триплоиды в близнецовых растениях появляются вследствие способности клеток эндосперма развиваться в зародыш<sup>5, 7</sup>. Этот гапло-диплоид по всей вероятности произошел следующим путем: в зародышевый мешок проникли лишние спермии или вследствие прорастания двух пыльцевых



Фиг. 5. Пыльца *a*—35- и *b*—49-хромосомного гибрида.

трубок или же вследствие деления спермиев в одном пыльцевом зерне. Пара спермиев пошла на образование нормально гибридного растения и эндосперма, вторая же пара или один спермий с нередуцированным числом хромосом (что менее вероятно, так как нормально *Tr. armeniacum* диплоидных гамет не образует), слившись с добавочной яйцеклеткой или же с клеткой антиподы или синергиды, дал начало 49-хромосомному растению. Если верно предположение, что второе ядро было оплодотворено двумя спермиями, то в описанном случае мы имеем явление полиспермии у пшениц.

Из приводимых нами двух случаев, когда в гибридной близнецовой паре сестринские растения были нормально диплоидные, в обоих случаях они были оба гибридные, т. е. так не было, чтобы один побег был гибридный, а второй негибридный. Это указывает на то, что в образовании дипло-диплоидных близнецовых растений в нашем случае, а возможно, что и в других случаях, участвуют в равной мере материнские и отцовские элементы.

Явление полиэмбрионии известно почти во всем растительном мире, и хотя как закономерное явление оно встречается весьма редко, но процент хромосомальных отклонений, которыми оно сопровождается, весьма высокий, доходящий в отдельных случаях до 88%<sup>3</sup>. Это приводит нас к заключению, что в природных условиях полиплоидные формы могли возникнуть и этим путем.

Лаборатория генетики.  
Всесоюзный институт растениеводства.

Поступило  
20 IV 1938.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> J. Jamasaki, Cytologia, **5**, 305—307 (1934). <sup>2</sup> S. Namikawa a. J. Kawakami, Proc. Imp. Acad., **10** (10), 668—671 (1934). <sup>3</sup> S. C. Harland, Journ. Hered. **27**, 229—231 (1936). <sup>4</sup> J. Yamamoto, Bot. Mag., **50** (508), 573—581 (1936). <sup>5</sup> J. Yamamoto, Cytologia, **7** (3), 431—436 (1936). <sup>6</sup> H. Kihara, Agr. a. Hort. Tokyo, **11**, 1425—1433 (1936). <sup>7</sup> H. Kappert, Biol. Zbl., **53**, 276—307 (1933).