

В. И. ИВАНОВ

**ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ВОЗВРАТНЫХ ГИБРИДОВ КАРТОФЕЛЯ
(*SOLANUM ANTIPOVICZII* ВУК. × *S. TUBEROSUM* L.) × *S. TU-
BEROSUM* L.**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 5 II 1940)

Гибридизация картофеля на иммунитет к *Phytophthora infestans* дала обширный материал для цитологического исследования. Особый интерес в этом отношении представляют гибриды культурного картофеля *Solanum tuberosum* L. с диким мексиканским видом, описанным Букасовым⁽¹⁾, — *S. Antipoviczii* Вук. Мы уже отмечали, что F_1 -гибридов *S. Antipoviczii* ($2n=48$) × *S. tuberosum* ($2n=48$) имеют не 48, а 72 хромосомы ($2n$)⁽²⁾. В последующих поколениях это число хромосом сохраняется вследствие автосиндеза удвоенного набора хромосом *S. Antipoviczii*, и отобрать формы, близкие к культурным сортам, гибридизатору не удается. Более того, признаки дикаря усиливаются из-за утраты 1—2 хромосом *S. tuberosum*.

С целью получения хозяйственно ценных гибридов Сидоровым⁽³⁾ произведены многочисленные повторные скрещивания различных поколений указанных гибридов с *S. tuberosum*. Цитологическим исследованием установлено, что автосиндез удвоенного набора хромосом у беккроссных гибридов был нарушен.

В настоящей статье мы даем краткий цитологический анализ гибридных комбинаций различной степени сложности. Материал для исследования был любезно предоставлен Ф. Ф. Сидоровым, за что выражаем ему свою благодарность.

Гибриды выращивались: до 1937 г. на экспериментальной базе ВИРа «Красный Пахарь», а с 1937 г. — на Пушкинском отделении ВИРа — под Ленинградом.

Исследованные беккроссные гибриды возможно распределить на три типа, в зависимости от сложности комбинаций.

I тип. Гибриды от скрещивания. F_1 с *S. tuberosum*.

1. F_1 (*S. Antipoviczii* × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*) × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*.

2. F_1 (*S. Antipoviczii* × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*) × *S. tuberosum*, сорт *Jubel*.

II тип. Гибриды от скрещивания F_2 с *S. tuberosum*.

3. F_2 (*S. Antipoviczii* × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*) × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*.

4. F_2 (*S. Antipoviczii* × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*) × *S. tuberosum*, сорт *Hindenburg*.

5. F_2 (*S. Antipoviczii* × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*) × *S. tuberosum*, сорт *Parnassia*.

6. F_2 (*S. Antipoviczii* × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*) × *S. tuberosum*, сорт *Jubel*.

III тип. Гибриды F_1 , дважды скрещенные с *S. tuberosum*.

7. [F_1 (*S. Antipoviczii* × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*) × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*] × *S. tuberosum*, сорт *Alma*.

8. [F_1 (*S. Antipoviczii* × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*) × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*] × *S. tuberosum*, сорт *Rubin*.

9. [F_1 (*S. Antipoviczii* × *S. tuberosum*, сорт *Mirabilis*) × *S. tuberosum*, сорт *Jubel*] × *S. tuberosum*, сорт *Hindenburg*.

Возвратные скрещивания I типа

Беккросные гибриды этого типа не отличались большим разнообразием по морфологическим признакам. В полевых условиях большинство из них устойчивы к *Phytophthora infestans*. Значительное расщепление установлено по числам хромосом (см. таблицу).

Амплитуда расщепления по числам хромосом у беккросных гибридов *S. Antipoviczii* × *S. tuberosum*

Типы беккроссов		В соматических клетках													
		Числа хромосом													
		48—49	50—51	52—53	54—55	56—57	58—59	60—61	62—63	64—65					
I	Число растений	—	—	—	—	1	8	13	7	1					
II		3	—	1	1	3	8	8	3	3					
III		6	9	9	4	1	1	—	—	—					
		В материнских клетках пыльцы													
		Числа отдельностей в метафазах													
		21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
Частота случаев	I	—	—	—	—	—	2	7	13	10	39	17	8	6	—
	II	—	—	—	—	—	—	9	14	9	37	19	9	3	—
	I	—	—	—	23	6	6	—	11	—	32	11	6	5	—
	II	—	2	2	10	4	11	7	25	16	18	—	5	—	—
I	—	—	3	20	14	17	17	9	—	11	—	—	—	3	—
	II	—	6	13	18	25	19	13	3	2	1	—	—	—	—

Из таблицы видно, что у большинства растений (у 13 из 30) число хромосом равно 60—61 ($2n$). Повидимому, от F_1 вошли гаметы с 36—37, а от *S. tuberosum*—с 24 хромосомами. Но были растения и с 56—57 и 64—65 хромосомами. В этом случае также многохромосомные гаметы привнесены F_1 . В редукционном делении амплитуда расщепления по числам хромосом еще больше (см. таблицу). Вообще редукционное деление протекало с большими неправильностями и напоминало своими особенностями типичных пентаплоидов, описанных Рыбиным (*). На основании данных такого пестрого расщепления по числам хромосом можно считать, что автосиндез удвоенного набора хромосом *S. Antipoviczii* был нарушен благодаря возвратному скрещиванию с *S. tuberosum*. Количество фертильной пыльцы колебалось от 3 до 10%; ягодообразования не наблюдалось.

Возвратные скрещивания II типа

Хотя морфологически эти гибриды имели большое сходство с гибридами I типа, но они были более разнообразны и амплитуда расщепления по числам хромосом как в соматических клетках, так в редукционном делении (см. таблицу) была больше. Поэтому вероятность выщепления растений, близких к *S. tuberosum*, в данном случае увеличивается, и возможность отбора необходимых форм для селекции шире. Эти гибриды так же стерильны, как и первые; количество фертильной пыльцы колеблется около 10—13%. Часть гибридов устойчива к *Phytophthora infestans*.

Возвратные скрещивания III типа

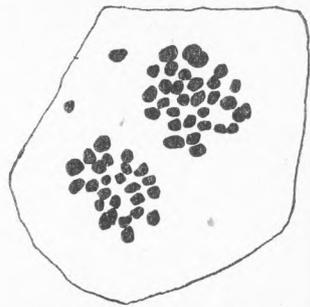
Если два предыдущих типа имели сравнительно большое количество морфологически сходных форм, то III тип резко от них отличается своей пестротой расщепления. Большинство растений (у 24 из 30) имеют числа



Фиг. 1. Соматическая пластинка хромосом у $[F_1 (S. Antipoviczii \times S. tuberosum, \text{ сорт } Mirabilis) \times S. tuberosum, \text{ сорт } Alma]$ ($2n=50$). $\times 3200$.



Фиг. 2. Анафаза I деления у $[F_1 (S. Antipoviczii \times S. tuberosum, \text{ сорт } Mirabilis) \times S. tuberosum, \text{ сорт } Alma]$ с разбросанными по веретену отдельностями. $\times 3200$.



Фиг. 3. Метафаза II деления у $F_2 (Antipoviczii \times S. tuberosum, \text{ сорт } Mirabilis) \times S. tuberosum, \text{ сорт } Parnassia$ с двумя отстающими хромосомами (25 + 31 + 2 хромосомы). $\times 3200$.

хромосом, колеблющиеся между 48—53 ($2n$) (фиг. 1). То же самое мы наблюдали и в редукционном делении чаще всего встречались пластинки как в I, так и во II метафазах с 23—27 отдельностями (см. таблицу).

Мейозис протекал не совсем нормально, особенно во время анафазы I деления (фиг. 2). Здесь можно наблюдать разбросанные по веретену отдельности, отстающие делящиеся униваленты. Неправильности в мейозисе являются, вероятно, частично причиной стерильности гибридов. Количество фертильной пыльцы равно 8—10%. Следует отметить то явление, что большинство малохромосомных форм являются наиболее поражающимися фитофторой. Повидимому, это явление находится в связи с числом хромосом, пришедших от *S. Antipoviczii*. Наибольшая вероятность потери или элиминации хромосом должна падать именно на хромосомы *S. Antipoviczii*, так как конъюгация их с хромосомами *S. tuberosum* будет, повидимому, случайной.

Характерной особенностью беккроссных гибридов всех трех типов являются сравнительно большие отклонения почти на всех стадиях мейозиса: отстающие хромосомы наблюдались не только в I анафазе, но и во II метафазе (фиг. 3). Образование пыльцевых зерен шло также с нарушениями, и помимо тетрад часто встречались триады и пентады, а иногда

Причиной бесплодия гибридов до некоторой степени может являться abortивность пыльцы. Abortивность же пыльцевых зерен в значительной степени увеличивается с образованием микронуклеусов, которые формируются из отстающих хромосом в мейозисе. По сообщению Р. Л. Перловой многие из этих гибридов в условиях Памира давали ягоды. Но у картофеля очень часто можно наблюдать бесплодие у гибридов, имеющих высокофертильную пыльцу. В частности, Веcker⁽⁵⁾ установлено на гибридах *S. demissum* с *S. tuberosum*, что пыльцевые зерна, хорошо окрашивающиеся в ацеткармине, дают очень низкий процент прорастания на агар-агаре.

При подсчете хромосом в соматических клетках очень часто встречались на одном и том же срезе клетки с различным числом хромосом, т. е. аберрантные клетки.

Интересно отметить, что среди очень большого числа многохромосомных гибридных форм из различных типов не представилось возможным выделить такие формы, которые отвечали бы всем требованиям селекционера, тогда как такие формы выделены из малохромосомных гибридов.

Аналогичную картину мы имели случай наблюдать на сложных гибридах с *S. demissum*, полученных А. Я. Камеразом. Здесь у всех 20 растений, относящихся к различным гибридным комбинациям, но отселектированным по хозяйственной годности, установлено число хромосом = 48 (2n).

Известный фитофтороустойчивый сорт 8670, полученный Пушкаревым⁽⁶⁾ путем повторного беккроссирования *S. demissum* с *S. tuberosum*, имеет также 48 хромосом (2n).

Также 48 хромосом (2n) установлено нами у хозяйственно ценного гибрида Сидорова, полученного им от трехкратного скрещивания *S. demissum* с *S. tuberosum*. На основании указанных примеров можно сделать предположение, что возвратные гибриды с участием *S. Antipoviczii* и *S. demissum*, приближающиеся по морфологическим и хозяйственно ценным признакам к *S. tuberosum*, будут иметь 2n = 48 хромосом.

Несколько уклоняются от высказанного нами предположения возвратные гибриды с *S. acaule*. Эти гибриды имеют тенденцию при повторном их скрещивании с *S. tuberosum* образовывать гексаплоидные формы⁽⁷⁾. Правда, до сих пор детально исследована только одна гибридная комбинация таких гибридов. Ряд гибридных комбинаций с *S. acaule* еще остаются неисследованными, поэтому мы еще не можем сейчас утверждать, что у гибридов *S. acaule* с *S. tuberosum* всегда будут появляться только гексаплоидные формы.

Корешки и бутоны фиксировались жидкостью Навашина (10 : 4 : 1); резались: корешки на 7—8 μ, бутоны—на 11—12 μ. Красились железным гематоксилином по Гейденгейну.

За ценные указания в процессе выполнения работы выражаю благодарность С. М. Букасову, Г. А. Левитскому и Г. Д. Карпеченко.

Отдел клубнеплодов
Всесоюзного института растениеводства
Ленинград

Поступило
10 II 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ С. М. Букасов, Тр. по пр. бот., ген. и сел., прилож. 47 (1930). ² В. И. Иванов, ДАН, XXIV, № 5 (1939). ³ Ф. Ф. Сидоров, Тр. по пр. бот., ген. и сел., сер. II, № 11 (1936). ⁴ В. А. Рыбин, Тр. по пр. бот., ген. и сел., т. XX (1929). ⁵ С. Л. Веcker, J. of Agr., Res., 59, № 1 (1939). ⁶ И. И. Пушкарев, Новый фитофтороустойчивый сорт картофеля 8670 (1937). ⁷ Л. А. Дремлюг, ДАН, XVI, № 8 (1937).