

Л. Г. АРУТЮНОВА

МОРФОЛОГИЯ ХРОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КЛЕВЕРА

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 22 III 1940)

Цитологическое изучение рода *Trifolium* впервые было предпринято Г. Д. Карпеченко⁽¹⁾, который установил число хромосом для 24 видов, принадлежащих в различным секциям подродов *Trifolium* и *Lagopus*. Морфологическая характеристика наборов им не была дана из-за отсутствия какого бы то ни было расчленения в полученных им картинах хромосом. Не обнаружив никакой связи между числовыми соотношениями хромосомных наборов разных видов и их систематическим положением, Г. Д. Карпеченко пришел к заключению, что числа хромосом в процессе эволюции видов клевера играют второстепенную роль, а формообразование, видимо, зависит от таких изменений самих хромосом, которые не поддаются наблюдению.

Блейер⁽²⁾, исследовав несколько видов *Trifolium* по числу и размерам хромосом, также пришел к выводу, что ни числа хромосом, ни размеры не имеют никакого таксономического значения. В отношении филогенетической эволюции рода *Trifolium* Г. Д. Карпеченко предполагает, что она происходила путем умножения отдельных хромосом основного наименьшего набора или же путем умножения всего набора в целом.

Некоторую попытку разобраться в морфологических различиях хромосом делает Вексельсен⁽⁴⁾. Он смог, однако, установить только одну пару спутничных хромосом и некоторые различия в размерах отдельных хромосом, но и то не для всех исследованных им видов.

Нами было исследовано 9 форм *Trifolium*: 1) *Trifolium pratense* L.—дикая форма ($2x=14$); 2) *Tr. prat.* L.—культурная скороспелая разновидность ($2x=14$); 3) *Tr. prat.* L.—культурная позднеспелая разновидность ($2x=14$); 4) *Tr. arvense* ($2x=14$); 5) *Tr. incarnatum* L. ($2x=14$); 6) *Tr. hybridum* L.—дикая форма ($2x=16$); 7) *Tr. hybr.* L.—культурная форма ($2x=16$); 8) *Tr. montanum* L. ($2x=16$); 9) *Tr. repens* L. var. *sylvestre* ($2x=32$).

Семена всех этих видов были получены из коллекции ВИР через кормовую секцию; фиксировались корешки, пророщенные на фильтровальной бумаге в чашках Петри. В качестве фиксатора были испробованы две смеси: хромформол (50%-ного формалина 5 част. и 5%-ной хром. кисл.—5 част.) и платинформол (10%-ного формалина—8 част. и 2%-ной хлорн. плат.—2 части). Наилучшее расчленение хромосом было получено при фиксации платинформолом. Толщина срезов—6 μ . Окраска—железный гематоксилин.

Результаты исследования. У дикого *Trif. pratense* были различены все 7 типов его хромосом. Фиг. 1* представляет пластинку

* Увеличение $\times 1400$.

соматических хромосом этой формы. Внизу (фиг. 4) представлены все типы расчленений, взятые из пластинки фиг. 1. Как видно из фиг. 4, два типа разноплечих хромосом I и II отличаются друг от друга по своим размерам; III тип—разноплечий с нерасчлененными плечами; типы IV и V совершенно сходны по форме, но опять-таки несколько отличаются длиной плеч; VI тип—спутничная хромосома—является характерным для всех исследованных видов *Trifolium*. Величина спутника варьирует в той или иной степени в зависимости от величины хромосом, характерной для данного вида. Наличие второго короткого плеча в виде головки, к которой прикреплена ниточка спутника, доказывает, что это действительно крупный спутник, а не плечо.



Фиг. 1—3.

Скороспелая форма культурного *Tr. pratense* (фиг. 2) по характеру расчленения хромосом ничем не отличается от дикой формы и обладает лишь, быть может, более крупными хромосомами. Позднеспелая форма *Tr. pratense* по размерам хромосом подобна дикой форме (фиг. 3). Внизу (фиг. 5) даны все типы ее хромосом. Из этой фигуры видно, что хромосомы I, II, III, VI и VII поздней формы вполне соответствуют таковым же дикой формы, у типов же IV и V мне не удалось обнаружить вторичной головки. *Tr. arvense* (фиг. 6)—также с 14 хромосомами, но меньших размеров, чем у *Tr. pratense*.

По типу расчленения (фиг. 9) отличается тем, что спутничная хромосома имеет «нормально двулучную» форму, в то время как спутничная хромосома *Tr. pratense* имеет одно плечо длинное, а другое, на котором сидит спутник (фиг. 2, тип VI), короткое—в виде головки. В наборе хромосом *Trifolium arvense* тип V, по видимому, соответствует типу V *Tr. pratense*, только у *arvense* не обнаруживается головка на втором плече. Все остальные типы подобны таковым же *Tr. pratense*. *Tr. incarnatum* ($2x = 14$) не дал хороших картин расчленений. Фиг. 7 представляет пластинку хромосом *Tr. incarnatum*, где видны пары спутничных хромосом. Одна из этих пар по типу расчленения подобна типу VI *Tr. pratense*, а другая пара новая, с очень маленькими головками.

Tr. montanum относится к ряду 16-хромосомных клеверов. Хромосомы крупнее, чем у всех остальных рассмотренных видов, и показывают резко расчлененную структуру, сходную с описанной у предыдущих видов (фиг. 8 и 10).

Если допустить, что в хромосомном наборе *Tr. montanum* удвоена одна из пар 14-хромосомного набора, как предполагает Г. Д. Карпеченко, то такой можно считать VIII тип, повторяющий тип II. Что же касается IV типа—спутничной хромосомы, то она, по всей вероятности, произошла от вторично расчлененной головчатой хромосомы типа V *Tr. pratense*. Вообще нужно сказать, что во всех случаях, где встречается эта вторая пара спутничных хромосом, отсутствует пара вторично расчлененных головчатых хромосом, как, например, у *Tr. montanum* и *hybridum*.

Фиг. 11 представляет дикую форму *Tr. hybridum*, который характеризуется мелкими хромосомами. По морфологии хромосом она ничем по существу не отличается от *Tr. montanum*, только у VI типа маленькое плечо редуцировано до крошечной головки, к которой привешен спутник. Культурная форма *Tr. hybridum*, фиксированная одновременно с дикой формой, не дала всех расчленений (фиг. 12). Вообще хромосомы исследованных диких форм дифференцированы лучше по сравнению с некоторыми культурными формами. У культурной формы *Tr. hybridum*, исследованной Вексельсеном, не было найдено спутников, тогда как нами обнаружена, как видно из фиг. 12, пара хорошо выраженных спутничных хромосом.

Tr. repens ($2x=32$)—вид, близкий к *Tr. hybridum*. Хотя у этого вида мы не могли получить четких картин расчленений, по которым можно было бы с достаточной уверенностью гомологизировать все хромосомы набора, но все же по тем картинам, которые мы имели (фиг. 13), можно сделать некоторые предположения относительно происхождения *Tr. repens*. Спутничные хромосомы по своей форме совершенно похожи на таковые же *Tr. hybridum*. Особенно выделяется пара с редуцированным маленьким плечом VI, которая встречается только у *Tr. hybridum*. Имеется также и другая пара спутников типа IV.

В соответствующем количестве встречаются и типы I, II, III, V и VIII. Размеры хромосом *Tr. repens* тоже равны приблизительно размерам хромосом *Tr. hybridum*. Отсюда, следовательно, можно допустить, что *Tr. repens* является полиплоидом, полученным в результате удвоения набора хромосом, сходного с таковыми *Tr. hybridum*. Блейер⁽²⁾ в мейотическом делении *Tr. repens* нашел 4 маленьких и 10 больших бивалентов и заключил, что последний имеет мелкие и крупные хромосомы с общим числом, равным $2x=28$. Так как *Tr. repens* имеет 32 хромосомы, возможно, что обнаружение 14 бивалентов вместо 16 у *Tr. repens* объясняется имевшей место вторичной ассоциацией двух бивалентов.

Межвидовые скрещивания⁽⁴⁾ показали, что от скрещивания *Tr. repens* с *hybridum* и *pratense* получаются семена, тогда как другие комбинации не удаются. Все эти факты, несомненно, говорят о близости *Tr. repens* и *Tr. hybridum*. Для другой разновидности белого клевера—*Tr. repens* var. *giganteum* мы, к сожалению, не могли получить хороших результатов. Вексельсен⁽⁴⁾, который исследовал обе эти формы, говорит, что хотя по числу хромосом эти две разновидности и не отличаются (обе имеют $2x=22$), но отличаются по размерам хромосом: var. *giganteum* имеет крупные хромосомы, а var. *sylvestre*—мелкие. К этим выводам автор пришел на основании данных, полученных им при просмотре 6 растений—по три для каждой разновидности, причем мелкие хромосомы оказались лишь у одного растения var. *sylvestre*, у двух же остальных они были тоже крупные, хотя и меньше, чем у var. *giganteum*. Нужно сказать, что вообще размеры хромосом довольно варьируют даже в одном и том же срезе. Кроме того цитологическое исследование этих двух разновидностей проводила также и Erith⁽³⁾, которая ничего не говорит относительно размеров хромосом. Таким образом вопрос этот, при всем его интересе, следует считать еще открытым.

В заключение выражаю благодарность проф. Г. А. Левитскому за постоянное руководство при выполнении настоящей работы.

Цитологическая лаборатория
Всесоюзного института растениеводства
Ленинград—Пушкин

Поступило
23 III 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. Д. Карпеченко, Тр. по пр. бот., ген. и сел., 14, вып. 2 (1925—1926).
² H. Bleier, Jahrb. f. wiss. Bot., 64 (1925). ³ Erith, White Clover (*Tr. repens*), London (1924). ⁴ H. Wexelsen, Agr. Sci., 2, № 13 (1928).