

С. МИНДЛИНА

О ГЕТЕРОГАМИИ ВИДОВ СЕКЦИИ *CANINAE* РОДА *ROSA*

(Представлено академиком А. А. Рихтером 22 II 1947)

До последнего времени розы секции *Caninae* относили, обычно, к апомиктичным видам. Основанием для такого взгляда служили следующие особенности *Caninae*: 1) при кастрации бутонов и последующей изоляции завязываются плоды и семена; 2) сеянцы, выращенные из семян, полученных как от самоопыления, так и опыления чужой пыльцой, полностью матроклинны; 3) несмотря на большие неправильности, наблюдающиеся в мейозисе, сохраняется постоянство числа хромосом; 4) образуется большое количество стерильной пыльцы.

Указанные особенности привлекли к себе внимание ряда исследователей. Было показано, что розы из секции *Caninae* состоят из тетрапента- и гексаплодных видов ($2n=28, 35, 42$, соответственно, при основном числе $n=7$). Цитологической особенностью всех этих видов является образование в мейозисе, независимо от числа хромосом, только 7 бивалентов; остальные хромосомы всегда остаются унивалентными.

Изучая мейозис в материнских клетках пыльцы некоторых видов *Caninae*, Блэкбэрн и Гаррисон⁽¹⁾ показали, что многие пыльцевые зерна имеют всего 7—8 хромосом. В связи с этим ими было высказано предположение, что у видов *Caninae* происходит процесс гетерогамного оплодотворения, благодаря чему и восстанавливается исходное число хромосом.

Это предположение было отчасти подтверждено исследованиями Тэхольма⁽²⁾, который показал, что мейозис в материнских клетках зародышевого мешка сильно отличается от мейозиса в материнских клетках пыльцы. Это различие приводит к тому, что большинство зародышевых мешков имеет $2n-7$ хромосом, т. е. число хромосом, дополнительное к числу хромосом пыльцы.

Дальнейшие данные в пользу существования настоящего полового размножения у *Caninae* представили опыты по гибридизации. В 1931 г. Густавсон^(3, 4) экспериментально доказал, что для образования плодов и семян у видов *Caninae* необходимо опыление. Прежние положительные результаты, доказывающие существование апомиксиса, по Густавсону обязаны ошибочной методике. Генетический анализ межвидовых гибридов *Caninae*⁽⁵⁻⁸⁾ показал, что, наряду с признаками материнской формы, гибриды имеют некоторые признаки отца. Таким образом, было доказано, что виды *Rosa* из секции *Caninae* являются сексуальными видами и что апомиксиса у них не существует. Относительное постоянство форм при размножении семенами объясняется фактом гетерогамного оплодотворения (число хромосом яйцеклетки в несколько раз превышает число хромосом мужского ядра) и доминированием признаков матери.

Задачей настоящей работы является цитологическое изучение не исследованного в этом отношении вида из секции *Caninae* — *Rosa tuschetica* Boissier.

Rosa tuschetica оказалась пентаплоидом с $2n=35$. Мейозис у *R. tuschetica* является типичным для видов секции *Caninae*: до стадии первой метафазы деление протекает одинаково как в материнских клетках пыльцы, так и в материнских клетках зародышевого мешка. В диакинезе наблюдается образование 7 бивалентов. В дальнейшем, однако, деление протекает совершенно различно.

Деление в материнских клетках пыльцы. В первой метафазе хромосомы располагаются в правильной экваториальной пластинке, причем 7 бивалентов находятся в центре этой пластинки, а 21 унивалент окружают их. Первыми начинают расходиться биваленты, а униваленты в это время расщепляются на экваторе. Униваленты начинают расходиться только тогда, когда половины бивалентов уже достигли полюсов. Некоторые униваленты не успевают попасть в дочерние ядра и образуют микронуклеусы. Второе деление протекает еще более неправильно. Униваленты вторично расщепляются на веретене и при расхождении к полюсам еще больше отстают от бивалентов. Большинство унивалентов не достигает полюсов и образует микронуклеусы. В результате, вместо правильной тетрады, из каждой материнской клетки пыльцы образуется группа микроспор разной величины и с разным числом хромосом. Одни из этих микроспор, содержащие половинки бивалентов (т. е. 7—8 хромосом), развиваются нормально, другие же, содержащие униваленты, быстро прекращают свой рост и погибают. Количество нормальной пыльцы у *R. tuschetica* около 25—30%.

Деление в материнских клетках зародышевого мешка. Удалось наблюдать только некоторые стадии мейотического деления. Можно сказать, что оно протекает в основном так же, как и у других видов *Caninae*.

В первой метафазе в экваториальной пластинке располагаются только биваленты. Все же униваленты собираются на микропилярном полюсе клетки. Поэтому в результате расхождения бивалентных хромосом на микропилярном полюсе клетки оказывается 28 хромосом (21 унивалент + 7 половинок бивалентов), а на халазальном полюсе только 7 хромосом (7 половинок бивалентов). Во втором делении каждая дочерняя клетка делится эквационно, в результате чего образуются два зародышевых мешка с 28 хромосомами и два — с 7 хромосомами. Изучение гибридов *Rosa tuschetica* показывает, что функционирующие зародышевые мешки у нее, как и у других пентаплоидов из *Caninae*, имеют 28 хромосом.

На рис. 1 изображены: вторая анафаза в материнской клетке пыльцы (а) и начало первой анафазы в материнской клетке зародышевого мешка (б).

Помимо изучения процессов созревания у *Rosa tuschetica*, нами было проведено предварительное изучение межвидовых гибридов *Rosa*, полученных М. А. Розановой в 1945 г. Скрещивания производились между видами *Rosa* как внутри секции *Caninae*, так и между видами из секции *Caninae*, с одной стороны, и сексуальными видами из других секций, с другой стороны.

От скрещивания *Rosa cinnamomea* L. ($2n=14$) × *R. glauca* Vill. ($2n=35$) получено 49 растений. Все они очень сходны между собой и сильно напоминают *R. cinnamomea*. Но по величине, форме листьев и зубчатости они приближаются к отцовской форме — *R. glauca*. Гибриды имеют $2n=14$.

От реципрокного скрещивания *Rosa glauca* × *R. cinnamomea* получено 52 растения. Они довольно однородны и, напоминая во многих при-

знаках мать — *R. glauca*, являются промежуточными между родительскими видами по форме и окраске листьев. Два растения заметно отличаются от остальных интенсивно красной окраской листьев. Изученные растения имеют $2n=35$.

От скрещивания *Rosa glauca* Vill. ($2n=35$) \times *R. tuschetica* ($2n=35$) получено 3 растения F_1 . Они замечательны своим карликовым ростом (они имеют в высоту 3—5 см, тогда как гибриды F_1 одного с ними возраста, но от других родителей, имеют 30—50 см в высоту).

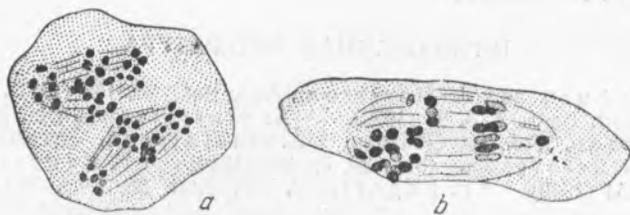


Рис. 1. *a* — анафаза второго деления в материнских клетках пыльника *Rosa tuschetica*. Половинки бивалентов уже достигли полюсов, униваленты сильно отстали от них и все еще находятся на экваторе; *b* — начало первой анафазы в материнских клетках зародышевого мешка *Rosa tuschetica*. На экваторе делящиеся биваленты, на микропиллярном полюсе 20 унивалентов (один унивалент — на халазальном полюсе клетки)

От скрещивания *Rosa glauca* Vill. ($2n=35$) \times *R. pomifera* Herrm. ($2n=28$) получено 14 растений. Растения — материнского типа, хотя количество антоциана у них заметно ниже, чем у *R. glauca*. 3 растения отличаются от других слабым развитием, почти карликовостью. Гибриды имеют $2n=35$.

От скрещивания *Rosa pomifera* Herrm. ($2n=28$) \times *R. glauca* Vill. ($2n=35$) получено 5 растений F_1 . Растения полностью матроклинны. Число хромосом их $2n=28$.

Отличительной особенностью гибридов от скрещивания *Rosa glauca* Vill. ($2n=35$) \times *R. spinosissima* L. ($2n=28$) является их полиморфизм. Среди 25 растений F_1 почти нет полностью одинаковых. Часть растений очень сходна с молодыми сеянцами *R. glauca*. Большинство же гибридов, явно отличаясь друг от друга рядом признаков, занимает промежуточное положение между родительскими видами по форме и окраске листьев, форме и расположению шипов.

От скрещивания *Rosa glauca* Vill. ($2n=35$) \times *R. rugosa* Thunb. ($2n=14$) получено 8 растений F_1 . Гибриды напоминают мать, отличаясь от нее более широкими листьями и более крупной их зубчатостью. $2n$ гибридов равно 35.

От скрещивания *Rosa glauca* Vill. ($2n=35$) \times *R. multiflora* Thunb. ($2n=14$) получено 9 растений. Все растения материнского типа.

От скрещивания *Rosa pomifera* Herrm. ($2n=28$) \times *R. tuschetica* ($2n=35$) получено 2 растения. Растения материнского типа. Они имеют $2n=28$.

От скрещивания *Rosa tuschetica* ($2n=35$) \times *R. cinnamomea* L. ($2n=14$) получено 5 растений. Все они очень сходны между собой и с материнской формой — *R. tuschetica* — и имеют число хромосом, равное 35.

Подводя итоги, можно сказать, что растения F_1 от ряда скрещиваний несут, наряду с признаками матери, и признаки отца. Возможно, что промежуточный характер остальных гибридов выявится позднее, когда растения начнут цвести, как это наблюдалось Густавсоном у межвидовых гибридов роз (⁵, ⁶). В тех случаях, когда число хромосом,

полученное гибридом от матери, равно или всего в 2 раза превышает число хромосом, полученных от отца, промежуточный характер гибридов особенно ясно виден. Таковыми являются гибриды *Rosa cinnamomea* × *R. glauca*, у которых и женские и мужские гаметы содержат по 7 хромосом, и гибриды *R. glauca* × *R. spinosissima*, у которых женские гаметы содержат 28 хромосом, мужские — 14 хромосом.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
22 II 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ K. Blackburn and J. Harrison, *Ann. Bot.*, 35, 159 (1921). ² G. Täckholm, *Acta Hort. Berg.*, 7, 3, 97 (1922). ³ Å. Gustafsson, *Bot. Not.*, 21 (1908a).
⁴ Å. Gustafsson, *ibid.*, 350 (1931b). ⁵ Å. Gustafsson, *Hereditas*, 28, 1—2, 235 (1942). ⁶ Å. Gustafsson, *ibid.*, 30, 3, 405 (1944). ⁷ F. Fagerlind, *Sv. Bot. Tidskr.*, 34, 4, 334 (1940). ⁸ F. Fagerlind, *Hereditas*, 28, 1—2, 224 (1942).