

М. А. РОЗАНОВА

О ГЕНОТИПИЧЕСКОМ РАЗЛИЧИИ РАС *RUBUS CAESIUS* L.

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 8 III 1940)

Изучение отдаленной гибридизации в роде *Rubus* показало, что при скрещивании *Rubus idaeus* L. ($2n=14$) с *R. caesius* L. ($2n=28$) результат получается различный в зависимости от того, какие расы *R. caesius* вводятся в скрещивание (^{1,2}). Именно, когда одна и та же западноевропейская раса *R. idaeus* была скрещена с лужской, воронежской, вологодской или пермской расами *R. caesius*, были получены в F_1 абсолютно стерильные гибриды, при скрещивании с туркестанской расой *R. caesius*—21-хромосомные гибриды, которые давали в некоторые годы единичные семена от свободного опыления. Потомство, полученное из этих семян, дало амфидиплоиды ($2n=42$) и гемиолодиплоиды ($2n=28$ и $2n=35$). Последние были получены благодаря слиянию соматической гаметы 21-хромосомного гибрида с нормальной отцовской. В том случае, когда отцом был *R. idaeus*, получились 28-хромосомные растения, когда отцом был *R. caesius*—35-хромосомные.

Ввиду того что получение фертильных амфидиплоидов при отдаленной гибридизации решает теоретически и практически важный вопрос о преодолении бесплодия гибридов, было интересно вскрыть причину появления амфидиплоидов при скрещивании *R. idaeus* с туркестанской расой *R. caesius* и непоявления таковых в скрещиваниях с другими расами.

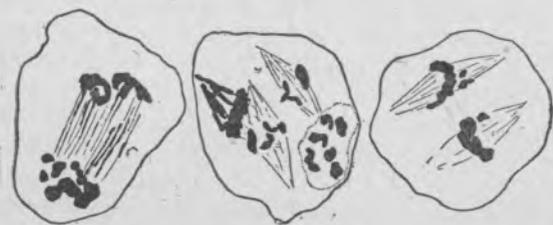
Для выяснения различия в поведении рас *R. caesius* был изучен микроспорогенез у 21-хромосомного, частично фертильного гибрида *R. idaeus* L. \times *R. caesius* var. *turkestanicus* Regel и у абсолютно стерильных 21-хромосомных гибридов *R. idaeus* \times *R. caesius* пермская раса, *R. idaeus* \times *R. caesius* лужская раса и *R. idaeus* \times *R. caesius* воронежская раса.

Изучение мейозиса показало следующее: мейозис у 21-хромосомного гибрида *R. idaeus* \times *R. caesius* var. *turkestanicus* протекает крайне неправильно. В стадии диакинеза наблюдаются 7 бивалентов и 7 унивалентов; кольцеобразные биваленты встречаются в количестве 1—2, весьма редко—в 42% клеток (рассчитано из 50 пластинок). В некоторых случаях отмечено весьма рыхлое соединение бивалентов, при этом трудно установить, имеем ли мы дело с бивалентом или с двумя унивалентами. Мультиваленты не встречаются. В метафазе I с полюса та же картина, как и в диакинезе, т. е. обычно наблюдаются 14 элементов—7 более крупных бивалентов и 7 более мелких унивалентом. В анафазе I хромосомы часто разбросаны по веретену (фиг. 1); можно считать, что это все униваленты и лишь неко-

торые из них сгруппированы вместе; иногда часть хромосом выброшена в плазму. В поздней анафазе на полюсах 8—13 или 9—12 хромосом. Очевидно, имеются и другие соотношения, если судить по небольшой массе хроматина, собранного у одного полюса, и по большой массе у другого; точно сосчитать в этих случаях числа хромосом не удалось. Те же числа хромосом можно было наблюдать и на пластинках метафазы II. В одном случае в метафазе II можно было установить 21 хромосому (фиг. 2). Во втором делении хромосомы обычно также разбросаны по веретену, иногда часть хромосом выброшена в плазму и образует микронуклеусы. Наблюдались случаи образования одного широкого веретена (фиг. 3), кажущегося частичного или неполного «слияния» двух веретен (фиг. 4) и нахождения трех веретен (фиг. 5). В поздней анафазе можно было сосчитать у полюсов самые разнообразные числа хромосом; так, на двух веретенах встречались 12 и 6 хромосом, 5 и 11, т. е. меньше ожидаемого числа, вследствие выбрасывания части хромосом в плазму, или 12 и 9, 10 и 11 хромосом и т. д.



Фиг. 1. ($\times 1800$). Фиг. 2. ($\times 1800$). Фиг. 3. ($\times 1800$).



Фиг. 4. ($\times 1800$). Фиг. 5. ($\times 1800$). Фиг. 6. ($\times 1800$).

ретена или «слияние» веретен. Образование реституционного ядра не наблюдалось⁽⁹⁾.

Нахождение одного веретена во втором делении, а также и метафазы с 21 хромосомой позволяет построить два предположения. Во-первых, возможно, происходило образование реституционного ядра, но оно не было найдено на препаратах или, во-вторых, имело место так называемое псевдогомотилическое деление, установленное Густафсоном⁽⁶⁾ для апомиксных *Taraxacum*.

При псевдогомотилическом делении хромосомы в первом делении также разбросаны по веретену, но веретено не вытягивается, не образуется реституционного ядра с ядерной оболочкой, а хромосомы стягиваются к экватору, предельно делятся и отходят к полюсам. Во всех установленных случаях нахождения реституционного ядра или псевдогомотилического деления не наблюдалось ранее образования бивалентств в диакинезе, в то время как у гибрида *R. idaeus* \times *R. caesi* это имело место.

Что касается «слияния» веретен, то такие картины наблюдались у некоторых гибридов, как, например, у *Papaver*⁽⁸⁾, *Senecio*⁽³⁾, *Bouvardia*⁽⁴⁾ и у некоторых видов *Galium*⁽⁵⁾. Фагерлинд^(4, 5), наблюдая это явление, считает, что причиной кажущегося слияния веретен является образование такого реституционного ядра, которое состоит из двух соединенных между собой частей. Каждая часть образует свою метафазу; эти метафазы обычно

образование тетрад плодотворно; кроме тетрад с неравными по величине клетками, частью с дегенерирующими ядрами, образовывались диады, триады, пентады и гексады. Процент аномальной пыльцы 94—98.

Таким образом данный мейозис характеризовался не только большими неправильностями, но также и тем, что во втором делении встречалось образование одного ве-

в некотором контакте друг с другом, реже разъединены. Когда части реституционного ядра разъединены, то образуется тип «клювообразных ядер», т. е. ядер с вытянутыми отростками. При контакте обеих частей реституционного ядра могут образоваться или одно веретено с двумя полюсами или два веретена, каждое с двумя полюсами. Это зависит от степени согнутости частей реституционного ядра и взаимного положения плоскостей этих частей. В случае если контакт между частями нарушен, то образуются два двухполюсных или трехполюсных веретена.

Образование трех двухполюсных веретен во втором делении (фиг. 5) наблюдалось нередко у различных гибридов и является следствием образования трех ядер в первом делении.

Что касается объяснения Фагерлинда явления «слияния» веретен, то оно представляется нам правильным. В описанном нами мейозисе «слияние» веретен является, очевидно, результатом образования типа реституционного ядра (но без ядерной оболочки), подобного тому, которое Густафсон установил для псевдогемотипического деления.

Переходя к мейозису *R. idaeus* × *R. caesius* (пермская раса), отметим лишь наблюдаемые отличия от вышеописанного мейозиса. В диакинезе имеются также 7 бивалентов и 7 унивалентов, но кольцеобразные биваленты в количестве 1—2 встречаются значительно чаще—в 60% клеток (рассчитано из 25 пластинок). В анафазе I—сильное отставание хромосом, иногда разбрасывание части хромосом в плазму. Второе деление протекает более правильно, чем у предыдущего гибрида. В метафазе II на различных веретенах можно было установить 10 и 11, 12 и 9 или 13 и 8 хромосом. В анафазе II наблюдается отставание или захождение вперед хромосом (фиг. 6); «слияние» веретен и образование одного веретена не наблюдаются. Тетрады обычно образуются с неравными клетками, иногда встречаются пентады, но диады не установлены. Процент аномальной пыльцы—92—96.

Мейозис у гибридов *R. idaeus* × *R. caesius* (лужская раса) дал те же данные, как и мейозис у *R. idaeus* × *R. caesius* (пермская раса).

По мейозису природных стерильных 24-хромосомных гибридов *R. idaeus* × *R. caesius* имеются данные у Vaarama (10). Эти гибриды были собраны на Аландских островах. Ход мейозиса у них был близок к тому, который мы описали для экспериментально полученных 24-хромосомных стерильных гибридов. Различие заключается в том, что в диакинезе было установлено от 4 до 7 бивалентов (чаще 5). Во втором делении количество хромосом обычно уменьшено благодаря выбрасыванию части хромосом в плазму. «Слияние» веретен во втором делении и образование одного веретена не наблюдались.

На основе всех этих данных можно сделать следующее заключение.

1. При скрещивании *R. idaeus* с различными расами *R. caesius* более отдаленным скрещиванием является скрещивание *R. idaeus* × *R. caesius* var. *turkestanicus*, т. е. то, которое в F_1 дает единичные семена, а в F_2 амфидиплоидов. За это говорит то, что у гибридов *R. idaeus* × *R. caesius* var. *turkestanicus* наблюдаются значительно большие нарушения в процессах мейозиса, чем у других стерильных гибридов; кроме того у данного гибрида более редкая встречаемость кольцеобразных бивалентов. На этом основании можно считать, что для получения амфидиплоидов надо брать расы более отдаленные, чем те, которые при скрещивании дают только стерильные гибриды.

2. Принимая во внимание, что *R. caesius* является западноевропейским видом, который проник в Среднюю Азию уже позднее, можно предполагать, что туркестанская раса *R. caesius*, т. е. та, которая при скрещивании с *R. idaeus* дала амфидиплоиды, эволюционировала при миграции сильнее,

чем западноевропейские расы. Ввиду этого и генотипическое отличие между западноевропейской расой *R. idaeus* и туркестанской расой *R. caesius* более значительно, чем между *R. idaeus* и европейскими расами *R. caesius*.

Следует отметить также, что Густафсон (7) устанавливает для природных гибридов *R. idaeus* × *R. caesius*, встречающихся в Швеции, числа хромосом 21, 28, 35 и в одном случае 42. На основании этого нельзя отрицать возможности образования амфидиплоидов и при скрещивании *R. idaeus* с западноевропейскими расами. Вместе с тем, судя по приведенным экспериментальным и литературным данным, среди западноевропейских представителей *R. caesius* весьма редко встречаются достаточно отдаленные от *R. idaeus* расы, которые могут дать при скрещивании амфидиплоиды

Секция ягодных культур
Всесоюзного института растениеводства

Поступило
13 III 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. Розанова, Бот. журн., 19, № 4 (1934). ² М. Розанова, ДАН, XVIII, № 9 (1938). ³ K. Afzelius, Act. Hort. Berg., 8, № 7 (1924). ⁴ F. Fagerlind, Planta, 26, № 1 (1936). ⁵ F. Fagerlind, Act. Hort. Berg., 11, № 9 (1937). ⁶ A. Gustafsson, Hereditas, 21, № 1 (1935). ⁷ A. Gustafsson, Hereditas, 25, № 1 (1939). ⁸ H. Ljungdahl, Sv. Bot. Tidskr., 16, № 1 (1922). ⁹ O. Rosenberg, Hereditas, 8 (1927). ¹⁰ A. Varama, Maataloust. Aikakausk, 11, № 1 (1939).