

А. И. ФЕТИСОВ

**УДВОЕНИЕ ХРОМОСОМ У AVENA BREVIS (ROTH)
КОЛХИЦИНОМ И СКРЕЩИВАЕМОСТЬ ТЕТРАПЛОИДОВ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 20 III 1940)

【С момента опубликования работ А. F. Blakeslee и А. G. Avery (1) и В. R. Nebel (2) за сравнительно очень короткий срок многие исследователи, применяя колхицин, получили удвоение числа хромосом у различных растений. Автор настоящей работы, учитывая как большой теоретический, так, главным образом, ожидаемый практический интерес такого удвоения хромосом, провел небольшие опыты с колхицином, избрав объектами воздействия овес *Avena brevis* (Roth), ячмень *Hordeum dist. L.* и пшеницу *Triticum durum L.*

В марте 1938 г. были заложены следующие опыты: 1) Обработка сухих семян водным раствором колхицина концентраций в 0,2 и 0,1% при температурах 0—2, 16—19 и 30° с продолжительностью воздействия от 3 до 15 суток. 2) Обработка зародышей семян при температуре 16—19° водным раствором колхицина в 0,1, 0,05, 0,025 и 0,0125% в течение 1, 3 и 5 суток. Зародыши отделялись от эндосперма семени через сутки после намачивания в воде и после этого подвергались обработке. 3) Капельный метод, применяемый с момента разрыва семенной оболочки проростком. Концентрации водного раствора колхицина были: 0,2, 0,1, 0,05 и 0,025%.

Во всех случаях в каждом варианте опытов обрабатывалось по 20 семян каждой культуры. По каждому варианту был свой контроль из 20 зерен, выращиваемый с соблюдением всех условий опыта, исключая обработку колхицином.

При применении капельного метода имели место характерные вздутия у основания растения и явная задержка в росте. Однако в потомстве растений пшеницы, овса и ячменя при обработке капельным методом удвоения хромосом не обнаружено.

Во опыте 2 при обработке зародышей семян, отделенных от эндосперма, действие колхицина сказывалось очень резко. Во всех случаях концентрации сильнее, чем 0,025%, являются губительно высокими. Из 240 обработанных зародышей пшеницы, овса и ячменя удалось вырастить только 2 растения ячменя, оказавшихся на 100% стерильными.

При обработке сухих семян водным раствором колхицина (опыт 1) характер изменений, вызванных колхицином, в общем, довольно однороден и не зависит от температуры и сроков воздействия, применяемых в опыте. Наиболее характерными являются: шарообразное вздутие coleoptиле, укороченные, более толстые и несколько вздутые на концах корешки, быстро буреющие и во многих случаях отмирающие. В начальных стадиях развития

растений действие колхицина проявляется явно замедленным ростом. Листовые пластинки первых двух листьев, в особенности первого, сильно укорочены, часто уродливо изогнуты, утолщены, более грубые наощупь и заметно более темно окрашены. На последующих листьях эти особенности в большинстве случаев либо отсутствуют либо выражены в слабой степени. Степень выражения этих отклонений варьирует в зависимости, главным образом, от концентраций раствора колхицина.

Всхожесть обработанных колхицином семян определялась через 20 суток после начала обработки. Результаты сведены в табл. 1.

Таблица 1

Условия обработки		Овес			Ячмень			Пшеница		
продолжительность	концентрация колхицина	всхожесть в % при температурах обработки в °С								
		0—2°	16—19°	30°	0—2°	16—19°	30°	0—2°	16—19°	30°
3 суток	Контроль	92,9	100	100	100	100	100	85,7	100	78,6
	0,1%	92,9	64,3	71,5	92,9	38,6	42,8	35,7	38,6	28,6
	0,2%	71,5	38,6	42,8	64,3	28,6	50,0	14,3	7,1	0
5 суток	Контроль	100	100	100	100	100	100	92,8	100	85,7
	0,1%	85,7	71,5	92,9	85,7	38,6	42,8	42,8	38,6	28,5
	0,2%	57,1	28,6	50,0	50,0	35,6	21,4	14,3	21,4	7,1
10 суток	Контроль	100	100	92,9	85,7	100	85,7	71,6	100	78,5
	0,1%	85,7	100	78,5	42,8	35,7	35,7	31,5	35,7	14,3
	0,2%	57,1	50	38,6	28,5	28,6	21,4	14,3	14,3	7,1
15 суток	Контроль	71,5	85,7	—	85,7	71,5	—	64,3	57,1	—
	0,1%	78,5	71,5	—	50,0	42,8	—	14,3	21,4	—
	0,2%	42,8	38,6	—	21,4	14,3	—	7,1	7,1	—

Как видно из табл. 1, продолжительность воздействия при условии одинакового для каждого варианта количества колхицина (при всех вариантах продолжительности воздействия на 60 зерен было дано 2 см³ водного раствора колхицина при закладке опыта) не сказывается на всхожести, тогда как увеличение концентрации раствора с 0,1 до 0,2% понижает всхожесть почти вдвое. А так как и внешние изменения, вызываемые колхицином, как это отмечено выше, и результаты цитологического анализа, приведенные ниже, показывают также зависимость, главным образом, от концентраций, то, следовательно, желаемое действие будет только в тех случаях, когда в клетках растения имеется эффективная концентрация колхицина. Видимому, после трехсуточной обработки (а возможно, и менее) концентрация колхицина в клетках делается настолько слабой, что не вызывает дальнейших изменений. В связи с этим большой интерес будет представлять способ последовательных (а не однократной, как это делается) обработок колхицином.

После того как растения несколько оправились, корешки их были подвергнуты цитологическому просмотру. Полученные данные по овсу представлены в табл. 2.

Из 93 растений овса, семена которых подвергались обработке колхицином, в корешках 43 растений обнаружены клетки с удвоенным набором хромосом. Из этого числа 25 растений были обработаны концентрацией в 0,2%, а остальные 18—концентрацией в 0,1%. Следует отметить, что клетки с удвоенным набором хромосом встречались на ряду с обычными клетками, за исключением корешков трех растений, где все имеющиеся метафазы показывали удвоение хромосом. Довольно сходную картину показал также просмотр корешков ячменя, хотя процент растений с тетраполидными клет-

Таблица 2

Продолжи- тельность обработки	Концентра- ция колхи- цина	0—2°		16—19°		30°	
		просмот- рено растений	обнару- жено растений с тетра- плоидны- ми клет- ками	просмот- рено растений	обнару- жено растений с тетра- плоидны- ми клет- ками	просмот- рено растений	обнару- жено растений с тетра- плоидны- ми клет- ками
5 суток	Контроль	0	0	5	9	5	0
	0,1%	8	3	8	4	0	1
	0,2%	6	3	8	5	4	3
10 суток	Контроль	5	0	0	0	5	0
	0,1%	6	2	6	3	6	2
	0,2%	6	4	6	4	3	2
15 суток	Контроль	3	0	0	0	—	—
	0,1%	5	2	6	1	—	—
	0,2%	4	2	6	2	—	—

ками здесь был значительно меньшим (9,1%). Так же, как и у овса, здесь было обнаружено два растения, в корешках которых все метафазы были с удвоенным числом хромосом. По пшенице же было выделено всего три растения из 62 исследованных, где имелись отдельные клетки с удвоенным набором хромосом.

Ни в одном случае при просмотре корешков овса, ячменя и пшеницы не было обнаружено хромосом больше двойного набора (³), не наблюдалось и увеличения числа хромосом на одну или несколько и не было также фрагментации (⁴).

Весной 1939 г. значительная часть полученного урожая с растений, выращенных из обработанных колхицином семян, была высеяна и частично вновь подверглась цитологическому просмотру. По овсу оказались следующие результаты (табл. 3):

Таблица 3

№ расте- ний	Условия обработки семян			Число метелок на расте- нии	Число зерен	Про- росло зерен	Ис- следо- вано	Количество растений	
	темпе- ратура в °С	концен- трация в %	продол- житель- ность (в сутках)					2n=14	2n=28
2048	0—2	0,2	15	3	17	13	9	9	0
2050	0—2	0,2	15	4	25	20	14	10	4
2061	0—2	0,1	15	2	11	5	5	3	2
2047	0—2	0,2	15	3	10	7	7	6	1
2065	0—2	0,2	15	3	10	5	5	4	1
2053	0—2	0,2	10	3	48	33	33	33	0
2072	16—19	0,2	3	2	3	3	3	0	3
2051	30	0,2	5	5	58	35	8	8	0
2068	30	0,2	3	4	62	41	16	16	0
2069	30	0,2	3	5	61	45	41	41	0
					305	207	141	130	11

Как видно из табл. 3, из 141 цитологически исследованного растения только 11 растений (7,8%) оказались тетраплоидными во втором поколении и из этого числа только одно растение первого поколения дало 100% тет-

рапloidных зерен, все же остальные в первом поколении были химерного строения.

Тетраплоидные растения овса развивались нормально, не давая никаких резких уклонений. Однако полученные с тетраплоидных растений зерна были заметно крупнее, чем у исходной формы, и несколько слабее окрашены. Колосковые чешуйки у тетраплоидов более удлиненные. Время выметывания метелки на 3—5 дней позднее, чем у исходной формы.

По ячменю были просмотрены корешки 225 зерен с 10 растений. Однако ни одного тетраплоидного растения во втором поколении обнаружено не было, несмотря на наличие клеток с удвоенным числом хромосом в корешках первого поколения. Заслуживает внимания, что два растения ячменя, имевшие в корешках первого поколения все метафазы с удвоенным числом хромосом, не дали во втором поколении ни одного тетраплоидного растения.

По пшенице во втором поколении, так же как и по ячменю, тетраплоидных растений обнаружено не было.

Летом 1939 г. выделенные тетраплоидные растения овса были скрещены с овсами: *Av. sativa* $2n=42$ (Московский А—0315), *Av. barbata* $2n=28$ и *Av. brevis* $2n=14$. В последнем случае скрещивания производились с исходной формой, от которой были получены тетраплоидные растения. Получены следующие результаты (табл. 4):

Таблица 4
Результаты скрещивания с тетраплоидными растениями
Avena brevis ($2n=28$)

Материнские формы	Отцовские формы	Обработано цветков	Получено зерен	% завязывания
I. <i>Av. brevis</i> № 358 ($2n=28$)	<i>Av. sativa</i> А—0 315 ($2n=42$)	27	8	29,6
<i>Av. brevis</i> № 358 ($2n=28$)	<i>Av. barbata</i> ($2n=28$)	24	5	20,8
<i>Av. brevis</i> № 339 ($2n=28$)	<i>Av. sativa</i> А—0 315 ($2n=42$)	14	1	7,1
<i>Av. brevis</i> № 357 ($2n=28$)	<i>Av. sativa</i> А—0 315 ($2n=42$)	16	6	37,5
<i>Av. brevis</i> № 309 ($2n=28$)	<i>Av. brevis</i> ($2n=14$)	19	0	0
II. <i>Av. brevis</i> ($2n=14$)	<i>Av. sativa</i> А—0 315 ($2n=42$)	505	0	0
<i>Av. brevis</i> ($2n=14$)	<i>Av. barbata</i> ($2n=28$)	375	3	0,8

Необходимо отметить, что одновременно и в одинаковых условиях произведенные скрещивания исходной формы *Av. brevis* ($2n=14$) с *Av. sativa* А—0315 не дали ни одного гибридного зерна. И наши попытки в предшествующие годы скрестить 14- и 42-хромосомные овсы, так же как и многолетние попытки I. Nischijama⁽⁶⁾, были безрезультатны. При скрещивании же полученного в результате воздействия колхицином тетраплоидного *Av. brevis* ($2n=28$) с 42-хромосомными овсами процент завязывания даже превышает результаты внутривидовых скрещиваний у овсов. Последние при скрещивании дают у нас обычно 8—12% гибридных зерен. То же в некоторой степени относится и к скрещиваниям 14- и 28-хромосомных овсов.

Гибридные зерна от скрещиваний тетраплоидного *Av. brevis* с *Av. sativa* и *Av. barbata* по внешнему своему виду довольно шуплые и не вызывают сомнений в их гибридной природе. Однако эти зерна заметно отличаются от неоплодотворенной развившейся завязи и подают надежду на успешное проращивание.

Таким образом, применяя колхицин как наиболее действенный агент для удвоения числа хромосом, возможно значительно расширить область отдаленной гибридизации (⁶), используя экспериментально полученные тетраплоидные формы в качестве компонентов для скрещиваний.

Институт зернового хозяйства
северной нечерноземной полосы
ст. Немчиновка, Зап. ж. д.

Поступило
21 III 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ A. F. Blakeslee a. A. G. Avery, J. Hered., **28**, 12 (1937).
² B. R. Nebel, Biol. Bull., **73** (1937). ³ A. Ev an, Hereditas, XXIV (1938).
⁴ H. Der men, J. Heredity, **29**, 6 (1938). ⁵ J. Nischi j a m a, Jap. J. Genet.
(1939). ⁶ Г. Д. Карпеченко, Теория отдаленной гибридизации. Теоретические
основы селекции, I (1935).