

И. А. ПАЛАМАРЧУК

**СТЕРИЛЬНОСТЬ ПШЕНИЧНО-ЭЛИМУСНОГО ГИБРИДА  
ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ**

(Представлено академиком Н. В. Цициным 9 IV 1947)

Пшенично-элимусный гибрид первого поколения был получен в процессе работы по отдаленной гибридизации злаков<sup>(6-8)</sup> в лаборатории доктора В. Е. Писарева<sup>(2)</sup> летом 1942 г. от скрещивания *Triticum vulgare* Vill. №1803/1 ♀ ( $2n=42$ ) × *Elymus arenarius* L. № 19 ♂ ( $2n=56$ ). Число соматических хромосом гибрида, как и следовало ожидать, оказалось равным  $2n=49$ . Материал для цитологического и эмбриологического исследования был взят с клонов этого растения в 1945 г. Растения были развиты недостаточно мощно, колосья были невелики и щуплы, тычинки в цветках имели явно недоразвитый вид, пыльники не выбрасывались. Пыльца из пыльников не выделялась не только при встряхивании, но и при раздавливании их. В возрасте цветка, который, судя по выбрасыванию рылец, соответствовал цветению, завязи начинали увядать. Нами было исследовано до 1000 цветков разного возраста, начиная с заложения археспория в пыльниках и семязпочках и кончая их отмиранием. Фиксация материала производилась по Карнуа, окраска железным гематоксилином Гейденгайна, рисунки сделаны с камерой Аббе.

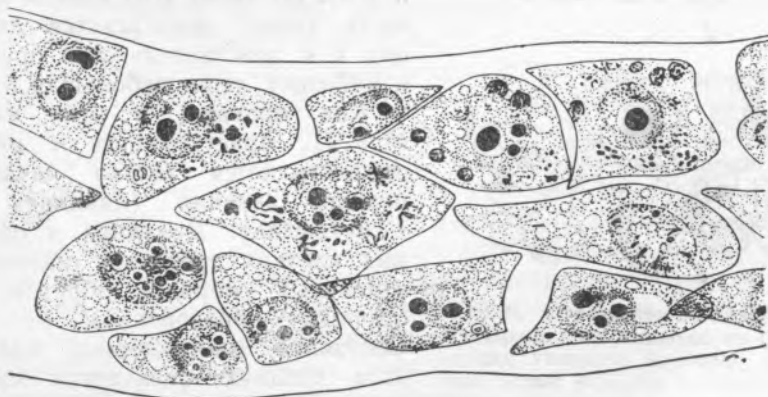


Рис. 1. Полость пыльника с ранним археспорием; видны различные одноядерные и многоядерные клетки,  $\times 920$

Как показало настоящее исследование, нарушения микро- и макроспорогенеза наступают очень рано, проявляются разнообразно, и возникновение как мужского, так и женского гаметофитов не имеет места. У обеих родительских форм процесс как микро-, так и макроспорогенеза, а также плодоношения протекает вполне нормально.

Исследование пыльников показало, что, как правило, археспориальная ткань в них нормально закладывается. В небольшом числе случаев полость пыльника еще до возникновения в ней археспория со-



Рис. 2. Многоядерные М.К.П.: *a* — двуядерная, *б* — состоящая из одного крупного и шести мелких ядер, 575 ×

стоит из недостаточно выполненных клеток, недифференцированно кра-

сящихся. Напрашивается предположение, что археспориальная ткань в таких пыльниках не возникает. В тех пыльниках, где она заложена, археспориальная ткань с самого начала своего существования оказывается неоднородной и состоит как из обычных одноядерных клеток, так и из клеток, содержащих различное количество ядер, обычной величины или мелких (рис. 1), в свою очередь очень разнообразных по величине и характеру.

В ряде случаев археспориальная ткань пыльника дегенерирует целиком вскоре после своего возникновения. В остальных пыльниках она распадается на отдельные материнские клетки пыльцы (М. К. П.), как бы готовые приступить к мейозису (рис. 2, *a* и 2, *б*). Из числа этих клеток большая часть также подвергается дегенерации и в действительности приступает к мейозису лишь небольшая их часть.

Как правило, в этих немногих М. К. П., приступивших к мейозису, осуществляется только начало его первого деления (диакинез, редко I метафаза). Диакинез в одноядерных клетках протекает обычным для отдельных гибридов образом, с частичным образованием бивалентов. Состояние многоядерных клеток на этих стадиях отличается своеобразием. Различные ядра одной многоядерной клетки часто находятся на различных стадиях мейозиса, иногда же на одной. На рис. 3, *a* одно из двух больших ядер претерпевает диакинез или раннюю метафазу (видно около

Рис. 3. Начало мейозиса в М.К.П.: *a* — одно из больших ядер находится в стадии, подобной позднему диакинезу, другое — в профазе. Видно еще 3 маленьких ядра, 920 ×; *б* — большое и маленькое ядра двуядерной клетки находятся в состоянии диакинеза, 920 ×; *в* — дегенерация недоразвитых микроспор в пыльнике, 328 ×

40 хромосом), а другое находится в стадии профазы, равно как и 3 маленьких ядра. На рис. 3, *б* оба ядра находятся в стадии диакинеза. В первом видно свыше 40, во втором — 12 хромосом. Изредка

встречались клетки, содержащие гигантские ядра, с числом хромосом, значительно превышающим  $2n$  гибрида, и своей конфигурацией указывающие на возникновение в результате слияния нескольких ядер.

В нескольких исключительных случаях нами были найдены полости пыльников, содержащие микроспоры, сильно недоразвитые и дегенерирующие (рис. 3, в). Вероятно, они возникли из одноядерных менее несбалансированных М. К. П.

При исследовании семяпочек оказалось, что среди них встречался нуцеллус двух типов. В одной части случаев среди его ткани в течение всего времени существования семяпочек археспориальная клетка не закладывалась. В других случаях археспориальная клетка нормально закладывалась в нуцеллусе. Но очень часто или до начала мейозиса или уже на стадии профазы ее ядро приобретает дегенеративный характер. Стадии позже I метафазы не имеют места. Следы разрушившейся материнской клетки макроспоры (М. К. М.) встречаются часто на препаратах в виде черной «кляксы». В дальнейшем, после нарушения соседних с ней клеток образуется полость дегенерации (рис. 4).

При исследовании характера стерильности семяпочек *Lycopersicon esculentum* Mill., обусловленной генетическими причинами, Rick (13) выделил два типа дегенерации в зависимости от ее наступления до или после мейозиса. Первый тип — «замещения» — связан с образованием археспориальной клетки и относится к стерильности диплонтического типа (12, 14); другой тип — «коллапса» — опирается на гаплонтическую стерильность. В нашем случае имеет место тип «замещения» Rick'a и промежуточный тип, причем оба обусловлены диплонтической стерильностью. Случаи ранней дегенерации в семяпочках были отмечены также для красного клевера (4).

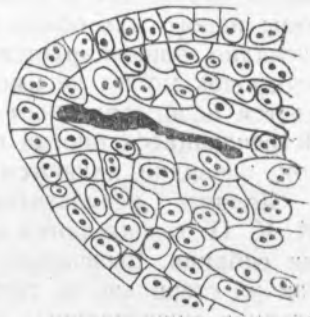


Рис. 4. Дегенерация в полости зародышевого мешка, 328 ×

Стерильность пшенично-элимусного гибрида первого поколения проявляется очень рано и распространяется как на мужские, так и на женские генеративные органы. Нарушения происходят до начала или в начале в М. К. П. и М. К. М.

Решающим моментом, обуславливающим стерильность нашего гибрида, является, таким образом, не только несбалансированное распределение гибридных хромосом в мейозисе, но гораздо раньше появляющаяся несбалансированность гибридной клетки, несбалансированность гибридного ядра и несбалансированность их взаимоотношений. Ярким проявлением такого дисгармонического развития гибрида оказываются многоядерные М. К. П., которые теоретически мыслимы также и для М. К. М. и, несомненно, являются одной из причин стерильности.

Многоядерные археспориальные клетки в пыльниках наблюдались рядом авторов у различных отдаленных гибридов культурных злаков, но происхождение их в различных случаях имеет различное толкование.

По данным В. А. Хижняка (5), двуядерные и многоядерные М. К. П. возникают вследствие того, что при соматическом делении ядра перед редукционным делением протоплазма не делится. По Katterman'у (11) многоядерные М. К. П. возникают в результате «цитомиксиса» — слияния М. К. П., причем ядро «вливающейся» клетки, находясь в ненормальном состоянии, в ряде случаев раздробляется на несколько частей. Bleier (10) и Н. П. Авдулов (1) видят причину многоядерности М. К. П. в двойственности природы гибридного ядра, в различии в темпе и ритме развития чуждых друг другу компонентов гибридного ядра.

произошедших от разных родителей. Согласно новейшим данным <sup>(3)</sup>, это явление известно под названием гетероцикличности. Нам представляется, что в нашем случае имеет место подобное явление.

Из работ А. А. Прокофьевой-Бельговской <sup>(3)</sup> известно, что каждое ядро обладает самостоятельным темпом и ритмом развития, даже среди вполне генетически подобных ядер, в зависимости от возраста каждого из них. Различия в скорости прохождения стадий у ядер, принадлежащих к различным видам, в ряде случаев может быть еще значительнее. Сведенные в гибридное ядро компоненты его, произошедшие от разных родителей, в одно и то же время находятся на различных этапах своего развития. На это указывает различная окрашиваемость хромосом каждого родителя <sup>(9)</sup>. В случае особенно сильного расхождения в циклах гибридное ядро разъединяется на отдельные родительские компоненты <sup>(10,11)</sup>. Несбалансированное состояние ядра, проявляющееся обычно в мейозисе, в случае такого сильного отчуждения проявляется в предшествующих митозах, при образовании М. К. П. В нашем случае, наряду с одноядерными и двуядерными\* М. К. П., имели место разнообразные многоядерные. Они возникли, очевидно, в результате делений одного или обоих разъединившихся ядерных компонентов, протекающих рядом нарушений и взаимно нарушающих друг друга. При этом хромосомы одного или обоих ядер группируются в несколько ядер; часть их, очевидно, элиминируется. В таких условиях образование клеточных перегородок может не иметь места. Число и распределение хромосом делается неопределенным как в отдельных ядрах, так и во всей клетке. Встречающиеся иногда гигантские ядра с увеличенным числом хромосом, очевидно, являются результатом слияния всех ядер клетки.

Являясь результатом отдаленности скрещивания, многоядерные М. К. П. оказываются одной из причин стерильности изучавшегося нами гибрида. Выяснение вопроса о степени влияния многоядерных клеток на стерильность требует изучения заложения и развития на ранних стадиях многоядерных археспориальных клеток. Это и является предметом наших дальнейших исследований.

Учитывая сильную степень стерильности пшенично-элимусного гибрида, следует ожидать ряда затруднений в работе над ее устранением. Однако образование в некоторых случаях микроспор дает основание рассчитывать, что метод удвоения числа хромосом путем воздействия колхицином не должен оказаться безрезультатным.

Зональный институт зернового хозяйства  
черноземной полосы

Поступило  
9 IV 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Н. П. Авдулов, Сб. работ по цитологии культурных растений, 1937.  
<sup>2</sup> В. Е. Писарев и Н. М. Виноградова, ДАН, 45, № 3 (1944). <sup>3</sup> А. А. Прокофьева-Бельговская, ДАН, 54, № 2 (1946). <sup>4</sup> В. Ф. Федорчук, Тр. ТСХА, в. 25 (1944). <sup>5</sup> В. А. Хижняк, Тр. Аз.-Черном. селекцентра, в. 1 (1936).  
<sup>6</sup> Н. В. Цицин, Проблема многолетних пшениц, 1935. <sup>7</sup> Н. В. Цицин, Новое в с. х., в. 1 (1937). <sup>8</sup> Н. В. Цицин, Вестн. АН СССР, № 3 (1944). <sup>9</sup> Я. Е. Элленгорн, ДАН, 27, № 4 (1940). <sup>10</sup> H. Bleier, La Cellule, 40, 83 (1930). <sup>11</sup> G. Katterman, Planta, 18, No. 4 (1933). <sup>12</sup> A. Münzing, Hereditas, 13, 2—3 (1930).  
<sup>13</sup> Ch. M. Rick, Am. J. Bot., 33, No. 4 (1946). <sup>14</sup> G. L. Stebbins, Bot. Rev., 11, No. 9 (1945).

\* При этом и в двуядерных клетках не всегда имеет место точное распределение компонентов ядра.