

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

С. Л. ФРОЛОВА и В. В. МАНСУРОВА

**РЕЗУЛЬТАТЫ ПЕРЕОПЫЛЕНИЯ МЕЖДУ ТЕТРАПЛОИДНОЙ
И ДИПЛОИДНОЙ ГРЕЧИХОЙ**

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 31 I 1948)

Одной из причин высокой плодовитости и стойкости аутотетраплоидной гречихи является почти полное отсутствие потомства при взаимном опылении между тетраплоидами и исходными диплоидами. За 6 лет работы с тетраплоидной гречихой авторы обнаружили триплоидов лишь среди семян, снятых в 1941 г. с химерных растений (которые были получены действием колхицина на сеянцы диплоидов), в количестве 6 на 986 цитологически проанализированных семян (^{3,4,6}).

Известно, что гречиха может обеспечить развитие семян не более чем из 25% распускающихся на растении цветков. Около 75% цветков отмирает в разные сроки после опыления (⁵). Поэтому 986 проанализированных семян получены в результате опыления не менее 4000 цветков, т. е. процент возникших триплоидов к числу опыленных цветков был равен 0,15. При постановке в 1942 г. опытов по искусственному опылению между диплоидами и тетраплоидами гречихи триплоиды не были получены. Поэтому авторы сочли возможным говорить о практической нескрещиваемости диплоидов и тетраплоидов гречихи и о возможности их посевов в непосредственной близости друг к другу.

Т а б л и ц а 1

Опылено цветков		Собрано семян	
		число	%
$4n \times 4n$	140	50	35,7
$4n \times 2n$	207	0	—
$2n \times 2n$	60	21	35,0
$2n \times 4n$	88	0	—

Однако скоро было обнаружено значительное снижение урожайности тетраплоидов при их посевах среди большого массива диплоидов. Для выяснения причины этого явления в 1947 г. были вновь поставлены опыты по искусственному опылению между диплоидами и тетраплоидами гречихи и проведен тщательный анализ результатов этих опытов.

На тетраплоидные цветки после их кастрации наносилась гаплоидная пыльца и, в качестве контроля, диплоидная; на диплоидные цветки —

диплоидная и, в качестве контроля, гаплоидная. Все скрещивания производились исключительно легитимно. Для изучения результатов искусственного опыления часть опыленных цветков фиксировалась жидкостью Карнуа через определенные промежутки времени для цитологического изучения; часть цветков оставалась для наблюдения за развитием семени. Результаты проведенного искусственного опыления приведены в табл. 1.

На 295 опытных цветках ни одного триплоидного семени не было получено, хотя непосредственное наблюдение за результатами скрещивания показало, что оплодотворение имело место не только в контроле, но и в опыте: цветки закрывались к концу дня и завязи начинали увеличиваться в размерах. В опыте увеличение завязи замедлялось после 3 суток, а чаще совсем прекращалось; лепестки начинали вянуть и оставались вялыми в течение нескольких дней; когда околоплодник начинал буреть, цветки засыхали — иногда с незначительно увеличенной завязью, иногда давая маленькие сухие плодики, в зависимости от того, на какой день началось отмирание.

Цитологическое изучение опыленных цветков, которое велось на ацето-карминовых препаратах и на разрезах, окрашенных по Фельгену, показало, что никогда вся пыльца не начинает прорастать одновременно, а потому не вся она одновременно достигает микропиле, но некоторая ее часть достигает микропиле через 1 час. Поэтому можно считать, что на рыльцах как диплоидных, так и тетраплоидных цветков и диплоидная и гаплоидная пыльца прорастает в среднем с одинаковой скоростью. Следовательно, при нанесении на рыльца цветков одновременно гаплоидной и диплоидной пыльцы оплодотворение той или другой является делом случая. Если оба сорта пыльцы будут нанесены на цветок в неравном количестве, то преимущество будет на стороне той пыльцы, которой нанесено больше. Если между нанесением гаплоидной и диплоидной пыльцы на цветок будет известный промежуток времени, то нанесенная первой по времени будет иметь значительные преимущества перед второй.

Эти соображения подтвердились соответственно поставленными опытами (табл. 2). При нанесении на одно рыльце цветка гаплоидной пыльцы и одновременно на другое диплоидной имеется несомненное снижение процента собранных семян в опыте 17, но оно незначительно в опыте 16, а в опыте 19 его нет совсем. Здесь возможны три объяснения: 1) разница в плодовитости материнских растений, 2) прорастание (опыт 19) гаплоидной пыльцы несколько скорее, чем дипло-

Таблица 2

№ опыта	Материнское растение	Опылено смешанной пыльцой	Опылено цветков	Снято семян					
				Полноценных		Пустых крупных		Всего	
				число	%	число	%	число	%
16	S	$4n \times (2n + 4n)$	19	6	31	—	—	6	31
17	PRO	$4n \times (2n + 4n)$	62	11	18	3	5	14	23
18	RO	$4n \times 4n$, через 15—30 мин. $\times 2n$	34	3	9	8	23	11	32
18	RO	$4n \times 2n$, через 15—30 мин. $\times 4n$	38	4	11	—	—	4	15
19	r	$2n \times (2n + 4n)$	43	13	30	8	18	21	48
20	t	$2n \times 2n$, через 25 мин. $\times 4n$	23	9	39	—	—	9	39
20	t	$2n \times 4n$, через 30 мин. $\times 2n$	26	0	—	—	—	0	—

идной на диплоидах, 3) нанесение гаплоидной и диплоидной пыльцы в опытах 16 и 19 не в равных количествах. Опыты поставлены на малом числе цветков, что не дает возможности отдать предпочтение одному из трех объяснений.

Ясные результаты получены в опытах 18 и 20. Опыт 18 проведен в тот же день, что и 17, и на тех же растениях. Промежуток в 15—30 мин. между нанесением диплоидной и гаплоидной пыльцы на тетраплоид увеличил в первом случае шансы проникновения диплоидной пыльцы (повышение процента семян) и во втором гаплоидной (значительное понижение процента семян). В опыте 20 промежуток в 25—30 мин. совершенно устранил в одном случае диплоидную, в другом гаплоидную пыльцу.

Преобладание гаплоидной пыльцы над диплоидной на рыльцах тетраплоидов в полевых условиях будет в том случае, когда небольшое количество тетраплоидов высевается среди большого массива диплоидов. В этом случае количественное преобладание гаплоидной пыльцы на тетраплоидах обусловлено не только большим количеством диплоидов, но тем, что цветки на диплоидах открываются несколько раньше тетраплоидных, и поэтому гаплоидная пыльца может быть раньше перенесена пчелами на рыльца тетраплоидных цветков.

Цитологическое изучение разрезов искусственно опыленных цветков объясняет причину снижения урожайности тетраплоидов как в опытах, приведенных в табл. 2, так и в полях при посевах тетраплоидов среди массива диплоидов. На разрезах цветков через 6, 12, 24, 48 и 72 часа после опыления установлено, что оплодотворение имеет место как при скрещиваниях $2n \times 4n$, так и $4n \times 2n$. Развитие зародыша в течение 3 суток не отличается от контроля. В клетках 7 зародышей разных возрастов удалось установить триплоидное число хромосом (рис. 2); в клетках эндосперма при скрещивании $4n \times 2n$ — пентаплоидное (рис. 3).

После 3 суток развитие триплоидных зародышей замедляется или чаще совсем прекращается и начинается отмирание зародышей, достигших часто стоклеточной стадии, и эндосперма. Клетки выстилающего слоя и интегументов отмирают лишь после окончательного разрушения зародыша. Отмирание триплоидных зародышей вызывается внутренними причинами, вероятно, несовместимостью вследствие нарушения обычных числовых хромосомных отношений в зародыше, эндосперме и соматических тканях (табл. 3).

Явлением несовместимости объясняется затруднение в получении триплоидов у многих растений. У дурмана (*Datura stramonium*) оплодотворение происходит лишь в одном направлении — при скрещивании $4n \times 2n$, и зародыш отмирает, достигнув 4—8-клеточной стадии. Однако все же 1% триплоидов возникает (1). Явления несовместимости выражены у гречихи слабее, чем у дурмана. Поэтому очень вероятно, что и у гречихи некоторый процент триплоидных зародышей может пре-

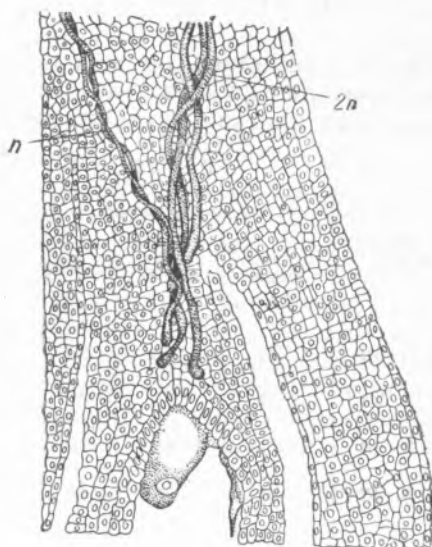


Рис. 1. Прорастание гаплоидной и диплоидной пыльцы, нанесенной одновременно на два рыльца тетраплоидного цветка гречихи, через 1 час после опыления

одолеть критическую стадию, в результате чего возникнут триплоидные семена, как это и имело место на химерных растениях в 1941 г. (в количестве 0,15%). Для этих соображений дает основание и цитологическое изучение разрезов оплодотворенных цветков: было обна-



Рис. 2. Триплоидное число хромосом (24) в зародыше гречихи при скрещивании $4n \times 2n$



Рис. 3. Пентаплоидное число хромосом (40) в эндосперме при скрещивании $4n \times 2n$

ружено 2 семидневных зародыша при скрещивании $4n \times 2n$ и 1 при скрещивании $2n \times 4n$, не отличающихся по размеру от контрольных. В их клетках установлено по 24 хромосомы. Возможно, что они могли бы продолжать развиваться и были бы получены триплоидные се-

Таблица 3

Скрещивания	Число хромосом		
	в зародыше	в эндосперме	в семях
$2n \times 4n$	$2n$	$3n$	$2n$
$4n \times 2n$	$4n$	$6n$	$4n$
$2n \times 4n$	$3n$	$4n$	$2n$
$4n \times 2n$	$3n$	$5n$	$4n$

мена.

Однако отмирание подавляющего большинства триплоидных зародышей, при нежизнеспособности крайне редко возникающих триплоидов, вполне обеспечивает стойкость тетраплоидной гречихи и дает возможность говорить о ней, если не как о новом виде, то во всяком случае как о новой, высокоплодовой сельскохозяйственной культуре.

С другой стороны, образование триплоидных зародышей, хотя и отмирающих на определенной стадии развития, объясняет причину снижения урожайности тетраплоидов гречихи при их посевах в непосредственной близости к диплоидам, как, например, при проведении сортоиспытаний, и позволяет авторам говорить о недопустимости подобных посевов.

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
30 I 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ A. F. Blakeslee, Proc. Am. Philos. Soc., 89, № 4 (1945). ² A. Müntzing, Hereditas, 8, N. 1—2 (1933). ³ В. В. Сахаров, С. Л. Фролова и В. В. Мансурова, ДАН, 43, № 5 (1944). ⁴ В. В. Сахаров, С. Л. Фролова и В. В. Мансурова, ДАН, 44, № 6 (1944). ⁵ М. Соловьев, Селекция и семенов., 10 (1947). ⁶ С. Л. Фролова, В. В. Сахаров и В. В. Мансурова, Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. бот., 11, в. 4—5 (1946).