

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОТОМСТВА  
ОТ СКРЕЩИВАНИЯ ПОЛОВЫХ ФОРМ  
*PANICUM MAXIMUM* С АПОМИКТИЧЕСКИМИ

II. ЧИСЛА ХРОМОСОМ  
И СПОСОБЫ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ

Analyse génétique des descendants de croisements  
variétés x apomictiques de *Panicum maximum*  
II. Nombre chromosomique et mode de reproduction

Агамный комплекс *Maximae* рода *Panicum* содержит три вида: *Panicum maximum*, *P. infestum* и *P. trichocladum*. Естественные тетраплоиды являются факультативными апомиктами ( $2n = 32$ ). Половые формы *P. maximum* были впервые установлены на диплоидном уровне (Combes, Pernes, 1970), а затем на тетраплоидном уровне в потомстве естественных апомиктов (Smith, 1972; Hanna e. a., 1973). В работе Смита не содержится убедительных цитологических доказательств.

Обработанные колхицином половые естественные диплоиды дали полностью сексуальные тетраплоиды. Первые скрещивания сексуальных тетраплоидов с апомиктическими начаты в 1972 г., результаты опубликованы (Pernes e. a., 1975a; Savidan, 1975). Они показали, что апомиксис детерминирован как простой признак по типу присутствия — отсутствия. Процент половых и факультативных апомиктов в потомстве определяется независимым признаком, но сложнее (Savidan, 1975).

Изучение потомства от скрещивания половых тетраплоидов с апомиктами, проведенное по форме диадальных проб, позволяет уточнить существующее отношение между различными типами используемых растений и внести новые элементы в исследование способа воспроизведения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Факультативная апоспория у *Panicoideae* характеризуется гаметофитным диморфизмом. Часто встречаются четырехъядерные зародышевые мешки апоспорического происхождения: одна яйцеклетка, две синергиды, единственное полярное ядро. Зародышевые мешки полового происхождения имеют нормальное восьмиядерное строение (Warmke, 1954). Природу половых или апомиктических растений можно изучать путем гибридологического исследования или анализа потомства. Мы остано-

Таблица 1

Число потомков и их уровень плоидности для каждой из 16 пар родителей в диаллельных скрещиваниях

$2n$	16	24	32 *	48	64	Общее
Общее число	2	4	282	45	5	338

*Половые удвоенные*

T34.4	0	0	6	3	0	9
T35.T	0	4	1	0	0	5
T44.T	0	0	3	13	1	17
K189.T	0	0	31	2	2	35
S2.T	1	0	36	14	0	51

*Половые гибриды*

P2	0	0	38	4	2	44
IS3	1	0	74	8	0	83
IS4	0	0	93	1	0	94

*Апомикты*

K211	1	0	45	1	0	47
G17	0	0	38	0	0	38
K4	0	1	30	10	0	41
C1	0	0	54	4	5	63
280	0	3	34	2	0	39
T25	0	0	44	10	0	54
K26	0	0	23	16	0	39
K20	1	0	14	2	0	17

\* — растения с  $2n = 32$  и близкие к ним анеуплоиды.

вились на цитологическом критерии (Herr, 1971; Savidan, 1975).

Анализируемый материал есть результат диаллельных скрещиваний между 8 половыми тетраплоидами и 8 натуральными апомиктами (см. Chaume, 1978). Для подсчета хромосом применялась фиксация по Карнуа (6 : 3 : 1) и окраска гематоксилином. Эмбриологические наблюдения проводились по уже упомянутой технике (Herr, 1971), при которой используется фазово-контрастная микроскопия и не нужно раздавливания и размазывания объекта. Такая техника ускоряет наблюдения и позволяет рассматривать расположение структур. Половая или апомиктическая природа каждого гибрида окончательно устанавливается при помощи анализа 20 семян.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Числа хромосом. В 15 комбинациях потомство не получено. В табл. 1 указано число потомков, изученных для каждой пары родителей и их уровень пloidности. Нами отмечена функциональная гетерогенность половых родителей Т34.Т и Т35.Т, которые дали лишь малое число потомков, тогда как гибриды IS3 и IS4 чрезвычайно плодovиты. Эта гетерогенность может быть объяснена различиями в возможностях семенной продукции родителей. К лучшим по семенной продуктивности из всех дигаплоидов и тетраплоидов относятся K189.Т и K189. Напротив, при использовании апомиктических родительских форм выявлено мало различий, кроме K20.

56 из 338 наблюдаемых растений отличаются от родительских форм по уровню пloidности:

$2n = 16$ : два полученных дигаплоида оказались мощными плодovитыми растениями. Они кажутся наиболее близкими по морфологии к естественным диплоидам. Ни у одного из них не обнаружено признаков мужского родителя, поэтому можно предположить их партеногенетическое происхождение ( $n + 0$ );

Таблица 2

Скрещивание 2-близкородственных гибридов IS3 и IS4 с апомиктом 280

Исходные формы	K211	G17	K4	C1	280	T25	K26	K20
T34.Т		2		1		1	1	1
T35.Т		1/1		1/0		0/1	1/0	1/0
T44.Т		1		1		1		1
		1/0		1/0		1/0		1/0
K189.Т	1	4	9	4		2	8	3
	0/1	2/2	4/5	2/2		2/0	4/4	1/2
S2.Т	1	3	2	9	7	10	3	1
	0/1	2/1	2/0	6/3	5/2	4/6	3/0	1/0
P2		3		28	1	5	1	
		2/1		13/15	0/1	1/4	0/1	
IS3	33	9	9	7	5	2	3	6
	12/21	4/5	3/6	6/1	1/4	2/0	3/0	1/5
IS4	10	16	10	4	21	23	7	2
	7/3	10/6	5/5	2/2	7/14	10/13	5/2	1/1

Примечание. В первой строке цифр приводится число потомков с  $2n = 32$  и близких к ним анеуплоидов, изученных в каждом скрещивании; во второй строке указано отношение апомиктических растений к половым.

Число тетраплоидных и близких к ним анеуплоидных потомков и соотношение половых и апомиктических форм

Исходные формы	Половые удвоенные			Половые гибриды		
	$n$	A/S	$\chi^2$	$n$	A/S	$\chi^2$
K241	2	0/2	2,00	43	19/24	0,58
G47	10	6/4	0,40	28	16/18	0,57
K4	11	6/5	0,09	19	8/11	0,47
C1	15	10/5	1,66	39	24/18	0,23
280	7	5/2	1,29	27	8/19	4,48
T25	14	7/7	0	30	13/17	0,53
K26	12	8/4	1,33	11	8/3	2,26
K20	6	4/2	0,66	8	2/6	2,00

Примечание.  $n$  — число потомков с  $2n = 32$  и близких к ним анеуплоидов, изученных в каждой группе половых родительских форм; A/S — отношение апомиктических форм к половым, близкое 1 : 1;  $\chi^2$  — значение порога 0,05.

$2n = 24$ : происхождение четырех триплоидов трудно объяснить. Наличие 8-хромосомной пыльцы исключено. Такие растения были получены также в потомстве естественного апомиктического гексаплоида ( $n + 0$ ) (Combes, 1975). Следует отметить, что все триплоиды в нашем опыте имеют происхождение от полового родителя T35.T;

$2n = 48$ : 45 полученных гибридов являются естественными гексаплоидами от слияния нормальной пыльцы с нередуцированной женской гаметой ( $2n + n$ ). Некоторые из этих растений чрезвычайно продуктивны в фуражном отношении;

$2n = 64$ : все 5 гибридных октоплоидов получены от мужского родителя C1. Этот апомикт предположительно является потомком межвидового естественного гибрида *P. maximum* и *P. infestum*. Вероятно, октоплоиды возникли при опылении нередуцированных женских гамет нередуцированной пыльцой ( $2n + 2n$ ).

Уровень пloidности и способы воспроизведения. Два дигиплоида были полностью половыми формами, как и 4 триплоида.

Все гексаплоидные и октоплоидные растения — апомикты. Тетраплоидные и близкие к ним анеуплоидные гибриды могут быть как половыми, так и апомиктическими (табл. 2). При сопоставлении пяти экспериментально удвоенных половых форм и трех половых гибридов мы видим значительные различия от соотношений 1 : 1, это различие имеется в скрещивании двух сестринских гибридов IS3 и IS4 с апомиктом 280 (табл. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В своей статье о происхождении полиплоидии Харлан и де Вет (Harlan, De Wet, 1975) установили, что в 68 родах потомство может быть получено при участии нередуцированных гамет. Для этих авторов полиплоидия не столько следствие удвоения хромосом после гибридизации, как это утверждает Стеббинс (Stebbins, 1950, 1971), но скорее результат функционирования нередуцированных гамет при гибридизации. Действительно, все растения способны продуцировать аномальные гаметы, так как мейоз никогда не бывает правильным на все 100%. Особенно важно функционирование нередуцированных гамет при гибридизации генетически отдаленных растений (Harlan, De Wet, 1975). Если в наших первых потомствах не наблюдалось подобных аномалий, то лишь потому, что отобранные родители были не столь отдаленными, как вовлеченные в диаллельные скрещивания  $8 \times 8$  (Pernes e. a., 1975a; Savidan, 1975). Наличие возникших из нередуцированных гамет 50 гибридов из 338 растений удовлетворительно объясняется выбором апомиктических родителей. Это вполне согласуется с комплексом *Bothriochloa — Dichanthium* у других видов (Harlan, De Wet, 1975).

По наблюдаемым аномалиям апомиктических родителей в нашем опыте можно разделить на две группы. Так, K4, C1, T25 и K26 дали 45 из 50 растений, возникших из нередуцированных гамет. Именно в потомстве K4, C1 и T25 отмечается наибольшая количественная изменчивость. Растения K211 и G17 характеризуются гибридными потомками с гораздо большей гомогенностью и они не дают совсем или дают очень мало хромосомных аномалий.

Межвидовая гибридизация — средство получения гибридов. Наблюдаемые в потомстве в нашем опыте два дигаметоиды могут возникнуть в результате относительной отдаленности выбранных родителей. Мы уже подчеркивали, что дигаметоиды были мощными, плодovitыми растениями, морфологически близкими к другим половым типам нашей коллекции — изогенным тетраплоидам и естественным диплоидам.

По де Вету (De Wet, 1968), гаплоидизация может быть важнейшим эволюционным процессом в организации изменчивости агамокомплекса и для секции *Maximae* рода *Panicum* может быть принята гипотеза о функционировании цикла диплоид — тетраплоид — гаплоид (Savidan e. a., 1977).

Согласно Стеббинсу (Stebbins, 1950), только при адвентивной эмбрионии или вегетативном размножении может рассматриваться простая схема генетического определения способа репродукции. Гаметофитный апомиксис всегда сложно детерминирован и, следовательно, возможность его использования ограничена. Проведенное в 60-е годы изучение некоторых

злаков — *Paspalum notatum* (Burton, Forbes, 1960), комплекса *Bothriochloa* — *Dichanthium* (Harlan e. a., 1964), *Cenchrus* (= *Pennisetum*) *ciliaris* (Taliaferro, Bashaw, 1966; Read, Bashaw, 1969) и *Fragrostis curvula* (Voigt, Bashaw, 1972) — указало на необходимость пересмотра возможностей практического использования гаметофитного апомиксиса, по крайней мере, в случае апоспорических Panicoideae (Savidan, 1977). К этому семейству принадлежит большинство кормовых злаков. О пользе таких поисков свидетельствуют две схемы генетического улучшения, касающиеся рода *Cenchrus* (Taliaferro, Bashaw, 1966; Bashaw, 1975) и вида *Panicum maximum* (Pernes e. a., 1975b; Savidan, 1977).

Изученные здесь скрещивания показывают, что может существовать более чем одна простая доза аллеля для выражения признака способа репродукции. Гексаплоидные гибриды наследуют значительно больше признаков от полового родителя, чем от апомиктического, и все же их сексуальность не выявляется. Уровень плоидности может быть детерминирован (в выводах работ Мюнтцинга по *Potentilla*) как действием специфических генов; так и соотношением геномов, происходящих от полового или апомиктических родителей (Muntzing, 1958). Первый опыт диаллельных скрещиваний реализован в агамокомплексе. На уровне тетраплоидов полученные результаты подтверждают данные для *P. maximum* (Savidan, 1975; Pernes e. a., 1975a) о простом генетическом детерминизме апомиксиса. Для подтверждения наших результатов необходимо дальнейшее изучение потомства от самоопыления и беккроссов гибридов. Диаллельные скрещивания  $8 \times 8$  особенно доказали реальные возможности использования апомиктического способа воспроизводства: несколькими способами уже получены апомиктические гибриды, которые при проверке на сексуальность и продуктивность были таковы, что их можно немедленно использовать.

#### ЛИТЕРАТУРА

Bashaw E. C. Problems and possibilities of apomixis in the improvement of tropical forage grasses.— In: Tropical forages in livestock production system, ASA special Publ. N 24, Madison, 1975, p. 23—30.

Burton G. W., Forbes I. The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flugge).— In: Proc. VII th Int. Grassl. Congr., 1960, p. 66—71.

Combes D. Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des Maximae du genre *Panicum* (Gramineae) en Afrique. Memoires ORSTOM, Paris, 1972, 1975, 77, 100 p.

Chaume R. Analyse genetique des descendants croisements sexes  $\times$  apomictiques chez *Panicum maximum*. I. Heredite de quelques caracteres quantitatifs (article joint), 1978.

Combes D., Pernes J. Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction.— «C. R. Acad. Sci.», Paris, 1970, serie D, 270, p. 782—785.

De Wet J. M. J. Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium agamospecies*.—«Evolution», 1968, 22, p. 394—397.

Hanna W. W., Powell J. B., Millot J. C., Burton G. W. Cytology of obligate sexual plants in *Panicum maximum* Jacq. and their use in controlled hybrids.—«Crop Sci.», 1973, 13, p. 695—697.

Harlan J. R., Brooks M. H., Borgaonkar D. S., De Wet J. M. J. Nature and inheritance of apomixis in *Bothriochloa* and *Dichanthium*.—«Bot. Gaz.», 1964, 125, p. 41—46.

Harlan J. R., De Wet J. M. J. On ö Winge and a prayer: the origins of polyploidy.—«Bot. Rev.», 1975, 41, p. 361—390.

Herr J. M. A new clearing squash technique for the study of development in angiosperms.—«Amer. J. Bot.», 1971, 58, p. 785—790.

Muntzing A. The balance between sexual and apomictic reproduction in some hybrids of *Potentilla*.—«Hereditas», 1958, 44, p. 145—160.

Pernes J., Combes D., Chaume R., Savidan Y. Biologie et populations naturelles du *Panicum maximum* Jacq.—«Cah. ORSTOM», 1975a, ser. Biol., X (2), p. 77—89.

Pernes J., Chaume R., Rene J., Savidan Y. Schema d'amélioration genetique des complexes agamiques du type *Panicum*.—«Cah. ORSTOM», 1975b, ser. Biol., X (2), p. 67—75.

Read J. C., Bashaw E. C. Cytotaxonomic relationship and the role of apomixis in speciation in Buffelgrass and Birdwoodgrass.—«Crop Sci.», 1969, 9, p. 805—806.

Savidan Y. Hérité de l'apomixie. Contribution a l'étude de l'hérité de l'apomixie sur *Panicum maximum* Jacq. (analyse des sacs embryonnaires).—«Cah. ORSTOM», 1975, ser. Biol., X (2), p. 91—95.

Savidan Y. L'apomixie gametophytique chez les Graminees et son utilisation en amélioration des plantes (en preparation).

Savidan Y., Pernes J., Chaume R. Les cycles diploid — tetraploid-haploide et leur role dans l'organisation de la variabilité et l'évolution du *Panicum maximum* Jacq. (en preparation).

Smith R. L. Sexual reproduction in *Panicum maximum* Jacq.—«Crop Sci.», 1972, 12, p. 624—627.

Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, New — York, 1950, 643 p.

Stebbins G. L. Chromosomal evolution in higher plants. Edward Arnold (Publ.) Ltd, London, 1971, 216 p.

Taleaferro C. M., Bashaw E. C. Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffelgrass, *Pennisetum ciliare*.—«Crop Sci.», 1966, 6, p. 473—476.

Voigt P. W., Bashaw E. C. Apomixis and sexuality in *Eragrostis curvula*.—«Crop Sci.», 1972, 12, p. 843—847.

Warmke H. E. Apomixis in *Panicum maximum*.—«Amer. J. Bot.», 1954, 41, p. 5—11.

Y. Savitskii

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ТРУДЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

В ы п у с к 35

# АПОМИКСИС У РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Ответственный редактор  
д-р биол. наук проф. *Д. Ф. Петров*

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» 22 DEC. 1978  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ О. Р. С. Т. О. М.  
Новосибирск-1978

Collection de Référence

n°

9494BAPU