

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ФАКУЛЬТАТИВНОГО АПОМИКСИСА И ПРИМЕНЕНИЕ ЕГО В СЕЛЕКЦИИ *Panicum maximum*

Восточная Африка — центр разнообразия агамокомплекса для *Panicum maximum*, включающего в основном тетраплоидные типы с факультативным апомиксисом. Несколько небольших природных популяций диплоидов обнаружено в Кении. Они проявили себя как полностью сексуальные [Combes D., Pernes J., 1970]. В последнее десятилетие проводилось множество теоретических исследований, связанных с этим биологическим материалом (по количественной и популяционной генетике, цитогенетике, таксономической биометрии) [Pernes J., 1971, 1975; Combes D., 1975; Pernes J., Savidan Y., Rene-Chaume R., 1975; Pernes J. e. a., 1975].

В результате были хорошо изучены структура и эволюция естественной изменчивости и предложена эволюционная схема [Savidan Y., Pernes J., Chaume R., 1975], которая хорошо согласуется с представленной ранее де Ветом для *Bothriochloa* — *Dichanthium* комплекса [De Wet J. M. J., 1968]. На основании этого создана и успешно опробована исследовательская программа [Pernes J., Rene-Chaume R., Rene J., Savidan Y., 1975].

Четыре года назад предприняты скрещивания 8 половых тетраплоидов и 8 естественных апомиктов (табл. 1).

Среди половых родительских форм 5 получено в процессе обработки диплоидов колхицином, а 3 являются гибридами от скрещиваний половых форм с апомиктическими. 8 апомиктов отобраны с таким расчетом, чтобы представить, — насколько это только воз-

Таблица 1

Числа хромосом в F_1 (пол. \times апом.) и R_1 (F_1 скрещиваний с другими апомиктами) и способ репродукции

$2n$	16	24	32*	48	64	Сумма
F_1	1	4	77	32	3	117
R_1	1	0	205	13	2	221

* Включая анеуплоиды с числом хромосом 30, 31, 33.

можно на 8 растениях, — главные принципы нашей классификации изменчивости, заключенной внутри комплекса [Pernes J. e. a., 1975]. Таким образом, скрещивались достаточно далекие растения, но в большинстве получено фертильное потомство. Генетическая отдаленность родительских форм приводит к многочисленным хромосомным аномалиям, так что 16,6% полученных растений имеют отличия от 4x уровня плоидности. Впервые эти результаты сообщены Ивом Савиданом (1978).

Для определения способа размножения каждого из полученных растений применялся эмбриологический анализ. *Panicum* принадлежит к подсемейству Panicoideae семейства Gramineae. Такой материал представляет удобный случай для изучения обоих способов репродукции (апомиксиса и амфимиксиса). Общим свойственны 2 типа зародышевых мешков. Если половые формы имеют нормальный восьмиядерный Polygonum-тип с антиподами и двумя полярными ядрами, то апомикты — лишь одно полярное ядро, без антипода (4-ядерный зародышевый мешок). Этот факт в сочетании с хорошей и быстрой цитологической техникой при использовании фазово-контрастной микроскопии [Savidan Y., 1975] позволил нам проанализировать много растений. Способ репродукции каждого образца определялся на основе изучения 20 завязей.

Несколько гибридов, полученных нами в 8×8 диаллельных скрещиваниях, недавно самоопылены и беккроссированы. В настоящем сообщении анализируется эмбриологическое изучение F₁—F₃-поколений.

Не-ТЕТРАПЛОИДНЫЕ РАСТЕНИЯ

Наблюдались 2 дигаметоиды, полученных при партеногенетическом развитии редуцированной яйцеклетки. Они полностью сексуальны. Также изучались 4 триплоиды, по их происхождение

Таблица 2

Способы воспроизведения гибридов F₁

Комбинация	Апо-микты	Поло-вые
T34.T×апом.	4	2
T35.T×апом.	1	0
T44.T×апом.	6	3
R189.T×апом.	34	37
S1.T×апом.	4	5
S2.T×апом.	23	15
Итого	72	62

Таблица 3

Способ воспроизведения потомства и самоопыления гибридов F₁ (пол.×апом.)

Комбинация	Апо-микты	Поло-вые
(R189.T×G3)1	0	18
(R189.T×K4)1	0	29
(R189.T×K26)1	0	46
(R189.T×K26)2	0	21
(S2.T×C1)1	0	5
(S2.T×C1)2	1	2
Итого	1	121

Таблица 4

Способы воспроизведения в потомстве от возвратных скрещиваний гибридов F_1 (пол. \times апом.)

Комбинация	Апо-микты	Поло-вые	Всего
(K189.T \times K4)1	1	39	40
(K189.T \times K26)1	9	42	51
(2.T \times C1)1	11	10	21
(K189.T \times G3)2	12	2	14
(K189.T \times G3)3	23	2	25

Таблица 5

Способы воспроизведения гибридов (пол. \times апом.)

Комбинация	АПО-МИКТЫ	ПОЛО-ВЫЕ
P2 \times апом. ¹	56	56
1S3 \times апом. ¹	32	42
1S4 \times апом. ¹	47	46
Итого	135	144

не объяснено. Они также полностью сексуальны. Все тексаплоиды и октоплоиды, возникшие при оплодотворении нередуцированных яйцеклеток, оказались апомиктами.

Таким образом, способы воспроизведения разграничиваются только на тетраплоидном уровне.

Потомство F_1 . В потомстве F_1 наблюдались 134 гибрида: 72 апомикта, 62 относятся к половым формам (табл. 2).

Потомство F_2 . Для растений F_2 мы должны изучить результаты самоопыления, возвратных скрещиваний, повторных скрещиваний F_{11} с новыми апомиктами (так называемые гибриды R_1).

Потомство от самоопыления. Проанализировано 122 растения, возникших от самоопыления (табл. 3).

Возвратные скрещивания. В возвратных скрещиваниях (табл. 4) проявляются отклонения: если натуральные половые диплоиды и искусственно полученные половые тетраплоиды разномножаются в большинстве случаев при условии свободного опыления, то в дальнейших половых потомствах значительно возрастает степень самосовместимости. Сопоставляя число семян, получаемых при самоопылении и возвратных скрещиваниях с данными морфологического и цитологического анализа, можно ясно продемонстрировать закономерность повышения количества апомиктов в потомстве от свободного опыления половых F_1 гибридов в сравнении с потомством от возвратных скрещиваний.

Повторные скрещивания гибридов F_1 . Половые гибриды F_1 скрещивались (во второй раз) с новыми апомиктами. В результате среди полученных 279 R_1 гибридов почти половина (135 растений) представлена апомиктами, а другая (144) — половыми растениями, как это наблюдалось и для гибридов F_1 (табл. 5).

Потомство F_3 . Материал F_3 нашего опыта состоит из потомств гибридов R_1 от самоопыления и возврат-

Таблица 6

Способы воспроизведения потомства от возвратных скрещиваний гибридов R_1

Комбинация	АПО-МИКТЫ	ПОЛО-ВЫЕ	Всего
(1S4 \times T25)1	3	38	41
(P2 \times C1)1	12	8	20
(1S4 \times T25)2	36	16	52

ных скрещиваний. Все 56 растений, полученных от самоопыления, являются половыми формами. В возвратных скрещиваниях (табл. 6) можно наблюдать те же закономерности, что и в предшествующих беккроссах. При низкой самосовместимости апомиктические и половые растения потомства распределяются в соотношении 3:1.

ОБСУЖДЕНИЕ

При суммировании результатов анализа 855 гибридов предлагается простая моногенная схема детерминирования для наследования апомиксиса. Если принять, что A^+ — дикий аллель, A^- индуцирует нередуцию при образовании зародышевых мешков, то искусственно полученные половые тетраплоиды должны иметь $A^+A^+A^+A^+$, а естественные апомикты — $A^+A^-A^-A^-$. При данной модели, если при возвратных скрещиваниях половых F_1 гибридов в потомстве может быть большинство апомиктических растений, такие половые гибриды должны иметь гетерозиготную структуру. Это не согласуется с результатами самоопыления, в потомстве от которых совсем отсутствует апомиксис. Но возможна также другая модель, с преобладанием апомиксиса над половым размножением. Половые тетраплоиды должны иметь $A^-A^-A^-A^-$ и апомикты — $A^+A^-A^-A^-$. Только один результат не согласуется с этим — беккроссы, которые показали расщепление, отличающееся от 1:1. Безусловно, следует учесть данные по конкурентности пыльцы, подобно наблюдаемым Г. А. Ноглером [Nogler G. A., 1978] для *Rapisculus*. Нами установлены заметные различия между семенной продуктивностью потомства от самоопыления и возвратных скрещиваний. Так как отсутствие апомиксиса может указывать на гаметофитный и спорофитный отбор в потомстве от самоопыления, то в 1979 г. с целью проверки этих двух различных гипотез предпринимается несколько новых скрещиваний.

Гаметофитный апомиксис у *Rapiscum taxitum* имеет факультативную природу. Поскольку часто утверждают, что факультативность служит барьером для использования апомиксиса в сельскохозяйственной практике, мы изучали степень сексуальности естественных и гибридных апомиктов. Наша коллекция насчитывает более 500 естественных апомиктических ассоциаций, позволяя сравнивать степень их сексуальности. Цитозамбиологической проверкой естественных апомиктов установлены формы, у которых от 1 до 27% завязей имеют единственный половой зародышевый мешок. В полевых условиях мы наблюдали только от 1 до 5% нетипичных растений в неконкурентном состоянии. Это различие обусловлено главным образом селекцией — нетипичные растения с низкой мощностью, так как они происходят от самоопыления растений, возникающих при свободном опылении половых форм. При культивировании все уклоняющиеся растения элиминируются.

В нашем опыте по этому признаку изучался 71 апомиктический гибрид 8×8 диаллельного скрещивания. В каждом из них исследовалось по 100 завязей. Большинство апомиктов были облигатными или близкими к ним. Только 2 гибрида проявили степень сексуальности, реально исключающую сельскохозяйственное использование, но и для них можно обнаружить сестринские растения с облигатным апомиксисом.

Если апомиксис можно представить по принципу присутствия — отсутствия при простом генетическом детерминировании, то степень сексуальности апомиктов имеет, видимо, гораздо более сложный характер наследования. Как было показано для нескольких апомиктических видов, она может обуславливаться такими изменениями окружающей среды, как длина дня и др. [Grazi F., Umaerus M., Akerberg E., 1961; Knox R. B., Heslop-Harrison J., 1963; Кнох R. R., 1967; Gupta P. K., Roy R. P., Sing A. P., 1970; Sagan S., De Wet J. M. J., 1970; Sing A. P., Mehra K. L., 1971].

Для практического использования факультативных апомиктов *Panicum maximum* степень сексуальности не является препятствием. У этого вида апомиктические гибриды, сочетающие наследственную информацию половой и двух или трех различных апомиктических родительских форм могут успешно пройти проверку в полевых условиях.

Наша программа усовершенствования привела к большому возрастанию продуктивности уже в первом гибридном поколении. То же самое можно ожидать и у других апомиктических злаков, т. е. почти у всех тропических кормовых трав. В нашем распоряжении данные о биологии и эволюции подчеркивают значительную гомологичность функций рассматриваемых растений. Даже если они отличаются в деталях, исследовательская программа, подобная осуществленной для агамокомплекса *Panicum*, может быть успешно привлечена для каждого из этих злаков [Savidan Y., 1978].

ЛИТЕРАТУРА

Савидан Ив. Генетический анализ потомства от скрещивания половых форм *Panicum maximum* с апомиктическими. II. Числа хромосом и способы воспроизведения. — В кн: Апомиксис у растений и животных. Новосибирск, Наука, 1978, с. 237—242.

Combes D. Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des *Maximae* du genre *Panicum* (Gramines) en Afrique. — *Memoires ORSTOM*, 1975, № 77, 112 p. (These Doct. d'Etat, Univ. Paris XI, dec. 72).

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, 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.

Grazi F., Umaerus M., Akerberg E. Observations on the mode of reproduction and the embryology of *Poa pratensis*. — *Hereditas*, 1964, 47, p. 489—541.

Gurta P. K., Roy R. P., Sing A. P. Aposporus apomixis: seasonal variation in tetraploid *Dichanthium annulatum* (Forssk.) Stapf.—Portug. Acta Biol., 1970, 11, p. 253—260.

Knox R. B. Apomixis: seasonal and population differences in a grass.—Science, 1967, v. 157, p. 325—326.

Knox R. B., Heslop-Harrison J. Experimental control of aposporus apomixis in a grass of the Androgoneae.—Bot. Notisher, 1963, 116, p. 127—141.

Nogler G. A. Zur Zytogenetik der Apomixis bei *Ranunculus auricomus*.—1978, 56 p. (in press).

Pernes J. Etude du mode de reproduction: apomixie facultative, du point de vue de la genetique des populations.—Travaux et Documents de l'ORSTOM, 1971, 9, 66 p.

Pernes J. Organisation evolutive d'un groupe agamique: la section des Maximae du genre *Panicum* (Graminees).—Memoires ORSTOM, 1975, N° 75, 106 p. (These Doct. d'Etat, Univ. Paris XI, dec. 72).

Pernes J., Combes D., Rene-Chaume R., Savidan Y. Biologie des populations naturelles du *Panicum maximum* Jacq.—ORSTOM, ser. Biol., 1975, X(2), p. 77—89.

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

Pernes J., Rene J., Rene-Chaume R. e. a. *Panicum maximum* (Jacq) et l'intensification fourragere en Cote d'Ivoire.—Rev. Elev. Med. vet. Pays trop., 1975, 28 (2), p. 239—264.

Pernes J., Savidan Y., Rene-Chaume R. *Panicum*: structures genetiques du complexe des Maximae et organisation de ses populations naturelles en relation avec la speciation.—Boissiera, 1975, 24, p. 383—402.

Saran S., De Wet J. M. J. The mode of reproduction in *Dichanthium intermedium* (Gramineae).—Bull. Torrey Bot. Club., 1970, 97, p. 6—13.

Savidan Y. Heredite de l'apomixie. Contribution a l'etude de l'heredite de l'apomixie sur *Panicum maximum* Jacq. (analyse des sacs embryonnaires).—ORSTOM, ser. Biol., 1975, X (2), p. 91—95.

Savidan Y. L'apomixie gametophytique chez les Graminees et son utilisation en amelioration des plantes.—Ann. Amelior. Plantes, 1978, 28 (1), p. 1—9.

Savidan Y., Pernes J., Chaume R. Diploid — tetraploid — dihaploid cycles and their role in the organization of the variability and evolution of *Panicum maximum* Jacq.—Can. J. Genet. Cytol., in press.

Sing A. P., Mehra R. L. Methods for induction and utilization of variability in the improvement of an apomictic grass: *Dichanthium annulatum* complex.—Theoret. Appl. Genetics, 1971, 41, p. 259—262.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ТРУДЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Выпуск 45

ИНДУЦИРОВАННЫЙ МУТАГЕНЕЗ И АПОМИКСИС

(Отдельный оттиск)

Ответственный редактор
доктор биологических наук *Д. Ф. Петров*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» 16 AVRIL 1985
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск · 1980 C. R. S. I. U. M. Fonds Documentaire

№ : 17309, ex 1

Cote A B