

VIZSGÁLATOK A PAPRIKA STERILITÁSÁRÓL

KORMOS JÓZSEF

(Érkezett : 1954. július 12-én)

A triploid paprikákról és az ezzel kapcsolatos sterilitásról régebben közölt megfigyeléseimet (1947) később alkalom szerint folytattam. Három cél érdekében igyekeztem anyagot gyűjteni és előállítani : triploid utódok embriózsákjának vizsgálatához ; olyan szülőpárok kiválasztásához, amelyek F_1 és későbbi nemzedékeiben rendellenes, s sterilitással is kapcsolatba hozható utódokat biztosan szolgáltatnak ; olyan törzsek kiválasztásához, amelyek az egyik ivarban biztosan öröklődő-hiányt vagy változást mutatnak.

A kitűzött célokra irányuló vizsgálatok még tartanak, de a további részletek közléséig néhány eredményt érdemes összefoglalni.

Nősteril paprikák

1952 őszén találtam cecei \times *nigrum longum* keresztezések F_3 nemzedékében három példányt, amelyek közül egyet még most is üvegházban neveltek további megfigyelések és kísérletek kedvéért. Az érett parthenokarp termésekben megnyúlt, el nem száradó magkezdeményeket láttam. A virágok portokjai pollent bőségesen tartalmaztak és amint a próbák megmutatták, csíráképesek voltak, jól termékenyítettek : a három tő bármelyikének virágpórával végeztem a beporzást, valamennyi anyanövényül alkalmazott paprikafajta (10 fajta) jól csírázó magvakat érlelt. Azóta sem találtam olyan paprikafajtát, mely a nősteril tövek virágpórával beporzódva csíráképes magvakat ne érlelt volna.

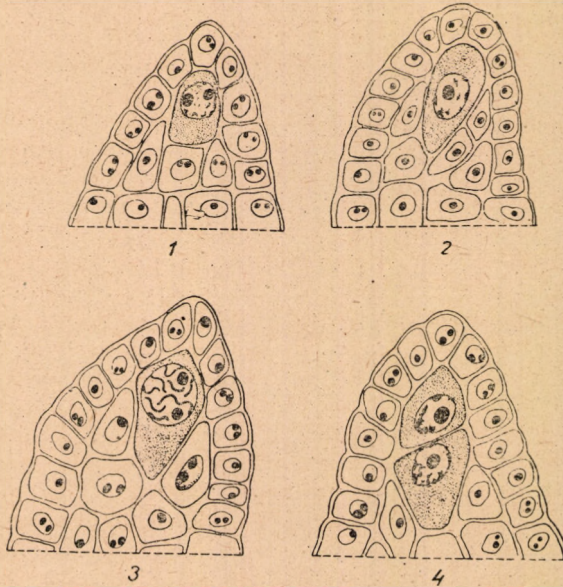
A sejttani, továbbá a magkezdemények és a pollen fejlődésére vonatkozó vizsgálatok a következő képet mutatták :

1. A gyökérszűcs és a magkezdemény vegetatív sejteinek mitózisában és pollenanyasejtek meiosisában a kromoszómák osztódása rendes: a vegetatív sejtek kromoszómaszáma 24, a pollensejteké 12.

2. A magkezdemény fejlődése lényegesen eltér a fertilis paprikák magkezdeményének fejlődésétől. A fertilis paprikákban a pollenanyasejtek színapszisa idején kezd differenciálódni makrospóraanyasejt úgy, hogy növekedésével egyidejűleg a nucellus csúcsa kissé megnyúlik. Az egyidejűleg megjelenő integumentum fokozatosan körülövi a nucellust, és mire a makrospóraanyasejt meiosisa megkezdődik, akkorára az integumentum a nucelluscsúcs magasságáig ér. A magkezdeménynek az anatóp magkezdemény fejlődésével járó görbülése mindjárt a makrospóraanyasejt növekedésekor megkezdődik és a makrospóraanyasejt színapszisa idején a nucellus már derék-

szögben hajlik a funiculushoz. Meiosis után, az embriósákanyasejt osztódásakor a nucellus hamarosan degenerálódik és az embriósákat közvetlenül az integumentum veszi körül.

E normális fejlődésmenettől a steril tövek magkezdeményének fejlődése az első lépés kivételével minden tekintetben eltér. A magkezdeményben többnyire csak azután, mikor a pollenanyasejtek meiosisa már véget ért, a nucellus csúcsán szubepidermálisan jelenik meg a makrospóraanyasejt. Szubepidermális elhelyezkedésén kívül — éppen úgy, mint a fertisliben — a kör-



1—3. ábra. Nősteril paprika magkezdeményének csúcsa a makrospóra anyasejttel
4. ábra. Ugyanaz a makrospóraanyasejt kettéosztódása után

Рис. 1—3: Конус семяпочки женско-стерильного перца с макроспорной материнской клеткой.

Рис. 4: То же самое после деления макроспорной материнской клетки.

Fig. 1—3. Point of nucellus of female-sterile paprika with macrospore mother-cell
Fig. 4. Same after division of macrospore mother-cell

nyező sejteknél erősebben festődő, tömöttebb plazmájával és nagyobb sejtmagjával tűnik föl. (1. ábra) Eddig megegyező a fejlődés. A makrospóraanyasejt kissé megnövekedik, de csak ritkán majdnem akkorára, mint a fertisliben. (2. ábra) A legjellemzőbb és legfontosabb változás azonban elmarad: a mag nem duzzad tovább és a kromoszómák szinapszisa helyett a kettéoszlásra készülő magban 24 szomatikus kromoszóma jelenik meg, mint azt a 3. ábrán a sejtmag diakinezise mutatja. Soha szinapszis, vagy arra szolgáló előkészület nem mutatkozik. A makrospóraanyasejt harántfallal kettéoszlik. (4. ábra) E kettéosztódás nem mindig történhet meg, mert gyakran a magkezdemény fejlettebb állapotában is csak egyetlen szubepidermális, a többtől megkülönböztethető sejt mutatkozik.

Akadnak kivételek is: néha két egymásmelletti szubepidermális sejt képződik a makrospóraanyasejt jellemvonásaival, egészen ritkán pedig mélyebben, a chalaza fölött jelentkezik egy plazmában dús, a környezőknél nagyobb magvú sejt vagy sejtcsoport, mely a makrospóra anyasejtre emlékeztet.

A makrospóraanyasejt kettéosztódásából származó sejtek elég sokáig megőrzik jellemvonásaikat: a pollensejtek már két magvúak, amikor a makrospórasedjtek a nucellus végén még felismerhetők. A fertilis növény hasonló fejlettségű bimbójában ilyenkor már az embriózsák képződése folyik. A bimbó további fejlődése során a »makrospórák« elvesztik jellemvonásaikat és a környező sejtektől többé nem különböztethetők meg.

Más lényeges különbség is mutatkozik a termékeny és a meddő magkezdemények fejlődésében. A meddő magkezdeményen nem jelennek meg az integumentumok, még nyomokban sem és a nucellus anatróp meghajlása is elmarad. A magkezdemény növekedése teljesen atróp jellegű, ha mégis meggömbül, akkor a gömbülés nem a chalazától, hanem mélyebben kezdődik és a nucellus aljáig nyúló vezető elemeket is magában foglalja. Az egész magkezdemény a virág kinyílásáig a makrospóraanyasejt megjelenésekor észlelt hosszúságának kb. 3–5-szörösére nyúlik. A nucellus nem degenerálódik.

A különbségek mérlegelésekor fölvehetjük a kérdést, hogy élettani vagy genetikai korrelációval van-e dolgunk, vagy esetleg mind a kettővel. Genetikai korrelációra és a korreláció megszüntetésére az atróp jelleggel kapcsolatban gondolhatunk elsősorban. A paprikamagvak között, legalább néhány ezerben, mindig találhatunk egyenes, vagy hajlott, de határozottan atrópjellegű csíráképes magkezdeményt és elképzelhető, hogy ez a jelleg fertilis paprikában öröklődik. A kísérletek eddig azt mutatták, hogy fertilis paprikában az atróp jelleg nem örökletes változás. Ugyanis ahány atróp magot elvettem, mind anatróp magú növényé fejlődött, az első és második nemzedékben egyaránt. Sikerült olyan atróp magot is találnom, amely éppen a nősteril paprika pollenjével végzett beporzásból származott. Az első nemzedék anatróp magot hozott és a most fejlődő F_2 megvizsgált példányai azt mutatják, hogy köztük sem remélhető atróp jellegű, fertilis paprika.

A próbák tehát arra vallanak, hogy az atróp jelleg a nősteril paprikákról fertilis utódokra nem vivődik át. A meiosis elmaradása, a makrospóráképződés leállása kétsejtű állapotban és ennek megfelelően a petesejt hiánya, az integumentum hiánya mind ugyanannak a gátló tényezőnek a következménye, amely a nőivari sterilitást okozza. E hiányok annyira egybekapcsoltnak jelentkezik, hogy bátran föltételezhetjük, hogy ugyanaz a hatás, amely a meiozist és a gametofiton képződését gátolja, gátolja az integumentum kifejlődését is. Az integumentum a makrospóra növekedése és szinapsziszra előkészülése közben kezd megjelenni fertilis paprikában; meddőben a szinapsziszra felkészüléssel együtt az integumentum fejlődése is elmarad. A nucellus maga alig növekszik és nem következik be az anatrópia sem. A magkezdemény növekedése elsősorban a vezető elemeket tartalmazó funikulus növekedésének eredménye. A gametofiton-képződés hiányával magyarázható, hogy a nucellus nem szívódik fel.

Bár a steril paprikában együtt szerepelnek, élettanilag még sem kapcsolódik össze a meiosis hiánya és pl. az integumentum-fejlődés elmaradása. Erre következtethetünk pl. SCHWEMMLE (1924) megfigyeléseiből. Az *Epilobium roseum* \times *parviflorum* (»*curvatum*«) első nemzedékének magkezdeményeiben

makrospóraanyasejt gyakran megjelenik, de azután anélkül, hogy tovább fejlődne, elveszti jellemző vonásait és később a nucellusban csak vegetatív sejt található. Az integumentum, mint SCHWEMMLE rajzai mutatják, e hibriden rendesen kifejlődik a nucellus körül. A sterilitást valószínűleg a két szülő speciális mag-plasma kölcsönhatása okozza. Ez a hatás az integumentum fejlődését nem érinti.

A nősteril paprika nemcsak az *Epilobium* példájától különbözik lényegesen, hanem más példáktól is, melyekben a makrospórák képződésekor a meiosis elmarad. Az *Antennaria* és a *Hieracium* (BERGMAN, 1935) parthenogenetikai változataiban a makrospóraanyasejt redukciós osztódás nélkül petesejtté alakul. A redukciós osztódás elmaradását BERGMAN gén által szabályozott folyamatnak tekinti, talán éppen PERSIDSKY és MODILEWSKI nyomán. Úgy tudom, hogy PERSIDSKY és MODILEWSKI voltak az elsők, akik a *Nicotiana rustica* egyik fajtáján megfigyelték, hogy a makrospóraanyasejt meiosis helyett szomatikusan osztódott és rámutattak arra, hogy a jelleg genetikailag rögzített.

Sajnos, éppen PERSIDSKY és MODILEWSKI munkáját csak irodalmi idézetekből ismerem. Ez idézetekből, ill. hivatkozásokból nem tudhattam meg, hogy a meiosis után mi az embriózsákanyasejt további sorsa, még kevésbé azt, hogy sterilítással kapcsolatos-e a redukciós osztódás elmaradása és megfigyelték-e a magkezdemény fejlődésében a most ismertetett steril paprikáéhoz hasonlót.

Természetesen annak a megállapításához, hogy a meiosis kiesése, embriózsák fejlődés elmaradása, integumentum hiánya és az atrópia genetikailag az adott példában mindannyian feltétlenül egybekapcsoltak-e csak keresztezési kísérletek szolgáltatnak bizonyítékot. Sok változatban egyéb viszonyosságok megállapításához még munkában vannak e kísérletek. Az eddigi eredmények megmutatták, hogy a nősterilitás egyszerű, monofaktoriális tulajdonságként öröklődik. Elegendő, ha példaképpen csak egy kombinációt megemlítek:

Cseresznyepaprika x nősteril paprika F_2 -ben a fertilis és meddő utódok aránya 96 : 33.

Az F_1 hybrid a sterillel visszakeresztezve 53 : 55 arányban adott fertilis és steril utódokat.

F_1 -ben a normális magkezdemény dominál a meddón. E tekintetben mégis várható érdekesség, mert némely F_1 hybridben viszonylag elég nagy számban (10 : 1) mutatkoztak atróp magkezdemények az anatrópok között, ugyanazon a termésen. Ez az alkalmi tapasztalat további figyelmet érdemel, annál is inkább, mert eddig több, mint 400 F_2 utód átvizsgálása után sem sikerült olyan termést találnom, melyben fertilis atróp magkezdemény mutatkozott volna. Ugyanakkor a steril utódok néhány kivétellel az eredeti steril szülő lényeges jellemvonásait mutatták.

Bár a genetikai próbák bizonyítják, hogy a nősteril paprikában olyan faktor hat, amely még ismeretlen élettani viszonyosság révén gátolja a meiózist, az embriózsák képződését, integumentum fejlődését és az anatrópiát, mégis kétségtelen, hogy másutt ezek a gátlások egymástól függetlenül is felléphetnek. Így kell megítélnünk az *Epilobium*-hybrid példáját, melyben integumentum fejlődik, bár elmarad a meiosis és az embriózsák képződése, továbbá az *Antennaria* és *Hieracium* példáját, melyekben elmarad a meiosis, de azért embriózsák, illetve petesejt fejlődik.

Mint GUSTAFSON cikkében olvasom, MODILEWSKI (The female gametophyte of the angiosperms — Ukrainian Bot. Rev. 5. 1929) föltételezi, hogy a női ivarsejtek fejlődését kétféle hormon szabályozza. Egyik a meiozist biztosítja, másik az embriózsák fejlődését. Kísérletek nélkül és még további, genetikailag rögzített ivari defektusok ismerete és elemzése nélkül csak találgathatjuk, hogy valójában hányféle, egyelőre még csak föltételezett hatóanyag szabályozza a női ivarsejtek fejlődését. Annyi bizonyos, hogy ez anyagok főleg intracelluláris természetűek. Oltási próbákkal ezideig a sterilitás megváltoztatásában semmi eredményt nem értem el. Nyilván azért, mert hajtásrészek oltásával próbálkoztam, nem vándorló hatóanyagok pedig csak homológ szövetrészek vagy sejtek összenövése esetén hatnak.

Há ismerni akarjuk azokat a tényezőket, melyek hatása lépésről-lépésre biztosítja a makrospóraanyasejt differenciálódását és innen a petesejt kiformálódásáig a teljes fejlődésmenetet, akkor érdemes még további, genetikailag rögzített ivarváltozatokat előállítanunk, éppen az élettani vizsgálatok kedvéért. A pollensejtek fejlődése biztató példa e tekintetben. Hosszú évek óta különböző növényeken szerzett tapasztalatok és genetikai kísérletek azt mutatják (l. WELZEL összeállítását, 1954), hogy a pollenanyasejt megjelenésétől a pollenérésig közvetlenül kb. tizenkét, fejlődést szabályozó tényező hat: ugyanannyi lépésben biztosítja a normális fejlődést, illetve defektusok esetén tizenkét fejlődési pontban gátolja azt. További tizenegyféle eset ismeretes arra vonatkozólag, hogy közvetve, a pollent tápláló tapetum rétegen át milyen fejlődési állapotban és miképpen biztosítódik, illetve defektus esetén hogyan gátlódik a pollen fejlődése. Igaz, élettanilag a normális fejlődést biztosító és azt gátló hatásokról még úgyszólván semmit sem tudunk.

Pótlólag meg kell emlékezni egy tapasztalatról. A steril paprikában petekészülék nincsen, nyilván hiányzik az a hatóanyag is, amely a magházba benövő pollentömlők chemotropizmusát irányítja. Érdemesnek tartottam megfigyelni, miképpen viselkednek beporzás után a pollentömlők. A beporzás után 1–3 nap múlva a következőt láttam:

A nősteril paprika saját virágpóra a bibén jól csírázik és többnyire mélyen, majdnem a magház aljáig benő. A pollentömlők a bibe tövétől egyenesen a placenta felé nőnek és a magkezdemények között, de mindig a placentán vagy annak közvetlen közelében növekednek. Ez a fertilis paprikában is így van. A meddőben azonban a tömlők nem emelkednek föl a magkezdemény csúcsa felé; az egész magkezdemény felé semmi tropizmust nem mutatnak. E viselkedés a várakozásnak megfelelő. Nincsen petekészülék, elmarad a magkezdemény felé irányuló kemotropizmus. Mégis feltűnő, hogy a magházba bejutott pollentömlők egyenesen a placenta felé tartanak. Sohasem láttam, hogy a pericarpium belső felülete felé irányultak volna, vagy azon növekedtek volna, pedig az út egyformán nyitva van a magház egész felületén. Úgy viselkednek, mintha egy másik tropizmus is hatná, mely a pericarpium felülete helyett a placenták felé irányítja a pollentömlőt. Bizonytalan, hogyan hat az irányítás. Talán közvetlenül a placentától indul ki. Annyi bizonyos, hogy semmiképpen nem azonos a petéhez irányító kemotropizmussal.

A meddőség genetikai viselkedésével kapcsolatban még nem említettem, hogy a nősteril paprika keresztezéseinek második nemzedékében néha akad olyan meddő paprika is, mely nem atróp magkezdeményeket tartalmaz. Ezek a paprikák nincsenek vonatkozásban a nősterilekkel: magkezdeményük ugyanis nemcsak anatróp, hanem embriózsákot is tartalmaz. Ilyen paprikák

egyéb keresztezésekben is előfordulnak ; a nősteril hybridek 207 utóda között mindössze kettő tűnt föl hasonló jelleggel. A meddőség mind a két esetben kromoszóma-rendellenességgel kapcsolódott. Az embriózsákban olyan elváltozásokat lehetett megfigyelni, amelyeket triploid paprikán is megállapítottam és amelynek lényege : a petekészülék rendellenes differenciálódása.

Szükségtelen, hogy a steril paprikák embriózsákjában mutatkozó rendellenességeket sorra vegyem. Részben azért, mert a triploidéhoz hasonlítanak, részben azért, mert a triploidok utódai között még feltűnőbb változásokat is észleltem. Ezekről érdemes röviden megemlékezni.

Aneuploid paprikák

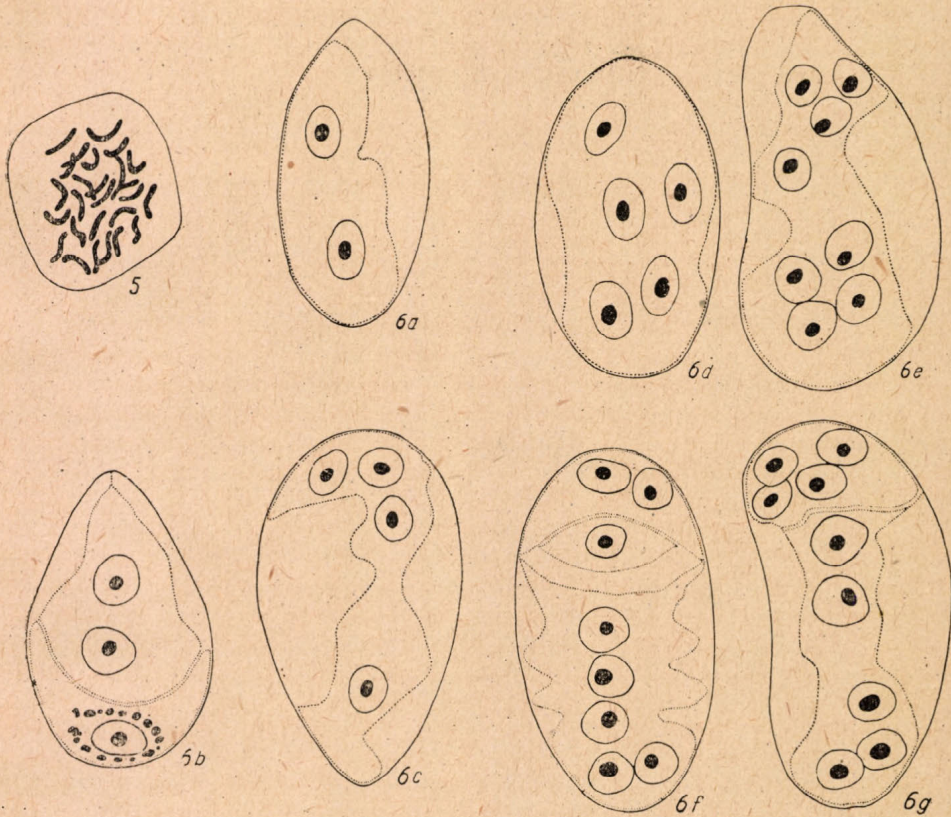
Még 1948-ban 200 darab triploid termésekből származó magot vetettem el abban a reményben, hogy az utódok között olyan aneuploid növényeket sikerül találnom, melyekben az embriózsák differenciálódása és a kromoszómaváltozások között összefüggés mutatkozik. Sajnos, nem a várakozásnak megfelelő volt az eredmény. A 200 mag csírázás közben huszonkettő kivétellel elpusztult. E huszonkettőből három bizonyult sterilnek, a háromból kettőben a nucellus szomatikus sejtjei 26 kromoszómát tartalmaztak (5. ábra). Egyik növény 17, a másik 24 centiméterre nőtt. Virágjuk rendellenességeket mutatott : a vaskos kocsányú virágok nyíláskor alig nyíltak szét. A pollen teljesen sterilnek bizonyult, a portokok érésük után is alig repedtek föl.

Váratlan fagy tönkretette a növényeket, kísérletileg nem foglalkozhattam velük. A még idejében rögzített virágok termőiben az embriózsákok a triploidokénál is feltűnőbb képeket mutatnak. Néhányat a 6. ábra szemléltet. Jellemvonásuk sorrendben a következő : Az első embriózsákban (a) csak két mag található : e magvak az endospermiummag megszokott méreténél is nagyobbak. A második (b) embriózsák három magvú, az alsó sejt elkülönül, szemcsekoszorújával némileg petesejtre emlékeztet. A harmadikban (c) négy, a negyedikben (d) 5 sejtmag található. Sejtek nem differenciálódnak. Az ötödik (e) és hatodik (f) egyaránt nyolcsejtű. Az ötödiknek a magvai kétszer négyes csoportba rendeződnek, anélkül, hogy akár csak egyetlen jellemző sejtet alkotnának. A hatodikban a magvak elrendeződése kétségtelen elkülönülési hajlamra vall, a petekészülék, az ellenlábás sejtek és az endospermium magcsoportok jól felismerhetők, de a sejtek jellemző formájukban nem alakultak ki. A hetedik (g) embriózsákban kilenc sejtmag képződött, három csoportban ; a petekészülék három sejtje helyett négyet találunk, de a normális sejtekre jellemző morfológiai bélyegek nélkül.

Valamennyi embriózsákra jellemző, hogyha a sejtmagvak nyolcra szaporodnak, akkor sem differenciálódnak ; még nyomait sem mutatják azoknak a formai és szerkezeti sajátságoknak, amelyek fertilis paprikákra annyira jellemzőek.

Az alacsonyabb termetű, 26 kromoszómás paprikában egyetlen rendes fölépítésű embriózsákot sem találtam, a magasabban láttam néhányat. Bár alakjuk szerint nem sikerült azonosítani a kromoszómákat, már az embriózsák képződésében látható különbség is arra vall, hogy a két növényben más-más kromoszómák kettőződtek. Az embriózsákanyasejt osztódását a növények elpusztulása miatt nem követhettem végig. SATINA és BLAKESLEE a

Daturában azt találták, hogy a triploidok redukciós osztódása nagyon gyakori zavarokkal, kromoszóma-eliminációval jár, az embriózsák három egymást követő mitózisa azonban zavartalanul, kromoszóma kiiktatódása nélkül történik. A paprika rendellenes (26) kromoszóma szelvénye a szomatikus sejtekben



5. ábra. Aneuploid, 26 kromoszómás sejt

6. a—g ábra. Aneuploid (26 kromoszómás) paprika embriónális zsákjai

Рис. 5: Анеуплоидная (26-хромосомная) клетка.

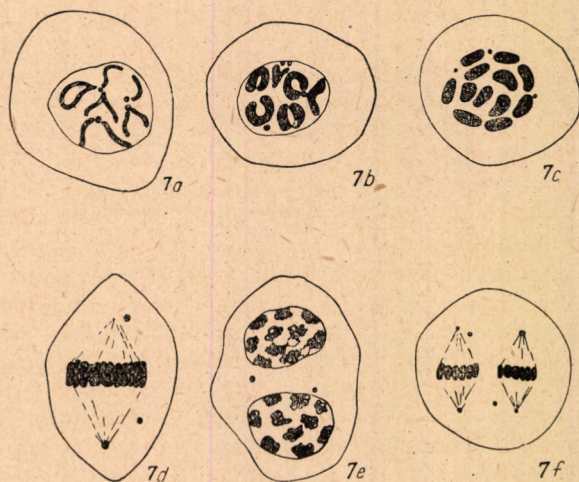
Рис. 6 (a—g): Зародышевые мешки анеуплоидного (26-хромосомного) перца.

Fig. 5. Aneuploid cell, with 26 chromosomes

Fig. 6. Embryo-sac of aneuploid paprika

osztódási zavart nem okoz, de alkati defektust igen (a növény igen lassú fejlődésű, arpó levelű, a rendestől eltérő, virágja vaskos, szirmait alig szétnyitó, rövid szirmú). Valószínű, hogy az embriózsák redukciós osztódásában ugyanúgy jelentkeznek zavarok, mint azt a pollen fejlődésében valóban láttam is. Az a tapasztalati tény, hogy az embriózsák az egyik 26 kromoszómás paprikában differenciálatlan marad, akár megállt a fejlődésben, a két magvú állapotban, akár továbbhalad egészen a 8 magig, ugyanúgy értelmezhető, mint

a triploid paprikáknál. Valószínűleg már a 26-os kromoszóma-szerelvény összetétele önmagában is akadályozná a petesejt és a többi sejt normális differenciálódását, a meiosis alkalmával bekövetkező kromoszóma kiesések még inkább fokozzák a gátlást. Számfölötti kromoszómák vagy kromoszóma-hiányok egyaránt okozhatnak zavart az ivari differenciálódásban. Tudjuk, hogy a sejt- és szövetdifferenciálódás normális menetének két előfeltétele van: öröklött képesség és a protoplazmának vagy a környező sejtek lokális hatása. Ez utóbbi a 26 kromoszómás paprikában is érintetlenül működhetne. A differenciálódás rendellenes menetét csak a differenciálódást biztosító genetikai tényezőnek hiányával vagy hatástalanságával magyarázhatjuk. Nem pusztán föltevés, hogy az embriózsák képződésében is olyan genetikai tényezőkkel



7. a—f ábra. A mellékknucleolusok elhelyezkedése a meiosis egyes fázisaiban
 Рис. 7 (a—f) : Расположение побочных ядрышек в отдельных фазах мейоза
 Fig. 7. Arrangement of accessory nucleoli in different phases of meiosis

kell számolnunk, amelyek egymásután hatnak és amelyek az embriózsák nyolcsejtűségét és az egyes sejtelemek jellemző kialakulását biztosítják. Igazolt tény, hogy a meiosis genetikai defektusra elmaradhat, vagy más-más mozzanatában megakadhat. A nősteril paprika példája mutatja, hogy egy, csak a nőivart érintő változás miképpen állíthatja meg örökletesen az embriózsákanyasejt fejlődését. A hímivarban a meiosis előtt és után, közvetlenül az ivarsejtekre vagy közvetve a tapetumrétegen át hatnak gátlólag a genetikai defektusok. Semmi okunk sincs azt hinni, hogy a nőivarban másként hatnak a genetikai tényezők; sőt a triploid és aneuploid paprikák példája jelzi: a mitotikus sejtsztódások számának szabályozásában, az embriózsák sejtjeinek differenciálódásában épp úgy működnek a rendes fejlődésmentet biztosító, vagy azt gátló faktorok, csak türelem kell, hogy azokat genetikai és élettani módszerekkel megállapítsuk.

Meg kell még emlékezni a pollen redukciós osztódásának egy sajátosságáról. A triploid paprikák vizsgálata közben vettem észre, hogy a korai diakinezistől kezdve a meiosis végéig haematoxylinnel jól festődő szemcsék mutatkoznak az osztódó pollenanyasejtben. E szemcsék a diakinesis idején a magburkon belül, a kromoszómák közelében helyezkednek el (7. ábra, a–b), a magburok feloldódása után is még a kromoszómák közelében láthatók (c), de metafáziskor tőlük kisebb-nagyobb távolságba eltávolodnak. Néha úgy helyezkednek el a magorsó csúcsán, hogy centriolumhoz hasonlítanak (d). Az első magosztódás után sokszor a két mag között (e), a második után újra gyakran ott jelentkeznek az orsó közelében (f).

Ezek a szemcsék, a triploid, aneuploid és diploid paprikák meiosisában egyaránt megjelennek. Amikor a triploid paprikák különböző osztódási zavarokat mutató meiosisában a szemcséket észrevettem (KORMOS, 1947), bizonytalankodtam, hogy kromoszómátöredékeknek tekintsem-e, vagy nukleolusoknak. Azóta meggyőződtem, hogy nem lehetnek kromoszóma töredékek. Ezt bizonyítja a diploidokban rendszeres jelenlétük, a magosztódás közbeni viselkedésük és az, hogy Feulgen-reagenssel nem festődnek. Számuk változó, néha portokonkint, sőt portok-felek szerint is. Egyik triploid paprika portokjaiban 2–5, 1–2, 0–1 között változott a számuk. Elvértve egészen hiányozhatnak is.

Az irodalmi adatokat figyelve, e szemcsék leginkább RESENDE prenukleáris szemcséihez hasonlíthatók, de azokkal mégsem azonos viselkedésűek, mert a prenukleáris szemcsék csak ana- vagy telofázisban képződnek, a paprika meiosisának szemcséi pedig, melyeket talán melléknukleolusoknak nevezhetünk, már a korai diakinezisben megjelennek — amikor még a nukleolus is változatlan — és ettől a meiosis végéig láthatók. A prenukleáris szemcsékről többen (DOUTRELIGNE, HAKANSSON, stb.) úgy vélik, hogy az anafázis után a végleges nukleolussá egyesülnek. RESENDE bizonyítja, hogy a prenukleáris szemcsék sem festődésükben nem azonosak a végleges nukleolusokkal, sem pedig közvetlenül nukleolussá nem egyesülnek. A paprika meiosisában megfigyelt szemcsék függetlenül jelennek meg a nukleolustól és amikor a nukleolus már felszívódott (a diakinesis után), a szemcsék még jól festhetők és az osztódás végéig jól láthatók. Diakineziskor a kromoszómák közvetlen közelében mutatkoznak. Rendszeres fellépésük és a magoszlás közben tartós megmaradásuk jelzi jelentőségüket, de rendeltetésüktől csak további, kémiai és élettanvizsgálatok adhatnak felvilágosítást.

A hajtásrendszer fejlődési zavarai paprikahibrideken

Az alkalmilag jelentkező sterilitás okának keresése közben gyakran feltűnt, főleg F_2 és F_3 nemzedékekben, hogy a hajtás vontatottan fejlődik és a rendes hajtásrendszerhez viszonyítva, fejlődési zavarokat mutat. Különböző célokra igen sok paprikafajtával végeztem keresztezési kísérletet. E keresztezések eredményeit vizsgálva, észrevettem, hogy több kombináció, különösen az egyik paradicsompaprika (»159«), továbbá két apró termésű fajta (»2« és »205«) keresztezése már az F_1 -ben igen sok rendellenes fejlődésű utódot ad. F_2 -ben a rendellenességek újra mutatkoznak; az utódok nagy százalékában a hajtásrendszer vontatottan és rendes fejlődésében megzavarva növekedett.

A rendellenes tövek száma a 75%-ot is elérte. A fejlődési zavar a következőképpen jelentkezett (8. ábra):

1. A mag kicsírázása után a vegetációs kúp nem indult fejlődésnek. Némely példánynál még egy-két hónappal a kelés után is csak a két sziklevel vegetál.

2. Jól szerveződött vegetációs kúp hiányzik, a két sziklevel között hajtás helyett egy vagy két lomblevél növekedik, új hajtás sem a lomblevelek, sem a sziklevek hónaljából nem fejlődik. A levelek többé-kevésbé torzultak.

3. A hajtás késedelemmel indul fejlődésnek, internódiumai rövidek, a levelek néha egymás mellett erednek. A fejlődés közben a hajtás normalizálódhatik.

4. Csak néhány levél vagy internódium mutat némi rendellenességet: a hajtás hamarosan rendes alakában szerveződik és fejlődik tovább.

E néhány típus között mindenféle átmenet lehetséges. Az F_1 nemzedék kiegyenlítetlen. A legszélsőségesebb rendellenességtől a teljesen normális növényig minden átmenetet magában foglal. A különbségek fejlődő, néhány leveles vagy legalább bimbó nélküli hajtáson a legerősebbek, virágzás idejére vagy a termés fejlődésekor nem annyira feltűnőek, mert ekkorára a hajtások jelentős része többé-kevésbé jól szerveződik.

Amint említettem, a hajtásrendszer fejlődési zavarai nem csak a fenti kombinációkban, hanem más keresztezések második, ritkán első nemzedékében is megjelennek, de csak csekély százalékban, vagy éppen csak néhány példányban. A rendellenes fejlődésű növények közül, melyek különböző keresztezések F_2 -jéből származtak, próbaképpen kiválasztottam 24 tövet. E tövek fejlődési zavarukat leküzdve viragozni kezdtek. Önbeporzás után érlelt terméseiből magot gyűjtöttem. A magvakat 1954 április 22-én elvetettük. Tíz tő utódai a június 15-én végzett megfigyeléskor az 1. táblázat képét mutatták.

Az F_1 nemzedékben a rendellenességek nem annyira feltűnőek, mint a kiválasztott példányok utódaiban. Önbeporzással magotérlelő, rendellenes hajtásrendszerű növények minden utóda lehet rendellenes. A két normális hajtásrendszerű szülő utódai soha nem mutatnak ennyire feltűnő hajtásrendszerbeli zavarokat. A sziklevelestől a normális növényig ugyan minden átmenet megtalálható közöttük, olyan F_1 -et azonban nem láttam, amely teljes egészében vagy legalább túlnyomórészben vegetációs kúp nélküli és 1–3 lomblevelű növényeket tartalmazott volna. A rendellenességek enyhébbek és könnyebben normalizálódnak.

Néhány kombináció F_1 -ét az alábbi adatok jellemzik. (A növényeket egyelőre csak két csoportba osztottam: az egyikben számoltam a kisebb-

8. ábra. Néhány példa az F_1 nemzedék (159 × 205) hajtásrendszerének fejlődési zavaraira. a: szikleveles állapotban maradt növény; b: tovább nem fejlődő hajtásrendszerrel; c, d, e: különböző késedelemmel normalizálódó növények; f: majdnem normális hajtásrendszerű növény (Fotó: Tóth László)

Рис. 8: Некоторые примеры нарушения в развитии ростковой системы генерации F_1 (159×205). а: растения, имеющие лишь семядоли; в: растение с не развивающейся дальше ростковой системой; с, d, e: растения, нормализующиеся с различным запозданием; f: растение с почти нормальной ростковой системой. (Фотоснимок: Л.Тот).

Fig. 8. Some instances of developmental anomalies of the sprout-system of the F_1 (159 × 205) generation (Phot.: L. Tóth)



b



f



c



a

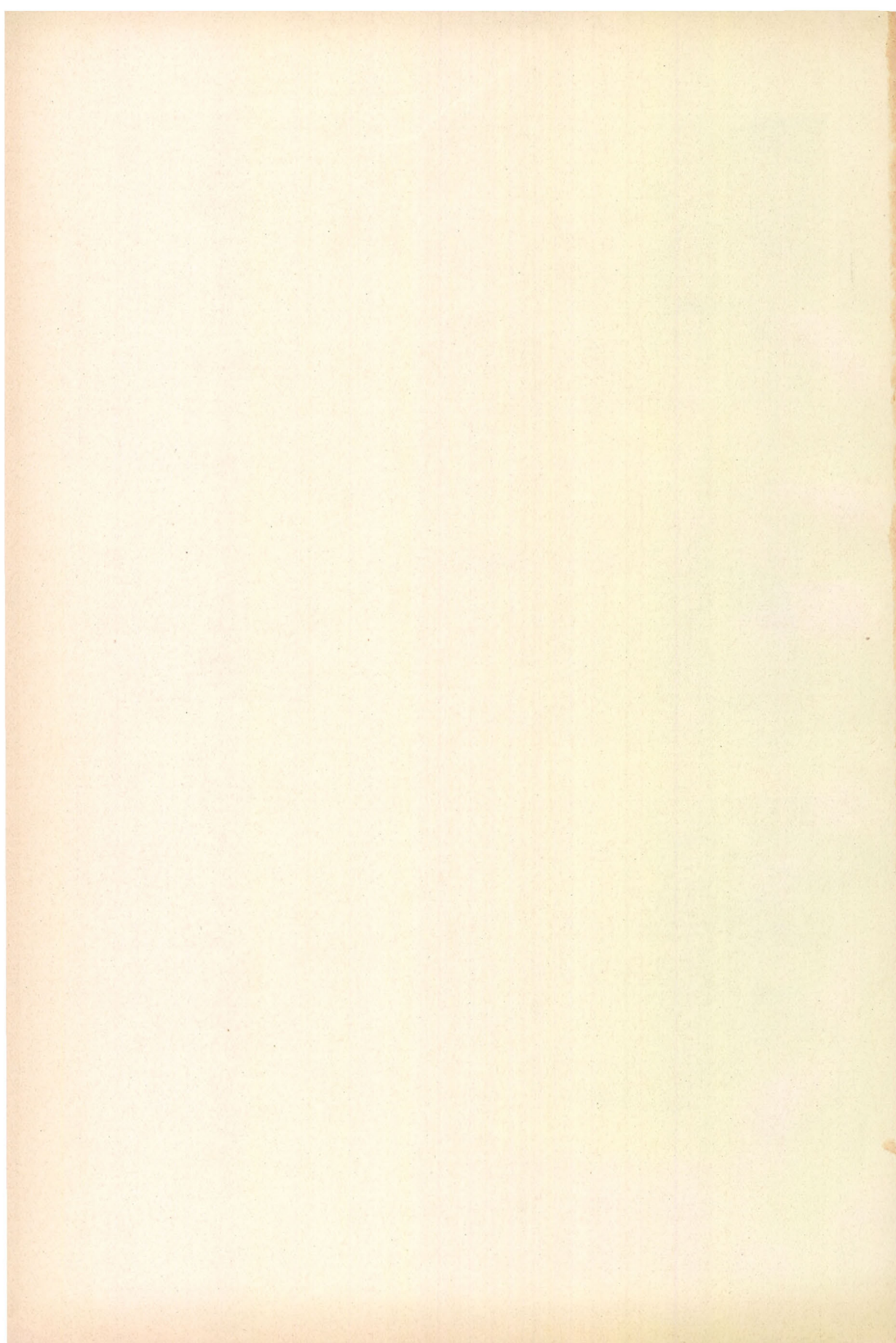


d



e

Fig. 8. ábra
(Magyarázata 244. oldalon. — See. p. 244.)



1. táblázat

A hajtásrendszer zavarainak öröklődése 10 kiválasztott rendellenes fejlődésű növény utódaiban

Jelzés	Rendellenes hajtású utódok száma		Kevés zavarral vagy szabályosan szerveződött hajtások száma	Összesen
	Csak sziklevéllel	1—3 lomblevél		
1	—	6	80	86
2	7	24	33	64
3	1	14	31	46
4	6	36	26	68
5	5	22	25	52
6	24	32	7	63
7	11	28	1	40
8	44	28	—	72
9	2	52	—	54
10	1	22	4	27

nagyobb rendellenességeket határozottan mutató töveket, a másokban azokat, melyek elváltozást alig, vagy észrevehetően nem mutatnak).

2. táblázat

A hajtásrendszer zavarai az F_1 nemzedékben

F_1	Rendellenes hajtásrendszerű növények	Rendellenességet alig vagy észrevehetően nem mutató növények	Arányszám	Összesen
159 × 205	70	26	2,7	96
205 × 159	31	17	1,8	48
159 × 2	76	38	2,—	114
2 × 159	93	62	1,5	155

Föltétlenül érdemes részletesebb elemzést végezni a hajtásra és a különböző szervekre vonatkozólag. Erre csak később kerülhet sor. Annyit a közölt számok is mutatnak, hogy 1. az F_1 -ben többé-kevésbé rendellenes hajtásrendszerű növények számaránya igen nagy, 2. a reciprok keresztezések különbséget mutatnak e számarányok tekintetében. E különbség a növények szemrevételekor nem látszik nagynak, részben a fokozatos átmenet miatt, részben amiatt, hogy minőségi különbség a reciprok keresztezések utódaiban nincsen.

A reciprok különbséget más kombinációban is észleltem és ott is csak mennyiségi eltérésnek találtam.

Megjegyzem, hogy a keresztezési párok 4—6 év óta öntermékenyítéssel szaporított fajták voltak, tehát az F_1 kiegyenlítetlenségének magyarázatát keresve a szülők inhomogenitására nem gondolhatunk. Megjegyzem azt is, hogy a reciprok keresztezések összehasonlításakor a két kategória határvonala kissé mesterséges, de a lényeg megállapításához e két kategória elegendő, a vizsgálat más részletkérdésekhez egyéb kombinációkkal kapcsolatban is munkában van.

A makroszkópikus és mikroszkópikus megfigyelésekkor a vegetációs kúp a következő képet mutatta :

Azoknak a növényeknek a vegetációs kúpja, melyek hajtást egyáltalában nem, vagy csak későn és rendellenesen fejlesztettek, gyakran nagysejtű epidermális réteggel zárt.

A vegetációs kúpon differenciálódás nem mutatkozik, a sejtek osztódásra előkészületet sem mutatnak. Valamilyen élettani defektus következtében fejlődésükben véglegesen megakadtak. Ez azonban nem jelenti, hogy a sziklevek közötti egész felületen megszűnt a próbálkozás az új hajtások fejlesztésére. A vegetációs kúp oldalán új sarjadzások iparkodnak a felületre törni. — Ez igen gyakran meg is történik egy-egy többé-kevésbé torzult lomblevél vagy hajtás formájában. Az új sarjadzások közelében gyakran lehet találni polyploid sejtcsoportokat. Az új hajtás képződése után a levelekben is található polyploid sejteket. A levéltorzulásokat legalább részben ez is elősegíti.

A megvizsgált gyökércsúcsok diploidoknak bizonyultak. Nagyon valószínű, hogy a vegetációs kúp környékének, kisebb-nagyobb mértékű polyploidizálódása elsősorban azzal magyarázható, hogy a működésre alkalmatlan vegetációs kúp környéke olyan hatás alatt áll sarjadzás közben, mint a visszavágott hajtású növény. Tudjuk, hogy a hajtások visszavágása könnyen okoz polyploiditást. A rendellenesen fejlődő paprikáknál a vegetációs kúp inaktiválódása a visszavágáshoz hasonló hatást okozhat. Részletesebb felvilágosítást nagyobb számú növény további sejttani megfigyeléséből, elsősorban azonban az F_1 -ek alapos embriológiai vizsgálatától várók.

Megemlítem még, hogy azok a szülőpárok, amelyek egymással reciprok keresztezésben megzavart fejlődésű utódokat adnak, külön-külön más fajtákkal egészen normális hajtásrendszerű kiegyenlített F_1 -eket produkálnak.

Az F_1 inhomogenitása nem egyedülálló jelenség. Éppen az úgynevezett plazmás öröklődéssel kapcsolatban hivatkozhatok speciális példára. SCHWEMMLE az *Epilobium curvatum* 2008/2009 (= *E. roseum* × *parviflorum*) esetében azt tapasztalta, hogy a két homozigóta szülő keresztezéséből származott hybrid embriózsák-fejlődése a legkülönbözőbb zavarokat mutatja. Ugyanazon növényegyed azonos termőjének némely magkezdeményében normális az embriózsák-képződés, legalább is meiózist és diakinezist sikerült megfigyelni, másokban embriózsákanyasejt egyáltalán nem differenciálódik, vagy ha mégis kialakul, akkor még a meiózis előtt elpusztul.

Az *Epilobium*-ok először a reciprok keresztezések különböző eredményével keltettek feltűnést és adtak alkalmat a plazmatikus hatás vizsgálatára. Az *Epilobium*-ok között is találunk azonban arra példát, hogy a reciprok keresztezések F_1 hybridjei ugyanolyan jellegű elváltozást mutatnak (LEHMAN, KÖHLER, MICHAELIS). Ezeket az elváltozásokat sem emlegetik már az *Epilobium*-mal foglalkozó kutatók egyszerűen gén vagy genom hatására létrejött változásoknak, mint ahogyan a reciprok keresztezések különbségét sem tekintik egyszerű plazmatikus hatásnak. MICHAELIS szerint (1949) indokolatlan a fejlődési zavarokat genikus és plazmonikus eredetű zavarokként megkülönböztetni. Mindkét típus a genom és plazmon kölcsönhatásának eredménye.

A paprikahibridek fejlődési zavarai elsősorban a hajtásrendszer rendes szerveződését gátolják a vegetációs kúp működésének megzavarásával vagy inaktiválásával. Más jellegűek, mint a plazmatikus hatás, vagy a mag-plazma kölcsönhatásának genetikai vizsgálatával eddig általában megfigyelt válto-

zások. Másodlagos hatásuk természetesen a növény egyéb szerveit is érintheti, ha a hajtás e szervek képződése idejére még nem normalizálódott. E hatások vizsgálata még munkában van.

SCHLÖSSER a paradicsomfajok és fajták között is kimutatott reciprok-különbséget, főleg a hajtás magassága, a levelek nagysága és alakja tekintetében. A különbségek elsősorban mennyiségi jellegűek, fejlődési zavarokat nem okoznak.

Az *Epilobium* hibridek fejlődési zavarai érdekes megfigyelésekre adtak alkalmat MICHAELIS-nek. Azt tapasztalta, hogy a reciprok-hasonló és a reciprok-különböző hibridek fejlődési zavarait egyaránt leküzdhetik, a »plazmavariáció« útján, amely normalizálódó új hajtásokat létesít. Az egyik hibrid, amelyben reciprok különböző és hasonló (tehát »plazmatikus« és »génikus«) zavarok együtt szerepeltek, plazmaváltozás által nemcsak a »plazmatikus«, hanem a »génikus« természetű fejlődési zavarokat is leküzdötte.

Említettem, hogy a paprikahibridek fejlődési rendellenességei a reciprok keresztezésben hasonlóak, nemcsak megjelenésükben, hanem abban is, hogy hajtás nélküli szikleveles növénytől a látszólag teljesen normális egyedekig minden átmenetben előfordulnak. Legtöbbször még azok a növények is, amelyek hetekig csak két-két sziklevéllal vegetálnak, végül lomblevelet, esetleg többé-kevésbé normalizálódott hajtást fejlesztenek. E normalizálódás, amely részben hasonlít az *Epilobium*-oknál leírt jelenségekhez, a paprikánál a levél hónaljából kinövő új hajtáson vagy magán a főhajtáson játszódik le.

A reciprok keresztezések mennyiségi különbsége, minőségi hasonlósága, a rendellenesség változó öröklődése, a fejlődési zavar leküzdésének módja — mind arra vallanak, hogy a paprikahibridek fejlődési zavarai a mag és a plazma genetikai, fejlődésmechanikai kölcsönhatásának eredményei. E kölcsönhatás mibenlétéről folytatólagos sejtteni, fejlődéstani, genetikai és élettani vizsgálatoknak kell felvilágosítást nyújtaniok.

Az F_1 fejlődési zavarait könnyen magyarázhatjuk a genetikai kísérletek eredménye alapján a mag és a plazma diszharmonikus együttműködésével. Ebből azonban még nem következik szükségszerűen az F_1 nemzedék kiegyenlítetlensége. A diszharmonia okozhatja fejlődési zavart úgy is, hogy az F_1 nemzedék e tekintetben nagy változatosságot nem mutat. Ténylegesen mégis azt láthattuk, hogy a zavart fejlődésű paprikahibrid egyedek külsőleg nagyon sokfélék. Tisztán genetikai okkal nem könnyű megérteni e változatosságot, ha azonban figyelembe vesszük a növények normalizálódási törekvését, akkor fejlődéstaniilag könnyen megérthetjük. Az F_1 minden tagját fejlődésében zavart növénynek kell tekintenünk. Valóban az a két kategória, amelybe az F_1 hibrid utódait beosztottam és amely a kívánt célra: a fejlődési zavar reciprok különbségének érzékeltetésére megfelel, éppen azért mesterséges, mert a látszólag normális hajtások is normalizálódáson estek át. Erre mutatnak a levélen vagy internodiumon még most is gyakran látható csekély rendellenességek. Azok a növények, amelyek a hajtásrendszer képződése kezdetén már normalizálódtak, alig-alig mutatnak rendellenességet. Minél később kezd normalizálódni a fejlődő növény, annál feltűnőbbben őrzi a fejlődési zavar nyomaait. Azok a növények, amelyeknek szabályosan szerveződött a hajtásrendszerük, nyilvánvalóan a vegetációs kúp képződésekor vagy talán még előbb, embrionális állapotban normalizálódtak. Genetikailag így érthető az F_1 kiegyenlítetlensége. E magyarázat azonban rögtön új, megoldásra váró kérdést vet föl: Miért van egyedi különbség a hibrid növények fejlődésében,

normalizálódásában? A kérdésre biztos választ csak akkor mondhatunk, ha részletesen elemeztük a sejtmag és a plazma diszharmónikus tényezőit, genetikai fejlődéstani és élettani vonatkozásban egyaránt.

Összefoglalás

1. A *cecei* × *longum nigrum* paprikafajták F_3 nemzedékében olyan félsteril paprikaváltozat jelent meg, amely a hím ivarban teljesen normális, jól csírázó és fertilis pollent ad, a nőivarban steril. A steril magkezdemények atróp jellegűek, integumentum nélkül fejlődnek. A nucellusban egyetlen szubepidermális sejt válik közvetlenül makrospóra anyasejtté. A makrospóraanyasejt magja szinapszisra előkészületet sohasem mutat. A sejtosztódás meiosis helyett mitózissal történik és a kétsejtű állapotban megáll. (1–4. ábra). A makrospórasejtek kezdetben nagyobb sejtmagjuk és tömött, jól festődő plazmájuk révén feltűnnek, később azonban elvesztik e jellemvonásukat és a környező vegetatív sejtektől nem különböztethetők meg. Embriózsák nem képződik, ennek megfelelően a nucellus felszívódása is elmarad. A nősteril paprikának valamennyi, sterilitással kapcsolt jellege (meiosis elmaradása, embriózsák hiánya, integumentum hiánya, atrópia) egy bélyegként, monofaktoriálisan öröklődik.

A nősteril paprikák magházába benövő pollentömlők a petesejt nélküli nucellus felé nem mutatnak kemotropizmust, de növekedésük mégis irányított, mert a magház belsejében csak a placenta felé nőnek.

2. Triploidok utódai között talált aneuploid 26 kromoszómás (5. ábra) paprikákembriózsákjának fejlődése annyira zavart, hogy az osztódás gyakran már a kétmagvú állapotban megáll, ha el is jut a nyolc magig, a sejtek jellemző formájukban nem differenciálódnak (6. ábra). Viselkedésük arra enged következtetni, hogy a pollenképződéshez hasonlóan az embriózsák képződésében is fejlődést szabályozó faktorok hatnak, amelyek az osztódások számát és az embriózsáksejtek differenciálódását irányítják.

3. Aneuploid, triploid és diploid paprikák pollenanyasejtjének meiosisában, a korai diakinezisben, többnyire kromoszóma végek közelében apró szemcsék jelentkeznek. A magburok és a nukleolus feloldása után következő osztódások közben is láthatók a plazmában szétszóródva (7. ábra). Más növények prenukleáris szemcséitől (RESENDE) főleg abban különböznek, hogy a prenukleáris szemcsék a telofázisban vagy az anafázisban képződnek, ezek viszont már a diakinezisben megjelennek.

4. A »159« paradicsomalakú és több apró termésű paprikafajta kombinációjának F_1 nemzedékében a hajtásrendszer fejlődésében késelem és egyenként változó fejlődési zavarok mutatkoznak. Az F_1 nemzedék ezért ki egyenlítőlen. A működő vegetációs kúp és lomblevél nélkül csak szikleveles egyedektől a normális hajtásrendszerűekig minden átmeneti forma megtalálható (8. ábra.) A reciprok keresztezések minőségileg nem mutatnak különbséget, a rendellenes és a szembeötlő változást nem szenvedő ivadékok aránya azonban nagyobb akkor, ha a »159« paradicsomalakú paprikát anyanövényül használjuk, (2,7 : 1, 2 : 1) mintha pollentadóként alkalmazzuk (1,8 : 1, 1,5 : 1). A rendellenesen fejlődő növények hajtásrendszere később többé-kevésbé normalizálódik, öntermékenyítésből csíráképes magot érlelnek. F_2 -ben a hajtásrendszer zavarai tovább öröklődnek, még erősebb zavarok vagy legalább

arra irányuló hajlam formájában. Az öröklődő fejlődési zavarok oka nyilvánvalóan nem kizárólagosan a két szülőtől származó mag kedvezőtlen kombinációja, még kevésbé egyoldalú plazmatikus hatás, hanem a sejtmag és a plazma diszharmónikus együttműködése, mely elsősorban a vegetációs kúp normális szerveződését gátolja.

A további kísérletek munkában vannak.

IRODALOM

BERGMAN, B. (1935): Zytologische Studien über sexuelles und asexuelles *Hieracium umbellatum*. — *Hereditas* **20**, 47—64.

BERGMAN, B. (1935): Zur Kenntnis der Zytologie der Skandinavischen Antennaria-Arten. — *Hereditas*, **20**, 214—226.

COCHRAN, H. L. (1938): A morphological study of flower and seed development in pepper. — *J. Agr. Res.* **36**, 395—419.

GAUL, H. (1954): Asynapsis und ihre Bedeutung für die Genomanalyse. — *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.-u. Vererbgs.* **86**, 67—100.

GUSTAFSON, A. (1939): The interrelation of meiosis and mitosis; I. — *Hereditas*, **25**, 289—321.

HAKANSSON, A.—LEVAN, A. (1942): Nucleolar conditions in *Pisum*. — *Hereditas*, **27**, 436—440.

KORMOS J. (1947): A paprika természetes és mesterséges parthenokarpiája. Természetes triploidok. — *Borbásia*, **7**, 57—69.

KÖHLER, K. (1929): Über reziprok verschiedene Bastarde in der Gattung *Epilobium*. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.-u. Vererbgs.* **49**, 242—325.

LEHMANN, E. (1924): Über Sterilitätserscheinungen bei reziprok verschiedenen *Epilobium*-bastarden. — *Biol. Zbl.* **44**, 243—254.

LEHMANN, E.—DUPPEL, W. (1950): Plasmonbegriff und Störungssysteme in der Gattung *Epilobium*. — *Züchter*, **20**, 103—125.

MICHAELIS, P. (1949): Prinzipielles und Problematisches zur Plasmavererbung. — *Biol. Zbl.* **56**, 173—195.

MICHAELIS, P. (1949): Über die Beseitigung von Entwicklungsstörungen auf dem Wege Plasmabänderung. — *Züchter*, **19**, 326—331.

MICHAELIS, P. (1954): Versuche über die Ursachen der Plasmon-Umkombination. — *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.-u. Vererbgs.* **86**, 101—112.

OEHLKERS, F. (1952): Neuere Überlegungen zum Problem ausserkaryotischen Vererbung. — *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.-u. Vererbgs.* **84**, 213—250.

PERSIDSKY, D.—MODILEWSKI, J. (1934): Cytological and embryological studies of the chief varieties of *Nicotiana rustica* L. — *Journ. Instit. Botan. Acad. Sc. Ukraine*, **3**, 33—67. (Tischler után idézve.)

RESENDE, F. (1938): Nucleoli and Sat-Chromosomes. — *Biol. Soc. Broter.* **13**, 291—424.

SATINA, S.—BLAKESLEE, A. F. (1937): Chromosome behaviour in triploids of *Datura stramonium*. — *Amer. J. Bot.* **24**, 518—527, 621—627.

SCHLÖSSER, L. A. (1935): Beitrag zu einer physiologischen Theorie der plasmatischen Vererbung. — *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.-u. Vererbgs.* **69**, 159—192.

SCHNARF, K. (1929): Embryologie der Angiospermen. — *Handb. d. Pflanzenanat.* **10**, 1—690. *Borntraeger, Berlin.*

SCHWEMMLE, J. (1924): Zur Kenntnis der reziproken Bastarde zwischen *Epilobium parviflorum* und *roseum*. — *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.-u. Vererbgs.* **34**, 145—185.

SOOST, R. K. (1951): Comparative cytology and genetics of asynaptic mutants in *Lycopersicon esculentum* Mill. — *Genetics*, **36**, 410—434.

TISCHLER, G. (1951): Allgemeine Pflanzenkaryologie. — *Handb. d. Pflanzenanat.* **12**, 1—1040. *Naturw. Verlag. Berlin.*

WELZEL, G. (1954): Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an pollensterilen Mutanten von *Petunia*. — *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.-u. Vererbgs.* **86**, 35—53.

ИССЛЕДОВАНИЕ СТЕРИЛЬНОСТИ ОДНОЛЕТНЕГО ПЕРЦА

Й. Кормош

Резюме

1. В F_3 генерации сортов перца *x longum nigrum* из Цеце появилась такая полустерильная вариация перца, цветки мужских экземпляров которой дают совершенно нормальные, хорошо нарастающие плоды, в то время как женские цветки стерильны. Стерильные семязпочки атропного характера и развиваются и без покрова (интегумента). В нуцеллусе одна единственная субэпителиальная клетка превращается непосредственно в макроспорульную материнскую клетку. Ядро макроспорульной материнской клетки никогда не проявляет склонности к синапсису. Деление клеток не происходит процессом мейоза, а митоза и приостанавливается в двуклеточном состоянии (рис. 1-4). Вначале клетки макроспора отличаются своим крупным ядром и густотой хорошо окрашивающейся плазмы, но впоследствии они теряют эти характерные черты, и их уже нельзя различить от окружающих вегетативных клеток. Образование зародышевого мешка не происходит, и в соответствии с этим не состоится также всасывание нуцеллуса. Все связанные со стерильностью женских экземпляров перца характерные черты (непоявление ядра в мейоз, отсутствие зародышевого мешка, отсутствие интегумента, атропия) передаются по наследству, как единый признак, монофакториально.

Врастающие в завязь женско-стерильного перца, в направлении не имеющего яйцеклеток нуцеллуса, пыльцевые трубки не показывают хемотропизма, однако, их прорастание является все-таки направленным, так как они внутри завязи прорастают исключительно по направлению к плаценте.

2. Развитие зародышевых мешков анеуплоидного 26 хромосомного перца, найденного среди потомства триплоидов, (рис. 5) настолько нарушено, что деление часто приостанавливается еще в двуядерном состоянии, и если оно даже продвигается до восьми ядер, то клетки не дифференцируются в своей типичной форме (рис. 6). Их поведение допускает заключение, что подобно образованию пыльцы, также и при образовании зародышевого мешка действуют регулирующие развитие факторы, направляющие число делений и дифференцировку клеток зародышевых мешков.

3. В мейозе материнских клеток пыльцы анеуплоидных, триплоидных и диплоидных сортов перца показываются в ранней диакинезе, в большинстве случаев вблизи концов хромосомов, маленькие зернышка. Они видны рассеяно в плазме также и в процессе делений, последующих растворению семенного покрова и зерен (*nucleolus*) (рис. 7). Эти зернышки отличаются от пренуклеарных зернышек (резенде) других растений, главным образом, тем, что образование пренуклеарных зернышек происходит в телофазе или же в анафазе, в то время как образование этих зернышек происходит уже в стадии диакинеза.

4. В генерации F_1 комбинации сорта перца «159», дающего томатообразные плоды, с несколькими другими сортами перца, дающими маленькие плоды, выявляется в развитии ростковой системы запоздание и меняющееся по отдельным особям нарушение в развитии.

Поэтому генерация F_1 является неоднородной. Начиная от имеющих лишь семенные листки осовой, у которых отсутствуют активный конус нарастания и настоящие листья, до особей с нормальной ростковой системой, встречаются все переходные формы (рис. 8).

Взаимные скрещивания не показывают качественной разницы, однако, соотношение аномального и не показывающего очевидного изменения потомства больше, если томатообразный сорт перца «159» находит применение в качестве материнского растения (2,7 : 1, 2 : 1), нежели его используют для опыления (1,8 : 1, 1,5 : 1). Ростковая система аномально развивающихся растений впоследствии более или менее нормализуется, и путем самооплодотворения поспевают всхожие семена. В генерации F_2 эти нарушения ростковой системы унаследуются в виде еще больших расстройств, или по крайней мере в распадающейся к ним форме. Причину этих унаследованных расстройств в развитии очевидно не следует искать исключительно вследствие неудачной комбинации происходящих от двух родителей семян, еще менее в одностороннем плазматическом действии, а в негармоническом взаимодействии между ядрами клеток и плазмой, которое препятствует в первую очередь нормальной организации конуса нарастания. Исследования продолжают.

Заголовия и объяснения таблиц

Таблица I. Нарушения ростковой системы в генерации F_1 . 1 = обозначение; 2 = число потомков: с ненормальным ростком; 3 = только с семядолями; 4 = 1—3 настоящих листа; 5 = число ростков почти не проявляющие, или заметно не проявляющие нарушения; 6 = всего.

Таблица II. Унаследование нарушений ростковой системы у потомков 10 выбранных растений с неправильным развитием. 1 = F_1 ; 2 = Растения с неправильной ростковой системой; 3 = Растения почти не проявляющие, или заметно не проявляющие нарушения; 4 = коэффициент; 5 = всего.

INVESTIGATIONS ON STERILITY IN PAPRIKAS

By JÓZSEF KORMOS

Summary

1. In the F_2 generation of the cece x *longum nigrum* varieties of paprika there has appeared a half-sterile variation which gives a completely normal, well germinating and fertile pollen in the male, but its female is sterile. The sterile ovules have an atropous character and develop without integument. One of the subepidermal cells in the nucellus changes directly into a macrospore mother cell. The nucleus of the macrospore mother cell never shows any tendency towards synapsis. Cell division occurs by mitosis rather than meiosis and stops at the 2-celled stage (Figures 1—4). In the beginning the macrospore cells are striking because of their large nuclei and dense, easily stained cytoplasm, but later they lose these traits and are indistinguishable from the surrounding vegetative cells. No embryo-sac is formed, and correspondingly there is no absorption of the nucellus. All the characteristics related to sterility in this female-sterile paprika (non-appearance of meiosis, absence of embryo sac and of integument, atropy) are a monofactorial, single-character inheritance.

The pollen tubes growing into the ovary of the female-sterile paprika show no chemotropism towards the nucellus having no egg cell, but their growth has nevertheless some direction, as inside the ovary it tends only towards the placenta.

2. The development of the embryo-sac of the aneuploid 26-chromosomed paprikas (Figure 5) found among the triploid progeny was so irregular that division often stopped at the 2-nucleate stage; if, in fact, all eight nuclei were attained, the cells failed to differentiate into their characteristic forms (Figure 6). Their behaviour permits of the conclusion that in the formation of the embryo sac, as in pollen formation, there are regulating factors which act on development and influence the number of divisions and differentiation in the cells of the embryo sac.

3. In the meiosis of pollen mother cells of aneuploid, triploid and diploid paprikas, small granules appear in the neighbourhood of the end of many of the chromosomes in early diakinesis. After the dissolution of the nuclear membranes and the nucleolus, during the following division these granules can also be seen, scattered about in the cytoplasm (Figure 7). They differ from the pre-nuclear granules (RESENDE) of other plants chiefly in that the pre-nuclear granules form in the telophase or the anaphase, whereas these already appear during diakinesis.

4. In the F_1 generation of a combination of »159« tomato-shaped and several small-sized varieties of paprikas, retardation in sprout system and individually varying developmental irregularities are seen. Hence the F_1 generation is non-homogeneous. Every transitional form was to be found, from the mere cotyledon without active vegetative cone or foliage leaf, to the normal shoot system (Figure 8). The reciprocal crossings showed no qualitative differences, but the ratio between the irregular and the progeny not suffering from conspicuous change was greater when the »159« tomato-shaped paprika was used as mother plant (2,7 : 1, 2 : 1) than when it was employed to administer the pollen (1,8 : 1, 1,5 : 1). The shoot system of the plants developing irregularly becomes later more or less normal and seeds capable of germination ripen from self-fertilized plants. The irregularities in the shoot system are again inherited in the F_2 generation, till more strongly, or at least the tendency is to be recognized. The cause of the inherited

developmental irregularities is obviously not exclusively the disadvantageous combination deriving from the two parent nuclei, still less a one-sided cytoplasmatic effect, but rather a disharmonic cooperation between the cell nucleus and the cytoplasm which primarily inhibits the normal organization of the vegetative cone.

Further experiments are in progress.

Table I

Anomalies of sprout-system of the F_1 generation

1 = № of selected plants. 2 = Number of progenies with abnormal sprouts. 3 = With cotyledons only. 4 = With 1—3 leaves. 5 = Number of plants organized with few anomalies, or without any. 6 = Total

Table II

Heredity of anomalies of the sprout-system in the offsprings of 10 selected plants of abnormal development

1 = F_1 . 2 = Number of plants with abnormal sprout systems. 3 = Number of plants showing scarcely any or no discernible abnormalities at all. 4 = Rate. 5 = Total