

Г. К. Бенцкая

## Оплодотворение и эмбриогенез у подсолнечника при различных способах опыления

Ч. Дарвин внес огромный вклад в изучение вопросов опыления и оплодотворения у растений [9, 10, 11]. Он поставил ряд глубоких вопросов и изучил их с необычайной тщательностью. На основании большого экспериментального материала Ч. Дарвин пришел к убеждению, что перекрестное опыление полезно, а длительное самоопыление вредно.

Работы И. В. Мичурина [19] внесли новое понимание в учение об оплодотворении. Глубокое понимание организма растения, развивающегося во взаимодействии со средой, послужило основанием для развития новой, мичуринской биологии. Основанные на этом понимании организма новые способы воспитания и опыления дали возможность И. В. Мичурину и его последователям получить новые, более продуктивные, более жизненные формы растений.

Среди других приемов управления природой растений И. В. Мичурина, а потом и его последователи, большое значение придавали опылению смесью пыльцы. При этом как самим И. В. Мичуриным, так и некоторыми его последователями установлено, что опыление является наиболее эффективным в том случае, когда в состав смеси входит пыльца родственного сорта или даже своего растения. Интересно также отметить, что при указанном способе опыления наблюдались случаи сохранения в потомстве наследственности материнского типа. Такие факты отмечены в работах А. А. Авакяна [1], Г. А. Бабаджаняна [3, 4, 5], И. Е. Глушенко [7, 8] и других исследователей.

Особенно ярко эффективность опыления смесью пыльцы своего растения с пылью других растений демонстрируют опыты, поставленные в секторе биологии оплодотворения Института генетики и селекции растений АН Арм. ССР. Так, работы Г. А. Бабаджаняна [2, 3, 4] и А. А. Мкртчян [20, 21] демонстрируют значение указанного способа в опытах по опылению инцухтированной ржи пылью ишеницы. Опыты Г. А. Бабаджаняна [4, 5] и А. А. Егикян [12, 13] показывают, что при опылении смесью пыльцы своего растения и пыльцы растений другого сорта у кукурузы не только повышается жизнеспособность и продуктивность потомства, но также в большинстве случаев сохраняется материнская наследственность. Сохранение признаков материнского типа при повышении жизнеспособности и продуктив-

ности растений хлопчатника наблюдается в опытах Н. Г. Симогуляи [25].

Данные приведенных опытов дают основание согласиться с предположением Г. А. Бабаджаяна [5], что при опылении смесью пыльцы своего растения и растения другого сорта в некоторых случаях возможно самооплодотворение и „образуются растения, не отличающиеся от материнской формы, но обладающие большей жизнеспособностью, чем растения от обычного индехта“ (стр. 11).

### Материал и методика

Для исследования взяты два сорта подсолнечника: фуксинка 62 с черными семянками и Болгария с белыми семянками. Опыление проведено по следующим вариантам: 1) индехт; 2) опыление пыльцой растения своего сорта с предварительным удалением своей пыльцы; 3) опыление смесью пыльцы своего растения и растения своего сорта; 4) опыление пыльцой растения другого сорта с предварительным удалением своей пыльцы; 5) опыление смесью пыльцы своего растения и растения другого сорта; 6) свободное опыление. В качестве материнской формы взяты растения сорта фуксинка 62, в качестве опылителей служили как растения того же сорта (фуксинка 62) во 2 и 3-ем вариантах, так и растения сорта Болгария в 4 и 5-ом вариантах. Для каждого варианта взято по 4—5 растений подсолнечника.

Опыт проводился следующим образом: за несколько дней до раскрытия корзинки подсолнечника покрывались пергаментными изоляторами. В этом периоде цветки в соцветии были закрыты. Под изолятором происходило отгибание листьев обертки и вслед за этим раскрытие красных язычковых цветков корзинки. За язычковыми раскрывались и трубчатые цветки в четырех, пяти наружных рядах соцветия, и нитрозные, сросшиеся пыльниками в трубочку тычинки поднимались над венчиком.

В это время удалялись пинцетом закрытые цветки средней и внутренней зоны корзинки. Для опыления оставлялись только 4—5 рядов раскрытых цветков наружной зоны с поднятыми тычинками.

На следующее утро в раскрытых цветках над тычинками обычно поднимались сомкнутые лопасти рыльца и, продвигаясь между уже раскрытыми к этому времени пыльцевыми гнездами, оказывались покрытыми толстым слоем пыльцы своего цветка.

В этом периоде развития соцветия, обычно часов в пять-шесть утра, проводилась подготовка к опылению. С корзинки снимался изолятор, и с цветков удалялась своя пыльца. Сначала, стряхиванием корзинки, пыльца собиралась в изолятор, из которого переносилась в стеклянную баночку, закрываемую ватной пробкой; затем пыльца, оставшаяся на цветках, смывалась струей воды из пульверизатора. Необходимо здесь отметить, что рыльца цветков сорта фуксинка 62

имеют черную окраску, и лежащая на них пыльца ярко желтого цвета очень хорошо видна даже невооруженным глазом, а тем более под лупой. Эта контрастная окраска рылец и пыльцы при смывании дала возможность легко обнаружить самое незначительное количество пыльцы на рыльцах и смыть пыльцу струей воды до последней пылинки.

После смывания пыльцы на корзинку снова одевался изолятор до полного высыхания цветков, что длилось от одного до двух часов. В это время лопасти рыльца разъединялись и принимали горизонтальное положение. Они делались ярко блестящими и липкими. В это время производилось опыление. Для сравнительного цитологического исследования процессов оплодотворения и эмбриогенеза при различных способах опыления необходимо было учесть момент опыления, чтобы фиксировать пестики через определенные промежутки времени после опыления. Для этого и в тех вариантах опыта, когда своя пыльца принимала участие в опылении, она предварительно удалялась с цветков, когда доли рыльца были сомкнуты, и затем снова наносилась на рыльца, уже раскрытые и готовые к опылению. В варианте „инцухт“ наносилась вся пыльца, полученная от встряхивания данной корзинки; при опылении смесью пыльцы пыльца обоих компонентов бралась в одинаковом количестве (от целой корзинки). Пыльца на рыльца наносилась мягкой кисточкой. В варианте „свободное опыление“, как и в других вариантах, корзинки предварительно покрывались изоляторами, и изоляторы снимались в период раскрытия цветков наружной зоны соцветия. В этом варианте началом опыления считался период, когда рыльца принимали горизонтальное положение.

После опыления проводилась фиксация семяночек в следующие сроки: через 30 минут, 45 м., 1 час, 1 ч. 15 м., 1 ч. 30 м., 1 ч. 45 м., 2 ч., 2 ч. 30 м., 3 ч., 4 ч., 6 ч., 8 ч., 24 ч., 48 ч., 72 ч. и 6 дней. Материал фиксировался смесью Навашина; срезы делались толщиной в 16—20  $\mu$ , препараты окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну.

#### Цито-эмбриологическое исследование завязей подсолнечника

До опыления, а также вскоре после опыления, до излияния содержимого пыльцевой трубки в зародышевый мешок, в микропиларной части зародышевого мешка на нашем материале можно видеть картину, классически изображенную на рисунках С. Г. Навашина [23]. При этом на наших препаратах также хорошо можно видеть и молодую яйцеклетку, не изображенную полностью С. Г. Навашиным на своих рисунках (С. Г. Навашин рисовал только нижнюю часть яйцеклетки подсолнечника с ядром, видимую под основаниями синергид).

Яйцеклетка подсолнечника, как и многих других покрытосеменных растений, имеет грушевидную форму с расширенной нижней и

суженной верхней частью своего тела (рис. 1, табл. 1). Ядро, лежащее в нижней части яйцеклетки, в этом периоде ее развития, большей частью, гомогенно, и в нем находится одно крупное ядрышко. Непосредственно под яйцеклеткой лежит центральное ядро зародышевого мешка, также как и ядро яйцеклетки, в этом периоде развития с одним ядрышком и, большей частью, гомогенное. Как центральное ядро зародышевого мешка, так и его ядрышко имеют размеры несколько большие, чем ядро и ядрышко яйцеклетки. Центральное ядро, как отмечает и С. Г. Навашин [22], в большинстве случаев лежит настолько близко к яйцеклетке, что последняя часто к нему вдавливается своим телом (рис. 1 и 2, табл. 1).

Изучение завязей подсолнечника при различных способах опыления дало возможность установить следующее: в варианте „инцухт“ из 34 исследованных семяпочек голько в двух обнаружено изливание содержимого пыльцевой трубки в зародышевый мешок и оплодотворение. В одном случае на материале, фиксированном через 4 часа после опыления, в ядре яйцеклетки можно было видеть массу хроматинового вещества, свидетельствующую о том, что оплодотворение уже произошло. Второй раз наличие оплодотворения обнаружено на материале, фиксированном через 6 дней после опыления. В этом случае и зародышевом мешке был виден уже большой зародыш, лежащий в эндосперме.

Во 2, 3 и 4 вариантах процесс оплодотворения, а также развитие зародыша и эндосперма с небольшими отклонениями протекает одинаково. Пыльцевая трубка изливает свое содержимое в зародышевый мешок в большинстве случаев через 1 час, 1 час 15 минут после опыления. В это время в микропиле можно видеть одну или несколько пыльцевых трубок, растущих по направлению к зародышевому мешку.

Наличие нескольких пыльцевых трубок в зародышевом мешке не раз отмечалось в эмбриологической литературе. Особый интерес представляют данные М. В. Черноярова [30], наблюдавшего до 9 пыльцевых трубок в микропиле у *Myosurus minimus*. У подсолнечника несколько пыльцевых трубок в микропиле наблюдала также Е. И. Устинова [26], изучая завязи при опылении смесью пыльцы.

Цитоплазма пыльцевой трубки, излившаяся, как это показал С. Г. Навашин [23], в самый зародышевый мешок, окрашивается железным гематоксилином в темный цвет, и одна из синергид делается мутной.

На рисунке 3, табл. 1 показана верхняя часть зародышевого мешка через 1 час после опыления. Содержимое пыльцевой трубки, повидному, только что излилось в зародышевый мешок, так как одна из синергид уже помутнела, но оплодотворение еще не произошло, и ядро яйцеклетки, как и центральное ядро зародышевого мешка гомогенны и имеют по одному ядрышку (на указанном рисунке спермии не изображены).

После излияния пыльцевой трубки в зародышевый мешок в последнем можно видеть одну или несколько пар мужских гамет, освободившихся из цитоплазмы пыльцевой трубки. При наличии в зародышевом мешке одной пары мужских гамет на нашем материале они, большей частью, видны уже в непосредственной близости к яйцеклетке и центральному ядру зародышевого мешка, или уже в процессе слияния с последними. Повидимому, у подсолнечника, как это отмечает М. В. Чернояров [30] для *Myosurus minimus*, мужские гаметы, освободившись из цитоплазмы пыльцевой трубки, очень быстро достигают яйцеклетки и центрального ядра зародышевого мешка и производят оплодотворение, а потому редко бывают видны в пути.

При наличии в зародышевом мешке нескольких пар мужских гамет, при излиянии в зародышевый мешок нескольких пыльцевых трубок, компоненты одной из пар, большей частью, видны уже в соприкосновении с яйцеклеткой и центральным ядром зародышевого мешка. Остальные пары мужских гамет, одна или несколько, большей частью, видны в цитоплазме зародышевого мешка. На рисунке 21\*, табл. III изображена пара спермиев, из которых один уже проник в яйцеклетку, другой лежит между яйцеклеткой и центральным ядром зародышевого мешка. На рисунке 20, табл. III показаны 2 пары мужских гамет в зародышевом мешке. Компоненты одной пары уже проникли в яйцеклетку и центральное ядро зародышевого мешка, компоненты другой, повидимому, недавно освободились из цитоплазмы пыльцевой трубки и лежат вблизи ее, в цитоплазме зародышевого мешка.

Мужские гаметы, освободившись из цитоплазмы пыльцевой трубки, соединены в пары и в этом периоде развития напоминают „двуядерную генеративную клетку“, наблюдаемую С. Г. Навашинным и В. В. Финном [24] у видов *Juglans* и М. В. Чернояровым [30] у *Myosurus minimus*. Светлая зона, окружающая ядра спермиев подсолнечника, также имеет бисквиитообразную форму, но длинные, тесно сплетенные в клубочки ядра сильно отличаются от гладких и округлых или овальных ядер видов *Juglans* и *Myosurus minimus*. На рисунке 4, табл. I показана пара мужских гамет, лежащих в излившейся в зародышевый мешок цитоплазме пыльцевой трубки. Пара мужских гамет, недавно освободившихся из цитоплазмы пыльцевой трубки, изображена также на рисунке 20, табл. III. На детали а к рисунку 20, насколько возможно, показаны изгибы петель тесно сплетенных в клубочки длинных ядер, окруженных светлой зоной.

Разъединение мужских гамет, повидимому, происходит довольно скоро после их освобождения из цитоплазмы пыльцевой трубки,

\* Ввиду того, что разница в форме и размерах мужских гамет при всех прикрепленных нами вариантах опыта не обнаружена, в некоторых случаях, при описании спермиев, мы ссылаемся на рисунки, сделанные не только со срезов семяпочек из трех вышеуказанных вариантов, но также и семяпочек из пятого и шестого вариантов.

так как только в непосредственной близости к излившейся в зародышевый мешок цитоплазме пыльцевой трубки они наблюдаются соединенными в пары, на более далеком расстоянии они бывают обособлены друг от друга. После разъединения ядра мужских гамет также сначала сплетены в клубочки и окаймлены светлой зоной округлой формы. Но вскоре ядра разрыхляются и вытягиваются. Удлиненную форму принимает и светлая зона, окружающая ядра мужских гамет. На рисунке 19, табл. III показаны две пары мужских гамет в зародышевом мешке. Спермии верхней пары, повидимому, только недавно разъединились. На деталях *a* и *b* к этому рисунку (верхняя пара спермиев) видно, что ядро правого спермия, повидимому заднего, лежащего ближе к излившейся в зародышевый мешок цитоплазме пыльцевой трубки, уже не так тесно сплетено в клубочек, как у спермиев, соединенных друг с другом. Но окружающая ядро светлая зона еще имеет округлую форму. Ядро левого спермия, повидимому, переднего, еще более разрыхлилось и удлинилось, и изгибы его петель уже свободно лежат в светлой зоне, также принявшей вытянутую форму и заострившейся в передней части.

Ядра мужских гамет, наблюдаемых вблизи яйцеклетки и центрального ядра зародышевого мешка, сильно вытянуты и свернуты спирально. Вокруг ядер остается видимой светлая зона. Вытянутые спермии изображены на рисунках 5, табл. I и 19, 20, 21, 22, табл. III.

Иногда можно установить, что спермии одной и той же пары имеют разные размеры. Передний спермий короче заднего. Из рисунка 22 видно, что именно передний спермий сливается с яйцеклеткой. Задний спермий, более длинный, сливается с центральным ядром зародышевого мешка. Слияние спермия с центральным ядром зародышевого мешка наступает раньше, чем слияние спермия с ядром яйцеклетки. Разница в размерах спермиев одной и той же пары видна из рисунка 22, табл. III. Из рисунка 20 также видно, что проникновение спермия в центральное ядро зародышевого мешка наступает раньше, чем проникновение спермия в ядро яйцеклетки. В слиянии переднего спермия с яйцеклеткой убеждает нас изучение препарата, фрагмент которого изображен на рисунке 22. Ввиду того, что в указанном зародышевом мешке обнаружены только две мужские гаметы, можно судить, что они являются компонентами одной и той же пары, а по положению гамет (одного, более короткого в цитоплазме яйцеклетки, второго более длинного, еще в цитоплазме зародышевого мешка, вблизи излившейся в зародышевый мешок цитоплазмы пыльцевой трубки) можно заключить, что с яйцеклеткой сливается передний спермий, а с центральным ядром зародышевого мешка—задний.

Мужские гаметы, проникнув в яйцеклетку и центральное ядро зародышевого мешка, в течение некоторого периода остаются хорошо различимыми; и вокруг ядра спермия, проникшего в цитоплаз-

му яйцеклетки, некоторое время остается видимой светлая зона, подобная светлой зоне, наблюдаемой у спермиев, лежащих в цитоплазме зародышевого мешка, но имеющая менее определенные контуры. Вокруг ядра спермия, проникшего в центральное ядро зародышевого мешка, светлой зоны мы не наблюдали. На рисунке 20, табл. III (спермии, проникшие в цитоплазму яйцеклетки и центральное ядро зародышевого мешка) форма спермиев еще хорошо видна. Хорошо также различима и светлая зона вокруг ядра спермия, проникшего в яйцеклетку и изображенного на детали б к рисунку 20. Особенно ясно светлая зона видна вокруг ядра спермия, только что проникшего в цитоплазму яйцеклетки и изображенного на рисунке 21, табл. III.

Через 1 час 30 минут после опыления ядра мужских гамет в женских ядрах начинают терять свои контуры и превращаются в массы хроматинового вещества неправильной формы (рис. 6, табл. I). Внутри масс хроматинового вещества вскоре появляются ядрышки. В некоторых случаях в центральном ядре зародышевого мешка нам удалось наблюдать несколько скопленных хроматинового вещества. На рисунке 7, табл. I, в центральном ядре зародышевого мешка показаны две массы хроматинового вещества. На указанном препарате в ядре яйцеклетки хроматиновые массы нами не обнаружены.

Через 2 часа 30 минут после опыления массы хроматинового вещества большей частью расплываются по периферии ядра яйцеклетки и центрального ядра зародышевого мешка, и вновь возникшие ядрышки (одно или несколько) делаются хорошо видны в женских ядрах. Возникшие ядрышки имеют размеры меньше, чем ядрышки яйцеклетки и центрального ядра зародышевого мешка. На рисунках 8 и 9, табл. I показаны яйцеклетка и центральное ядро зародышевого мешка, в которых появились ядрышки после оплодотворения.

Через 4 часа после опыления центральное ядро зародышевого мешка вступает в профазу, а иногда уже переходит в метафазу (рис. 10, табл. I) Зигота в это время еще находится в состоянии видимого покоя. Через 6 часов в зародышевом мешке формируются ядра эндосперма. К этому времени и в ядре зиготы появляются длинные хроматиновые нити, и зигота вступает в профазу (рис. 11, табл. I). В некоторых случаях через 6 часов зигота переходит в анафазу (рис. 12, табл. I). Через 8 часов в зародышевом мешке формируется от 4 до 8 ядер эндосперма. Зигота в это время переходит в телофазу (рис. 13, табл. I). В некоторых же случаях превращается в двухклеточный предзародыш (рис. 14, табл. II). Через 24 часа в верхней части зародышевого мешка образуется довольно много ядер эндосперма, и зигота превращается в зародыш с подвеском—образование, в котором насчитывается 4 (рис. 15, табл. II) или даже 8 клеток (рис. 16, табл. II. На рисунке изображены не все клетки зародыша).

Через 48 часов эндосперм формируется под стенками средней и верхней части зародышевого мешка, а зародыш является многоклеточным шаровидным образованием на подвеске среди клеток эндосперма (рис. 17, табл. II). Через 72 часа во всех указанных вариантах зародышевый мешок значительно увеличивается в размерах, энергично развивается эндосперм и растет зародыш. В этом периоде появляются первые признаки дифференцировки зародыша (рис. 18 и 18а, табл. II).

В пятом варианте опыта „опыление смесью пыльцы своего растения и растения другого сорта“ оплодотворение и развитие зародыша и эндосперма протекает несколько иначе. В этом варианте пыльцевая трубка изливает свое содержимое в зародышевый мешок через 30—45 минут после опыления (рис. 21, табл. III). Мужские гаметы раньше, чем в других вариантах освобождаются из цитоплазмы пыльцевой трубки и сливаются с яйцеклеткой и центральным ядром зародышевого мешка. Через 1 час 15 минут после опыления в ядре яйцеклетки и в центральном ядре зародышевого мешка уже появляются густые массы хроматинового вещества, и в обоих женских ядрах среди хроматиновых масс возникают ядрышки (рис. 23 и 24, табл. III). Через 2 часа 30 минут центральное ядро зародышевого мешка вступает в профазу. Через 3 часа оно переходит в метафазу (рис. 25, табл. III) и через 4 часа в зародышном мешке формируются первые два ядра эндосперма (рис. 26, табл. III). В это время и зигота вступает в профазу. Через 6 часов в зародышном мешке 4 ядра эндосперма часто уже приступают к новому делению, а зигота переходит в телофазу (рис. 27, табл. III), а в некоторых случаях даже превращается в двухклеточный предзародыш (рис. 28, табл. IV). Через 8 часов в верхней части зародышевого мешка формируются 8 ядер эндосперма, но предзародыш остается в виде двухклеточного образования (рис. 29, табл. IV). Через 24 часа под стенками средней и верхней части зародышевого мешка формируется эндосперм, и зародыш с подвеском представляет собой восьмиклеточное образование (рис. 30, табл. IV: на рисунке изображены не все клетки зародыша), а в некоторых случаях вступает в следующую фазу развития, так как его клетки из стадии покоя переходят в профазу. Через 48 часов, как и в других вариантах, зародыш в виде шаровидного образования расположен в эндосперме (рис. 31, табл. IV). Через 72 часа зародыш в пятом варианте опыта достигает значительно больших размеров, чем во всех других вариантах, и признаки дифференцировки в нем более заметны (рис. 32, табл. IV).

В варианте „свободное опыление“ опыление исследованных цветков происходило неодновременно; поэтому и сроки фаз развития зародыша и эндосперма установить не удалось.

## Обсуждение

1. *Оплодотворение.* Эмбриологическая литература последнего времени обогатилась новым материалом в познании процесса оплодотворения. На примере лилецветных К. Ю. Кострюкова [16, 17] показала, что пыльцевая трубка в состоянии зрелости несет в себе три поколения клеток. Первое поколение—первичная клетка пыльцевого зерна, которая под названием вегетативной клетки взаимодействует с тканями пестика: второе поколение—генеративная клетка, дающая в процессе деления, третье поколение, новую клетку—спермий. Новая клетка—спермий—в пыльцевой трубке идет впереди старой генеративной клетки и морфологически отличается от нее, так как отстает в развитии. Все три клетки связаны между собой обменом вещества, все попадают в зародышевый мешок и принимают участие в оплодотворении. К. Ю. Кострюкова считает возможным допустить, что новая клетка—спермий—принимает участие в формировании зиготы, развивающейся в новый организм растения.

Наши исследования дали возможность установить разнокачественность мужских гамет в зародышевом мешке подсолнечника. Причем, различая между гаметами одной и той же пары неуловимые в периоде, когда они еще сближены друг с другом, обнаруживаются при обособлении спермиев друг от друга и их вытягивании при приближении к яйцеклетке и центральному ядру зародышевого мешка и слиянии с последними. В этом периоде развития в некоторых случаях можно установить, что один из пары спермиев короче другого, а также, что более короткий является передним, более длинный—задним. Кроме разницы в размерах нам также удалось установить, что передний спермий сливается с яйцеклеткой, задний—с центральным ядром зародышевого мешка.

Как отмечено выше, К. Ю. Кострюкова показала, что у лилецветных в пыльцевой трубке передняя клетка является молодой клеткой—спермием, задняя—старой генеративной клеткой. Если допустить, что это положение мужских гамет характерно и для других групп растений, а также, что оно сохраняется и в зародышевом мешке, то наши данные свидетельствуют о том, что у подсолнечника с яйцеклеткой сливается новая клетка—спермий, а с центральным ядром зародышевого мешка—старая генеративная клетка. Таким образом, установленные нами факты оправдывают предположение, высказанное К. Ю. Кострюковой.

Говоря об оплодотворении у подсолнечника, необходимо также вернуться к старому вопросу о природе мужских гамет у этого растения. Хотя вопрос о клеточной природе мужских гамет, проходящих цикл развития в пыльцевой трубке, и решен в положительном смысле работами киевской школы эмбриологов (В. В. Финн [28, 29], К. Ю. Кострюкова [14, 15] и др.) и у ряда растений установлено также сохранение цитоплазмы мужских гамет и в зародышевом меш-

ке (у *Juglans* С. Г. Навашиным и В. В. Финном [24], у *Myosurus minimus* М. В. Чернояровым [30], у *Asclepias cornuti* В. В. Финном [27]), но у представителей семейства сложноцветных мужские гаметы до последнего времени описываются, а также изображаются на рисунках в виде ядер, лишенных цитоплазмы. Так, хотя С. Г. Навашин [22] и называет спермии подсолнечника клетками, но не отмечает наличия цитоплазмы вокруг ядер и на рисунках изображает спермии в виде ядер: Е. Н. Герасимова—Навашина [6] считает, что цитоплазма постепенно уменьшается у *Strepis capillaris* и рисует спермии этого растения в зародышевом мешке в виде ядер: Е. И. Устинова [26], описывая оплодотворение у подсолнечника, ничего не говорит о природе мужских гамет этого растения. Между тем нами установлено, что мужские гаметы в периоде их освобождения из цитоплазмы пыльцевой трубки в зародышевом мешке представляют собой сближенные друг с другом в пары ядра, окруженные общей светлой зоной. Светлая зона остается также видимой вокруг ядер мужских гамет и после их отдаления друг от друга, разрыхления и вытягивания при приближении к яйцеклетке и центральному ядру зародышевого мешка. В этом периоде развития светлая зона вокруг ядер спермиев остается всегда в связи с ядрами, окружая их. В определенный период развития она удлиняется. Кроме того, нами установлено, что вокруг ядра спермия, проникшего в цитоплазму яйцеклетки, некоторое время сохраняется светлая зона, подобная таковой вокруг ядер спермиев, лежащих в цитоплазме зародышевого мешка.

Какова же природа светлой зоны, многократно наблюдаемой нами вокруг ядер спермиев в зародышевом мешке?

Ввиду того, что наличие светлой зоны вокруг ядер спермиев подсолнечника в зародышевом мешке не является чем-то случайным, но установлено нами многократно, что светлая зона при удлинении спермиев также удлиняется; далее, что указанная светлая зона подобна таковой у спермиев видов *Juglans* и *Myosurus minimus*, а клеточная природа последних не вызывает сомнений; затем, что для множества растений доказана клеточная природа спермиев при подборе фиксажей, сохраняющих цитоплазму,—есть основание считать светлую зону вокруг ядер спермиев в зародышевом мешке подсолнечника за собственную цитоплазму спермиев и, следовательно, признать мужские гаметы подсолнечника в зародышевом мешке клетками.

Предполагая, что светлая зона вокруг ядра спермия, проникшего в цитоплазму яйцеклетки, является собственной цитоплазмой спермия, можно также допустить наличие слияния цитоплазмы спермия с цитоплазмой яйцеклетки, как это показал и Р. Б. Уэйли для *Vallisneria spiralis* [33]. Ввиду того, что светлой зоны вокруг ядра спермия, сливающегося с центральным ядром зародышевого мешка, мы не обнаружили, есть также основание предполагать, что в цен-

тральное ядро зародышевого мешка проникает ядро спермия, цитоплазма же его сливается с цитоплазмой клетки зародышевого мешка, как это предполагают С. Г. Навашин и В. В. Финн [24] для видов *Juglans*, М. В. Чернояров [30] для *Myosurus minimus*, и Р. Б. Уайли для *Vallisneria spiralis* [33].

Необходимо также остановить внимание на цитоплазме пыльцевой трубки, в избытке наблюдаемой нами в зародышевом мешке после проникновения в него нескольких пыльцевых трубок, а также на мужских гаметах, принесенных в зародышевой мешок и не сливающихся с яйцеклеткой и центральным ядром зародышевого мешка\*.

После предположения И. В. Мичурина [19], что „рядом с настоящим половым процессом, видимо, протекает и другой процесс, другое соединение частичек (*gemmulae*) мужского и женского организма...“ (т. I, стр. 397) и указаний Т. Д. Лысенко [18], что при половом процессе происходит взаимный обмен веществ, особенно же после фактов, установленных Г. А. Бабаджаняном [4] и свидетельствующих о явлениях полового ментора у растений, — для эмбриологов делается все яснее и яснее, что между цитоплазмой пыльцевых трубок, растущих по тканям пестика и изливающихся в зародышевый мешок, и тканями цветка, а также между мужскими гаметами, принесенными в зародышевый мешок, но не принимающими прямого участия в оплодотворении, и живым веществом зародышевого мешка происходит тесное взаимодействие, обмен веществ, влияющий как на развитие зародыша и эндосперма, так и на все растение в целом.

2. *Эмбриогенез.* Следя по часам за развитием зародышевого мешка после опыления в разных вариантах опыта, нам удалось установить, что в 5-ом варианте пыльцевая трубка в зародышевый мешок проникает раньше, чем в других вариантах, что здесь раньше происходит оплодотворение и раньше протекают первые фазы развития зиготы и центрального ядра зародышевого мешка. Но позже, через 8 часов, когда зигота превращается в двухклеточный предзародыш, затем через 24 часа, когда зародыш с подвеском представляет собой восьмиклеточное образование, и через 48 часов, когда зародыш является многоклеточным шаровидным, но еще недифференцированным образованием, замечается некоторое совпадение фаз развития зародыша и эндосперма в 5-ом и других вариантах опыта. Затем, в следующем периоде развития, через 72 часа, когда появляются первые признаки дифференцировки зародыша, снова делается заметной разница в развитии зародыша из 5-го и других вариантов опыта. Но появившаяся сейчас разница носит другой характер. В то время, как в первом периоде фазы развития зародыша из 5-го ва-

\* Проникновения мужских гамет в клетки семяночки, окружающие зародышевый мешок, наблюдаемого Я. Е. Эллегорием и В. В. Светозаровой [31, 32], на нашем материале мы не обнаружили.

рианта наступают раньше, чем в других вариантах, сейчас различие проявляется в размерах и степени дифференцировки зародыша. Зародыши из 5-го варианта, наблюдаемые через 72 часа, являются более крупными и имеют более заметные признаки дифференцировки, чем зародыши из других вариантов опыта.

Но наблюдаемое нами совпадение указанных фаз развития не является показателем задержки в развитии зародыша и эндосперма в 5-ом варианте опыта и делается понятным, если допустить неодинаковый темп развития зародыша и эндосперма в разные периоды их жизни (возможно, однако, что темп развития зародыша на ранних стадиях одинаковый в разных вариантах).

Так, если допустить, что первый период развития зиготы протекает одинаково быстро как в 5-ом, так и в других вариантах опыта, то в 5-ом варианте, где оплодотворение произошло раньше, первые фазы развития зиготы и эндосперма также будут наблюдаться раньше, чем в других вариантах. В этом периоде мы не будем наблюдать совпадения фаз развития зародыша и эндосперма в пятом и других вариантах. Затем, если предположить, что между формированием из зиготы двухклеточного предзародыша и переходом его в четырехклеточное образование протекает более длинный промежуток времени, в продолжение которого морфологические изменения не различимы, мы и будем наблюдать кажущееся совпадение фаз развития зародыша из 5-го и других вариантов опыта.

Появление разницы в размерах и степени дифференцировки между зародышами из 5-го и других вариантов опыта в более позднем периоде развития, через 72 часа, является показателем различия в интенсивности развития указанных зародышей. Зародыши из 5-го варианта, имеющие большие размеры, с более заметными признаками дифференцировки, развиваются более интенсивно, чем зародыши из других вариантов опыта.

Особенно интересно сравнить зародыши из 5-го варианта, полученные в результате опыления смесью пыльцы своего растения и растения другого сорта, с зародышами из 4-го варианта, возникшими в результате опыления пыльцой растений только другого сорта. Рис. 32, табл. IV изображает зародыш из 5-го варианта через 72 часа после опыления; рисунок 18а, табл. II изображает зародыш из 4-го варианта через такой же срок после опыления. Как из 5-го, так и из 4-го вариантов просмотрено по 6 зародышей в указанном периоде развития (через 72 часа). Все зародыши из 5-го варианта имеют одинаково большие размеры, соответствующие размерам зародыша, изображенного на рис. 32. В 4-ом варианте наблюдаются зародыши как меньшие, так и большие, чем изображенный на рис. 18а, но ни один зародыш из 4-го варианта не достигает размеров, равных зародышам из 5-го варианта. Для рисунка выбран зародыш, имеющий средние размеры.

Таким образом, наши исследования показали, что степень раз-

вития зародыша и эндосперма подсолнечника при разных способах опыления различна. В варианте „индухт“ оплодотворение большей частью не происходит; сравнительное изучение других вариантов опыта дает возможность установить, что развитие зародыша и эндосперма в 5-ом варианте начинается раньше и протекает более интенсивно, чем в других вариантах опыта.

К сожалению, при современной методике цитологического исследования нам пока не удастся дифференцировать поведение мужских оплодотворяющих элементов своего и чужого растения в тканях цветка. Но и при примененной методике наши наблюдения, при изучении эмбриогенеза подсолнечника, дают возможность установить наличие явлений полового ментора у растений.

### ОПИСАНИЕ РИСУНКОВ

Рисунки сделаны при помощи рисовального аппарата Аббе с увеличением: об. 40  $\times$  ок. 7. Детали к рисункам 19, 20 и 22, табл. III — с об. 10  $\times$  ок. 15 (4-кратная величина рисунка).

#### Т а б л и ц а 1

Рис. 1 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка вскоре после опыления до излияния в него содержимого пильцевой трубки. Видна яйцеклетка с ядром; под ней две синергиды. Ниже яйцеклетки — центральное ядро зародышевого мешка. В женских ядрах по одному ядрышку.

Рис. 2 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка вскоре после опыления до излияния в него содержимого пильцевой трубки. Видна нижняя часть яйцеклетки с ядром. Синергиды лежат над яйцеклеткой. Женские ядра гомогенны, в них по одному ядрышку.

Рис. 3 (4-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 1 час после опыления. Справа над яйцеклеткой помутневшая синергида. Спермии на указанном рисунке не изображены (рисунок сделан с двух срезов).

Рис. 4 (4-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 1 час 45 минут после опыления. Две мужские гаметы лежат в излившейся в зародышевый мешок цитоплазме пильцевой трубки.

Рис. 5 (3-ий вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 1 час после опыления. В цитоплазме яйцеклетки и вблизи центрального ядра зародышевого мешка лежат спермии. Слева над яйцеклеткой помутневшая синергида (рисунок сделан с двух срезов).

Рис. 6 (2-ой вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 1 час 30 минут после опыления. В ядре зиготы и в центральном ядре зародышевого мешка видно по одному скоплению хроматинного вещества (рисунок сделан с двух срезов).

Рис. 7 (3-ий вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 1 час 30 минут после опыления. В центральном ядре зародышевого мешка видны два скопления хроматинного вещества.

Рис. 8 (3-ий вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 2 часа 30 минут после опыления. В ядре зиготы и в центральном ядре зародышевого мешка по два ядрышка.

Рис. 9 (3-ий вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 2 часа 30 минут после опыления. В ядре зиготы и в центральном ядре зародышевого мешка по три ядрышка (рисунок сделан с двух срезов).

Рис. 10 (4-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 4 часа

после опыления. Центральное ядро зародышевого мешка в стадии метафазы. Зигота с двумя ядрышками в ядре (рисунок сделан с трех срезов).

Рис. 11 (3-ий вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 6 часов после опыления. Зигота в стадии профазы (в зародышевом мешке к этому времени сформированы четыре ядра эндосперма). На рисунке изображены два ядра эндосперма.

Рис. 12 (3-ий вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 6 часов после опыления. Зигота в анафазе (в зародышевом мешке четыре ядра эндосперма). На данном рисунке ядра эндосперма не изображены (рисунок сделан с двух срезов).

### Т а б л и ц а II

Рис. 13 (3-ий вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 8 часов после опыления. Зигота в телофазе (в зародышевом мешке восемь ядер эндосперма). На рисунке ядра эндосперма не изображены.

Рис. 14 (3-ий вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 8 часов после опыления. Двухклеточный предзародыш. Наверху влево помутневшая синергида. Справа и слева—ядра эндосперма.

Рис. 15 (2-ой вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 24 часа после опыления. Зародыш с подвеском—четырёхклеточное образование, окруженное ядрами эндосперма (рисунок сделан с двух срезов).

Рис. 16 (2-ой вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 24 часа после опыления. Зародыш с подвеском—восьмиклеточное образование. На рисунке изображены не все клетки зародыша (рисунок сделан с двух срезов).

Рис. 17 (1-ый вариант). Шаровидный зародыш на подвеске через 48 часов после опыления.

Рис. 18 (2-ой вариант). Зародыш через 72 часа после опыления.

Рис. 18а (4-ый вариант). Зародыш через 72 часа после опыления.

### Т а б л и ц а III

Рис. 19 (6-ой вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 1 час 45 минут после опыления. В зародышевом мешке две пары спермиев. Компоненты одной пары лежат между яйцеклеткой и центральным ядром зародышевого мешка; компоненты другой пары—в цитоплазме зародышевого мешка, вблизи излившейся в зародышевый мешок цитоплазмы пальцевой трубки.

а, б—детали к рисунку 19. Спермии второй пары вскоре после разъединения при большем увеличении. Изгибы петель длинных ядер окружены светлой зоной. Левый спермий, по видимому, передний, удлинённой формы; правый, по видимому, задний—округлый (рисунок сделан с трех срезов).

Рис. 20 (5-ий вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 15 минут после опыления. Две пары мужских гамет в зародышевом мешке. Компоненты одной пары уже проникли в яйцеклетку и центральное ядро зародышевого мешка; компоненты другой пары лежат в цитоплазме зародышевого мешка вблизи излившейся в зародышевый мешок цитоплазмы пальцевой трубки.

а, б, в — детали к рис. 20. Спермии при большем увеличении.

и. Спермии, соединенные друг с другом в форме бискупитообразного тела. Тесно сцепленные в клубочки ядра окружены светлой зоной.

б. Спермий в яйцеклетке.

в. Спермий в центральном ядре зародышевого мешка.

Рис. 21 (5-ий вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 30 минут после опыления. Пара спермиев в зародышевом мешке. Правый спермий только что проник в цитоплазму яйцеклетки, левый лежит в цитоплазме зародышевого мешка между яйцеклеткой и центральным ядром зародышевого мешка. Вокруг

спермия, проникшего в яйцеклетку, видна светлая зона (рисунок сделан с двух срезов).

Рис. 22 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 15 минут после опыления. Пара спермиев в зародышевом мешке. Левый спермий, повидимому, передний, находится в цитоплазме яйцеклетки, правый, повидимому, задний — в цитоплазме зародышевого мешка (рисунок сделан с двух срезов).

а, б — детали к рисунку 22. Спермии при большем увеличении. Вокруг ядра правого спермия видна светлая зона.

Рис. 23 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 1 час 15 минут после опыления. В ядре зиготы и в центральном ядре зародышевого мешка видны скопления хроматинного вещества, внутри которых возникли ядрышки.

Рис. 24 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 2 часа после опыления. В ядре зиготы и в центральном ядре зародышевого мешка видны по три ядрышка.

Рис. 25 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 3 часа после опыления. Зигота с двумя ядрышками в ядре. Центральное ядро зародышевого мешка в метафазе (рисунок сделан с двух срезов).

#### Т а б л и ц а IV

Рис. 26 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 4 часа после опыления. В зародышевом мешке два ядра эндосперма. Зигота до деления (рисунок сделан с двух срезов).

Рис. 27 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 6 часов после опыления. Зигота в телофазе (в зародышевом мешке 4 ядра эндосперма). На рисунке изображено одно ядро эндосперма.

Рис. 28 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 6 часов после опыления. Двухклеточный предзародыш (в описываемом зародышевом мешке четыре ядра эндосперма). На рисунке изображены три ядра эндосперма. Справа видна синергида (рисунок сделан с двух срезов).

Рис. 29 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 8 часов после опыления. Двухклеточный предзародыш (в описываемом зародышевом мешке восемь ядер эндосперма). На рисунке изображены два ядра эндосперма (рисунок сделан с двух срезов).

Рис. 30 (5-ый вариант). Верхняя часть зародышевого мешка через 24 часа после опыления. Зародыш с подвеском — восьмиклеточное образование, окруженное ядрами эндосперма. На рисунке изображены не все клетки зародыша.

Рис. 31 (5-ый вариант). Шаровидный зародыш на подвеске через 48 часов после опыления.

Рис. 32 (5-ый вариант). Зародыш через 72 часа после опыления.

Институт генетики и селекции  
растений АН Армянской ССР

Поступило 9 V 1952

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. А. А. Авакян — Управление развитием растительных организмов. Журн. Яровизация, 6, 75—119, 1938.
2. Г. А. Бабаджанян — Оплодотворение и наследственность. Изв. АН Арм. ССР, 4, 33—45, 1946.
3. Г. А. Бабаджанян — Избирательная способность оплодотворения сельскохозяйственных растений. Изд. АН Арм. ССР, 1947.
4. Г. А. Бабаджанян — Заметки о явлениях полового ментора у растений. Изв. АН СССР, сер. биолог., 4, 455—469, 1949.

5. Г. А. Бабджанян—Различия в жизнеспособности и наследственности у растений. Журн. Агробиология, 5, 3—12, 1950.
6. Е. Н. Герасимова-Нивашина—Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. Тр. Бот. института им. В. Л. Комарова. Морфология и анатомия растений. Вып. II, 294—355, 1951.
7. И. Е. Глуценко—Всегда ли теряется сортовая типичность при межсортовом скрещивании. Журн. Яровизация, 5—6, 171—195, 1939.
8. И. Е. Глуценко—Сохранение сортовой типичности гречихи при межсортовом пероопылении. Журн. Яровизация, 2, 68—75, 1941.
9. Ч. Дарвин—Различные формы цветов. Соч., т. 6, 1948.
10. Ч. Дарвин—Опыление орхидей насекомыми. Соч., т. 6, 1950.
11. Ч. Дарвин—Перекрестное опыление и самоопыление. Соч., т. 6, 1950.
12. А. А. Егиакян и А. М. Аветисян—О степени гибридности кукурузы при различных способах опыления. Изв. АН Арм. ССР (биол. и с.-х. наук), т. III, 2, 185—188, 1950.
13. А. А. Егиакян и А. М. Аветисян—Действие полового ментора при различных количествах пыльцы и способах опыления у кукурузы. Изв. АН Арм. ССР (биол. и с.-х. наук), т. IV, 3, 267—273, 1951.
14. К. Ю. Кострюкова—Существуют ли бесилазменные спермии у высших растений. Журн. Яровизация, 5—6, 153—161, 1939.
15. К. Ю. Кострюкова—Еще раз о спермиях покрытосеменных растений. т. X, 3, 180—190, 1949.
16. К. Ю. Кострюкова—До нитания про разную способность спермиев входить в цитоплазму одной пилочковой трубки. Бот. журнал АН УССР, т. VIII, 3, 16—30, 1951.
17. К. Ю. Кострюкова—К биологическому пониманию чередования поколений у покрытосеменных растений. Журн. общей биологии, т. XII, 5, 301—311, 1951.
18. Т. Д. Лысенко—Ментор—могучее средство селекции. Журн. Яровизация, 3, 1938.
19. И. В. Мичурин—Соч., т. 1, 1938.
20. А. А. Мкртчян—Ослабление депрессии эндосперма под влиянием полового ментора. Изв. АН Арм. ССР (биол. и с.-х. наук), т. 1, 129—133, 1948.
21. А. А. Мкртчян—Влияние пыльцы яровой и озимой пшеницы на развитие растений ржи. Изв. АН Арм. ССР (биол. и с.-х. наук), т. II, 1, 45—53, 1949.
22. С. Г. Навашин—Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных. Изб. тр., т. 1, 225—229, 1951. Впервые опубликовано в Известиях Имп. АН, т. XIII, 3, 1900, 335—340.
23. С. Г. Навашин—О самостоятельной подвижности мужских половых ядер у некоторых покрытосеменных растений. Изб. тр., т. 1, 236—246, 1951. Впервые опубликовано в Записках Киевского общ. естествоисп., т. 20, в. 4, 1910, 321—336, 1951.
24. С. Г. Навашин и В. В. Финн—К истории развития халазогамных *Juglans nigra* и *Juglans regia*. Записки Киевского общ. естествоисп., 22, в. 3—4, 1—85, 1912.
25. И. Г. Симонкулян—Повышение жизнеспособности потомства хлопчатника при дополнительном жукоопылении. Изв. АН Арм. ССР (биол. и с.-х. наук), т. IV, 3, 275—281, 1951.
26. Е. И. Устинова—Эмбриологический анализ завязей подсолнечника при опылении смесью пыльцы. Журн. Агробиология, 3, 104—113, 1951.
27. В. В. Финн—Мужские клетки у покрытосеменных. Сперматогенез и оплодотворение у *Asclepias cognati*, Bot. gaz., 80, 1925.
28. В. В. Финн—Спермии—клетки у покрытосеменных растений. Бот. журнал СССР, т. 25, 2, 155—175, 1910.
29. В. В. Финн—Мужские гаметы покрытосеменных растений. ДАН СССР, т. XXX, 5, 454—456, 1911.
30. М. В. Черняков—Новые данные в эмбриологии *Myosurus minimus* L. Записки Киевского общества естествоиспытателей, т. XXIV, 3, 95—170, 1915.

31. Я. Е. Эллергорн и В. В. Светозарова—Новое в изучении процесса оплодотворения у покрытосеменных растений. Бот. журнал СССР, т. 34, 6, 569—581, 1919.
32. Я. Е. Эллергорн и В. В. Светозарова—Процесс оплодотворения у покрытосеменных растений. Изв. АН СССР, 20—42, 1950.
33. R. B. Wylie—Some Aspects of Fertilization in Vallisneria, American Journal of Botany, vol. 28, 2, 169—174, 1941.

Գ. Կ. ՌԵՆԵՏԿԿԱՅՈՒ

ՄԵԿԱԾԱՂԿԻ ԲԵՂՄՆԱՎՈՐՈՒՄԸ ԵՎ ԷՄԲՐԻՈԳԵՆԵԶԸ ՓՈՇՈՏՄԱՆ ՏԱՐԲԵՐ ԵՂԱՆԱԿՆԵՐԻ ԴԵՊՔՈՒՄ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Ստուճանասիրությունը համար վերցված են արևածաղկի երկու սորո՝ ֆուկսինկա № 62 — սև դույնի սերմերով և Բոլղարիա — սպիտակ գույնի սերմերով: Փոշոտումը կատարված է հետևյալ վարիանտներով՝ 1. ինցուխու, 2. փոշոտումնույն սորտի բույսի փոշիով, նախօրոք հեռացնելով իր փոշին, 3. փոշոտում իր բույսի և նույն սորտի բույսի փոշիների խառնուրդով, 4. փոշոտում այլ սորտի բույսի փոշիով, նախօրոք հեռացնելով իր փոշին, 5. փոշոտում իր բույսի և այլ սորտի բույսի փոշիների խառնուրդով, 6. ազատ փոշոտում:

Որպես մայրական ձև վերցված են ֆուկսինկա № 62 սորտի բույսերը 2-րդ և 3-րդ վարիանտներում. որպես փոշոտիչներ ծառայել են նույն սորտի բույսերը (ֆուկսինկա 62), իսկ 4-րդ և 5-րդ վարիանտներում Բոլղարիա սորտի բույսերը: Յուրաքանչյուր վարիանտի համար վերցված է արևածաղկի 4—5-ական բույս:

Ցարբեր ձևի փոշոտումից ստացված սերմաբանների ուսումնասիրությունը ցույց է տվել, որ փոշոտման տարրեր եղանակների դեպքում սաղմի և էնդոսպերմի զարգացման ստիմուլանները տարբեր են:

Ինցուխու վարիանտում մեծ մասամբ բեղմնավորում չի կատարվում. սերմակալման տեղոսն աննշան է: Բացի այդ սերմերն ունենում են ամենափոքր կշիռը: Փորձի մյուս վարիանտների համեմատությունը հնարավորություն է տալիս որոշելու, որ սաղմի և էնդոսպերմի զարգացումը 3-րդ վարիանտում փաղ է սկսվում և ընթանում է այնպիսի ինտենսիվ, քան մյուս վարիանտներում: