

Г. А. Бабаджаниян

И. В. Мичурин и некоторые проблемы генетики и теории оплодотворения

Генетика и закономерности биологии оплодотворения

Значение исследований по биологии оплодотворения для разрешения задач, стоящих перед генетикой и эволюционной теорией, впервые наиболее четко оценил Ч. Дарвин. Великий биолог почти на протяжении всей своей научной деятельности занимался разносторонним изучением вопросов цветения, опыления и оплодотворения растений, и в этой области сделал ряд глубоких теоретических обобщений, имевших большое значение для обоснования его воззрений на явления наследственности и изменчивости организмов. В дальнейшем были получены новые факты, подтвердившие непосредственную заинтересованность различных областей биологии в достижениях теории оплодотворения. Однако никто так не сблизил экспериментальную генетику с биологией оплодотворения, как это сделал И. В. Мичурин.

В научном творчестве И. В. Мичурина вскрываются общность, внутренняя, неразрывные связи законов наследственности и оплодотворения. Зародышевые клетки, физиологически объединяющиеся в процессе оплодотворения, образуют основу нового организма — оплодотворенную яйцеклетку — самую активную систему из всех органических тел, способную к быстрым и глубоким по сравнению со всеми последующими на поздних стадиях эмбриогенеза и онтогенеза процессами развития. Метаболические процессы здесь доходят до огромного напряжения, что выражается в максимально высоком уровне энергии роста и глубины превращений, который затем постепенно снижается и входит в «норму» вместе с завершением процессов окончательно формирующих зародыш. Благодаря этой исключительной особенности процессов воспроизведения всякое действительное экспериментальное или естественное изменение внутренних условий оплодотворения приводит к последствиям, которые приобретают решающее значение для формирования наследственного типа потомков, их формообразовательных возможностей и в подавляющем большинстве случаев оказывают положительное или отрицательное воздействие на жизнеспособность вновь возникающих организмов. Во всех отношениях зарождение новой особи путем объединения воспроизводительных клеток — событие величайшего значения, определяющее не только возможность генетической преемственности жизни, но и оказывающее глубокое влияние на все дальнейшее течение индивидуального развития организма.

Осуществленный под влиянием идей И. В. Мичурина и его научных открытий резкий поворот генетической мысли к проблемам биологии опло-

дотворения имел огромное значение для последующего развития экспериментальной генетики и эволюционной теории. Развивая взгляды Дарвина на явления полового воспроизведения, И. В. Мичурин впервые со всей определенностью показал наличие избирательности зачатковых клеток в оплодотворении и одновременно экспериментально вскрыл наследственную обусловленность этого фундаментального закона природы. Трудно переоценить значение теории избирательного оплодотворения для генетики. Под влиянием этой теории гипотеза случайного оплодотворения и механического комбинирования гамет была оставлена многими генетиками.

Представления о роли гибридизационных процессов и значении полового воспроизведения в изменчивости органического мира, основанные лишь на наблюдениях и результатах, ограниченных по своим возможностям опытов искусственного воспроизведения, неизмеримо расширились и обогатились в связи с открытием И. В. Мичуриным новых закономерностей полового сближения видов. И. В. Мичурин вскрыл многие и до него науке неизвестные пути, которыми природа облегчает для себя достижение перекрестного оплодотворения не только внутри видов, но и между видами и родами, и тем самым более значительной в настоящее время представляется роль гибридизации и перекрестного опыления в формообразовательных процессах живой природы.

И. В. Мичурин создал основы новой теории оплодотворения. Его представление о природе процессов оплодотворения учитывает, а не устраняет основной вывод предшествующего периода развития биологии о том, что физиологическое объединение воспроизводительных элементов, или, как выражается И. В. Мичурин, «слияние гамет производителей» и есть наиболее решающая и характерная особенность «первого и настоящего полового акта». И. В. Мичурин открывает всю сложность процессов оплодотворения. Он экспериментально доказывает наличие функциональных особенностей различных процессов, составляющих содержание оплодотворения. И. В. Мичурин доказал, что по своим генетико-физиологическим последствиям следует различать процессы физиологического объединения двух воспроизводительных клеток «...продуктом которого является зародыш, заключающий в себе зачатки будущих форм растения» и процессы активного биологического участия в оплодотворении других воспроизводительных клеток. Эти последние процессы могут иметь место и тогда, когда оплодотворение яйцеклетки может и не осуществиться, они часто определяют самую возможность объединения половых клеток, оказывают большое влияние на гибридизацию, на уровень жизнеспособности потомства, в некоторых случаях вызывают партеногенетическое развитие яйцеклетки и, возможно, обуславливают редкие случаи телегонии.

Открытие И. В. Мичуриным функциональных особенностей различных процессов оплодотворения с полным основанием можно назвать великим открытием. Значение этого открытия громадно во всех отношениях. В свете мичуриновского учения о функциональных различиях процессов оплодотворения облегчается решение целого ряда основных генетических проблем. По-новому освещаются причины в эволюции, приведшие к столь

слаженному сочетанию приспособлений в цветке обоеполых растений, одновременно благоприятствующих самоопылению и перекрестному опылению. Открываются новые источники формообразовательных процессов, вызываемых перекрестным опылением. Выясняется или облегчается познание биологической роли собственной пыльцы растения при гибридном оплодотворении или пыльцы чужих разновидностей и видов при внутривидовом (внутрипородном) воспроизведении. Открываются новые перспективы для более глубокого изучения проблем стерильности, отдаленной гибридизации, депрессии и вырождения. Мы значительно продвигаемся в понимании явлений наследования признаков ряда опылителей, «соматического оплодотворения» и телегонии.

Это учение имеет большое практическое значение. По-новому встают вопросы теории и методики гибридизации. Вскрывается значение метода дополнительного чуждоопыления для подготовки исходного материала селекции. Вследствие этого становится возможным дальнейшее повышение эффективности индивидуального отбора. Открываются новые средства для преодоления депрессии узкокровного воспроизведения. Облегчается устранение гибридной депрессии и создаются возможности для повышения жизнеспособности организмов при константном сохранении их наследственности.

Константное воспроизведение и избирательность половых элементов в процессе оплодотворения

Одним из могущественных результатов наследственности является константное воспроизведение. Это — основа относительного постоянства живой природы. Разновидности и виды потому и обладают относительной долговечностью, что благодаря наследственности в самых широких размерах обеспечивается их константное воспроизведение. Но было бы неправильно в наследственности видеть лишь консервативное начало. Не только сохранение и развитие существующих разновидностей и видов, но и их эволюционное формирование, как и возникновение новых видовых форм было бы невозможно без широкого распространения приспособлений, обеспечивающих константное воспроизведение. Поэтому константное воспроизведение имеет решающее значение для эволюционной изменчивости живой природы, поскольку оно является важнейшим условием наследования новых признаков и свойств организмов, предпосылкой их развития и закрепления в последующих поколениях. В этом смысле константное воспроизведение представляет собой едва ли не самое фундаментальное явление природы, основу ее существования и развития, обеспечивающее как относительное постоянство видовых форм, разновидностей и видов, так и их эволюционную изменчивость.

Однако законы, вследствие которых столь широко обеспечивается в природе константное воспроизведение, еще не совсем ясны. Многие исследователи справедливо отмечали, что генетическое расхождение в истории эволюции живых форм, привели к явлению трудной скрещиваемости

или к взаимному бесплодию видов стало важнейшей причиной константного воспроизведения. И. В. Мичурин писал, что этим «...вероятно природа и старается уберечь виды в относительной неизменяемости».

«В тех больших семействах растений,— писал Дарвин,— которые содержат много тысяч родственных видов, рыльце каждого из них отличается с безошибочной точностью свою собственную пыльцу от пыльцы каждого другого вида» [6, стр. 626].

Это явление относится лишь к представителям видов, которые или вовсе не скрещиваются друг с другом или скрещиваются крайне редко. Понятно, что в этих случаях только пыльца собственного вида и в состоянии произвести оплодотворение. Этот же самый вопрос в отношении легко скрещивающихся друг с другом близких видов и разновидностей одного и того же вида не подвергался систематическому изучению, между тем именно в отношении этих форм установление закономерностей оплодотворения, способствующих константному воспроизведению, имеет особое значение, имея в виду, что чрезвычайное распространение между ними перекрестного опыления и легкая их скрещиваемость могли бы резко ограничить или во многих случаях сделать невозможным такое воспроизведение. И, действительно, существует мнение, будто пыльца чужих разновидностей в большинстве случаев обладает большей оплодотворяющей способностью, чем пыльца собственной разновидности и почти во всех случаях по отношению к пыльце собственных цветков растения.

Прежде чем окончательно принять это воззрение о превалирующей оплодотворяющей способности пыльцы чужих разновидностей, следовало бы выяснить, каким же образом в условиях неограниченного перекрестного опыления и легкой взаимной скрещиваемости разновидностей и близкие виды могут сохранить себя, а составляющие их особи передавать потомству свои индивидуальные отличия,— о чем Дарвин писал как о «...великом действующем начале изменчивости...» [7, стр. 131], если пыльца чужих разновидностей обладает превосходящей оплодотворяющей способностью? С теоретической точки зрения как раз наоборот более вероятным представляется, что если при столь благоприятных условиях массовой гибридизации растений тем не менее естественные гибриды всегда составляют лишь небольшую часть растительных сообществ, а константно воспроизводящие свой наследственный тип разновидности численно превосходят их, то, должно быть, это является результатом не ограниченных размеров перекрестного опыления, а того, что и пыльца собственной разновидности или близких разновидностей обладает гораздо большей оплодотворяющей способностью, чем пыльца чужих и в генетическом отношении обособившихся разновидностей.

Внимательное ознакомление с многочисленными данными, которые были получены в последние годы различными исследователями проблемы избирательного оплодотворения сельскохозяйственных растений, показывает, что несмотря на многие исключения, в подавляющем большинстве случаев, когда растения опыляются пыльцой различных разновидностей и близких видов и, одновременно, они получают пыльцу собственной раз-

новидности, оплодотворение преимущественно происходит пылью собственной формы растения.

Как показывают данные, эта закономерность проявляется и в тех случаях, когда у столь различных по биологии цветения и опыления растений, как пшеница и кукуруза, в качестве пыльцы собственной формы в смеси представлена не пыльца от других растений материнской разновидности, а пыльца собственных цветков растения. Что касается превалирующей оплодотворяющей способности пыльцы собственной разновидности, то это относится, должно быть, ко многим растениям и среди них таким, как пшеница, хлопчатник, ячмень, табак, кукуруза, рожь и, вероятно, другие.

Для иллюстрации этого положения приводим некоторые данные, которые были получены в лаборатории биологии оплодотворения Института генетики и селекции растений АН Армянской ССР. Более полно этот вопрос изучался на пшенице. За 1951—1954 гг. с различными разновидностями было проведено 35 опытов. На рыльца кастрированных цветков наносилась обильная смесь пыльцы от какого-нибудь одного чужого сорта (обычно принадлежащего другой разновидности, чем сорт материнского растения) и пыльца собственной формы. В некоторых опытах была использована пыльца собственных цветков растения, и в таких случаях она предварительно собиралась и снова наносилась на рыльце цветка в смеси с пылью чужой разновидности. После опыления колосья изолировались. Почти всегда параллельно производилось опыление пылью только чужой разновидности, чтобы выяснить, частоту константного воспроизведения при «чистом чужеопылении». Во всех случаях в качестве материнских форм брались растения сортов, имевших несколько рецессивных, а в качестве отцовских — доминантных признаков. Размеры статьи не позволяют привести подробные данные многолетнего изучения, поэтому мы ограничимся общими результатами. В 2 опытах из 35 пыльца чужой разновидности брала верх над пылью собственной разновидности, а в 33 опытах наблюдалось явное преимущественное оплодотворение растений пылью материнской разновидности. В 22 опытах в качестве пыльцы собственной разновидности была взята пыльца от других растений своей же разновидности и указанные 2 опыта, в которых наблюдалось преимущественное оплодотворение чужой пылью относились к этой группе. В 20 же опытах было отмечено преимущественное оплодотворение пылью собственной разновидности. В 13 опытах, в которых пыльца чужих разновидностей находилась в смеси с пылью собственных цветков растения, оплодотворение произошло на 84%, а в остальных 16% — пылью чужих разновидностей.

Из 1542 растений, полученных во всех опытах, 1146 или 74,36% воспроизвели константно наследственность собственной разновидности, а 396 были гибридными. При «чистой гибридизации» только пылью чужих разновидностей материнский тип воспроизвели 4,48% растений. В большинстве же случаев такая гибридизация не приводила к воспроизведению растений материнского типа. В серии опытов 1955 г. при обычной гибридизации было получено 379 растений, из которых только 6 имели

тип материнской наследственности. Из 100 растений в среднем 76 преимущественно оплодотворялись пыльцой собственной формы. Это видно из результатов полинейного анализа данных.

Годы	Количество линий	Линии с преобладающим количеством потомков материнск. типа		Линии с преобладающим количеством потомков гибридного типа		Линии с равным количеством потомков гибридного и материнского типа	
		линии	%/о	линии	%/о	линии	%/о
1953	144	102	70,8	25	17,4	17	11,8
1954	125	94	75,2	26	20,8	5	4
1955	145	120	82,7	15	10,3	10	7

Удивительно, как велико значение наследственной принадлежности растений для их избирательного оплодотворения. Ни при каких условиях перекрестного опыления не создаются столь благоприятные обстоятельства для чужих разновидностей как в таких опытах. Рыльца растений в обильном количестве получали пыльцу чужих разновидностей и несмотря на это совершенно закономерно в подавляющем большинстве случаев имело место преимущественное оплодотворение пыльцой собственной разновидности.

В течение многих лет в нашей лаборатории этот вопрос изучался и в отношении растений кукурузы. Отличие этого исследования от многих других опытов по избирательности заключалось в том, что в качестве пыльцы материнской формы мы брали пыльцу собственных метелок растений. В одном варианте рыльца растений опылялись пыльцой чужих сортов, так как это обычно делается при гибридизации. В другом же варианте к пыльце чужих растений примешивалась пыльца собственного растения, опыляемые сорта и опылители подбирались по контрастным признакам, чтобы облегчить анализ потомства.

Когда растения зубовидного желтого сорта опылялись пыльцой сахарного синего сорта, получилось 97,62% синецветных (ксенийных) семян. Но как только к пыльце этого опылителя была примешана пыльца метелок опыляемых растений, ни одного синего зерна не было получено, и все они были желтого цвета.

При опылении растений белозерного сорта (ВИР 6728) смесью пыльцы двух чужих сортов (кремнистый желтый и зубовидный желтый) получилось 98,96% желтых (ксенийных) семян. Но когда к пыльце этих сортов была прибавлена собственная пыльца растения, ксенийных зерен было получено всего лишь 1,6%. При опылении растений этого сорта смесью пыльцы двух других желтозерных сортов было получено 85,76% ксенийных семян, а при наличии в смеси пыльцы своего растения ксенийные зерна составляли лишь 13,63%. В подавляющем большинстве случаев, как только в оплодотворении принимала участие пыльца собственной формы, происходила как бы «смена эффекта» и размеры гибридного воспроизведения резко сокращались. Это же явление широких размеров

константного воспроизведения при ветроопылении растений различных сортов было обнаружено многими исследователями и в литературе неоднократно отмечалось. Акад. П. М. Жуковский пишет: «У маиса резко выражено избирательное оплодотворение. При взаимном переопылении двух сортов, каждый из них в первую очередь оплодотворяется от пыльцы своего сорта» [9, стр. 120].

П. В. Михайлова [14] в своей работе «Сорт и особь в избирательном оплодотворении» показала действие этой же закономерности в отношении табака и махорки. Из 18 опытов в 12 у махорок «...избиралась пыльца какого-либо сорта своей же разновидности».

В исследованиях С. Г. Барсегяна в Институте генетики и селекции растений АН АрмССР при опылении растений табака сорта Самсун-27 пыльцой своей формы и чужой разновидности (Остролист-2747) 93,2% растений воспроизвели тип материнской формы (при «чистой гибридизации»—2,2%). При опылении смесью пыльцы этого сорта с пыльцой Дюбек-44 — 97,8% константно воспроизвели собственную форму (при «чистой гибридизации»—2,3%). Во всех случаях было установлено преимущественное оплодотворение растений пыльцой собственной разновидности. Такие же данные различными исследователями были получены и в отношении хлопчатника. Большой интерес представляет сопоставление данных по избирательному оплодотворению у столь различных растений как ячмень и рожь.

В одном из опытов С. Я. Краевого [10] растения ячменя паллидум (4647 Алжир) опылялись пыльцой собственной разновидности и трех чужих разновидностей. 69% полученных растений константно воспроизвели наследственный тип материнской формы. В другом опыте растения медикум, опыленные пыльцой своей разновидности и смесью пыльцы трех чужих разновидностей, на 93,83% в потомстве воспроизвели тип материнской разновидности. Здесь наблюдается та же закономерность преимущественного оплодотворения пыльцой собственной разновидности.

Наследственная обусловленность оплодотворения у ржи была показана С. П. Хачатуровым [24], А. А. Авакяном и Н. И. Фейгинсоном [1], И. Е. Глушенко [4], С. В. Мокровым [15, 16] и др. исследователями. В опытах С. В. Мокрова [15] озимые сорта, переопылившиеся пыльцой своих форм и ярового сорта Саратовская, воспроизвели в первом поколении тип собственной формы на 77,5% (Харьковская-282); 88,9% (Петкус-194) и 93,2% (Таращанская), «...озимые сорта обладают высокой избирательностью к пыльце озимой ржи».

Конечно, имеется много примеров, когда при опылении смесью пыльцы или при метроопылении пыльца чужих разновидностей брала верх над пыльцой собственной разновидности, однако это число примеров в совокупности намного уступает случаям, в которых наблюдается вполне четкое и закономерное превалирование в оплодотворении пыльцы собственной или физиологически близких разновидностей. И. В. Мичурин писал о том, что растения охотнее оплодотворяются пыльцой своих ближайших родичей. Наследственная обусловленность избирательного оплодотворе-

ния не может не привести к таким результатам. Вероятность оплодотворения пылью двух наследственных типов неодинакова, и здесь проявляется действие закона избирательности оплодотворения. Многочисленные опыты показывают, что наследственная природа опыляемых растений, физиологическая дифференциация, определяющая степень различий разновидностей, оказывает глубокое влияние на характер и направление избирательности оплодотворения. Перекрестное опыление чрезвычайно распространено. Но вследствие закона константного воспроизведения, благоприятствуемого преимущественным оплодотворением растений пылью собственной формы, большинство разновидностей не обладает склонностью к массовой гибридизации, хотя ее размеры достаточно широки, чтобы вызвать формообразовательные процессы гибридной природы, имеющих большое эволюционное значение. Константное же воспроизведение, обеспечивая наследование индивидуальных отличий, этого «великого действующего начала изменчивости...» (Дарвин) способствует дифференциации вида и возникновению новых видовых форм и тем самым выступает как могущественный фактор изменчивости в истории развития растений.

Перекрестное опыление и жизненность константно воспроизводящих свой наследственный тип разновидностей

Если столь велико значение пылцы растений собственной разновидности для константного воспроизведения, а, следовательно, и для накопления, развития в процессе жизни разновидности полезных изменений, то одной из удивительных особенностей биологии оплодотворения является польза, которую она извлекает от переопыления пылью чужих разновидностей вследствие соучастия пылцы последних в процессах оплодотворения. В практике работ государственных селекционных станций и в опытах многих исследователей накопилось большое количество фактов, которые показывают, что перекрестное опыление между различными разновидностями, часто приводит к повышению жизненности и продуктивности потомства, константно воспроизводящего наследственный тип материнской разновидности. И. В. Мичурин первым показал, что опыление смесью пылцы приводит к новому эффекту по сравнению с отдельным опылением ее компонентами. Дальнейшие обширные исследования полностью подтвердили это мичуринское положение, открывшее возможность для постановки новых опытов по столь важной проблеме генетики, как проблема жизненности. В результате этих исследований была открыта закономерность двойственной функции перекрестного опыления, заключающаяся не только в том, что оно осуществляет перекрестное оплодотворение путем скрещивания и гибридизации, но и в том, что видоизменяя менторальные процессы в оплодотворении, перекрестное опыление оказывает существенное влияние и на изменение уровня жизненности потомства.

Справедливость этого положения в настоящее время может быть подтверждена многими примерами.

А. А. Уколов [22] методом перекрестного опыления и отбором растений, константно воспроизводящих тип материнской наследственности, значительно улучшил сорт озимой пшеницы Московская-2453. Это видно из следующих данных автсра.

Урожай озимой пшеницы Московская-2453 и Московская-2453
у: ученная (в ц/га) по годам (1951—1953)

С о р т а	Г о д ы			Среднее за три года
	1951	1952	1953	
Московская-2453	20,9	26,8	27,3	25
Московская-2453 улучшенная	24,3	30,6	30,8	28,6

Особый интерес представляют результаты опытов, в которых уровень урожайности константно себя воспроизводящих разновидностей определялся не только путем сравнения с урожайностью непереспыленных растений, но и с урожайностью от внутрисортного скрещивания. Такие данные более обоснованно показывают действие соучастия пыльцы чужих разновидностей при внутриразновидностном воспроизведении. По данным Е. Н. Фолькманн [23], если урожай растений сорта Лютеценс-062 от естественного цветения принять за 100, то урожай от внутрисортного скрещивания составил 111,4%, а от межразновидностного переспыления константно воспроизводившие наследственность материнского типа растения дали урожай на 138,3%. Такие же данные, показавшие положительное действие дополнительного чужеспыления на жизнеспособность растений материнской фракции, в нашей лаборатории были получены в отношении хлопчатника.

Сорта и комбинация	В а р и а н т ы	
1298	Естественное цветение	28,3
108Ф	Естественное цветение	31,7
108Ф × 1298	Дополнительное чужеспыление	35,8

Такие же результаты были получены и в отношении других сортов и комбинаций хлопчатника. В дальнейшем П. М. Нерсисян [17] показал благотворное влияние дополнительного чужеспыления на сохранение плодоеlementов и количество оформившихся коробочек.

Опыты многих исследователей показали определенное воздействие на уровень жизнеспособности потомства не только дополнительного чужеспыления пыльцой близких разновидностей, но и относительно далеких видов и родов растений.

В исследованиях Н. С. Саркисян [19] в нашей лаборатории растения ржи сорта «Воронежская» в одном из вариантов после кастрации цветков подвергались опылению пыльцой пшеницы, а в другом не подвергались

лись. Растения обоих вариантов были оставлены для свободного перекрестного опыления. В потомстве растения от этих двух вариантов опыления по жизнениности значительно отличались друг от друга.

Варианты	Количество растений	Среднее одного растения			
		Высота в см	Количество продуктивных стеблей	Общий вес	Вес зерна
Растения от перекрестного опыления кастрированных цветков ржи	39	136	12	73	24,11
Растения от перекрестного опыления кастрированных цветков ржи, предварительно получивших пыльцу пшеницы	41	135	16	93	29,35

Совместное действие приспособлений, обеспечивающих одновременное или последовательное осуществление самоопыления и перекрестного опыления, приводит к тому, что оплодотворение, как правило, происходит смесью пыльцы, отчего растения часто получают пользу как при самооплодотворении, так и при перекрестном оплодотворении внутри собственной разновидности или различными разновидностями вида.

Эта польза, судя по многочисленным данным, заключается в том, что при оплодотворении смесью пыльцы часто увеличивается плодовитость растений и повышается жизнениность их потомства. Перекрестное опыление между разновидностями и видами выступает как могущественный фактор их жизни, непрерывно вызывающий процессы, поддерживающие их жизненный уровень, создающий неограниченные возможности для их эволюционного совершенствования, ограждающий их от депрессии изолированного воспроизведения и таким образом способствующий процветанию видов.

Дихогамия и жизнениность растений

Прошло около 150 лет со времени открытия дихогамии. С тех пор стало известно, что явление одновременного созревания тычинок и пестиков широко распространено в растительном мире. И. М. Поляков [18] справедливо отмечает, что познание природы дихогамии «...представляется исключительно важным для понимания всей биологии оплодотворения растений. В понимании этого явления — узел важнейших вопросов биологии цветка».

Роль дихогамии как мощного фактора, обеспечивающего широкое распространение перекрестного опыления, была особо подчеркнута Дарвиным. В настоящее время, после работ И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко, вскрывших значение оплодотворения для формирования внутренней физиологической и генетической разнокачественности организма в свою

очередь определяющей уровень его жизнеспособности, открывается возможность для новой постановки проблемы функциональной значимости явления дихогамии. Теперь уже представляется очень вероятным, что дихогамия так же, как и выше нами было отмечено, для перекрестного опыления имеет двойственную функцию, заключающуюся не только в благоприятствовании перекрестному опылению, что является признанным в современной биологии, но и в обеспечении физиологических различий в воспроизводительных клетках путем одновременного созревания половых органов, что, очевидно, имеет огромное значение для жизнеспособности потомства, возникающего как при самооплодотворении, так и путем перекрестного оплодотворения.

Исследованиями нашей лаборатории [3, 25] было установлено, что такие растения, как рожь и пшеница также являются дихогамными. У них рыльца созревают и приобретают нормальную восприимчивость значительно раньше, чем созревают и разрываются их собственные пыльники. Следовательно, эти растения протерогиничны.

Наблюдения над цветением и опылением у ржи показали, что на самой последней стадии развития колоса, перед цветением 96% общего количества цветков оказались сомкнутыми и, следовательно, не были подвергнуты чуждоопылению. Это было установлено путем микроскопического просмотра извлеченных рылец. То же самое имеет место и у пшеницы, у которой расхождение цветковых чешуек и разрыв собственных пыльников и их выход из цветка в подавляющем большинстве случаев совпадают. Рыльца растений вполне развитые и, как видно из опытов нашей лаборатории, способные к нормальному восприятию пыльцы, в подавляющем большинстве случаев не подвергаются чуждоопылению до тех пор, пока не наступает цветение собственных цветков и, таким образом, они не становятся доступными для опыления пылью от чужих растений.

Следовательно, биологическая функция дихогамии у пшеницы осуществляется не вследствие того, что перенос чужой пыльцы на рыльце цветка наступает раньше, чем происходит самоопыление собственного цветка, а тем, что и при самоопылении и при перекрестном опылении молодая и свежая пыльца собственного цветка и чужих растений переносится на относительно рано созревшее рыльце. В этом случае возрастные различия в наступлении созревания пыльников и рылец растений должно быть служат новым источником физиологической разнокачественности воспроизводительных элементов, что не может не отразиться благоприятно как на самом акте оплодотворения, так и на жизнеспособности потомства растения.

Преждевременное гомогамное оплодотворение биологически вредно. Для изучения этого вопроса в нашей лаборатории с различными сортами пшеницы были проведены опыты, в которых за 24 часа до наступления цветения, когда пыльники собственных цветков были или желтоватозеленые или желтые, а рыльца, как показало предварительное изучение, вполне зрелые, цветки одной половины колоса опылялись пылью чужих растений (вариант гомогамного скрещивания), а другая половина остав-

лялась для самоопыления (вариант дихогамного самооплодотворения). Каждая пара семян с одного и того же растения, представляющая оба варианта, была высеяна в одном вазоне, чтобы как по линейному происхождению, так и при выращивании, их поставить как можно в более одинаковые условия. Анализ результатов этого исследования показал, что в подавляющем большинстве случаев растения от дихогамного самооплодотворения по уровню жизненности и их продуктивности имели превосходство над растениями гомогамного скрещивания. По таким показателям, как общий вес растения, количество продуктивных стеблей и вес зерна с одного растения в потомстве 86 растений (общее количество изученных растений равняется 249), в 71 случае дихогамное самооплодотворение привело к превышению жизненности над растениями от гомогамного скрещивания, а в 15 случаях они уступали последним.

Опыление смесью пыльцы и ослабление гибридной депрессии

Идея И. В. Мичурина об опылении растений смесью пыльцы оказалась плодотворной во многих отношениях.

Имеются некоторые разновидности пшеницы, которые хорошо развиваются, плодоносят и нормально скрещиваются со многими другими. Но в некоторых, строго определенных комбинациях они образуют потомство, которое в ранний период жизни, еще до выхода растений в трубку, погибает. В других случаях, если возникшие таким образом растения не погибают, то развиваются слабо и резко отличаются от нормальных растений сильно выраженной депрессией. Это явление было отмечено в опытах многих исследователей [2, 5, 8, 11].

Однако природа этого интересного биологического явления еще не известна. Впервые А. А. Авакяну [2] удалось показать, что при прибавлении во время гибридизации таких двух, при взаимном скрещивании дающих погибающее потомство, растений (в его опыте Гостианум-0237 и 1160) небольшого количества пыльцы материнского сорта ослабляет и во многих случаях полностью устраняет эту депрессию. Таким методом были получены гибридные растения, которые нормально развивались и плодоносили. Для дальнейшего изучения этого явления представляло определенный интерес выяснение характера соучастия пыльцы материнского сорта в процессах гибридного оплодотворения, приводящего к восстановлению жизненности потомства.

В нашей лаборатории А. А. Мкртчян были проведены исследования с целью выяснения роли генетически более далекого опылителя в устранении гибридной депрессии. В отмеченном опыте А. А. Авакяна оба компонента пыльцы способны были производить оплодотворение. Отличие опытов А. А. Мкртчян от этого опыта заключалось в том, что здесь в смеси отсутствовала пыльца материнского сорта, а ее заменяла чужеродная пыльца от растений ржи. Многолетние опыты нашей лаборатории показали, что и в этом случае устраняется гибридная депрессия. Во всех случаях гибридные растения сорта Гостианум-0237 и ярового сорта 1163

на ранних фазах погибали. Растения же, при гибридизации дополнительно опыленные пылью озимой ржи, развивались хорошо и нормально плодоносили. На этом основании можно прийти к выводу, что устранение депрессии является результатом менторального соучастия второго компонента смеси пыльцы в оплодотворении, поскольку в этих опытах единственным опылителем, способным произвести оплодотворение был яровой сорт 1163. Этот результат был подтвержден и другими опытами нашей лаборатории, проведенными М. А. Баграмян.

Но более интересным оказался опыт, показавший, что совместное действие генетически близкого и далекого менторов (в данном случае пыльцы материнского сорта пшеницы и ржи) более результативно, чем их раздельное влияние. Причем было отмечено, что и при оплодотворении растений сорта Гостианум-0237 пылью собственного сорта, но при участии пыльцы растений 1163 (при скрещивании с которым образуется погибающее потомство) и озимой ржи получают более жизнеспособные потомки, чем контрольные растения. Это видно из следующих данных.

Преодоление гибридной депрессии опылением смесью пыльцы

Варианты	Количество растений	Высота растений в см	Общий вес растения в г	Вес зерна с одного растения
1. Гостианум-0237	19	81	21,4	7,7
2. Лютесценс-1163	10	84,9	21,5	7,9
3. Вятка	12	111	31,5	12,4
4. Гостианум-0237 × 1163	10	Все растения погибли		
5. Гостианум-0237 × Гостианум-0237 + 1163 + Вятка				
а) Растения типа гостианум	10	79,5	31,3	13,4
б) Растения типа лютесценс	3	87	29	10,3

Результаты исследований природы гибридной депрессии показывают, что селекционеры могли бы пользоваться методом дополнительного опыления растений смесью пыльцы даже в тех случаях, когда они хотели бы иметь дело с сортами, обычно при гибридизации дающими слабовитное или даже погибающее потомство. Решающее значение здесь имеет соответствующий подбор опылителей и их комбинации. Они также способствуют пониманию роли естественного опыления смесью пыльцы собственного растения и различных разновидностей, а также и видов в предотвращении возможных случаев возникновения депрессии в потомстве растений в природных условиях.

О роли перекрестного опыления в устранении депрессии самооплодотворения и значении пыльцы собственных цветков в определении уровня гетерозиса гибридного потомства

Большинство биологов согласно с тем, что мера дифференцированности воспроизводительных клеток, обусловленная генетической историей

родителей, степени их родственных отношений и условиями возделывания оказывает решающее влияние на течение оплодотворения и на формирование жизнеспособности потомства. Дарвин в результате применения этого принципа к проблеме стерильности отмечал, что имеется «...длинный ряд с полной стерильностью на двух его концах: на одном конце этого ряда стерильность обуславливается тем, что половые элементы не дифференцировались в достаточной степени, а на другом конце — тем, что они дифференцировались в слишком большой степени или дифференцировались каким-либо своеобразным способом» [6, стр. 618]. Теоретической основой метода опыления смесью пыльцы является учение И. В. Мичурина о функциональных особенностях различных процессов оплодотворения, — физиологическое объединение воспроизводительных клеток и менторальный эффект, возникающий в результате их взаимодействия — и дарвинская идея о решающем значении степени дифференцированности половых клеток для плодовитости растений и жизнеспособности их потомства.

В свете этой концепции значительно облегчается дальнейшее изучение проблемы самостерильности растений и депрессии самооплодотворения.

В одном из опытов, проведенных Н. В. Турбиным и Е. И. Заливской [20] с таким самостерильным растением как редис, у которого при изолированном инцухте образуется около 10% завязывания плодов, при ограниченном чуждопылении было получено 33% плодов, каждый из которых имел только в среднем 2,6 семени. А когда такое же количество чуждой пыльцы было дано в условиях самоопыления, завязывание плодов возросло до 79%, а количество семян на один плод 4,6.

Такой же результат резкого ослабления депрессии самооплодотворения и повышения жизнеспособности потомства в лаборатории Н. В. Турбина был достигнут и в отношении капусты [21].

В опыте нашей лаборатории, проведенном Н. С. Саркисян, растения озимой ржи сорта Лисицинская были подвергнуты обычной гибридизации пыльцой ярового сорта Онохойская. В другом варианте вместе с пыльцой чужого сорта на рыльца растений была нанесена пыльца от собственных цветков материнской формы. Полученные семена были высеяны весной, и из 115 растений второго варианта 65 были озимыми, а 50 вели себя как настоящие гибриды.

После того, как с полной очевидностью И. В. Мичуриным было показано значение своей пыльцы для изменения оплодотворения пыльцой других сортов, близких и далеких, трудно возразить против взгляда, что и чуждая пыльца, образующая смесь с собственной пыльцой материнского сорта или растения, обладает такой же способностью, если не большей, изменять обычный ход оплодотворения и ослаблять или устранять стерильность и депрессию, неизбежно возникающие при изолированном самоопылении. Если это так, то в условиях естественного цветения, когда растения опыляются и пыльцой своих цветков, и пыльцой других растений своего сорта и чужих разновидностей, должно быть создаются бла-

гоприятные условия, способствующие в некоторой степени константному и недепрессивному воспроизведению.

Сближающая роль родственной пыльцы при отдаленных скрещиваниях была установлена работами И. В. Мичурина. В дальнейшем были получены новые факты, которые показали, что соучастие пыльцы собственных цветков растений значительно изменяет и часто повышает жизнеспособность гибридного потомства. Удивительно, что это явление, определяющее уровень гетерозиса при гибридизации, было отмечено и у столь строго перекрестноопыляющегося растения, как рожь. В одном из опытов Н. С. Саркисян по гибридизации озимой и яровой ржи были получены следующие данные.

Влияние собственной пыльцы растения на жизнеспособность гибридного потомства

Варианты	Количество растений	Высота растений в см	Количество продуктивных стеблей	Общий вес растений	Вес зерна с одного растения
Яровая рожь Онохойская × озимая рожь Лисинская (с кастрацией)	13	157	10	63,6	17,29
Яровая рожь Онохойская × озимая рожь Лисинская (с ложной кастрацией)	14	146	12	84,4	24,76

Неоднократно в литературе отмечалось, что естественные гибриды часто по жизнеспособности своих потомков отличаются в лучшую сторону по сравнению с гибридами от искусственного скрещивания. Вполне возможно, что это явление объясняется соучастием пыльцы собственных цветков растений в процессах гибридного воспроизведения в условиях естественного цветения растений.

Перекрестное опыление и явление партеногенеза у растений

Каждому селекционеру известно, что когда производится скрещивание между двумя растениями, принадлежащими к разным сортам или разновидностям, все потомки, возникающие таким путем, имеют признаки гибридности. В некоторых случаях они сильно уклоняются по своим признакам или в материнскую форму или в отцовскую, но и при этом их гибридность не трудно установить по ряду признаков, имеющих промежуточный характер. Гибридная природа таких растений окончательно может быть установлена и по их разнообразяющемуся потомству. Однако в некоторых, очень немногочисленных случаях возникают растения, которые вполне воспроизводят наследственный тип материнской формы и в последующих поколениях константно сохраняют этот тип. Такие растения при многих скрещиваниях совершенно не возникают, в других они появляются как редкое исключение, а в третьих, и в особенности при междувидовых скрещиваниях их количество достигает значительного

числа. Для иллюстрации количественной стороны этого явления приведем несколько примеров. Дарвин отмечал «...что Гертнер в течение ближайших восемнадцати лет прокастрировал не менее 8042 цветков и скрещивал их в закрытой комнате; семена лишь от семидесяти этих цветков, т. е. значительно менее одного процента, дали чистое, т. е. негибридное потомство» [6, стр. 565]. Интересно, что Дарвин не говорит о том, что эти «не гибридные растения» являются результатом ошибочного опыления растений пылью собственной формы, наоборот, он отмечает, что Гертнер был тщательным экспериментатором.

На протяжении последних пяти лет в нашей лаборатории было проведено много опытов по гибридизации пшеницы, в которых таких растений было получено около 4%. В опытах 1955 г. в 11 комбинациях различных скрещиваний было получено всего 6 растений, что составляет менее 2%. Из 16 групп скрещиваний в 13 случаях не было ни одного такого растения, в одном опыте из 45 растений — 1, в другом из 30 — 3 и в третьем из 12 — 2. С. Г. Барсегян в опытах по гибридизации табака в 1953 г. получил 2,2% таких растений, в 1954 г. — 2,3% и в 1955 г. — 7,7%. Это явление наблюдается почти у всех растений. Как уже говорилось в одном опыте нашей лаборатории с кукурузой при скрещивании белозерного растения с желтозерными 98,96% зерен были осенними и только 1,04% сохранили цвет зерна материнской формы.

Гораздо больше случаев воспроизведения материнской формы бывает при межвидовой гибридизации пшеницы. Были отмечены такие факты и при межродовых скрещиваниях. Было бы не обоснованно все эти факты отнести за счет случайных ошибок неосторожной кастрации или случайного заноса пыльцы материнской формы, поскольку они возникают и в опытах, которые в этом отношении были поставлены тщательно. Известно, что гибридизация может быть источником и партеногенетического развития. По крайней мере в тех опытах, которые были хорошо проведены, нам кажется, что появление таких растений можно было бы объяснить этим явлением.

Однако в настоящее время имеются и другие факты, которые делают это предположение вполне вероятным. В нашей лаборатории в опытах А. А. Мкртчян при изучении явлений депрессии у гибридов пшеницы было обращено внимание на следующий из года в год повторяющийся факт. Растения бенгалензе (озимая остистая пшеница) при опылении пылью сорта 1163 (яровая безостая пшеница) всегда давали гибриды с сильно выраженной депрессией. Одни из них погибали до выхода в трубку, другие развивались очень слабо и были малопродуктивными. Когда при такой гибридизации на рыльца растений одновременно наносилась пыльца озимой ржи Вятка, многие растения воспроизводили тип материнской формы, несмотря на рецессивность ее признаков, и в этом случае они не были депрессивными. Но в этом случае они не имели и признаков гибридности. Можно сказать, что в этом опыте только те растения выживали и имели нормальную жизнеспособность, которые не обладали гибридностью.

и несмотря на то, что материнские растения не получали другой пыльцы, которая могла бы произвести оплодотворение, кроме пыльцы сорта 1163, гибриды с последним или не получались, или если такие и появлялись, то погибали, как правило, не доходя до плодоношения. Интересно отметить, что когда при такой гибридизации цветкам материнских растений давалась еще пыльца собственной формы, то в потомстве уже ни одно растение с признаками гибридности не возникало.

Здесь ошибочное самоопыление или случайный занос пыльцы материнской формы могло быть обнаружено вследствие особенности данного исследования, заключающейся в том, что в этом случае за все годы опытов мы должны были получить хотя бы одно здоровое растение в контрольных опылениях, чего никогда не было.

В этом конкретном случае обстоятельства складывались так, что растения должны были образовать или рано погибающее, сильно депрессивное потомство, или же не иметь вовсе потомства. Однако они в большинстве случаев давали вполне жизнеспособное потомство, которое не имело каких-либо внешне видимых признаков гибридности, несмотря на явно доминирующую природу единственного опылителя, способного произвести настоящее оплодотворение. Эти растения во втором поколении воспроизводили себя постоянно. Трудно понять такие факты, не прибегая к гипотезе партеногенеза. Учение И. В. Мичурина о функциональных особенностях различных процессов оплодотворения, о менторальной роли пыльцы помогает научному пониманию и этого явления. И. В. Мичурин отмечал, что «второй процесс» может вызывать партеногенетическое развитие зародыша. Обсуждая вопросы отдаленной гибридизации, И. В. Мичурин [13, стр. 303] писал: «Попутно здесь нахожу нужным отметить, что вопреки общему убеждению в трудности скрещивания между собой растений различных видов, а тем более различных родов, в последнее время мне удалось получить довольно значительное количество первых из них и, хотя и сомнительные, но есть и вторые, происхождение которых могло получиться и без слияния гамет производителей, а исключительно лишь от второго процесса влияния оплодотворяющего начала (пыльцы) непосредственно на другие, кроме яйцеклетки, части материнского растения, что, в свою очередь, могло вынудить девственное развитие яйцеклетки» (Подч. нами, Г. Б.).

Эта идея И. В. Мичурина имеет большое значение для более глубокого понимания явлений партеногенеза у растений.

*

«Чтобы идти по путям И. В. Мичурина, чтобы создавать новые чудесные сорта растений, надо хорошо знать, как растения цветут и размножаются» (акад. Б. А. Келлер).

«При изучении всякого культурного растения внимание исследователя его жизни невольно привлекается к цветку, несущему в себе зачатки новых жизней, все будущее надежды, которые для земледельца сливаются в одном слове — урожай» (С. Г. Зайцев).

Генетическая теория И. В. Мичурина открыла широкие перспективы для глубокого изучения проблем биологии полового воспроизведения, и его идеи об оплодотворении растений в свою очередь способствуют развитию генетических исследований и разработке на их основе новых принципов и методов научной селекции сельскохозяйственных животных и растений.

Институт генетики и селекции растений
Академии наук АрмССР

Поступило 10 IX 1955 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Авакян А. А. и Фейгинсон Н. И.* Результаты многолетних опытов межсортового свободного перекрестного опыления озимой ржи. „Агробиология“, 3, 1945.
2. *Авакян А. А.* Управлять развитием растительных организмов, „Ярвизация“, 6, 1938.
3. *Бабаджанян Г. А. и Мкртчян А. А.* Наблюдения над самоопылением и перекрестным опылением ржи. Изв. АН АрмССР, биол. и сельхоз. науки, т. VI, 10, 1951.
4. *Глущенко И. Е.* Всегда ли терлется сортовая типичность при межсортовых скрещиваниях, „Ярвизация“, 5—6, 1939.
5. *Гулкянцян О.* Возрастная депрессия у гибридов некоторых пшениц. Изв. АН АрмССР, биол. и сельхоз. науки т. V, 11, 1951.
6. *Дарвин Ч.* Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире, Соч., т. 6, под ред. акад. В. Н. Сукачева, М.—Л., 1950.
7. *Дарвин Ч.* Избранные письма. Пер. А. Е. Гайсеновича. Под. ред. Н. И. Фейгинсона, Изд. Иностран. лит., М., 1950.
8. *Декапрелевич Л. Л.* О получении нежизнеспособных и полужизнеспособных комбинаций при скрещивании пшениц, Тр. Вс. съезда по ген. и сел. сем. и племенному животноводству в Ленинграде, 10—16 янв. 1929 г. II Генетика, Л., 1930.
9. *Жуковский П. М.* Культурные растения и их сородичи, Совет. наука, М., 1950.
10. *Краевой С. Я.* О селективном оплодотворении у ячменя, ДАН СССР, т. 26, 3, 1942.
11. *Костюченко И. А.* Явление преждевременной гибели гибридов при скрещивании пшениц, Тр. по прикл. бот., ген. и сел. раст., 9, ВИР, Л., 1935.
12. *Лысенко Т. Д.* Жизненность растительных и животных организмов, „Агробиология“, 5, 1952.
13. *Мичурин И. В.* Соч., т. I. Принципы и методы работы, под общей ред. акад. Б. А. Келлера и акад. Т. Д. Лысенко, ОГИЗ — Сельхозгиз, М.—Л., 1939.
14. *Михайлова П. В.* Серт и особь в избирательном оплодотворении, Журнал общей биологии, т. 12, 6, 1951.
15. *Мокров С. В.* Влияние количества пыльцы на избирательность оплодотворения у ржи „Агробиология“, 4, 1948.
16. *Мокров С. В.* Избирательная способность оплодотворения у ржи и наследование при этом признаков, Канд. диссерт., Одесса, 1947.
17. *Нерсисян П. М.* Дополнительное чуждоопыление хлопчатника, Канд. диссерт., Ереван, 1954.
18. *Поляков И. М.* Проблема оплодотворения растений в ее историческом развитии, Вводная статья к 6-му тому соч. Ч. Дарвина, Изд. АН СССР, М.—Л., 1950.
19. *Саркисян Н. С.* Преодоление депрессии инцуга условиями воспитания, Автореферат канд. диссерт., Ереван 1952.
20. *Турбин Н. В. и Заливская Е. И.* О влиянии присутствия собственной пыльцы при скрещивании на жизненность гибридного потомства, Уч. зап. ЛГУ, 165, биол. науки, в. 33, Генетика, 1953.

21. Турбин Н. В. О биологической роли чужеродного доопыления, Сб. „Вопросы биологии оплодотворения“. Изд. ЛГУ, Л., 1954.
22. Уколов А. А. Межсортовое скрещивание озимой пшеницы, „Агробиология“, 4, 1954.
23. Фолькман Е. Н. Межсортовое скрещивание при свободном опылении, как метод улучшения и выведения соргов яровой пшеницы. Автореферат диссерт., Л., 1953
24. Хичитуров С. П. О наследственной обусловленности и избирательной способности гамет при оплодотворении, „Яровизация“, 4 (3.), 1940.
25. Черноморян Р. О. Наблюдения над перекрестным опылением ржи, Изв. АН Арм. ССР, сельхоз науки, т. 6, 8, 1953.