

Г. Г. БАТИКЯН, Д. П. ЧОЛАХЯН

## НЕКОТОРЫЕ ЦИТО-ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О ПРОЦЕССЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ У КУКУРУЗЫ

Современная биологическая наука располагает ценными данными по вопросам цито-эмбриологических исследований и, в частности, оплодотворения и эмбриогенеза растений [1, 2, 3, 4, 7, 11, 13, 15, 16, 17, 21]. На многочисленных растительных объектах ученые смогли дать более или менее правильные ответы на некоторые неясные вопросы, связанные с процессом оплодотворения растений. Несмотря на это, все еще много неясного и как ряд вопросов, так и культур мало освещались в литературе. В цитоэмбриологическом отношении сравнительно мало изученным объектом является также и кукуруза.

Наши опыты проводились в 1956—57 гг. в условиях Армянской ССР (Арагатская равнина, Степанаванский район—1300 м. над уровнем моря и высокогорный Нор Баязетский район—2000 м. над уровнем моря). Целью настоящей работы было выяснить, когда происходит оплодотворение у отдельных сортов кукурузы в этих разных почвенно-климатических условиях, изучение некоторых внутренних изменений в зародышевом мешке до и после оплодотворения, изучение характера изменения элементов зародышевого мешка и т. д.

Опыты проводились над среднепозднеспелыми сортами кукурузы Стерлинг, Северокавказская желтозерная I, Бразильская синяя и среднеранними сортами Грушевская, Северодакотская. Изолированные початки кукурузы обильно опылялись пылью того же сорта и через определенный промежуток времени, от 3-х до 48 часов после опыления фиксировались в фиксаже Навашина, предварительно обработав в течение 1—2 минуты в Карнуа. Дальнейшая обработка семяночек проводилась по общепринятой методике. Срезы приготавливались толщиной 18—22 $\mu$ . Препараты окрашивались железным гематоксилином по Гейденгейну. Рисунки делались при помощи рисовального аппарата РА-4, окуляр 10х, объектив 40.

Литературных данных по изучению цито-эмбриологического процесса оплодотворения у кукурузы весьма мало. В 1901 г., т. е. через 3 года после открытия двойного оплодотворения С. Г. Навашиным у лилии, французский исследователь Л. Гиньяр [18] впервые описал процессы двойного оплодотворения у кукурузы, но, к сожалению, в своей работе он не привел ни одной иллюстрации.

Сравнительно позже, в 1919 г. мы встречаем подробное описание двойного оплодотворения у кукурузы в работах Миллера [19] и Уззерюкса [22].

Когда же происходит процесс оплодотворения у кукурузы? Об этом имеются разные указания. Весь вопрос в том, что в отличие от других сельскохозяйственных культур, пестичные цветки кукурузы, собранные на одном стержне, составляя початок, имеют свои сугубо индивидуальные особенности. Столбики этих цветков, которых часто называют рыльцами (так как они выполняют функции рыльца), как у разных сортов так и у отдельных растений данного сорта различаются своей длиной. Чтобы пыльцевые трубки доросли до зародышевого мешка пестичного цветка они должны пройти через ткани столбика, и чем длиннее оказы-

Таблица 1

Исследования зародышевых мешков кукурузы сорта Стерлинг при внутрисортном скрещивании в разных климатических условиях. 1956 г. (в процентах.)

Фиксация после опыления через	Араратская равнина			Степанаванский район			Нор Баязетский район		
	в зародышевом мешке нет изменений	пыльцевая трубка излила свое содержимое в зарод. мешок	образуются клетки эндосперма и зародыша	в зарод. мешке нет изменений	пыльцевая трубка излила свое содержимое в зарод. мешок	образуются клетки эндосперма и зародыша	в зарод. мешке нет изменений	пыльцевая трубка излила свое содерж. в зарод. мешок	образ. клетки эндосперма и зародыша
3 ч.	100	—	—	100	—	—	100	—	—
6 ч.	75	25	—	85	15	—	75	25	—
12 ч.	80	20	—	90	10	—	25	75	—
15 ч.	70	22	8	70	30	—	25	75	—
18 ч.	70	20	10	60	40	—	25	75	—
21 ч.	75	15	10	78	22	—	25	75	—
24 ч.	70	22	8	60	38	2	25	75	—
27 ч.	45	40	15	50	50	—	75	25	—
30 ч.	30	30	40	35	55	10	75	25	—
33 ч.	27	35	38	20	75	5	100	—	—
36 ч.	25	25	50	—	85	15	100	—	—
39 ч.	25	35	40	—	88	12	100	—	—
42 ч.	—	40	60	—	75	25	100	—	—
45 ч.	—	25	75	—	65	35	75	25	—
48 ч.	—	—	100	—	64	36	75	25	—

вается данный столбик, тем позже пыльцевая трубка доходит до своей цели. С другой стороны, при искусственном и естественном опылении огромная масса пыльцы кукурузы попадает не только на самые кончики, но и на середину и даже основание столбика-рыльца, и потому даже у соседних пестичных цветков процесс оплодотворения происходит в разное время. Кроме того, известно, что цветки на разных ярусах початки кукурузы созревают в разное время. В результате этого, через определенное время после опыления мы видим, что в одних семязачатках процесс двойного оплодотворения уже кончился и формируется зародыш и эндосперм, у других в это время происходит процесс оплодотворения, у третьих—только формируются элементы зародышевого мешка.

Существуют разные мнения о состоянии пыльцевых зерен при опылении. Рандольф [20] считает, что пыльцевые зерна кукурузы, попав на рыльце, начинают сразу же прорастать. Е. И. Устинова и М. И. Дьякова [12] указывают, что у кукурузы пыльца в основном начинает прорастать вскоре после нанесения ее на рыльце, а в условиях теплой сухой погоды массовое прорастание пыльцы наблюдается через час после опыления. Пыльцевые трубки по этим же данным доходят до завязи через 20—30 часов после опыления. С. М. Колесник [6] отмечает, что в условиях Молдавии прорастание пыльцы на рыльце у кукурузы наблюдается раньше часа.

Опыты над среднеспелым сортом кукурузы Стерлинг показывают, что пыльцевые трубки у семян растений, выращенных на Араратской равнине, изливают свое содержимое после опыления через 6—45 часов. Чем ранний час фиксации, тем у большинства семян в зародышевых мешках изменения не наблюдаются. Так, через 15 ч. у 70%, через 27 ч. у 45%, через 39 ч. у 25% зародышевых мешков пыльцевые трубки еще не излили свое содержимое (табл. 1). В Степанаванском районе изливание содержимого пыльцевой трубки в зародышевый мешок кукурузы у сорта Стерлинг наблюдается через 6—48 часов. Отмечено также, что в ранние часы фиксации наблюдается малое количество зародышевых мешков, где видны следы пыльцевых трубок или разрушенной, помутневшей синергиды: так, через 6 час. фиксации, после опыления, у 15% зародышевых мешков, через 18 ч. у 40%, через 33 ч. у 75% наблюдается изливание содержимого пыльцевой трубки. Примерно такие же данные получены у этого сорта в Нор-Баязетском районе, с той лишь разницей, что даже через 48 ч. фиксации встречаются зародышевые мешки, где кроме изливания содержимого пыльцевой трубки другие изменения не наблюдаются (табл. 1). На Араратской равнине в 1956 г. через 42 ч. после опыления у 40% зародышевых мешков пыльцевые трубки еще только излили свое содержимое в зародышевые мешки, тогда как в Степанаванском районе в то же время опылений и фиксации, во всех изученных зародышевых мешках образуются клетки эндосперма и зародыша (табл. 1). Примерно такие же данные получены в 1957 г. Так, если у сорта Северодакотская на Араратской равнине через 48 ч. фиксации у 60% зародышевых мешков еще нет никаких изменений, то в Степанаванском районе во всех изученных зародышевых мешках уже произошло оплодотворение яйцеклетки и полярных клеток. Все эти данные показывают, что разные сорта по-разному проявляют себя в различных почвенно-климатических условиях. Так, если данные, полученные на Араратской равнине, у сорта Стерлинг (табл. 1) намного лучше, чем у сорта Северодакотская (табл. 2), то это можно объяснить не раннеспелостью или позднеспелостью или разной жизненностью подопытных сортов, а историей создания данного сорта.

Сорт Северодакотская долгие годы культивировался в Степанаванском районе, где условия более влажные, между тем как сухость и высокая температура воздуха в летние месяцы на Араратской равнине

Таблица 2  
Исследования зародышевых мешков кукурузы сорта Северодакотская при внутрисортном скрещивании  
в разных климатических условиях 1956—57 гг.

Фиксация после опыления через	1956 г. (в %)								Фиксация после опыления через	1957 г. (в %)							
	Арагатская равнина				Степанаванский район					Арагатская равнина				Степанаванской район			
	пыльцевая трубка еще не излила свое со- держимое в зарод. мешок	пыльцевая трубка из- лила свое содержимое в зарод. мешок	оплодотв. произошло	образуются клетки эн- досперма и зародыша	в зародышевом мешке нет изменений	пыльцевая трубка из- лила свое содерж. в за- родышевой мешок	оплодотв. произошло	образуются клетки эн- досперма и зародыша		в зародышевом мешке нет изменений	пыльцевая трубка из- лила свое содержимое в зарод. мешок	оплодотв. произошло	образуются клетки эн- досперма и зародыша	в зародыш. мешке нет изменений	пыльцевая трубка из- лила свое содержимое в зародышевой мешок	оплодотв. произошло	образуются клетки эн- досперма и зародыша
18 ч.	—	—	—	—	—	—	100	—	22 ч.	75	25	—	—	—	75	25	—
24 ч.	—	25	75	—	20	80	—	—	24 ч.	60	40	—	—	—	50	50	—
30 ч.	—	—	—	—	—	10	80	10	26 ч.	80	20	—	—	—	100	—	—
36 ч.	—	—	—	—	—	33,3	66,6	—	28 ч.	80	20	—	—	—	100	—	—
42 ч.	—	—	—	—	—	—	25	75	32 ч.	60	20	20	—	—	100	—	—
48 ч.	—	42	57	—	—	—	—	100	48 ч.	60	40	20	—	—	50	50	—

сравнительно замедляют процесс оплодотворения и формирования зародыша кукурузы. На Араратской равнине у сорта Северодакотская в 1956 г. через 48 ч. фиксации после опыления только у 57% зародышевых мешков произошло оплодотворение (табл. 1), а у сорта Стерлинг во всех изученных зародышевых мешках за этот же промежуток времени оплодотворение не только произошло, но уже формируются клетки зародыша и эндосперма (табл. 2). Однако это не наблюдается у этих же сортов в Степанаванском районе. Здесь сравнительно быстро проходит процесс эмбриогенеза у сорта Северодакотская, где через 48 ч. после опыления у всех изученных зародышевых мешков образуются клетки эндосперма и зародыша, тогда как у сорта Стерлинг в этот же промежуток времени только у 36% зародышевых мешков формируются клетки эндосперма и зародыша. Видимо, как указывают Е. И. Устинова и М. И. Дьякова [12], при сухой погоде пыльцевые зерна кукурузы медленнее прорастают и пыльцевые трубки позже доходят до зародышевого мешка. Влажность воздуха и невысокая температура днем и ночью в Степанаванском районе благоприятно влияют на прорастание пыльцевых зерен кукурузы и на рост пыльцевых трубок в тканях столбика. В период опыления кукурузы, при высокой температуре воздуха на Араратской равнине, пыльца и рыльце часто высыхают и, следовательно, неблагоприятно действуют на интенсивность прорастания пыльцевых зерен и роста пыльцевых трубок. Вместе с этим нужно отметить, что хотя часто у одних и тех же сортов изливание содержимого пыльцевой трубки в Степанаванском районе совершается раньше, чем на Араратской равнине, однако образование клеток эндосперма и многоклеточного зародыша сравнительно интенсивнее происходит на Араратской равнине. Таким образом, несмотря на то, что в этих двух районах промежуток времени между опылением и оплодотворением не очень различается, однако созревание семян в Степанаванском районе происходит сравнительно медленнее и требует больше времени, где во влажные и холодные годы среднепозднеспелые сорта не доходят до полной или даже восковой спелости. По вопросу времени процесса оплодотворения у кукурузы в литературе встречаются разные мнения.

Исследования Миллера, проведенные еще в 1919 г. [19], показали, что пыльцевые трубки у кукурузы, пестичные цветки которых имели столбики 15 см длиной, проникли в зародышевый мешок через 24 ч. после опыления. В работе Уэзеруокса [22] есть указание, что у кукурузы при длине рылец 25 см оплодотворение осуществляется через 25 ч. после опыления.

Рандольф указывает [20], что по данным Раодес период между опылением и оплодотворением у кукурузы равен приблизительно 15 часам для столбиков длиной 7—11 см и 17 часам для столбиков 11—14 см.

С. М. Колесник [6] считает, что в условиях Молдавии оплодотворение кукурузы наблюдается через одни сутки. Л. К. Дзюбенко, исходя из своих наблюдений, считает, что оплодотворение у кукурузы происходит после опыления через 17—28 ч. С. Н. Мовсеян [8, 9] указывает, что в

Таблица 3  
Исследование зародышевых мешков кукурузы сортов Северокавказская желтозерная I и Грушевская при внутрисортном скрещивании в Степанаванском районе в разные годы

Фиксация после опыления через	1956 г. (в %)								Фиксация после опыления через	1957 г. (в %)							
	Севзавк. желтозерная I				Грушевская					Севзавк. желтозерная I				Грушевская			
	в зародышевом мешке нет изменений	пыльцевая трубка излила свое содержимое в зарод. мешок	оплодотворение произошло	образ. клетки эндосперма и зародыша	в зародышевом мешке нет изменений	пыльцевая трубка излила свое содержимое в зародышевый мешок	оплодотворение произошло	образ. клеток эндосперма и зародыша		в зарод. мешке нет изменений	пыльцевая трубка излила свое содержимое в зарод. мешок	оплодотворение произошло	образ. клетки эндосперма и зародыша	в зародышевом мешке нет изменений	пыльцевая трубка излила свое содержимое в зародышевый мешок	оплодотв. произошло	образ. клетки эндосперма и зародыша
18 ч.	50	50	—	—	40	40	—	—	22 ч.	—	—	25	75	—	100	—	—
24 ч.	—	100	—	—	—	13	63	25	24 ч.	—	80	20	—	—	40	60	—
30 ч.	—	100	—	—	—	78	23	—	26 ч.	—	33	33	34	—	50	50	—
36 ч.	—	100	—	—	—	—	100	—	28 ч.	—	—	100	—	—	—	100	—
42 ч.	—	100	—	—	—	33	67	—	32 ч.	—	—	100	—	—	—	100	—
48 ч.	—	14	86	—	—	—	62	38	48 ч.	—	—	100	—	—	—	25	75

условиях Араратской равнины у сортов кукурузы Белая кремнистая (материнская форма) и Северокавказская желтая кремнистая (опылитель) процесс оплодотворения происходит через 6—24 ч. после опыления.

Необходимо указать, что в наших опытах у отдельных сортов, в разных районах, а также у данного сорта, но в различные годы, получаются различные результаты. В этом отношении кукуруза податливая культура и малейшие изменения в воздухе, почве и даже характере опыления меняют часы, возможности и условия оплодотворения. Так, у сорта Северокавказская желтозерная в 1956 г. в Степанаванском районе оплодотворение в основном произошло через 48 ч. (86%), а в 1957 г.— через 18—48 ч. У сорта Грушевая в 1956 и 1957 гг. оплодотворение отмечено через 24—48 ч. после опыления (табл. 3). У сорта Северодакотская в 1956 г. на Араратской равнине оплодотворение отмечено через 24—48 ч., в 1957 г. через 32—48 г. в Степанаванском районе в 1956 г.— через 18—42 ч., а в 1957 г.— через 18—48 ч. (табл. 2), у сорта Стерлинг на Араратской равнине отмечено через 15—48 ч., в Степанаванском районе через 24—48 ч. уже образуются клетки эндосперма, а в Нор Баязетском районе даже через 48 ч. у этого сорта не образуются первые клетки эндосперма (табл. 1). У сорта Бразильская синяя в Степанаванском районе процесс оплодотворения происходит также через 24—48 ч., а в Нор Баязетском районе через 36—48 ч. (табл. 4). Как видно, здесь так же сказываются как влияние сортовых признаков кукурузы, так и различные почвенно-климатические условия.

Таблица 4

Исследование зародышевых мешков кукурузы сорта Бразильская синяя при внутрисортовом скрещивании в разных климатических условиях 1956 г.

Фиксация после опыления через	Степанаванский район (в %)			Нор Баязетский район (в %)		
	оплодотворение не произошло	оплодотворение произошло	образуются клетки эндосперма и зародыша	оплодотворение не произошло	оплодотворение произошло	образуются клетки эндосперма и зародыша
24 ч.	40	60	—	100	—	—
27 ч.	100	—	—	100	—	—
30 ч.	68	32	—	100	—	—
36 ч.	100	—	—	75	25	25
45 ч.	—	100	100	75	25	—
48 ч.	—	100	100	75	25	25

По нашим [14] и по данным С. Н. Мовсесян [8, 9], оплодотворение у кукурузы в наших условиях происходит раньше, чем на это указывают другие исследователи. Помимо того, на одном и том же початке в отдельных случаях через 6 ч. уже произошло оплодотворение, а у других семян даже через 48 ч. фиксации после опыления, оплодотворение

еще не произошло. Это возможно объяснить тем, что пыльцевые трубки еще не доросли до зародышевого мешка, или пыльцевые зерна не были избраны со стороны данного пестичного цветка или же во время опыления элементы зародышевого мешка почему то еще не были готовы для оплодотворения.

Большой интерес представляет также вопрос о том, какие же бывают спермии у кукурузы? Необходимо указать, что имеющиеся в литературе данные по этому вопросу, на наш взгляд, еще очень неопределенны.

Еще Миллер [19] писал, что протоплазма пыльцевой трубки у кукурузы такая густая, что различить в ней спермии невозможно. Спермии у кукурузы становятся хорошо видны тогда, когда пыльцевая трубка приближается к зародышевому мешку. Однако, как указывает автор, в это время подробное строение спермии рассмотреть не удалось.

В работах Уэзеруокса [22] мы видим иллюстрации спермии в пыльцевой трубке (рис. 1б).

В работе Е. И. Устиновой и М. И. Дьяковой [12] мы видим спермии в пыльцевом зерне (рис. 2а) и пыльцевой трубке (рис. 2б), они мелкие, имеют вид серповидных телец. Авторы указывают также, что интенсивное окрашивание густой плазмы пыльцевой трубки не дает возможность наблюдать за поведением спермиев.

В наших опытах, несмотря на приготовленные и просмотренные свыше 5000 препаратов, не удалось обнаружить спермии ни в зародышевом мешке, ни после изливания содержимого пыльцевой трубки около яйцевого аппарата. Видимо, как указывают и другие авторы, плазма пыльцевой трубки не дает возможности обнаружить очень мелкие спермии кукурузы. Но возможно, что спермии очень недолго остаются в зародышевом мешке и сразу же после попадания присоединяются с яйцеклеткой и полярными ядрами, теряя свою форму и индивидуальность.

Интерес представляет также вопрос о характере двойного оплодотворения у кукурузы. В работах Уэзеруокса [22] указано, что одна из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, другой приходит в соприкосновение с одним из полярных ядер и в это же время оба полярных ядра сливаются. Таким образом, оплодотворение яйцеклетки и полярных ядер наступает почти одновременно. Притом, оплодотворенная центральная клетка делится сразу же после слияния и при делении зиготы в зародышевом мешке уже насчитываются 8 и более ядер эндосперма. Зигота делится, по его данным, через 10—20 часов после оплодотворения яйцеклетки.

Рандольф [20] считает, что слияние обоих спермиев протекает одновременно вскоре после внедрения пыльцевой трубки в зародышевый мешок.

Е. И. Устинова и М. И. Дьякова [12] описывают процесс двойного оплодотворения у кукурузы, приводят рисунки зародышевого мешка до и после оплодотворения, а также момент слияния спермии с яйцеклет-

кой и полярными ядрами (рис. 3). Они считают, что сначала происходит слияние спермия с ядром яйцеклетки, а после, несколько позднее, слияние второго спермия с обоими полярными ядрами. Получается так, что вторичное ядро оплодотворяется тогда, когда в зародышевом мешке кукурузы уже оформляется зигота. Они считают также, что как в первом, так и во втором случае происходит сходный процесс взаимоассимиляции клеток с тем различием, что в первом случае взаимоассимилируются яйцеклетка с одним из спермиев, а в другом случае полярное ядро с другим спермием. В одном случае формируется зигота, в другом—эндосперм.

С. М. Колесник [6] отмечает, что на многих препаратах картина слияния спермиев с ядрами клеток зародышевого мешка видна довольно отчетливо, без иллюстрации собственных препаратов. Однако приведенные данные менее убедительны (рис. 3), ибо на рисунках указанные спермии не различаются от окружающих зерен плазмы и остается лишь только предполагать, которые из этих темных телец могут являться спермиями. Мы остаемся при том мнении, что процесс двойного оплодотворения у кукурузы еще как следует не изучен и требует обстоятельных и серьезных исследований.

Уловить момент двойного оплодотворения у кукурузы нам также не удалось. Мы наблюдали зародышевые мешки до оплодотворения, в момент, когда пыльцевые трубки излили свое содержимое в зародышевый мешок или после оплодотворения, когда уже были оформлены зигота и несколько клеток эндосперма. Чаще всего у нас встречались препараты, где уже был оформлен многоклеточный зародыш с окружающими многочисленными клетками эндосперма.

Нам пока не удалось уловить этот момент и приходилось только судить о завершении данного процесса косвенными показателями, как, например: появлением первых клеток эндосперма (рис. 8, 9), появлением в ядре яйцеклетки и полярного ядра добавочного ядрышка или нитями хроматинового вещества (рис. 5, 6, 7, 8, 9), показывающих, что деление зиготы или центральной клетки уже началось. Мнение разных исследователей также расходятся в отношении времени первого деления оплодотворенных полярных ядер и яйцеклеток. Рандольф [20] наблюдал первое деление зиготы через 30—34 ч. после опыления. По наблюдениям Миллера первое деление ядра яйцеклетки наступает, когда в зародышевом мешке бывает около 30 ядер эндосперма. Первое деление ядра эндосперма по исследованиям Е. И. Устиновой и М. И. Дьяковой [12] происходит вскоре после оплодотворения. А первое деление зиготы начинается тогда, когда в зародышевом мешке бывает 12 и более ядер эндосперма. Они считают, что деление зиготы происходит очень быстро и трудно уловимо.

По наблюдениям Л. К. Дзюбенко [10] у сорта Харьковская белая зубовидная первое деление зиготы происходит через 20 ч. после оплодотворения яйцеклетки. В это время в зародышевом мешке были два ядра эндосперма, а в ядре зиготы одно дополнительное ядрышко, что Известия XI, № 9—3

показывает, что оплодотворение уже произошло, ибо обычно в ядре яйцеклетки бывает одно ядрышко и наличие в ядре формирующейся зиготы двух ядрышек, как указывает автор, дает основание допустить, что это второе ядрышко является продуктом растворения спермии.

В наших опытах мы также замечаем, что сначала делится оплодотворенная центральная клетка, а затем зигота. Притом отмечено также, что добавочное ядрышко сначала видно у одного из полярных ядер (рис. 4), после чего происходит присоединение второго полярного ядра (рис. 5, 6), и получается уже оплодотворенная центральная клетка (рис. 7), которая, недолго оставаясь в таком состоянии, делится, образуя нуклеарный эндосперм (рис. 8, 9). Интересно отметить также, что иногда присоединение полярных ядер и появление хроматинового вещества в кариоплазме одного из ядер (рис. 5) или двух (рис. 6) как будто происходит одновременно. Однако пока эти клетки не присоединяются, не начинается настоящее деление центрального ядра. Обычно после появления добавочного ядрышка, присоединение полярных клеток и деления центральной клетки бывает в течение 1—2 часов. В это время яйцеклетка или еще не оплодотворенная (рис. 4), или в ней также образуется добавочное ядрышко (рис. 8, 9), или отмечаются хроматиновые зернышки (рис. 6, 7, 8) и нити (рис. 8), но деление бывает сравнительно позже. Клетки эндосперма сначала лежат около стенок зародышевого мешка (рис. 8, 9), а затем уже, заполняя весь зародышевый мешок, превращаются в клеточный эндосперм. Деление зиготы у нас также, как указывают и другие исследователи [12], происходит очень быстро и уловить ее трудно. В наших препаратах редко встречается двухклеточный зародыш, чаще всего встречается 4—12-клеточный зародыш, вначале округлый, а затем удлиненной формы. Деление зиготы бывает тогда, когда в зародышевом мешке насчитывается 12 и больше клеток эндосперма.

Таким образом, мы видим, что еще много неясного для лучшего познания процесса оплодотворения у кукурузы. Это, с одной стороны, объясняется тем, что кукуруза в разных условиях, в зависимости от сортовых особенностей, проявляет себя, по всей вероятности, по-разному, с другой стороны, в цито-эмбриологическом отношении она трудно исследуемая и весьма объемистая культура. Однако имеющиеся данные говорят о том, что при более тщательной, глубокой работе возможно, в скором будущем, у кукурузы также выяснить и познать, как это сделано на других культурах, картины внутреннего процесса, связанные с двойным оплодотворением и всего процесса эмбриогенеза.

Հ. Գ. ԲԱՏԻԿՑԱՆ, Դ. Պ. ՉՈՒԱՆՑՈՒՆ

ՄԻ ՇԱՐՔ ԲԶՋԱ-ՍԱՂՄՆԱԲԱՆԱԿԱՆ ՏՎՅԱԼՆԵՐ ԵԳԻՊՏԱՅՈՐԵՆԻ  
ԲԵՂՄՆԱՎՈՐՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍԻ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ

Ա մ փ ո փ ու մ

Մեր փորձերը կատարվել են 1956—57 թթ. հողակլիմայական տարբեր պայմաններում՝ Արարատյան հարթավայրում, Ստեփանավանի և Նոր Բայազետի շրջաններում, եգիպտացորենի Ստերլինգ, Սևերո-կավկասկայա ժելտոյորնայա 1, Բրազիլսկայա սինյայա և Սևերո-դափոտսկայա սորտերի վրա: Ֆիքսացիան կատարվել է փոշոտումից հետո 3—48 ժամերի ընթացքում՝ նավաշինի լուծույթում, նպատակ ունենալով անսնել, թե ե՛րբ է կատարվում բեղմնավորման պրոցեսը եգիպտացորենի այդ սորտերի մոտ տվյալ պայմաններում:

Փորձերը ցույց տվեցին, որ տարբեր սորտերի մոտ բեղմնավորման պրոցեսը կատարվում է տարբեր ժամերի ընթացքում: Որոշակի տղղեցուծյուն են ունենում այն հողակլիմայական պայմանները, որոնցում աճեցվել են բույսերը: Այսպես, օրինակ, Սևերո-կավկասկայա ժելտոյորնայա 1 սորտի մոտ 1956 թվականին Ստեփանավանի շրջանի պայմաններում ուսումնասիրված սաղմնային պարկերի 86% -ի բեղմնավորումը կատարվել է փոշոտումից 48 ժամ հետո, իսկ 1957 թվականին՝ 18—48 ժամ անց: Գրուշևսկայա սորտի մոտ, նույնպես Ստեփանավանի շրջանի պայմաններում, 1956 և 1957 թվականներին բեղմնավորումը կատարվել է 24—48 ժամվա ընթացքում: Սևերո-դափոտսկայա սորտի մոտ, Արարատյան հարթավայրի պայմաններում, 1956 թվականին բեղմնավորումը կատարվել է փոշոտումից 24 ժամ հետո, իսկ 1957 թվականին՝ 42 ժամ հետո: Նույն սորտի մոտ, Ստեփանավանի շրջանի պայմաններում, 1956 թվականին բեղմնավորումը կատարվել է փոշոտումից 18—42 ժամ անց, իսկ 1957 թվականին՝ 18—48 ժամ հետո: Ստերլինգ սորտի մոտ բեղմնավորման պրոցեսը Արարատյան հարթավայրի պայմաններում եղել է փոշոտումից 15—45 ժամ հետո, Ստեփանավանի պայմաններում՝ 24—48 ժամ հետո, իսկ Նոր Բայազետի շրջանի պայմաններում փոշոտումից նույնիսկ 48 ժամ հետո էլ դեռևս չեն ձևավորվում էնդոսպերմի առաջին բջիջները: Մեկ այլ, Բրազիլսկայա սինյայա սորտի մոտ, Ստեփանավանի պայմաններում բեղմնավորման պրոցեսը կատարվել է փոշոտումից 24—48 ժամ հետո, իսկ Նոր Բայազետի պայմաններում՝ 36—48 ժամ անց: Ինչպես ցույց են տալիս բերված տվյալները, եգիպտացորենի բեղմնավորման պրոցեսի վրա ազդում են նույնիսկ միևնույն շրջանում տարբեր տարիների ընթացքում եղած կլիմայական պայմանների տատանումները:

Մեր ստացած արդյունքները համեմատելով այլ հետազոտողների տվյալների հետ, մենք տեսնում ենք, որ Հայկական ՍՍՌ-ի պայմաններում բեղմնավորման պրոցեսը որոշ չափով ավելի արագ է տեղի ունենում: Այստեղ նույնպես պետք է հաշվի առնել այն, որ ինչպես հողակլիմայական պայմաններն են տարբեր, այնպես էլ վերցված մայրական ու հայրական սորտերը, որը որոշակի ազդեցություն է գործում այս կոլտուրայի բույսերի ներքին պրոցեսների վրա: Կրկնակի բեղմնավորումը մեզ տեսնել չհաջողվեց: Մեր ուսումնասիրման ժա-

մերի ընթացքում կա՛մ բեղմնավորումը կատարված չէր լինում, կա՛մ փոշեհատիկային խողովակները իրենց պարունակությունը լցրած էին լինում սաղմնային պարկի մեջ, կա՛մ էլ բեղմնավորումը արդեն կատարված էր լինում և երևում էին կնդոսպերմի առաջին բջիջները: Մեծ մասամբ տեսնում էինք բազմաբջիչ, արդեն լավ ձևավորված սաղմը, շրջապատված էնդոսպերմի բազմաթիվ բջիջներով: Շատ քիչ դեպքերում մեզ հաջողվեց տեսնել ձվաբջջի և կենտրոնական բջիջներից մեկի կորիզում լրացուցիչ կորիզակ, որը, ըստ երևույթին, միաձուլված սպերմիայի քրոմատինի մնացորդն է: Պետք է ենթադրել, որ եղիպտացորենի սպերմիաները շատ մանր են և փոշեհատիկային խողովակի լսիտ ու լավ ներկվող պլազմայում չեն երևում: Ըստ երևույթին սաղմնային պարկում նրանց ինքնուրույն կյանքը շատ կարճատև է լինում, միաձուլումը ձվաբջջի և բևեռային բջիջներից մեկի հետ վայրկեանական, ուստի դրանց հայտնաբերելու համար անհրաժեշտ է փոշոտումից հետո ավելի կարճ ընդմիջումների ընթացքում ֆիքսել, որի ժամանակ, հավանական է, հնարավոր կլինի որսալ այն մոմենտը, երբ այդ սպերմիաները միաձուլվում են ձվաբջջի և կենտրոնական բջիջներից մեկի հետ ու կատարվում է այն պրոցեսը, որը դրականություն մեջ ընդունված է անվանել կրկնակի բեղմնավորություն, մի պրոցես, որը մեզ տալիս է սաղմ և էնդոսպերմ:

Պետք է նշել նաև, որ այս կուլտուրան ցիտոէմբրիոլոգիական ուսումնասիրության տեսանկյունով բավականին դժվարին և մեծածավալ աշխատանք պահանջող կուլտուրա է: Սակայն անկասկած է, որ ավելի մանրակրկիտ հետազոտությունների միջոցով հնարավոր կլինի պարզել շատ ու շատ մանրույթներ և ներքին օրինաչափություններ, որոնք այնքան լավ նկարագրված են մյուս կուլտուրաների մոտ, կրկնակի բեղմնավորության ուսումնասիրման ժամանակ:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Александров В. Г., О строении эндосперма зерновки злаков. *Богач. журнал*, 24, 1939.
2. Александров В. Г., К вопросу о двойном оплодотворении. *Успехи современной биологии*, т. 20, 1, 1945.
3. Александров В. Г. и Александрова О. Г., К физиологии зародышевого мешка. *Тр. БИИ, серия VII, вып. 3, 1952.*
4. Дзюбенко Л. К., Эмбриология кукурузы в связи с вегетативной гибридизацией и различной зрелостью зерновок. *Автореферат. Канд. дисс.*, 1953.
5. Колесник С. М., Материалы по эмбриологии кукурузы. *Труды Кишиневского с.-х. института*, т. VII, 1955.
6. Колесник С. М., Эмбриология пестичного цветка (женского соцветия) кукурузы. *Сборник работ по изучению кукурузы в Молдавии*, 1955.
7. Магешвари П., Эмбриология покрытосеменных. *М.*, 1954.
8. Мовсесян С. Н., Эмбриогенез у кукурузы при различных вариантах опыления. *Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки)*, т. VII, 10, 1954.
9. Мовсесян С. Н., О влиянии старения пыльцы кукурузы на процесс оплодотворения. *Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки)*, т. IX, 3, 1956.
10. Модилевский Я. С., Окисюк П. Ф., Худяк М. И., Дзюбенко Л. К., Бейлис-Вырова Р. А., Цито-эмбриология основных хлебных злаков. *Изд. АН УССР*, Киев, 1958.
11. Навашин С. Г. *Избранные труды. Изд. АН СССР*, 1951.

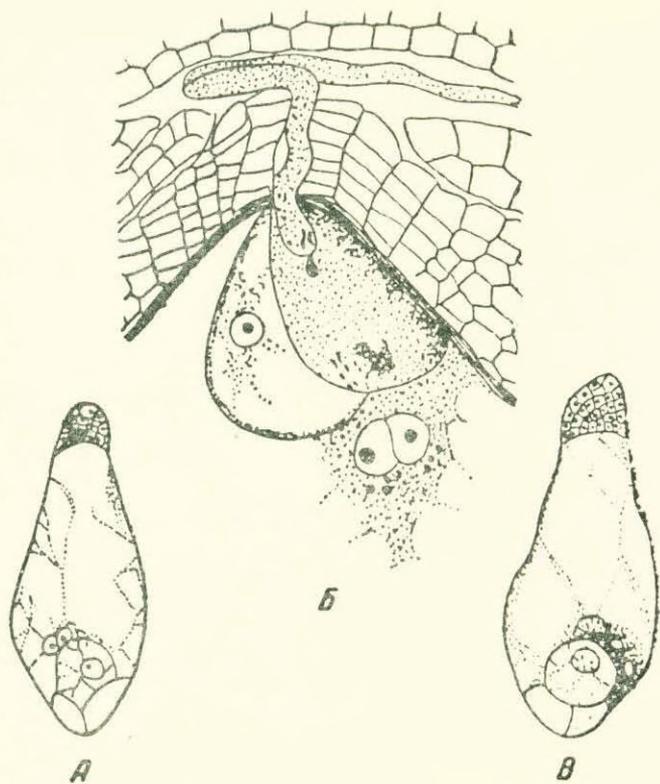


Рис. 1.

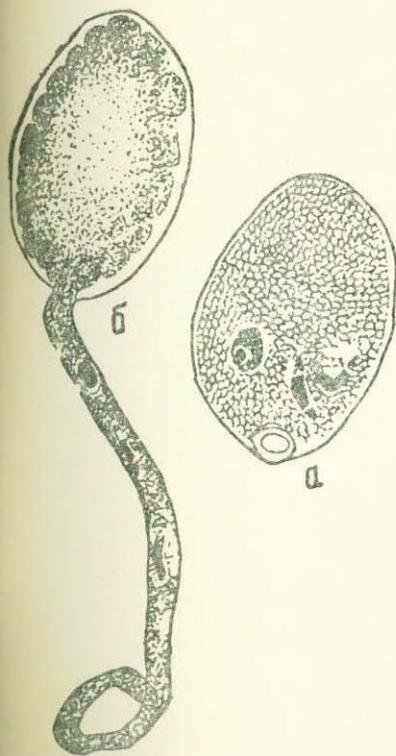


Рис. 2.



Рис. 3.

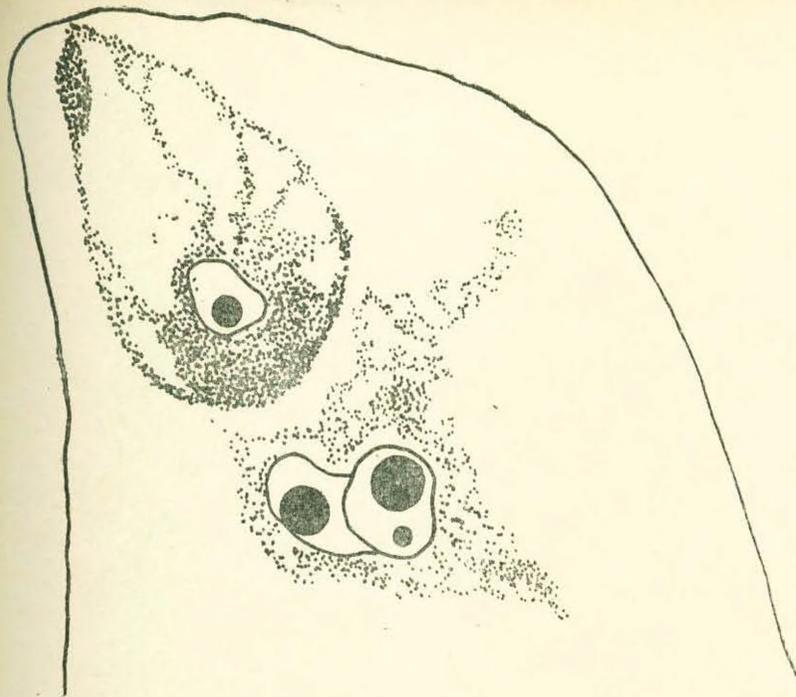


Рис. 4.

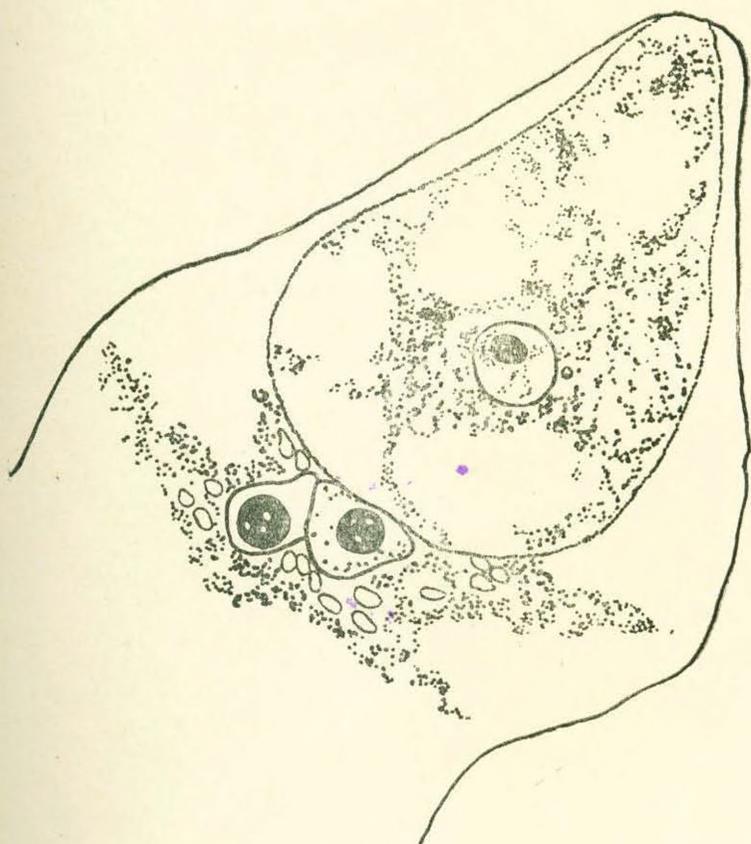


Рис. 5.

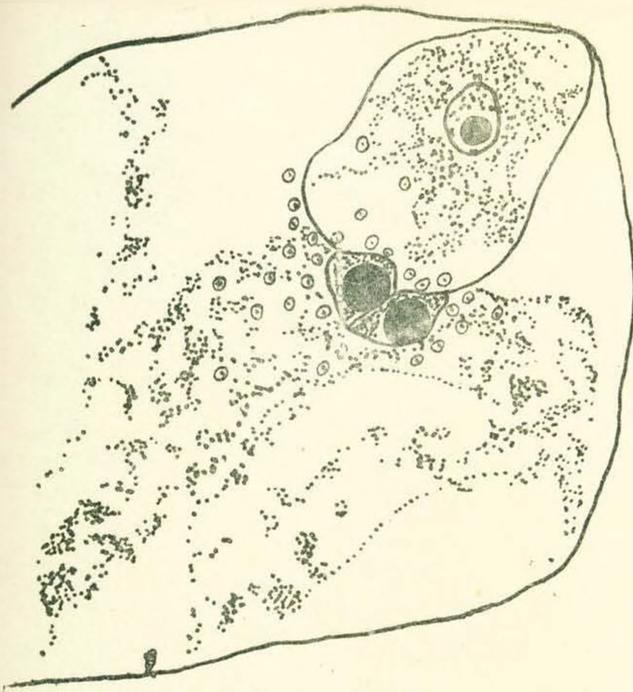


Рис. 6.

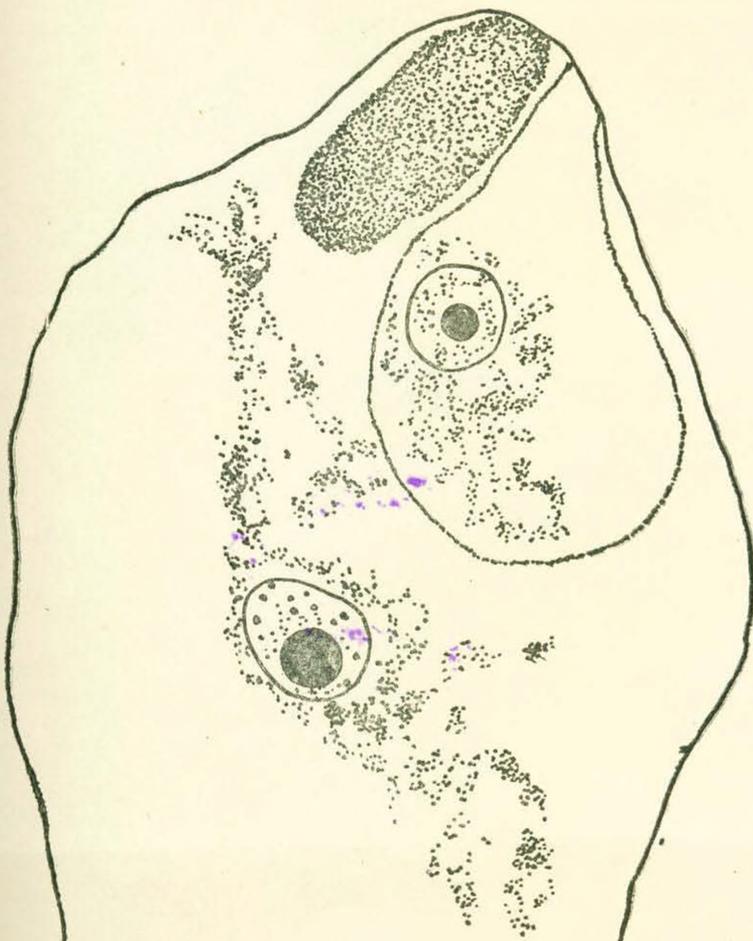


Рис. 7.

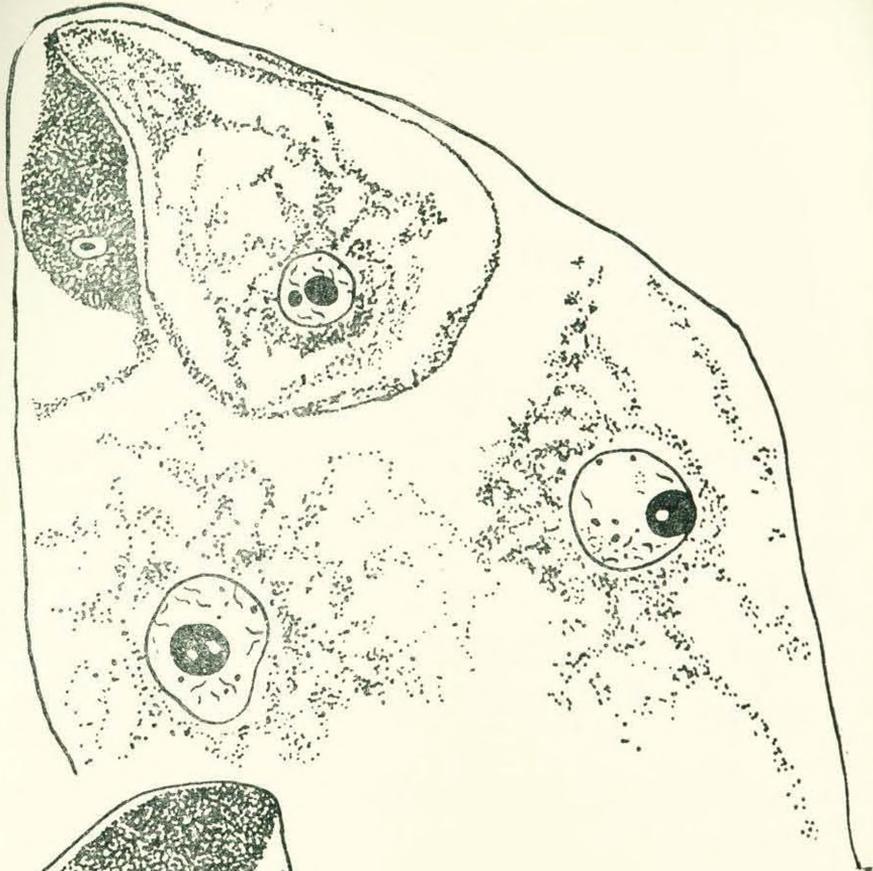


Рис. 8.

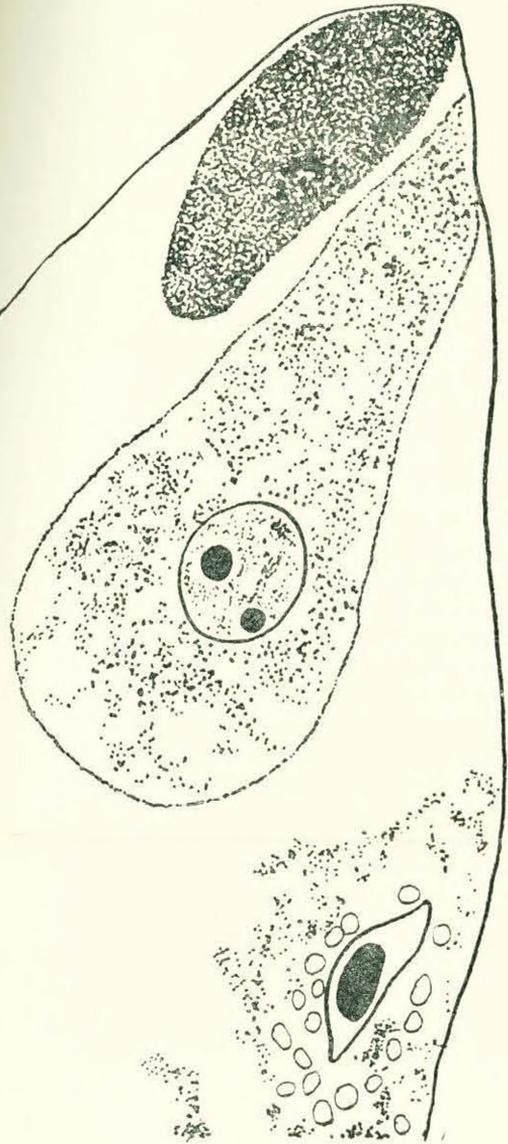


Рис. 9.

12. Устинова Е. И. и Дьякова М. И., К изучению процесса оплодотворения и развития зародыша и эндосперма у кукурузы. Доклады ВАСХНИЛ-а, вып. 5, 1953.
13. Устинова Е. И., Некоторые вопросы оплодотворения кукурузы. Агробиология, 6, 1955.
14. Чолахян Д. П., Даниелян А. Х., Изучение процесса оплодотворения и начальные фазы эмбриогенеза у кукурузы при разных способах опыления. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), т. XI, 6, 1958.
15. Яковлев М. С., Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Труды БИН, серия III, вып. 2.
16. Cooper D. C., Macrosporogenesis and embryo sac development, in *Euchalena mexicana* and *zea* Mays. Journ. Agr. Research, vol., 55(7), p. 539—551, 1957.
17. Donald F. Peterson, Duration Receptiveness in *Coru Zea* Mays silks. Journ. American Soc. Agronomy, vol. 34, 4, 1942.
18. Quignard Z., La double fecondation dans le maïs. Jour. Bot. 15, 1901.
19. Müller, Edwin C., Development of the pistillate spikelet and fertilization in *Zea Mays*. L. Journ. of Agric. Res., v. XVIII, 5, 1919.
20. Randolph L. F., Developmental morphology of the Caryopsis in Maize. Journ. Agr. Research, vol. 53, 12, p. 881—916, 1936.
21. Weatherwax P., Morphology of the flowers of *Zea* Meys. Bull. Morrey Bot. Club., vol. 43, p. 127—144, 1916.
22. Weatherwax P., Gametogenesis and fecundation in *Zea Mays* as the basis of xenia and heredity in the endosperm. Bull. Forey Bot. Club, vol. 46, p. 73—90, 1919.
23. Weatherwax P., The endosperm of *Zea* and *Coix*. Amer. Journ. Bot. vol. 17, p. 371—380, 1930.

#### Объяснение к рисункам

Рис. 1. Зародышевые мешки кукурузы до оплодотворения (А), в момент оплодотворения (Б) и после оплодотворения (В) по Уэзеруоксу и Рандольфу.

Рис. 2. Пыльцевое зерно—а, и пыльцевая трубка у кукурузы—б, со спермиями у сорта Чимшинская (Х 280) по Е. И. Устиновой и М. И. Дьяковой.

Рис. 3. Оплодотворение у кукурузы: а—слияние спермия с ядром яйцеклетки, второй спермий у полярных ядер; б—зигота, плазма пыльцевой трубки и слияние второго спермия с обоими полярными ядрами (х 360) по Е. И. Устиновой и М. И. Дьяковой.

Рис. 4. Часть зародышевого мешка кукурузы: видна яйцеклетка и полярные ядра, в одном из них 2 ядрышка.

Рис. 5. Часть зародышевого мешка кукурузы: видна зигота и полярные ядра, в одном из них хроматиновые зернышки, начинается профазы деления.

Рис. 6. Часть зародышевого мешка кукурузы: видна зигота, в ядре которой хроматиновые зерна. Полярные ядра очень сблизилась, как будто готовятся слиться, в кариплазмах ядер хроматиновые зернышки.

Рис. 7. Часть зародышевого мешка кукурузы: видна помутневшая деформированная синергида, зигота, в ядре которой видны мелкие хроматиновые зернышки. Видна также и оплодотворенная центральная клетка, где хроматиновые зернышки более крупные.

Рис. 8. Часть зародышевого мешка кукурузы: видна зигота, в ядре которого 2 ядрышка и хроматиновые нити. Центральная клетка уже делилась. Видны первые клетки эндосперма, в ядрах которых также хроматиновые нити.

Рис. 9. Часть зародышевого мешка кукурузы: видна помутневшая синергида, зигота, в ядре которой видны два ядрышка. Видна также и одна клетка эндосперма.