ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

Բիոլոգիական գիտ. XIII, № 9, 1960 Биологические науки

Г. Г. БАТИКЯН, Л. П. ЧОЛАХЯН

НЕКОТОРЫЕ НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОМУ ИЗУЧЕНИЮ ПРОЦЕССА ОПЛОДОТВОРЕНИЯ У КУКУРУЗЫ ПРИ РАЗНЫХ СПОСОБАХ ОПЫЛЕНИЯ В ГОРНЫХ РАЙОНАХ АРМЯНСКОЙ ССР

Изучению процесса оплодотворения кукурузы посвящены многочисленные исследования, но они больше всего затрагивают генетическую и селекционную сторону вопроса, не охватывая часто эмбриологическую картину и специфические моменты процесса оплодотворения. Имеющиеся исследования [1—6, 11—16, 19—20] по изучению эмбриологического процесса оплодотворения кукурузы подробно обсуждены в нашей предыдущей работе [7]. За последние годы в отечественной литературе появилось еще несколько работ [14, 18, 24, 21], в том числе и работа С. Н. Коробовой [14], где более обстоятельно изучались отдельные моменты двойного оплодотворения у кукурузы.

Наши исследования велись в 1957—58 гг. на опытных участках Биологического факультета Ереванского государственного университета—в горных районах Степанаванском и им. Камо Армянской ССР. Мы поставили перед собой задачу эмбриологического изучения процесса оплодотворения и начальных фаз эмбриогенеза у кукурузы в условиях горных районов и выяснения эмбриологической стороны влияния разных способов опыления на процесс оплодотворения. Применялись следующие способы опыления: внутрисортовое перекрестное опыление, межсортовая гибридизация с разными отцовскими компонентами и опыление смесью пыльцы разных отцовских сортов при участии пыльцы материнского сорта.

Опыты проводились над кремнистыми сортами кукурузы Белозерная 10 и Узбекская 56, а также сортом Сахарная золотистая в условиях искусственной изоляции початков и метелок для устранения дополнительного чужеопыления.

Для того чтобы уловить отдельные моменты двойного оплодотворения, фиксация материала проводилась в определенные промежутки времени, т. е. через 22—34 ч. после опыления, в растворе хромацето-формол по Навашину с предварительной обработкой в Карнуа. Препараты окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну с подкрасками конго-рот и эозин, окраской Модиленского с подкраской метиленовой синей, а также применялась реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном. Зарисовки препаратов сделаны рисовальным аппаратом РА-4 при увеличении ок. 7 × об. 90.

Оплодотворение и опыление растений — это тесно связанные биологические процессы, и непосредственно влияют друг на друга. Прогамная фаза часто определяет исход всего процесса оплодотворения. Пыльцевые зерна данного сорта и других сортов, попавшие на рыльце, находятся в специфической взаимосвязи с тканями рыльца, а также друг с другом. В этом и заключается суть и сложность физиологической стороны избирательного процесса оплодотворения. В какой же степени все это отражается на эмбриологической картине процесса оплодотворения? Генетическая сторона полового процесса, и в частности оплодотворения, хорошо и обстоятельно излагается в имеющейся современной биологической литературе. Имеется представление о характере передачи признаков родительских компонентов, о явлении доминантности и рецессивности признаков и т. д. Эмбриологическая же часть данной проблемы еще продолжает иметь свои теневые стороны.

Что же происходит в зародышевом мешке, когда опыление проводится пыльцой разных сортов или же смесью пыльцы? Наши исследования, проведенные в течение 2 лет в разных климатических условиях Армянской ССР, показывают, что разные способы опыления определенным образом влияют на общий процесс оплодотворения. Характерно, что чем более раннеспелы скрещиваемые сорта, тем гораздо интенсивнее и в более короткий промежуток времени происходит процесс оплодотворения. При скрещивании растений отдельных сортов с разным вегетационным периодом по эмбриогенезу получаются средние показатели. Так, например, в Степанаванском районе в 1957 г. у сравнительно раннеспелого сорта Белозерная 10 после фиксации через 22 ч. уже у 65% изученных зародышевых мешков образовались ядра эндосперма, а через 34 ч. количество зародышевых мешков с образовавшимися ядрами эндосперма составило 83%. В 1958 г. соответственно было 67,5 и 80,5% (табл. 1). У других же родительских сортов сравнительно медленнее происходит процесс оплодотворения и образование ядер эндосперма. При скрещивании родительских компонентов получаются средние данные. Так, в варианте Белозерная 10 × Сахарная золотистая только через 26 ч. после опыления мы встречаем у 50% зародышевых мешков образование ядрер эндосперма.

При замене сорта Сахарной золотистой сортом Узбекская 56 у 33% изученных зародышевых мешков только через 28 ч. после опыления обнаруживаются ядра эндосперма. При опылении смесью пыльцы вышеуказанных двух сортов у 50% изученных зародышевых мешков образование ядер эндосперма происходит только через 32 ч. после опыления. Через 28—30 ч. после опыления у очень малого количества (6—7%) зародышевых мешков обнаруживается образование ядер эндосперма (табл. 1). Таким образом, смесь пыльцы двух среднеспелых сортов Сахарная золотистая и Узбекская 56 угнетающе

Таблица 1

Исследование зародышевых мешков кукурузы при разных способах опыления в условиях Степанаванского района

Варианты опыления	Фиксация после опыления через сколько часов	1957 (в %)				1958 (в %)			
		в зародышевом мешке нет изменений	почутневшая центральная клетка	оплодотворение произошло	образование ядер эндосперма	в зародышевом мешке нет изменений	почутневшая синергида	оплодотворение произошло	образование ядер эндосперма
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Белозерная 10 × Сахарная золотистая	22	—	36	64	—	40	20	20	20
	24	—	—	—	—	—	75	25	—
	26	—	—	50	50	—	20	60	20
	28	—	—	—	—	—	35	35	30
	30	—	—	50	50	—	16	54	30
	32	—	—	11	89	—	—	—	—
	34	—	—	—	—	—	36	31	30
Белозерная 10 × Узбекская 56	22	—	50	50	—	20	20	40	20
	24	—	30	70	—	—	25	55	20
	26	—	17	83	—	—	—	—	—
	28	—	67	—	33	—	24	38	38
	30	—	17	50	33	—	—	—	—
	32	—	—	25	75	—	—	—	—
	34	—	—	25	75	—	—	—	—
Белозерная 10 × (Сахарная золотистая + Узбекская 56)	22	—	29	71	—	40	20	20	20
	24	—	14	86	—	—	16,5	67	16,5
	26	—	50	50	—	—	33,3	33,3	33,4
	28	37	16	21	5	—	40	40	20
	30	—	40	53	7	—	—	50	50
	32	—	33	17	50	—	—	48	52
	34	—	15	39	46	—	—	53	47
Белозерная 10 × (Узбекская 56 + Белозерная 10)	22	—	—	62	38	30	38	12	20
	24	—	—	44	56	23	23	17	37
	26	—	12	25	63	—	14	52	34
	28	6	5	23	66	—	14	56	30
	30	—	—	—	—	—	25	45	30
	32	—	—	—	—	—	20	20	60
	34	—	—	—	—	—	—	25	75
Белозерная 10 × (Белозерная 10 × Сахарная золотистая)	22	—	15,5	69,5	15	20	40	20	20
	24	—	8	77	15	—	—	—	—
	26	—	47	33	20	—	47	33	20
	28	—	—	—	—	—	47	16,3	36,5
	30	—	33	42	25	—	40	25	35
	32	—	63	12	25	—	30	25	45
	34	—	—	67	33	—	23,3	23,3	53,4
Белозерная 10 × Белозерная 10	22	—	12,5	22,5	65	—	17,5	15	67,5
	24	—	—	—	—	—	13	27	60
	26	—	10	30	60	—	—	—	—
	28	—	—	37	63	—	14	20	66
	30	—	8	10	82	—	—	—	—
	32	—	12	10	78	—	—	—	—
	34	—	17	—	83	—	—	19,5	80,5

продолж. табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	6	10
Узбекская 56 × Узбекская 56	22	—	46	54	—	—	25	50	25
.	24	—	—	—	—	—	—	—	—
.	26	—	—	90	10	—	—	75	25
.	28	—	40	40	20	—	—	—	—
.	30	—	14	66	20	—	—	—	—
.	32	—	7,5	45	47,5	—	17	17	66
.	34	—	33	22	45	—	48	28	24
Сахарная золотистая × ×Сахарная золотистая	22	5	10	85	—	10	20	43	27
.	24	8	10	82	—	4	20	40	36
.	26	—	18	66	16	—	25	50	25
.	28	—	35	55	10	—	—	77	23
.	30	5	20	45	30	—	4	62	34
.	32	3	10	52	35	—	—	—	—
.	34	—	—	65	35	—	—	60	40

действует и несколько замедляет процесс оплодотворения у материнского сорта Белозерная 10, тогда как у последнего при внутрисортовом перекрестном опылении, по данным наших экспериментов, эти процессы проходят сравнительно быстрее (табл. 1).

Интересно отметить, что если при опылении смесью пыльцы одновременно участвует и своя, т. е. пыльца материнского сорта, то в этом случае интенсивность процесса оплодотворения совершенно меняется. Здесь, как это наблюдалось и у сорта Белозерная 10, при внутрисортовом перекрестном опылении, уже при фиксации через 22 ч. после опыления, обнаруживались многочисленные зародышевые мешки с образовавшимися ядрами эндосперма (табл. 1). Эти данные были получены в 1957 г. Однако в 1958 г. в Степанаванском районе те же родительские сорта дали сравнительно другие результаты. У этих сортов процесс оплодотворения проходил быстрее, чем в 1957 г. Видимо этому процессу способствовали климатические условия 1958 г., что отразилось на ходе процесса оплодотворения и всего эмбриогенеза. В этом случае, при разных способах опыления, разница в интенсивности оплодотворения почти не замечается (табл. 1). Помимо этого, процесс оплодотворения и эмбриогенез в этих условиях также проходит сравнительно медленнее, чем у материнского сорта Белозерная 10. Видимо пыльца материнского сорта биологически наиболее соответствует, чем пыльца других сортов. Это особенно заметно, когда в смеси пыльцы разных сортов одновременно участвует и пыльца своего, т. е. материнского сорта (табл. 1).

В районе им. Камо у тех же сортов, что и в Степанаванском, сравнительно медленнее проходит процесс оплодотворения и эмбриогенез. На биологические процессы растений здесь определенным образом влияют резкие климатические условия высокогорья (2000 м над у. м.). Так, если в Степанаванском районе через 22 ч. после

опыления у сорта Белозерная 10 в 1957 г. у 65% зародышевых мешков уже отмечается образование ядер эндосперма, то в районе им. Камо в этот же промежуток времени у этого сорта ядра эндосперма встречаются только у 30% изученных нами зародышевых мешков (табл. 1, 2). Аналогичную картину наблюдаем и у других родительских сортов. При межсортовой гибридизации сорта Белозерная 10 пыльцой сортов Сахарная золотистая и Узбекская 56 наблюдается замедление общего процесса эмбриогенеза (табл. 2). Так, в 1957 г. в Степанаванском районе при скрещивании Белозерной 10 с сортом Сахарная золотистая через 26 ч. после опыления у 50% изученных нами зародышевых мешков образовались ядра эндосперма, тогда как в районе им. Камо, у того же варианта, только через 30 ч. после

Таблица 2

Исследование зародышевых мешков кукурузы при разных способах опыления в условиях района им. Камо

Варианты опыления	Фиксация после опыления через сколько часов	1957 (в %)				1958 (в %)			
		в зародышевом мешке нет изменений	помутнения синергида	оплодотворение произошло	образование ядер эндосперма	в зародышевом мешке нет изменений	помутнения синергида	оплодотворение произошло	образование ядер эндосперма
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Белозерная 10 × Сахарная золотистая	20	13	12	75	—	—	33	67	—
	22	17	33	50	—	5	20	75	—
	24	20	60	20	—	10	50	40	—
	26	60	20	20	—	—	30	50	20
	28	17	33	50	—	10	20	40	30
	30	—	—	90	10	8	32	40	20
	32	—	—	—	—	—	14	43	43
	34	—	—	77	23	—	—	50	50
Белозерная 10 × Узбекская 56	20	13	62	25	—	15	45	40	—
	22	40	40	20	—	5	15	80	—
	24	—	—	—	—	—	12,5	75	12,5
	26	33	22	45	—	10	20	55	15
	28	25	13	62	—	—	20	60	20
	30	17	33	50	—	—	—	—	—
	32	17	—	73	10	13	20	50	17
	34	2	49	38	11	—	25	50	25
Белозерная 10 × (Сахарная золотистая + Узбекская 56)	20	—	30	50	20	—	17	43	40
	22	11	—	45	44	—	25	35	40
	24	—	20	40	40	—	31	29	40
	26	40	10	30	20	—	33	27	40
	28	17	—	50	33	—	17	30	53
	30	—	17	17	66	—	19	31	50
	32	17	—	17	66	—	10	40	50
	34	—	—	34	66	—	17	33	50

продолж. табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Белозерная 10 × (Белозерная 10 + Узбекская 56)	20	10	25	60	5	10	40	30	20
.	22	8	20	55	17	—	35	40	25
.	24	10	10	55	25	12	25	23	40
.	26	7	25	35	33	—	—	—	—
.	28	—	—	—	—	5	17	23	55
.	30	—	17	43	40	—	—	—	—
.	32	—	15	23	62	—	20	32	48
.	34	—	—	—	—	—	15	28	57
Белозерная 10 × (Белозерная 10 + Сахарная золотистая)	20	8	18	50	24	—	—	—	—
.	22	15	19	40	26	10	10	62	18
.	24	—	—	—	—	12	26	40	22
.	26	5	23	22	50	8	28	29	35
.	28	—	25	33	42	—	—	—	—
.	30	—	30	30	40	—	15	43	42
.	32	—	—	50	50	—	—	54	46
.	34	—	—	48	52	—	—	50	50
Белозерная 10 × Белозерная 10	20	—	30	68	2	—	50	50	—
.	22	8	25	37	30	—	40	60	—
.	24	14	10	36	40	—	33	67	—
.	26	13	13	34	40	—	25	75	—
.	28	—	28	27	45	—	—	—	—
.	30	5	20	30	45	—	40	60	—
.	32	—	12	38	50	—	15	85	—
.	34	13	15	22	50	—	—	100	—
Сахарная золотистая × × Сахарная золотистая	20	25	25	50	—	17	66	17	—
.	22	25	25	50	—	20	60	20	—
.	24	20	20	60	—	33	67	—	—
.	26	17	8	50	25	—	—	—	—
.	28	37	—	33	30	—	—	—	—
.	30	20	—	50	30	—	10	70	20
.	32	17	25	33	25	—	—	80	20
.	34	29	14	37	20	—	—	75	25
Узбекская 56 × Узбекская 56	20	14	50	36	—	—	67	33	—
.	22	44	12	44	—	10	23	43	24
.	24	25	25	50	—	—	—	80	20
.	26	27	9	64	—	—	20	60	20
.	28	75	—	25	—	5	15	60	20
.	30	—	10	60	30	—	34	40	26
.	32	—	15	45	40	3	30	33	34
.	34	18	15	27	40	—	20	40	40

опыления у 10% зародышевых мешков обнаруживаются ядра эндосперма. Аналогичную картину видим и при скрещивании сортов Белозерная 10 и Узбекская 56 (табл. 1, 2). Иная картина наблюдается, если мы опыляем смесью пыльцы чужого и материнского сорта. При этом способе опыления разница в результатах опыта между двумя горными районами небольшая, и даже в отдельных случаях данные, полученные в районе им. Камо, несколько лучше. В 1958 г. по сравнению с 1957 г. в этом, как и в Степанаванском районе, сравнительно быстрее проходили процессы оплодотворения и эмбриогенеза. В

1958 г. также наблюдается разница в результатах, полученных при разных способах опыления, но не так ярко, как это было в 1957 г.

Таким образом, можно отметить, что разные способы опыления определенным образом влияют как на интенсивность процесса оплодотворения, так и на характер эмбриогенеза у кукурузы. Результаты более интересные при опылении смесью пыльцы, особенно когда участвует пыльца материнского сорта. Своеобразен процесс оплодотворения у раннеспелых и позднеспелых сортов кукурузы. Так, у раннеспелых сортов более интенсивно и сравнительно быстро проходит процесс оплодотворения, а также эмбриогенез. Здесь промежуток времени между опылением и оплодотворением, а также оплодотворением и образованием зародыша и эндосперма сравнительно короткий. При скрещивании между собой сортов, обладающих разным вегетационным периодом, получаются как бы средние данные, а в отдельных случаях преобладают признаки одного или другого компонента. В разные годы на процесс оплодотворения кукурузы в одних и тех же районах своеобразно влияют имеющиеся колебания климатических условий.

Эмбриологические исследования показывают, что в горных районах у кукурузы нормально проходит процесс оплодотворения и несколько задерживается процесс эмбриогенеза. Зародышевый мешок со своими элементами у кукурузы готов к оплодотворению во время выхода рыльца. Синергиды крупные, мешковидные, со сравнительно мелкими ядрами. В микропилярной части синергид при окрашивании железным гематоксилином по Гейденгайну, а также по окраске Модилевского хорошо различается нитчатый аппарат, который появляется до оплодотворения и быстро исчезает. Обычно пыльцевая трубка (рис. 1), проникая в зародышевый мешок, разрушает одну из синергид, а вторая в некоторых случаях сохраняется даже до формирования зародыша. Наблюдались случаи, когда пыльцевая трубка, проникая в зародышевый мешок, одновременно разрушала обе синергиды. Яйцеклетка у кукурузы округлой формы с многочисленными пластидами. До оплодотворения ядро яйцеклетки имеет только одно ядрышко.

При изучении процесса оплодотворения у кукурузы нам удалось наблюдать, как пыльцевая трубка доходит до микропилярной части зародышевого мешка и изливает свое содержимое в одну из синергид, тем самым разрушая ее. В это же время содержимое пыльцевой трубки, проходя через синергиду, изливается в пространство между яйцеклеткой и полярными ядрами (рис. 1—7). Содержимое пыльцевой трубки хорошо видно в виде капелек, которые сохраняются даже после оплодотворения яйцеклетки и полярных ядер. Обильное содержимое пыльцевой трубки, изливаясь в зародышевый мешок, несомненно путем метаболизма, участвует в формировании зародыша и эндосперма.

Одновременно нас интересовал вопрос, когда и как происходит слияние спермия с яйцеклеткой и полярными ядрами. Спермии у кукурузы, которые благодаря реакции Фельгена прекрасно красятся и как по окраске, так и по расположению и форме различаются от других телец, в наших препаратах имеют овальную или слегка удлиненную форму с четко выраженной хроматиновой структурой (рис. 2—7). В наших предыдущих работах [7, 23] указывалось, что уловить момент двойного оплодотворения нам не удавалось. Этот пробел в нашей работе, который, видимо, можно объяснить тем, что нами не была применена дифференциальная реакция Фельгена и препараты красились только лишь железным гематоксилином по Гейденгайну, сейчас устранен. В последнем случае многочисленные пластиды и вещества зародышевого мешка и содержимое проникшей в зародышевый мешок пыльцевой трубки красились одинаково. Особенно темно окрашивались разрушенные части синергид, тем самым исключая возможность различать спермии от других телец. С другой стороны, в первое время были изучены в основном фиксированные семяпочки растений, выращенных в условиях Араратской низменности Армянской ССР, где при массовом цветении кукурузы, когда и нами обычно проводится фиксация, температура воздуха доходит до 25—35°. Видимо, в этом случае присоединение спермий с женскими половыми клетками проходит очень быстро, что значительно затрудняет возможность уловить момент двойного оплодотворения. В условиях горных районов, в период массового цветения кукурузы, температура воздуха умеренная с колебанием 17—23°, влажность воздуха нормальная и все условия как бы благоприятствуют детальному эмбриологическому изучению процесса оплодотворения у кукурузы.

Спермии у кукурузы не особенно мелкие, как указывают другие исследователи. Во многих случаях по величине они почти равны и даже немного больше ядрышка яйцеклетки или примерно составляют почти одну треть ядрышек полярных ядер. В зародышевом мешке спермии до проникновения в ядро яйцеклетки или полярных ядер имеют несколько овальную форму (рис. 3 и 5). Проникшие в женские ядра спермии лежат в растянутом виде около оболочек ядер и, постепенно растворяясь, выделяют ядрышко. Обычно яйцеклетка у кукурузы имеет только одно ядрышко, и присутствие второго, значительно меньшего ядрышка, показывает, что спермий уже проник и даже растворился в ядре данной яйцеклетки.

На многочисленных просмотренных препаратах, весьма любезно уточненных Е. Н. Герасимовой-Навашиной, из которых небольшая часть рисунков приводится в данной работе, нам удалось видеть спермии около и на ядре яйцеклетки и полярных ядер (рис. 3, 4), а также уловить моменты проникновения спермий в ядро яйцеклетки и одного из полярных ядер (рис. 2, 4, 5, 6).

Нас интересовал также вопрос, где раньше происходит проникновение и ассимиляция спермиев, т. е. процесс оплодотворения,— в

яйцеклетке или в полярных ядрах. В имеющейся литературе по данному вопросу находим разные высказывания. В опубликованной раньше работе [7] мы указывали, что, судя по нашим препаратам, сначала оплодотворяются полярные ядра, а затем яйцеклетка. По данным Уэзеруокса [21—22], оплодотворение яйцеклетки и полярных ядер происходит почти одновременно. Рандольф [33] считает, что слияние обеих спермиев с женскими ядрами протекает одновременно. Е. И. Устинова и М. И. Дьякова [19] считают, что сначала происходит слияние одного спермия с ядром яйцеклетки, а несколько позднее слияние второго спермия с обеими полярными ядрами. Наши данные более любопытны. Так, например, в отдельных случаях проникновение и ассимиляция спермия с ядром яйцеклетки и полярных ядер происходит одновременно (рис. 2), о чем говорит почти одинаковая величина ядрышек, выделенных спермиями. В других же случаях процесс оплодотворения яйцеклетки отстает от аналогичного процесса полярных ядер (рис. 3), так, например, один из спермиев находится только лишь около ядра яйцеклетки, другой же спермий уже растворяется в полярных ядрах. Сравнительно больше фактов, когда процесс оплодотворения раньше происходит в яйцеклетке (рис. 5, 6, 7) и несколько задерживается в полярных ядрах. Так, например, спермий, проникший в ядро яйцеклетки, уже частично растворется (рис. 5), выделяя ядрышко, тогда как другой спермий находится около ядра одного из полярных ядер. В другом же случае один из спермиев находится в ядре яйцеклетки, выделяя ядрышко, а второй спермий только проникает в полярное ядро (рис. 6). И, наконец, имеется случай, когда один из спермиев уже давно растворился в ядре яйцеклетки и начинается профаза, а другой спермий находится в полярных ядрах (рис. 7). В наших опытах мы никогда не обнаруживали случаи присоединения полярных ядер до оплодотворения. Обычно полярные ядра, находящиеся друг около друга, одновременно с ассимиляцией проникшего спермия присоединяются. Этот процесс происходит постепенно. Полярные ядра подходят друг к другу и спермий находится около них, позже они оказываются рядом и спермий проникает в один из них (рис. 2). Полярные ядра постепенно заходят один в другой (рис. 3 и 4), а в дальнейшем они с растворением спермиев как бы сливаются в одно целое (рис. 6, 7).

Интересно отметить, что даже в момент оплодотворения (рис. 6), а также после оплодотворения (рис. 7) в зародышевый мешок проникают добавочные спермии. Однако присоединение больше одного спермия с яйцеклеткой или полярными ядрами нами не было обнаружено. В наших препаратах очень наглядно заметно, как эти добавочные спермии, постепенно деформируясь, лизируются. По всей вероятности, эти добавочные спермии косвенным образом, путем метаболизма, передают свои признаки и свойства гибридному потомству. У кукурузы уже в год опыления это выражается в виде ксенийности зерен, или же признаки, будучи в рецессиве, в последую-

щих поколениях при благоприятных условиях превращаются в доминантные. Присутствие добавочных спермиев часто встречается при опылении смесью пыльцы. Это интересное явление требует дальнейшего. более детального изучения.

Таким образом, сложные, со своими специфическими сторонами эмбриологические моменты процесса оплодотворения у кукурузы в общих чертах проходят примерно так же, как у всех злаков.

Кафедра дарвинизма и генетики
Биологического факультета
Ереванского государственного университета

Поступило 12.VIII 1960 г.

Հ. Գ. ԲԱՏԻԿՅԱՆ, Դ. Պ. ՉՈԼԱԽՅԱՆ

ՄԻ ՇԱՐՔ ՆՈՐ ՏՎՅԱԼՆԵՐ ԵԳԻՊՏԱՑՈՐԵՆԻ ԲԵՂՄՆԱՎՈՐՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍԻ ՍԱՂՄՆԱԲԱՆԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ ՈՒՂՂՈՒԹՅԱՄԲ. ՓՈՇՈՏՄԱՆ ՏԱՐԲԵՐ ՁԵՎԵՐԻ ԴԵՊՔՈՒՄ ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ-Ի ԼԵՌՆԱՅԻՆ ՇՐՋԱՆՆԵՐԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Փորձերը կատարվել են 1957—58 թթ. Երևանի պետական համալսարանի կենսաբանական ֆակուլտետի՝ Ստեփանավանի և Կամոյի շրջանների փորձնական հողամասերում, եգիպտացորենի Բելոգլորնայա 10, Ուզբեկսկայա 56, Սախարնայա զոլոտիստայա սորտերի վրա։

Ուսումնասիրությունների նպատակն է եղել՝

1. Պարզել փոշոտման տարբեր ձևերի՝ ներսորտային և միջսորտային խաչաձևման, ինչպես նաև տարբեր սորտերի ծաղկափոշիների խառնուրդով փոշոտելու ազդեցությունը, բեղմնավորման պրոցեսի սաղմնաբանական ընթացքի վրա։

2. Եգիպտացորենի բեղմնավորման պրոցեսի և սաղմնային զարգացման վաղ փուլերի սաղմնաբանական ուսումնասիրությունները՝ լեռնային շրջանների պայմաններում։

1957—58 թթ. ընթացքում կատարված փորձերը ցույց են տալիս, որ փոշոտման տարբեր ձևերը որոշակի ազդեցություն են գործում եգիպտացորենի բեղմնավորման պրոցեսի և սաղմնային զարգացման ընթացքի ինտենսիվության վրա։

Համեմատաբար ավելի արագ է կատարվում բեղմնավորման պրոցեսը և սաղմի զարգացման ընթացքը Բելոգլորնայա 10 սորտի մոտ։ Երբ Բելոգլորնայա 10 սորտը փոշոտվում է մյուս սորտերի ծաղկափոշով, ապա զգալի չափով դանդաղում և երկարաձգվում է բեղմնավորման պրոցեսը։ Երբ փոշոտմանը մասնակցում է նաև Բելոգլորնայա 10 սորտի ծաղկափոշին, ապա բեղմնավորումը և սաղմի ձևավորումը լինում են մոտավորապես նույն ժամանակամիջոցում, ինչ որ մայրական սորտ Բելոգլորնայա 10-ի մոտ, այսինքն ավելի շուտ, քան փոշոտիչ հայրական մյուս կոմպոնենտների՝ Սախարնայա զոլոտիստայա և Ուզբեկսկայա 56 սորտերի մոտ։

Փոշոտման միևնույն ձևերի մոտ բեղմնավորման պրոցեսը ավելի արագ

է տեղի ունենում Ստեփանավանի շրջանի պայմաններում։ Հավանական է, որ Կամոյի՝ բարձր լեռնային շրջանի կլիմայական պայմանները մասամբ դանդաղեցնում են եգիպտացորենի բեղմնավորման պրոցեսը։ Տարբերություններ են նկատվում անգամ միևնույն շրջանում տարբեր տարիներում կատարված փորձերից ստացված տվյալների միջև։ Ինչպես ցույց են տալիս մեր փորձերը, 1958 թվականին կլիմայական պայմանները անհամեմատ ավելի բարենպաստ են եղել անգամ միևնույն սորտերի ու փոշոտման ձևերի բեղմնավորման պրոցեսի ընթացքի համար, քան 1957 թվականին։

Ուսումնասիրությունները ցույց տվեցին, որ լեռնային շրջանների պայմաններում նորմալ ձևով է ընթանում եգիպտացորենի բեղմնավորման պրոցեսը և մասամբ ձգձգվում է սաղմնային զարգացումը՝ ի հաշիվ բեղմնավորման և սաղմի ձևավորման միջև ընկած ժամանակամիջոցի երկարաձգման։

Մեր հետազոտությունների ընթացքում հաջողվեց մանրակրկիտ կերպով ուսումնասիրել եգիպտացորենի կրկնակի բեղմնավորությունը։ Պարզվեց, որ բեղմնավորման պրոցեսը որոշ դեպքերում ավելի շուտ է տեղի ունենում ձվաբջջի, իսկ որոշ դեպքերում էլ բևեռային բջիջների մոտ։ Երբեմն սպերմիաների միաձուլումը իգական սեռական բջիջների՝ ձվաբջջի և բևեռային բջիջների հետ միաժամանակ է տեղի ունենում, և նրանք գտնվում են զարգացման միևնույն փուլում։ Եգիպտացորենի սպերմիաները մեզ հաջողվեց տեսնել ինչպես բեղմնավորման սկզբի մոմենտին, երբ նրանք արդեն ներս էին թափանցել ձվաբջջի և բևեռային կորիզների մեջ, այնպես էլ դեռևս չմիաձուլված վիճակում։ Սաղմնային պարկը ներխուժած եգիպտացորենի սպերմիները մինչև միաձուլումը օվալ ձևի են, լավ արտահայտված քրոմատինային մասսայով։ Իգական սեռական բջիջների մեջ անցնելուց հետո, նրանք մեկնվելով կորիզի թաղանթի ուղղությամբ, որոշ չափով ձգվում են և աստիճանաբար տարրալուծվելով՝ առաջացնում կորիզակ։ Այդպիսի կորիզակի առկայությունը ապացույց է այն բանի, որ բեղմնավորման պրոցեսը արդեն կատարվել է։

Եգիպտացորենի բևեռային բջիջները մինչև բեղմնավորությունը չեն միաձուլվում։ Նրանց միաձուլումը տեղի է ունենում միայն բևեռային կորիզներից մեկի մեջ սպերմիայի ներթափանցումից հետո։ Այդ ժամանակ մի կողմից տեղի է ունենում միաձուլված սպերմիայի տարրալուծում, մյուս կողմից էլ բևեռային կորիզների միաձուլում։

Մեր փորձերում նկատվել են որոշ դեպքեր, երբ եգիպտացորենի սաղմնային պարկ են ներթափանցել մեկ զույգից ավելի սպերմիաներ։ Այդ առանձնապես նկատվել է փոշիների խառնուրդով փոշոտելու ժամանակ։ Սակայն պետք է նշել, որ բեղմնավորման բուն ակտին մասնակցել են միայն մեկ զույգ սպերմիաներ։ Երկրորդ զույգը աստիճանաբար դեֆորմացիայի ենթարկվելով, քայքայվել է և նյութափոխանակության միջոցով, անկասկած, թողել իր ազդեցությունը հետագայում ձևավորվող սաղմի և էնդոսպերմի բջիջների վրա։

Եգիպտացորենի բեղմնավորման պրոցեսը ունենալով իր առանձնահատկությունները, ընդհանուր առմամբ ընթանում է այնպես, ինչպես բոլոր հացազգիների մոտ։

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Г. и Яковлев М. С. Морфология зерна и строения эндосперма разных форм кукурузы (Zea mays L.). Бот. журнал АН СССР, т. XIX, 3, 1935.
2. Александров В. Г. О строении эндосперма зерновки злака. Бот. журнал АН СССР, т. XXIV, 1939.
3. Александров В. Г. и Александрова О. Г. О начальных стадиях развития эндосперма и зародыша пшеницы. Бот. журнал, т. XXIV, 5—6, 1939.
4. Александров В. Г. и Александрова О. Г. Развитие зерновки злака и его морфологическая сущность. ДАН СССР, т. XXIV, 8, 1939.
5. Александров В. Г., Александрова О. Г. и Яковлев М. С. О характерных чертах морфологии плода злаков типа маиса. Журн. Советская ботаника, 6, 1944.
6. Александров В. Г. К вопросу о двойном оплодотворении. Успехи современной биологии, т. XX, 1, 1945.
7. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Некоторые цито-эмбриологические данные о процессе оплодотворения у кукурузы. Изв. АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. XI, 9, 1958.
8. Бритиков Е. А. О влиянии опыления на обмен веществ в пестике кукурузы. ДАН СССР, т. XXVIII, 5, 1951.
9. Герасимова-Навашина Е. Н. К цитолого-эмбриологическому пониманию процесса опыления. Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова. АН СССР, вып. 3, серия 7, 1952.
10. Герасимова-Навашина Е. Н. Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных. Бот. журнал АН СССР, т. XXXI, 5, 1954.
11. Дзюбенко Л. К. Эмбриология кукурузы в связи с вегетативной гибридизацией и различной зрелостью зерновок. Автореферат канд. диссерт., 1953.
12. Колесников С. М. и Васильева З. П. Материалы по эмбриологии кукурузы. Тр. Кишиневского сельхоз. института, т. 7, 1955.
13. Колесников С. М. Эмбриология пестичного цветка (женского соцветия) кукурузы. Сб. работ по изучению кукурузы в Молдавии, 1955.
14. Коробова С. П. О ходе оплодотворения у кукурузы (Zea mays). ДАН СССР, т. 127, 4, 1959.
15. Мовсесян С. П. Эмбриология у кукурузы при различных вариантах опыления. Изв. АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. 7, 10, 1954.
16. Мовсесян С. П. О влиянии старения пыльцы кукурузы на процесс оплодотворения. Изв. АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. 9, 3, 1956.
17. Модилевский Я. С., Окнсюк П. Ф., Хуздяк М. И., Дзюбенко Л. К., Бейлис-Выровая Р. А. Цито-эмбриология основных хлебных злаков. Изд. АН УССР, Киев, 1958.
18. Панамарчук И. А. Развитие женского гаметофита у кремнистого сорта кукурузы. Научные доклады высшей школы, 4, 1958.
19. Устинова Е. П., Дьякова М. П. К изучению процесса оплодотворения и развития зародыша и эндосперма у кукурузы. Доклады ВАСХНИЛ, 5, 1953.
20. Устинова Е. П. Некоторые вопросы оплодотворения кукурузы. Журн. Агробиология, 6, 1955.
21. Устинова Е. П. Особенности строения женского гаметофита и явление полиэмбрионии у кукурузы (Zea mays L.). Бот. журнал, т. XV, 5, 1960.
22. Уэзеруокс П. Строение и развитие репродуктивных органов. Сб. Кукуруза и ее улучшение, 1957.
23. Чолахян Д. П., Даниелян А. Х. Изучение процесса оплодотворения и начальные фазы эмбриогенеза у кукурузы при разных способах опыления. Изв. АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. XI, 6, 1958.

21. Щедрина Р. А. Изучение процесса оплодотворения кукурузы при разных способах опыления. Журн. Агробиология, 2, 1959.
25. Яковлев М. С. Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. Ботанич. ин-та АН СССР, серия VII, 1950.
26. Яковлев М. С. Основные типы полиэмбрионии высших растений. Тр. Ботанич. института АН СССР, серия VII, 1, 1957.
27. Cooper D. C. Macrosporogenesis and embryo sac development in Euchalaena mexicana and Zea mays. Journ. Agr. Research, vol. 55(7), p. 539—51, 1937.
28. Dunnald F. Peterson. Duration Receptiveness in Corn Zea mays silvs. Journ American Soc. Agronomy, vol. 34, 4, 1942.
29. Quignard L. La double fecondation dans le mais. Journ. Bot., 15, 1901.
30. Klesselhach T. A. Fasciadet kernels, reversed kernels, and related abnormalities in maize. Amer. Journ. Botany, v. XIII, 1, 1926.
31. Muller. Edwin C. Development of the pistillate spikelet and fertilization in Zea mays L. Journ. of Agric. Research. vol. XVIII, 5, 1919.
32. Vazart B. Res. cytol. et biol. veget., 3—4, 209, 1955.
33. Randolph L. F. Development morphology of the caryopsis in Maize. Journ. Agric. research, vol. 53, 12, p. 881—916, 1936.
34. True R. H. On the development of the caryopsis. Bot. the gas. vol. 18, 6, 1893.
35. Schnarf K. Embriologie der Angiospermen, Berlin, 1927.
36. Weatherwax P. Morphology of the flowers of Zea mays. Bull. Torrey Bot. Club., Vol. 43, p. 127—144, 1916.
37. Weatherwax P. The development of the spikelet of Zea mays. Bull. of the Torrey Bot. club., vol. 44, p. 483—496, 1917.
38. Weatherwax P. Gametogenesis and fecondaition in Zea mays as the basis of xenia and heredity in the endosperms, Bull. of the Torrey Bot. Club., vol. 46, p. 73—90, 1919.
39. Weatherwax F. The endosperms of Zea and Coix. Amer. Journ. Bot., vol. 17, 5, p. 371—380, 1930.

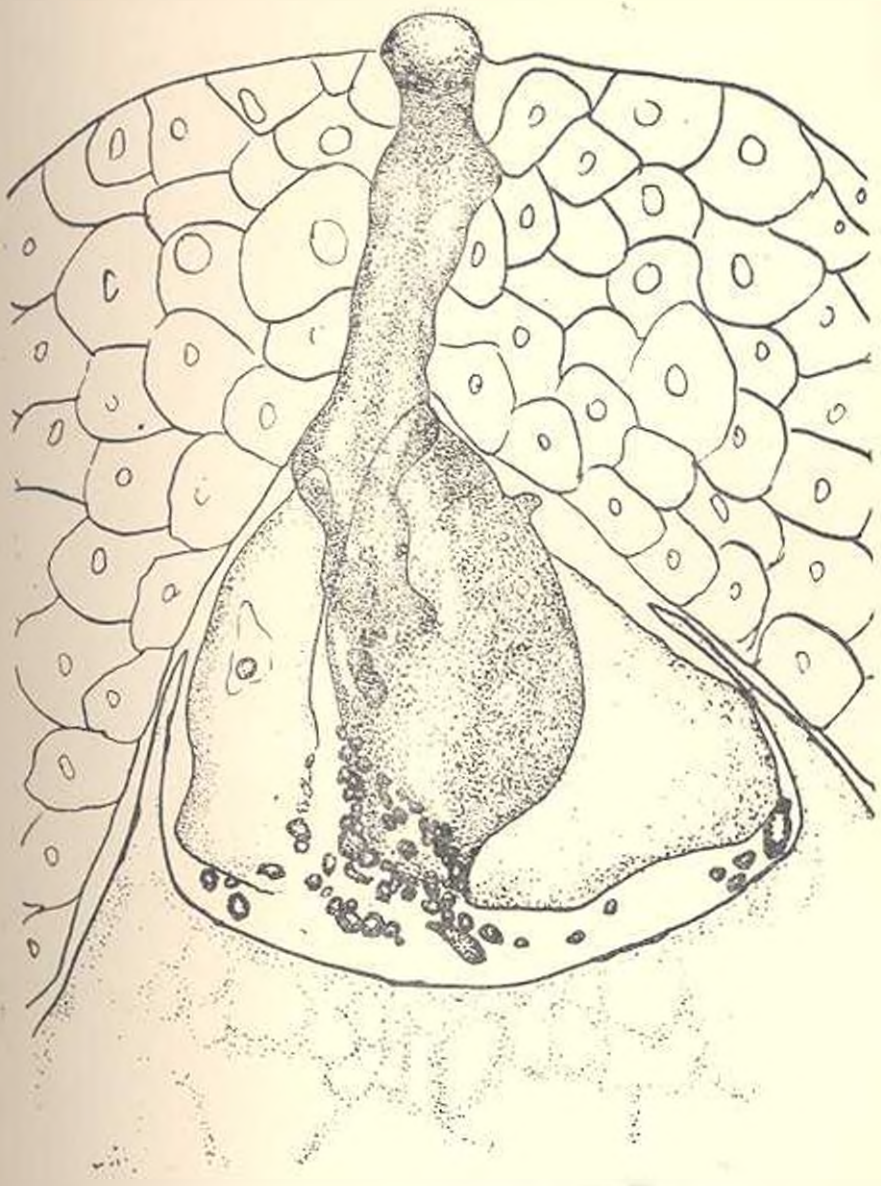

Рис. 1. Часть зародышевого мешка кукурузы через 28 ч. после опыления. Пыльцевая трубка, разрушая одну из синергид, изливает свое содержимое в зародышевый мешок. Хорошо видно излившееся содержимое пыльцевой трубки (в виде крупных капелек) в области нижней части синергид. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну, с подкраской конго-рот и эозином.

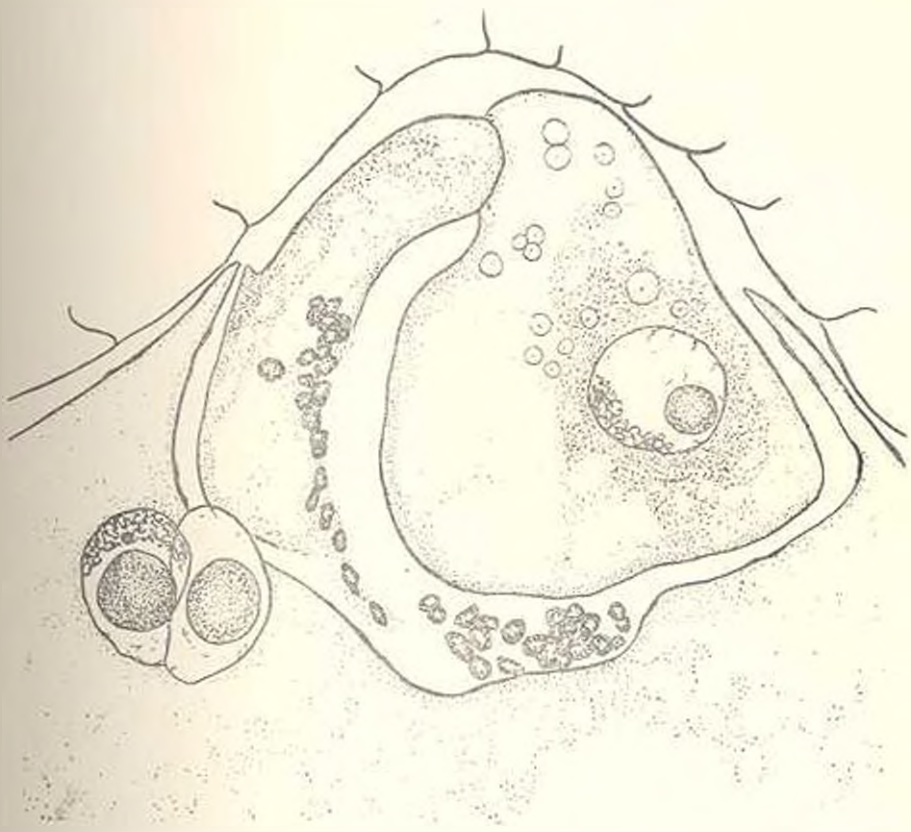

Рис. 2. Часть зародышевого мешка кукурузы через 28 ч. после опыления (тот же зародышевый мешок, что и на рис. 1, с другого среза). Момент двойного оплодотворения. Спермий лежит в ядре яйцеклетки и выделил ядрышко. Второй спермий лежит в одном из полярных ядер и также выделил ядрышко. Между яйцеклеткой, полярными ядрами и спермиями хорошо видны крупные капельки содержимого пыльцевой трубки. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну с подкраской конго-рот и эозином.

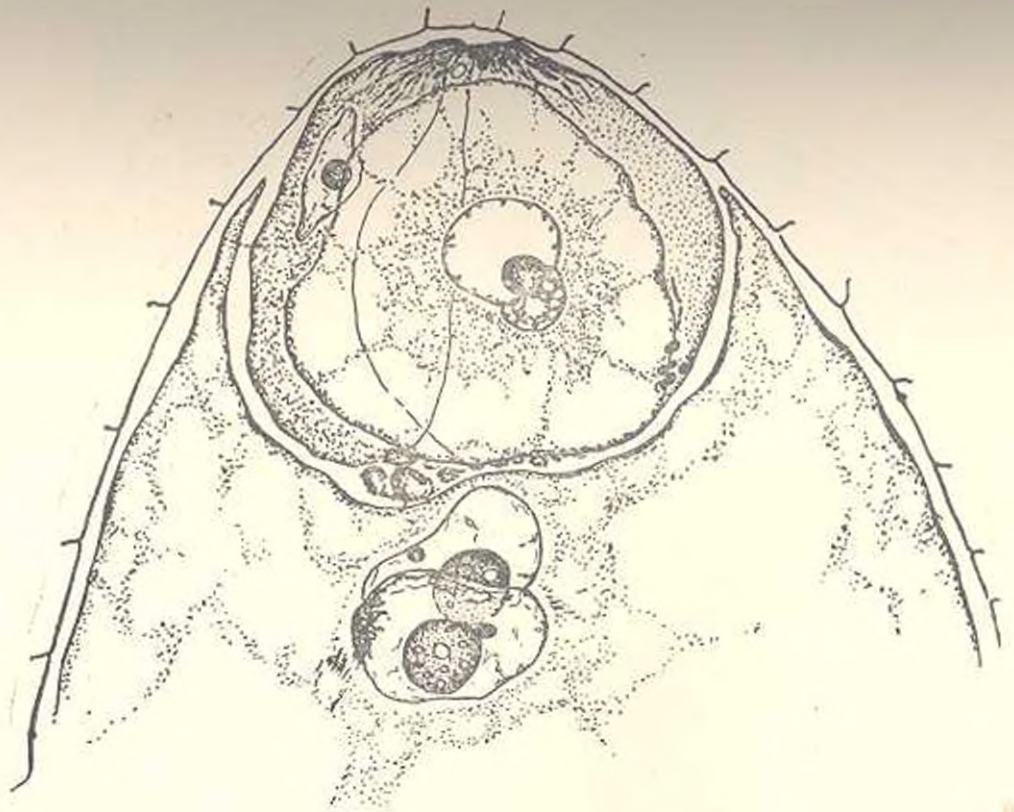

Рис. 3. Часть зародышевого мешка кукурузы через 24 ч. после опыления. Двойное оплодотворение у кукурузы. Один из спермиев лежит как шапочка на ядре яйцеклетки, другой спермий погружен в одно из полярных ядер и выделил ядрышко. Полярные ядра сблизились. Реакция Фельгена с подкраской light-green.

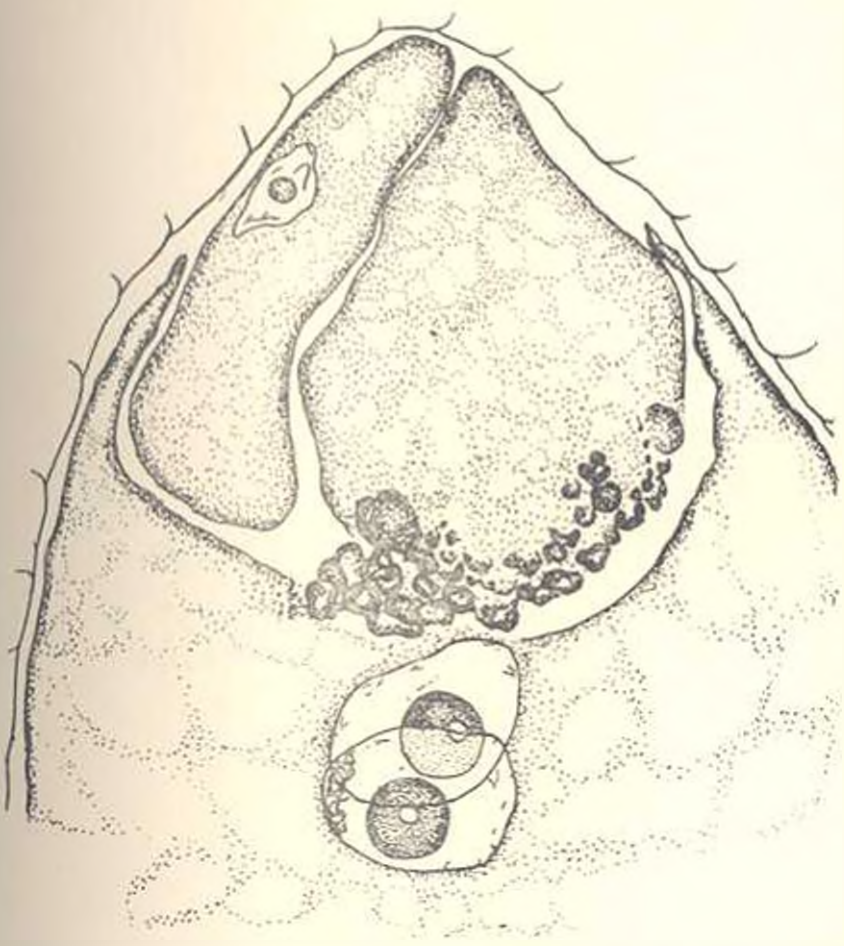

Рис. 4. Часть зародышевого мешка кукурузы через 24 ч. после опыления (тот же зародышевый мешок, что и на рис. 3, с другого среза). Хорошо видны капельки излившегося содержимого пыльцевой трубки между яйцеклеткой и полярными ядрами, а также и в области разрушенных синергид. Реакция Фельгена с подкраской light-green.

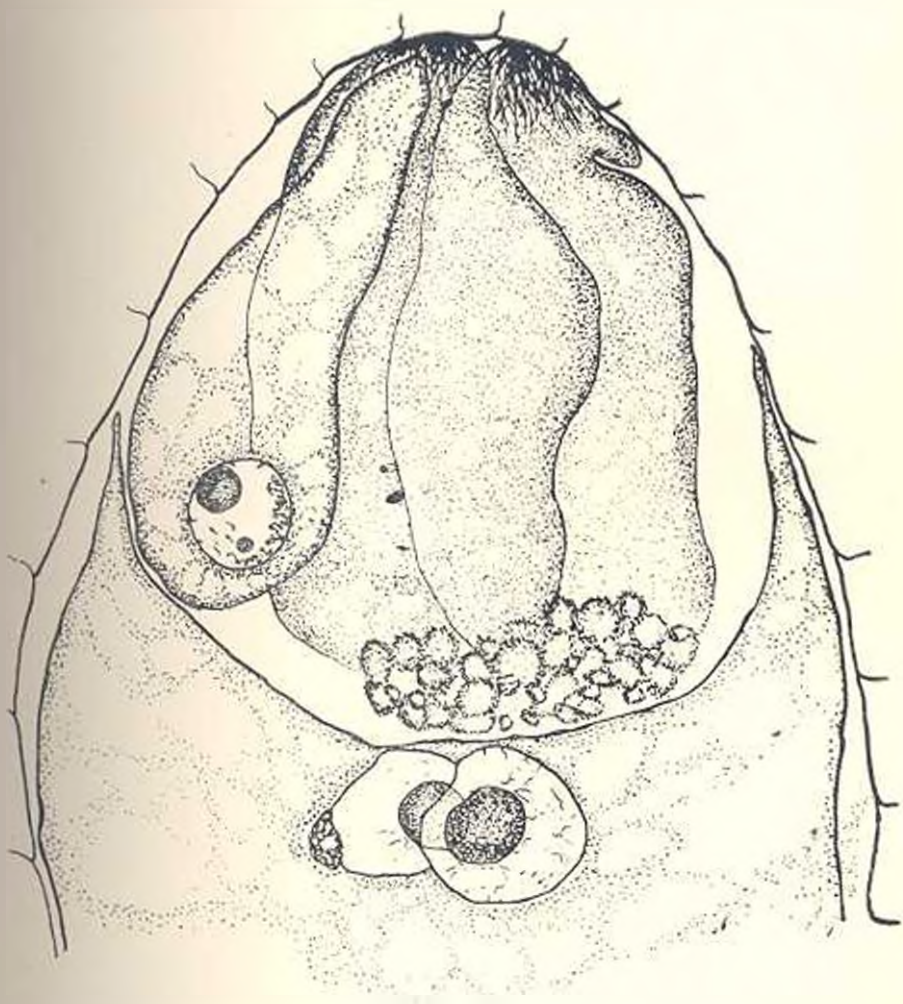

Рис. 5. Часть зародышевого мешка кукурузы через 26 ч. после опыления. Момент двойного оплодотворения у кукурузы. Один из спермиев находится в ядре яйцеклетки, видно ядрышко, выделенное из спермия. Другой спермий находится на одном из полярных ядер. Обильные капельки содержимого пыльцевой трубки находятся в области разрушенных синергид и между яйцеклеткой и полярными ядрами. Реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном.

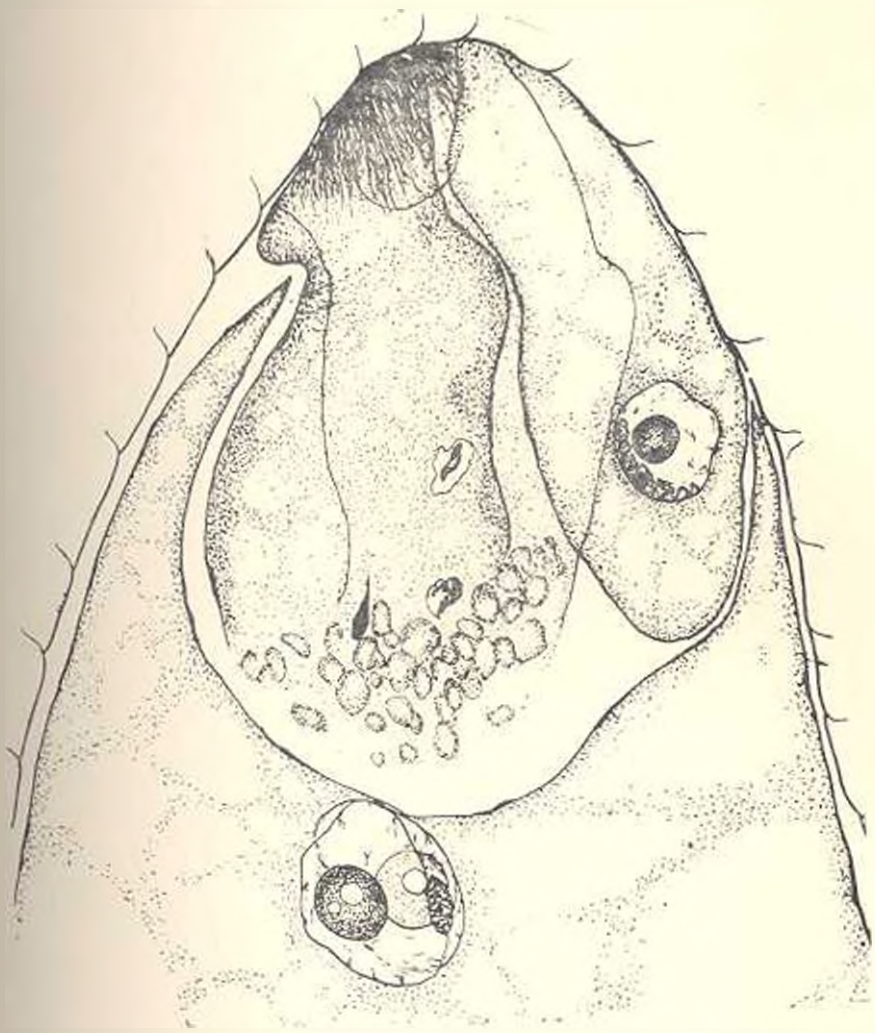

Рис. 6. Часть зародышевого мешка кукурузы через 26 ч. после опыления. Одна пара спермиев участвует в двойном оплодотворении, один сперний находится внутри ядра яйцеклетки, другой—на полярных ядрах. В части разрушенной синергиды видны крупные капельки содержимого пыльцевой трубки и среди них деформированные спермии, которые также дают реакцию Фельгена. Вторая пара спермиев не объединяется с женскими ядрами, а лизируется. Реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном.

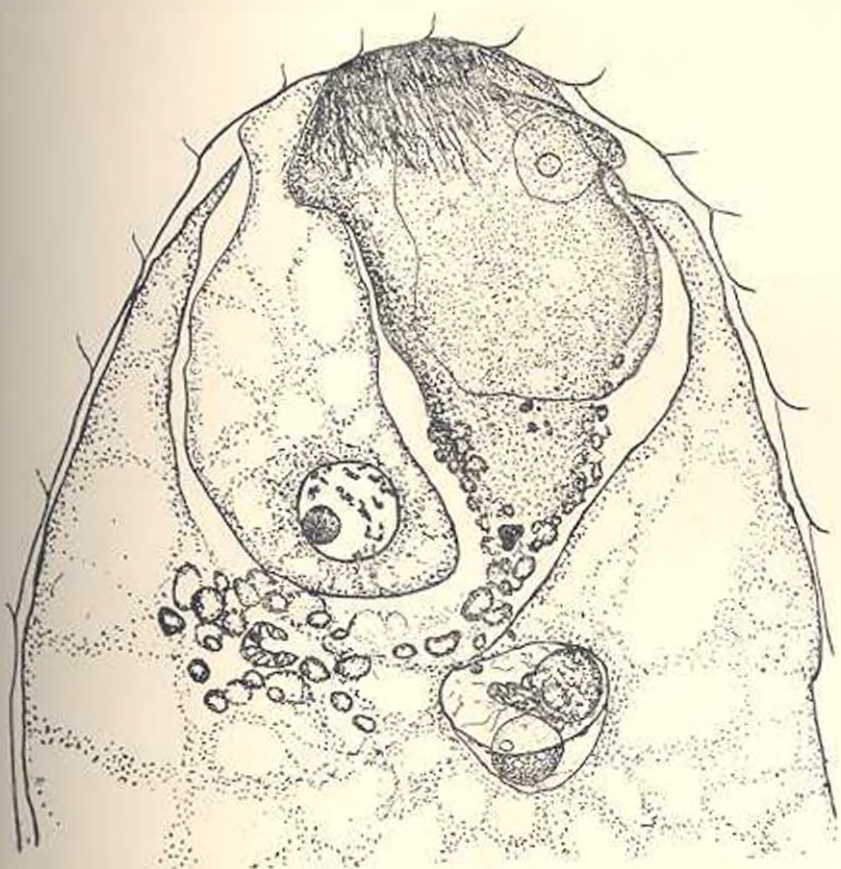

Рис. 7. Часть зародышевого мешка кукурузы через 34 ч. после оплодотворения. В яйцеклетке оплодотворение уже кончилось. Полярные ядра сливаются друг с другом и со спермием. Среди обильного содержимого пыльцевой трубки видны другой спермий и часть лизирующего спермия второй пары. Видны также и лизирующие части вегетативного ядра. Реакция Фельгена с подкраской лихтгрюном.