

Г. Г. БАТИКЯН, Д. П. ЧОЛАХЯН

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРОЦЕССА
ОПЛОДОТВОРЕНИЯ КУКУРУЗЫ В УСЛОВИЯХ РАЙОНА КАМО
АРМЯНСКОЙ ССР

Исследования, проведенные в последние годы [1, 2, 3, 12], выявили характер влияния специфичных почвенно-климатических условий высокогорных районов Армянской ССР на кукурузе, где эта культура, хорошо приспособляясь, дает богатую и ценную силосную массу. Цветение и опыление растений кукурузы проходят нормально, т. к. температура и влажность воздуха в период цветения, т. е. в июле и августе, благоприятны, особенно для ранне- и среднеспелых сортов. Однако, наряду с этим, необходимо отметить, что тогда, когда на Араратской равнине даже летний посев кукурузы дает прекрасный урожай початков, в высокогорном районе Камо только некоторые из раннеспелых сортов дают початки, зерна которых иногда доходят до восковой или изредка, в благоприятные годы, до полной спелости.

Для выяснения причины такого явления еще в 1955 г. нами были проведены некоторые эмбриологические исследования [4, 5, 6]. Целью исследований было выяснить: 1) когда и как происходит процесс оплодотворения у ранне-, средне- и позднеспелых сортов кукурузы в условиях высокогорного района Камо; 2) как влияет развитие репродуктивных органов на эмбриологические процессы кукурузы. Для этого после изоляции были опылены пестичные цветки сортов кукурузы Воронежская 76, Белозерная 10, Лиминг, Стерлинг, Северокавказская желтозерная 1 и Рисовая 645 и зафиксированы семяпочки через определенное время фиксации, начиная с 16 ч. до 72 ч., через каждые 2 ч. в фиксаже Навашина с предварительной обработкой в Карнуа. Опыление проводилось на разных стадиях развития пестичных цветков. Дальнейшая обработка была проведена по общепринятой цитологической методике. Окрашивание препаратов проводилось железным гематоксилином по Гейденгайну с подкрасками конго-красный и эозин, по Фельгену с подкраской лихт-грюном и краской Модилевского с подкраской метиленовой синей. Рисунки были сделаны рисовальным аппаратом РА-4, при ок. 5 х об. 90.

Исследования зародышевых мешков кукурузы показали (табл. 1, 2), что отличающиеся по созреваемости сорта друг от друга отличаются также по эмбриогенезу. Так, у позднеспелого сорта Лиминг оплодотворение наблюдается только через 32 ч. после опыления, тогда как у сорта Рисовый 645 через 20 ч., а у сортов Стерлинг и Северокавказская желтозерная 1 через 18 ч. после опыления отмечаются зародышевые мешки (26,6 и 50%), где процесс оплодотворения уже завершен. Однако у

Таблица I

Изучение процесса оплодотворения и ранних фаз эмбриогенеза кукурузы
в районе Камо, 1957 г.

Часть фиксации после опыления	Лиминг × Лиминг				Рисовая 645 × Рисовая 645			
	в зароды- шевом мешке нет изменений	помутнев- шая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма	в зароды- шевом мешке нет изменений	помутнев- шая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма
16	60	40	—	—	66,6	33,4	—	—
18	50	50	—	—	42,5	55,5	—	—
20	66,6	33,4	—	—	20	60	20	—
22	25	75	—	—	—	—	—	—
24	50	50	—	—	—	80	20	—
26	50	50	—	—	40	40	20	—
28	25	75	—	—	28,5	44,2	27,3	—
32	20	50	30	—	—	100	—	—
36	30	50	20	—	—	80	20	—
38	—	77,7	22,2	—	33,3	50	16,7	—
40	57,3	14,2	28,5	—	—	—	—	—
42	—	—	—	—	—	50	50	—
44	—	75	25	—	10	60	30	—
46	20	50	30	—	10	50	40	—
48	60	40	—	—	11,1	55,5	33,4	—
50	—	—	—	—	33,3	30	36,7	—
52	—	70	30	—	—	—	—	—
54	33,3	33,3	33,4	—	—	40	50	10
58	28,7	71,3	—	—	—	37,5	52,5	10
60	20	60	20	—	33,4	26,6	20	20
62	25	50	25	—	—	50	50	—
64	6,6	66,6	26,8	—	37,5	30	22,5	10
66	—	75	25	—	50	50	—	—
68	12,5	62,5	25	—	55,6	11,1	22,2	11,1
70	—	33,4	66,6	—	—	—	—	—
72	—	—	—	—	30	30	—	40

сорта Северокавказская желтозерная 1, даже через 20 ч. после опыления у 42,8% зародышевых мешков не наблюдается никаких изменений (рис. 1), или же пыльцевые трубки еще только излили свое содержимое (28,5%) (рис. 2). Лиминг, а также позднеспелые сорта кукурузы типа Лиминг в условиях горного района Камо начинают цвести в лучшие годы только в первой декаде сентября. Как цветение, так и процесс оплодотворения здесь происходит сравнительно позже, чем у других сортов. Необходимо отметить, что у сорта Лиминг процесс оплодотворения хотя и происходит нормально, однако долгое время яйцеклетка остается в стадии зиготы и даже через 70 ч. образование зародыша и ядер эндосперма ни у одного зародышевого мешка нами не отмечается. У этого сорта эмбриогенез не только замедлен, но почти и не происходит. Часто после образования зиготы дальнейшее развитие не продолжается, что, видимо, является и причиной череззерницы початков, где даже в самые лучшие годы зерна не доходят до молочной спелости. Образование ядер эндосперма и зародыша у исследованных нами сортов

Таблица 2

Изучение процесса оплодотворения и ранних фаз эмбриогенеза кукурузы
в условиях района Камо. 1957 год.

Часы фиксации после опыления	Стерлинг × Стерлинг				Северокавказская желтозерная 1 × Северокавказская желтозерная 1			
	в зароды- шевом мешке нет изменений	помутив- шая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма	в зароды- шевом мешке нет изменений	помутив- шая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма
16	30	70	10	—	40	60	—	—
18	40	33,4	26,6	—	25	25	50	—
20	40	30	30	—	42,8	28,5	28,7	—
22	22,2	66,6	11,2	—	25	50	12,5	12,5
24	30	30	40	—	—	—	—	—
26	40	10	30	20	20	45	35	—
28	25	38	37	—	—	—	100	—
30	20	27	27	26	—	—	—	—
32	27	20	27	26	—	33,3	43,3	23,4
34	20	40	40	—	—	60	40	—
36	—	50	50	—	44,4	11,2	44,4	—
38	50	25	25	—	—	25	62,5	12,5
40	—	50	25	25	—	16,6	66,6	16,8
42	40	40	20	—	22,2	33,3	11,2	33,3
44	—	60	—	40	—	—	—	—
46	25	75	—	—	20	20	50	10
48	—	—	—	—	40	40	10	10
50	—	25	75	—	20	60	15,5	5
52	—	—	100	—	—	100	—	—
54	40	—	40	20	50	50	—	—
56	—	50	25	25	—	—	—	—
58	50	—	50	—	30	30	40	—
60	—	50	50	—	—	42,8	37,2	20
62	—	50	—	50	—	—	—	—
64	50	25	25	—	14,2	14,2	42,8	28,8
66	50	50	—	—	40	20	20	20
68	—	100	—	—	—	—	—	—
70	—	—	—	—	20	30	30	20
72	—	25	75	—	—	25	—	75

сравнительно раньше наблюдается у сорта Северокавказская желтозерная 1 (через 22 ч.), Стерлинг (через 26 ч.), а у сорта Рисовая 645 только через 54 ч. после опыления появляются первые ядра эндосперма (табл. 1, 2).

Наряду с этим, необходимо отметить, что даже в самые поздние часы фиксации в многочисленных исследованных зародышевых мешках никаких изменений не наблюдается. Так, например, у сорта Лиминг при фиксации после опыления через 48 ч. у 60% зародышевых мешков пыльцевая трубка еще не излила свое содержимое. У сорта Рисовая 645 через 68 ч. фиксации после опыления уже у 11,1% изученных зародышевых мешков образуются ядра эндосперма, а у 55,6% зародышевых мешков никаких изменений не отмечается и элементы зародышевого мешка находятся в неизменном состоянии (табл. 1). Такое же явление наблюдается у сорта Стерлинг при фиксации после опыления через 58, 64 и 66 ч. У сорта Северокавказская желтозерная 1 через 54 ч. у 50% изученных зародышевых мешков нет никаких изменений (табл. 2). Это

явление характерно для кукурузы, у которой даже на одной и той же зоне початка, откуда после опыления обычно берутся семяпочки для фиксации, разные пестичные цветки имеют физиологически различную природу. Одни избирают наносимую пыльцу, другие остаются неоплодотворенными, у третьих уже идет образование зародыша и эндосперма. При свободном опылении, когда рыльца пестичных цветков неоднократно подвергаются воздействию дополнительной порции пыльцы, по всей вероятности, создаются сравнительно лучшие условия для избирательности более соответствующего компонента, поэтому и процент череззерницы сравнительно меньше. Принудительное опыление несомненно имеет и свои некоторые отрицательные стороны, что и заметно при эмбриогенезе.

При опылении проявляются не только сортовые особенности, но и в разные годы климатические условия определенным образом влияют на темп процесса оплодотворения и на эмбриогенез. Так, у сорта Северокавказская желтозерная 1 в 1957 г. после опыления через 22 ч. после фиксации уже появляются первые ядра эндосперма (табл. 2), а в 1956 г. через 26 ч. после фиксации только образуются ядра эндосперма. Та же картина наблюдается и у сорта Стерлинг (табл. 2, 3). По всей вероятности, для данного сорта в 1957 г. климатические условия района Камо были намного благоприятнее для завершения процесса оплодотворения и эмбриогенеза, чем в 1956 г. То же самое явление наблюдается у сортов Белозерная 10 и Воронежская 76 (табл. 4, 5). В 1957 г. процесс оплодотворения и эмбриогенез был завершен сравнительно быстрее у большего процента зародышевых мешков, чем в 1958 г. Температура воздуха, а также влажность в 1957 г. способствовали нормальному процессу оплодотворения и эмбриогенеза.

Определенное влияние на общий темп эмбриогенеза оказывает и состояние пестичных цветков. Так, у сорта Стерлинг и Северокавказская желтозерная 1 наилучшие данные получаются при опылении рылец длиной 7 см (рис. 3, 4), (табл. 3). Когда же опыляются рыльца длиной 5 и 11 см, то ни в одном из вариантов по часам фиксации после опыления не наблюдается образования зародыша и ядер эндосперма. В то время, когда при опылении рылец длиной 7 см уже через 26—28 ч. отмечается образование ядер эндосперма, при опылении 5 и 11 см длиной рылец даже через 32 ч. после опыления отмечаются многочисленные зародышевые мешки, где процесс оплодотворения давно завершен, но этапы эмбриогенеза почему-то очень замедлены и даже через 32 ч. после опыления не отмечается деление первичного ядра эндосперма (рис. 5). Эти и предыдущие данные показывают, что процесс опыления и оплодотворения в целом в высокогорном районе Камо завершается нормально, однако темпы развития зародыша и эндосперма не только очень замедлены, но и в отдельных случаях они даже исключаются.

У сорта Белозерная 10, по данным 1957 г. (табл. 4), при внутрисортном скрещивании в отличие от сортов Стерлинг и Северокавказская желтозерная 1, сравнительно лучше данные получаются при опылении рылец, имеющих 5 см длины. При внутрисортном скрещивании же сорта

Т а б л и ц а 3

Изучение процесса оплодотворения и ранних фаз эмбриогенеза кукурузы
в условиях района Камо, 1956 г.

Длина рыльца при опылении	Часы фиксации после опыления	Стерлинг × Стерлинг				Северокавказская желтозерная 1 × × Северокавказская желтозерная 1			
		в зароды- шевом мешке нет изменений	помутнев- шая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма	в зароды- шевом мешке нет изменений	помутнев- шая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма
5	20	100	—	—	—	100	—	—	—
	22	—	100	—	—	50	50	—	—
	24	40	60	—	—	75	25	—	—
	26	—	—	—	—	33,4	—	66,6	—
	28	50	—	50	—	—	—	100	—
	30	16,6	33,4	50	—	—	33,4	66,6	—
	32	25	25	50	—	20	20	60	—
7	20	10	90	—	—	—	—	100	—
	22	—	90	10	—	—	—	—	—
	24	—	35,5	64,5	—	28,5	14,4	57,1	—
	26	—	—	—	—	—	50	36	14
	28	—	50	20	30	—	—	80	20
	30	—	—	30	70	—	—	85	15
	32	—	—	50	50	—	—	70	30
11	20	83,3	16,7	—	—	71,2	28,8	—	—
	22	—	—	—	—	40	60	—	—
	24	—	—	100	—	—	33,3	66,7	—
	26	—	—	—	—	—	44,5	55,5	—
	28	50	50	—	—	—	—	—	—
	30	25	57	18	—	—	—	—	—
	32	—	50	50	—	—	33,3	66,7	—

Воронежская 76 наилучшие данные получились при опылении рылец длиной 5 и 7 см и сравнительно хуже при опылении рыльца длиной 11 см. Когда же эти два сорта скрещиваются друг с другом, то в отличие от материнского сорта Белозерная 10 и опылителя Воронежская 76 хорошие данные получаются не только тогда, когда рыльца имеют 5 см длины (рис. 6, 7, 8), но и тогда, когда они имеют 11 см длины (табл. 4). При опылении рылец, имеющих 7 см длины, ядра эндосперма и зародыш ни в одном из исследованных зародышевых мешков не образовались. Эти данные показывают, что не только разные сорта отличаются друг от друга, но и изменение участвующих компонентов соответственно влияет на темп оплодотворения и эмбриогенеза. Исследования показали также, что при межсортовом скрещивании как процесс оплодотворения, так и эмбриогенез проходят сравнительно интенсивнее, чем при внутрисортовом скрещивании родительских компонентов (табл. 4). Наряду с этим, необходимо отметить, что отдельные закономерности, результаты опытов и наблюдений 1957 г. не повторяются в следующем, 1958 г. (табл. 5). Так, сравнительно лучшие данные в 1958 г. получаются у сорта Воронежская 76 при внутрисортовом скрещивании. При опылении же сорта Белозерная 10 пылью сорта Воронежская 76 отмечается примерно такое явление, как у материнского компонента Белозерная 10, то есть пыльцевые трубки, доходя до зародышевого мешка, изливают свое содержимое.

Таблица 4

Изучение процесса оплодотворения и ранних фаз эмбриогенеза кукурузы
в условиях района Камо, 1957 г.

Длина рыльца в см при опылении	Часы фиксации после опыления	Белозерная 10 × Белозерная 10				Белозерная × Воронежская 76				Воронежская 76 × Воронежская 76			
		в зародышевом мешке нет изме- нений	помутневшая си- нергида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма	в зародышевом мешке нет изме- нений	помутневшая си- нергида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма	в зародышевом мешке нет изме- нений	помутневшая си- нергида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма
5	20	—	—	—	—	—	80	20	—	28,6	57,1	14,3	—
	22	12,5	37,5	50	—	16,7	50	—	33,3	—	25	62,5	12,5
	24	—	100	—	—	28,6	57,1	—	14,3	5,6	38,8	50	5,6
	26	14,3	19,7	33,5	32,5	7,3	28,5	47,5	16,7	—	—	—	—
	28	—	—	—	100	—	62,5	37,5	—	—	—	—	—
	30	12,5	25	10	52,5	25	10	35	30	10	22,3	32,7	35
	32	—	—	—	—	20	20	—	60	—	—	—	—
7	20	12,5	56,2	31,3	—	—	80	20	—	—	80	20	—
	22	—	66,7	33,3	—	—	80	20	—	—	100	—	—
	24	14,3	42,8	42,9	—	25	50	25	—	50	16,7	33,3	—
	26	—	12,5	87,5	—	12,5	35,4	52,1	—	40	40	20	—
	28	12,5	—	75	12,5	—	—	—	—	28,7	25	36,3	10
	30	20	60	20	—	—	—	100	—	—	—	50	50
	32	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	100
11	20	—	80	20	—	—	—	—	—	33,3	32,7	34	—
	22	—	—	—	—	13,3	33,3	45,0	8,4	28,5	31	40,5	—
	24	25	50	25	—	6,2	22,5	28,8	42,5	—	100	—	—
	26	—	—	—	—	33,9	32,6	13,5	20	—	—	—	—
	28	12,5	35,4	52,1	—	40	60	—	—	—	—	—	—
	30	—	—	100	—	—	39,6	36,5	23,9	14,3	14,3	71,4	—
	32	—	—	—	—	—	25	50	25	14,3	28,6	57,1	—

процесс оплодотворения проходит нормально, однако образование зародыша и эндосперма отмечается изредка тогда, когда у той же комбинации в 1957 г. отмечались совершенно другие показатели (табл. 4, 5). Так, например, ядра эндосперма в 1957 г. у 33,3% изученных зародышевых мешков в этой комбинации образовались после опыления через 22 ч., а в 1958 г. это явление наблюдается сравнительно позже, через 30 ч. Если в 1957 г. при опылении рылец сорта Белозерная 10 длиной 11 см, начиная через 22 ч. после опыления отмечается деление первичного ядра эндосперма, то в 1958 г. в этом же варианте даже через 32 ч. после опыления не наблюдается образования ядер эндосперма.

По всей вероятности, в 1958 г. для сорта Белозерная 10 были сравнительно худшие условия, чем в 1957 г., а у сорта Воронежская 76, наоборот, в 1958 г. условия были лучше и результаты получились лучшие, чем в 1957 г. Так, если у сорта Воронежская 76 (у 10% изученных зародышевых мешков) при опылении рылец длиной 7 см в 1957 г. первые ядра эндосперма появились через 28 ч. после опыления, то примерно такое количество зародышевых мешков (11%) в том же варианте 1958 г., имеющих первые ядра эндосперма, появляются через 22 ч. после опыления (табл. 5). При скрещивании этих двух сортов свойства материнской

Таблица 5

Изучение процесса оплодотворения и ранних фаз эмбриогенеза кукурузы
в условиях района Камо, 1958 г.

Длина рыльца в см при опылении	Часы фиксации после опыления	Белозерная 10 × Белозерная 10				Белозерная 10 × Воронежская 76				Воронежская 76 × Воронежская 76			
		в зародышевом мешке нет изме- нений	помутневшая си- нергида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма	в зародышевом мешке нет изме- нений	помутневшая си- нергида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма	в зародышевом мешке нет изме- нений	помутневшая си- нергида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма
5	20	50	20	30	—	66,7	—	33,3	—	33,3	33,3	33,4	—
	22	50	—	50	—	20	40	40	—	66,6	16,7	16,7	—
	24	15,1	33,3	51,6	—	—	66,7	33,3	—	—	14,3	57,1	28,6
	26	—	50	50	—	—	—	100	—	10	60	30	—
	28	11,1	11,1	77,8	—	—	33,3	66,7	—	—	12,5	75	12,5
	30	—	—	100	—	—	—	50	50	—	25	—	25
	32	12,5	50	37,5	—	—	—	66,7	33,3	—	37,5	30,5	32
7	20	14,3	57,1	28,6	—	33,3	22,2	44,5	—	57,1	14,3	28,6	—
	22	14,3	28,6	57,1	—	60	—	40	—	33,3	11,1	44,5	11
	24	—	22,0	44,5	33,5	42,9	—	57,1	—	—	66,7	23,3	10
	26	—	55,5	44,5	—	66,7	—	33,3	—	—	16,7	66,6	16,7
	28	25	25	12,5	37,5	20	40	40	—	—	12,5	25	62,5
	30	—	—	100	—	28,6	14,3	57,1	—	—	28,6	51,4	20
	32	—	20	80	—	40	20	40	—	11,1	33,3	44,5	11,1
11	20	28,6	42,8	28,6	—	28,6	42,8	28,6	—	50	16,7	33,3	—
	22	100	—	—	—	20	20	60	—	20	20	60	—
	24	16,7	33,3	50	—	16,7	33,3	50	—	14,3	14,3	71,4	—
	26	—	60	20	20	—	28,6	71,4	—	20	40	40	—
	28	—	40	60	—	28,6	14,3	57,1	—	4	33,3	62,7	—
	30	—	16,7	83,3	—	—	28,6	71,4	—	—	20	80	—
	32	—	37,5	62,5	—	28,6	14,3	57,1	—	—	14,3	57,1	28,6

формы Белозерная 10 доминируют. Такого явного гетерозиса, который наблюдался в 1957 г., здесь не имеется. Белозерная 10 проявляет угнетенность, вызванную влиянием климатических условий 1958 г., когда по сравнению с 1957 г. было меньше влажности воздуха при массовом цветении растений, почти не отразился на сорте Воронежская 76, но отрицательно повлиял на сорт Белозерная 10.

Исследование зародышевых мешков кукурузы до и после опыления и оплодотворения показывает, что в общем в условиях высокогорного района Камо эмбриональные процессы протекают так же нормально, как и в условиях низменных районов Армянской ССР. Но, наряду с этим, имеются и некоторые отклонения.

В наших предыдущих эмбриологических работах по кукурузе [4, 5, 6, 19, 20] нами не было отмечено явление присоединения полярных ядер кукурузы до оплодотворения. Обычно, как и у других исследователей [8, 9, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20], у нас тоже наблюдалось, что после проникновения одного спермия в одно из полярных ядер шло присоединение второго полярного ядра с оплодотворенным полярным ядром. Однако в условиях района Камо нами отмечалось, что в большинстве

случаев полярные ядра находятся друг около друга тогда, когда в зародышевом мешке не наблюдается никаких других изменений (рис. 1). Но стоит пыльцевой трубке дойти и излить свое содержимое в зародышевый мешок, как полярные ядра как бы передвигаются друг к другу и без проникновения спермия в них постепенно заходят одно в другое (рис. 2, 3). В этом состоянии они как бы ожидают проникновения спермия. Полное слияние полярных ядер бывает тогда, когда к ним подходит спермий (рис. 4, 6), который в начале как бы сидит на оболочке полярных ядер (рис. 4), а затем постепенно заходит во внутрь (рис. 6). Но этот процесс не всегда так происходит. В отдельных случаях спермий уже проникает в одно из полярных ядер, а другое ядро еще находится рядом с ним и как будто не проявляет тенденции к присоединению с оплодотворенным полярным ядром (рис. 5).

Такое явление бывает часто при опылении сравнительно перезревших рылец. В таких случаях, хотя и оплодотворение уже бывает завершено, но дальнейшее развитие зародыша и эндосперма не наблюдается (табл. 3).

Было отмечено и такое явление, когда один из спермиев как бы подходит к полярным ядрам, а другой спермий почему-то еще находится в яйцеклетке и не проникает в ядро яйцеклетки (рис. 4).

Как и в предыдущих работах [2, 3, 15] нами отмечалось, что в отдельных случаях оплодотворение яйцеклетки происходит сравнительно раньше, чем оплодотворение полярных ядер (рис. 5, 6). Так, например, отмечены случаи, когда один спермий уже присоединился к ядру яйцеклетки, а другой как бы сидит на одном из полярных ядер (рис. 6). В других случаях контуры спермиев, проникших в ядро яйцеклетки, уже давно исчезли и появляется крупное добавочное ядрышко, а между тем второй спермий еще только проникает в одно из полярных ядер и присоединение второго полярного ядра даже не происходит (рис. 5).

Однако, при всех случаях, во всех вариантах в часах фиксации развитие оплодотворенной яйцеклетки происходит сравнительно медленно, чем развитие первичного ядра эндосперма. Так, в отдельных случаях спермий еще полностью сохранился в ядре яйцеклетки, а оплодотворенное первичное ядро уже успевает делиться и образовать два ядра эндосперма, которые также находятся в стадии деления (рис. 7). В других случаях в ядре яйцеклетки находится добавочное крупное ядрышко от проникшего спермия, а в зародышевом мешке уже образовались два ядра эндосперма (рис. 8). Это ко всей вероятности происходит потому, что оплодотворенная яйцеклетка — зигота как бы некоторое время проходит период покоя, а первичное ядро эндосперма после оплодотворения сразу же начинает делиться. Данное явление при таком нормальном положении в высокогорном районе Камо происходит только у раннеспелых и среднеспелых сортов типа Воронежская 76 и Белозерная 10, которые и дают нормально развитые семена. А такие сорта, как Лиминг, Стерлинг и др. часто не имеют нормально развитых семян. В них, как показали наши исследования, нормально происходят как проникновение пыльцевой

трубки в зародышевый мешок, так и процесс оплодотворения, однако развитие зародыша и эндосперма часто не происходит.

Исходя из наших исследований можно прийти к следующим выводам:

1) в высокогорном районе Камо есть все условия для нормального протекания процесса опыления и оплодотворения кукурузы;

2) в этом районе у кукурузы по сравнению с низменными районами эмбриогенез замедлен, а у позднеспелых сортов даже исключено развитие зародыша и эндосперма;

3) на темп процесса оплодотворения и эмбриогенез определенное влияние оказывают почвенно-климатические условия данного года и степень развития пестичных цветков, которые также положительно или отрицательно влияют на эмбриональные процессы кукурузы.

Кафедра дарвинизма и генетики

биологического факультета

Поступило 18.VIII 1962 г.

Ереванского государственного университета

Հ. Գ. ԲԱՏԻՍԱՆ, Դ. Պ. ՉՈԼԱԽՅԱՆ

ԵԿԻՊՏԱՅՈՐԵՆԻ ՍԱՂՄՆԱԲԱՆԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ-Ի ԿԱՄՈՅԻ ՇՐՋԱՆԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հայկական ՍՍՌ-ի բարձր լեռնային շրջաններից մեկի՝ Կամոյի շրջանի պայմաններում, ինչպես ցույց տվեցին վերջին տարիների հետազոտությունները, եգիպտացորենի կուլտուրան լավ աճում և փարթում ու արժեքավոր սիլոսային զանգված է տալիս: Սակայն բազմաթիվ միջահաս և ուշահաս սորտերի մոտ հատիկակալման տոկոսը չափազանց դաժար է լինում, իսկ ստացված հատիկներն էլ հազվադեպ են հասնում կաթնամոմային կամ մոմային հասունացման:

Մեր փորձերի նպատակն է եղել պարզել՝

1. Ինչպե՞ս և ե՞րբ է ընթանում եգիպտացորենի բեղմնավորման պրոցեսը Կամոյի շրջանի պայմաններում:

2. Ինչպե՞ս է ընթանում սաղմի տարբեր փուլերի զարգացումը:

3. Ինչպե՞ս է ազդում վարսանդային ծաղիկների հասունացման վիճակը բեղմնավորման պրոցեսի և սաղմնային հետագա զարգացման վրա:

Փորձերը դրվել են եգիպտացորենի Վորոնեժսկայա 76, Բելոզյորնայա 10, Ստերլինգ, Լիմինգ, Սևերոկավկազսկայա ժելտոզյորնայա 1 և Ռիսովի 645 սորտերի վրա:

Հետազոտությունները ցույց են տալիս, որ բեղմնավորման պրոցեսը և սաղմի ու էնդոսպերմի զարգացումը նորմալ ձևով են ընթանում վաղահաս ու միջին վաղահաս Վորոնեժսկայա և Բելոզյորնայա 10 սորտերի մոտ: Սակայն այնպիսի սորտերը, ինչպիսին են Լիմինգը, Ստերլինգը, Ռիսովի 645-ը, բնորոշ էին նրանով, որ փոշեխողովակները նորմալ ձևով անցնում են սաղմնային

պարկի մեջ, թափում իրենց պարունակությունը, բեղմնավորման պրոցեսն ընթանում է համարյա նույն ժամանակամիջոցում, ինչ որ վաղահաս ու միջին վաղահաս սորտերի մոտ է, սակայն զիգոտայի, սաղմի և էնդոսպերմի զարգացման պրոցեսը չափազանց դանդաղ է ընթանում և հաճախ էլ բոլորովին տեղի չի ունենում: Այս է պատճառը, որ ձևավորված կողրերի վրա շատ քիչ չափով հատիկներ են գոյանում, իսկ գոյացածներն էլ միշտ չէ, որ կարողանում են գոնե որոշ չափով հասունանալ:

Հետազոտությունները ցույց են տալիս նաև, որ բեղմնավորման պրոցեսի ինտենսիվության և սաղմի նորմալ զարգացման վրա որոշակի ազդեցություն են գործում տվյալ շրջանի, տվյալ տարվա հողա-կլիմայական պայմանները, սորտերի առանձնահատկությունները և վարսանդային ծաղիկների հասունացման վիճակը:

Սաղմնաբանական ուսումնասիրությունները ցույց են տալիս, որ բնդհանուր գծերով սաղմնային պարկի մեջ եղած էլեմենտները թե՛ մինչև բեղմնավորումը և թե՛ բեղմնավորումից հետո ունենում են նույնատեսակ կառուցվածք և զարգացում, ինչպես և հարթավայրային պայմաններում աճեցված և գիպտացորենի մոտ է: Դրա հետ մեկտեղ նկատվում են մի շարք հետաքրքիր մոմենտներ:

Այսպես, մեր նախորդ հետազոտություններում մենք բազմիցս նշել ենք, որ միմյանց կողքի գտնվող բևեռային բջիջները միաձուլվում են բեղմնավորումից հետո:

Կամոյի շրջանի պայմաններում կատարված հետազոտությունները ցույց են տալիս, որ նրանց մոտեցումը, միմյանց մեջ աստիճանաբար անցնելը կատարվում է այն ժամանակ, երբ փոշեխողովակը իր պարունակությունը լցնում է սաղմնային պարկի մեջ: Կարծես թե փոշեխողովակի պարունակության լրացվելը ազդակ է հանդիսանում բևեռային բջիջների միաձուլման համար: Լրիվ և վերջնական միաձուլումը տեղի է ունենում այն բանից հետո, երբ սպերմիաներից մեկը անցնում է բևեռային բջիջներից մեկի մեջ:

Նկատված է նաև, որ որոշ դեպքերում սպերմիաներից մեկը անցել է բևեռային բջիջներից մեկի մեջ, սակայն երկրորդը երկար ժամանակ չի միաձուլվել բեղմնավորված բևեռային բջջի հետ:

Նրբեմն էլ բևեռային բջիջները բեղմնավորվում են, իսկ ձվաբջջի ցիտոպլազմայում սպերմիան, չգիտես ինչու, չի անցնում ձվաբջջի կորիզի մեջ:

Անկախ նրանից՝ ձվաբջիջը թե բևեռային բջիջներն են ավելի շուտ բեղմնավորվում, զիգոտայի հետագա զարգացումն ավելի դանդաղ է ընթանում, քան էնդոսպերմի առաջնային բջջի զարգացումը: Բեղմնավորումից հետո ձվաբջիջը, կարծես թե, մի որոշ հանգստի շրջան է անցնում մինչև առաջին բաժանումը, իսկ բեղմնավորված կենտրոնական բջիջը անմիջապես ուղղակի կամ անուղղակի բաժանման միջոցով առաջացնում է էնդոսպերմի կորիզները:

Ինչպես ցույց են տալիս մեր հետազոտությունները, Կամոյի շրջանի պայմաններում բեղմնավորման պրոցեսը և գիպտացորենի ուսումնասիրված բոլոր սորտերի մոտ ընթանում է նորմալ, իսկ հետագա սաղմնային զարգացումը նորմալ է ընթանում վաղահաս ու միջին վաղահաս սորտերի մոտ և բոլորովին կանգ է առնում, կամ շատ դանդաղ է ընթանում միջահաս և ուշահաս սորտերի մոտ:

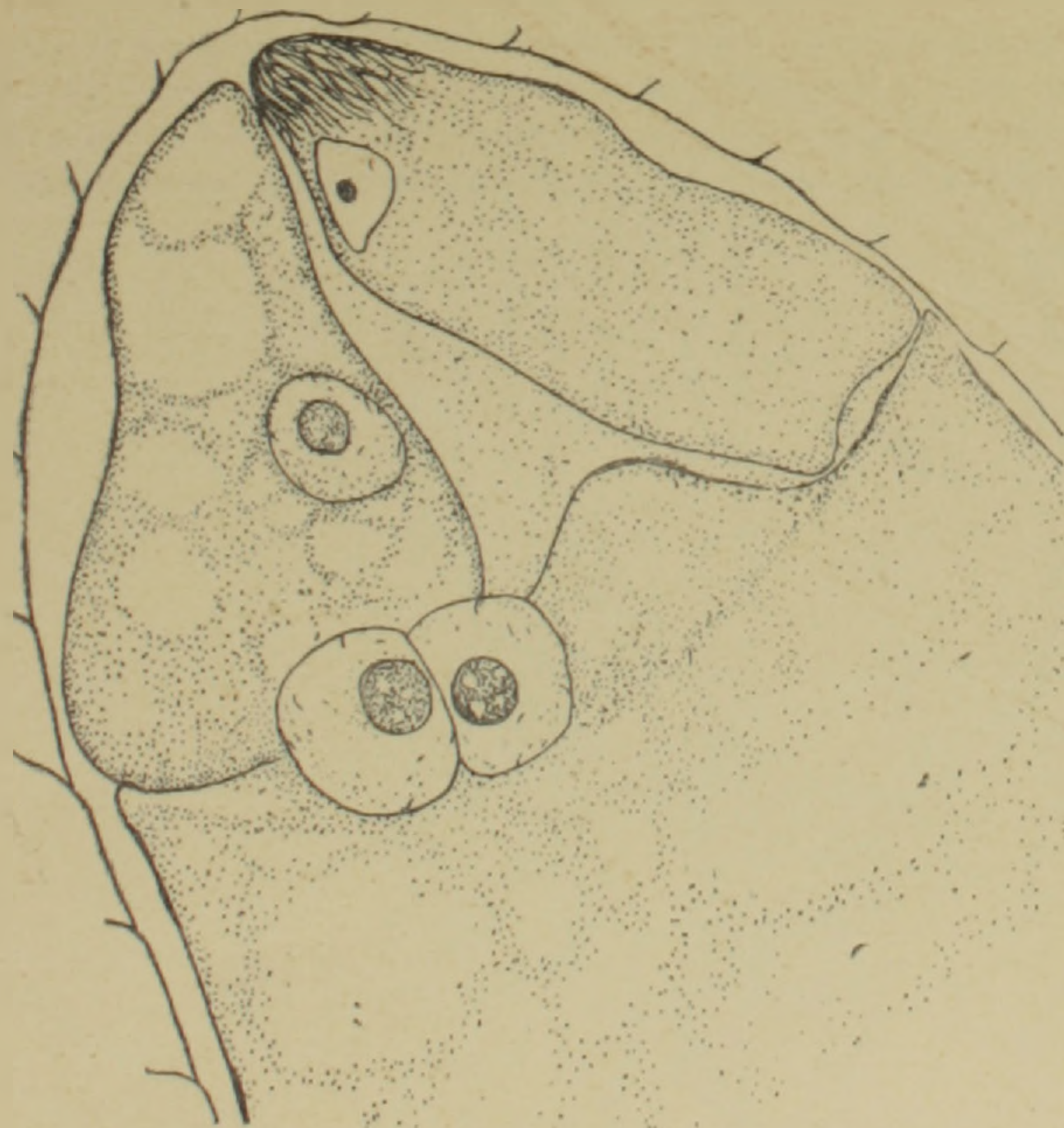


Рис. 1. Часть зародышевого мешка кукурузы сорта Северокавказская желтозерная 1 (при внутрисортном скрещивании) при опылении рылец длиной 5 см, через 20 ч. после опыления. Видна яйцеклетка, одна синергида и полярные ядра без изменения. Окраска Модилевского с подкраской метиленовой синей.

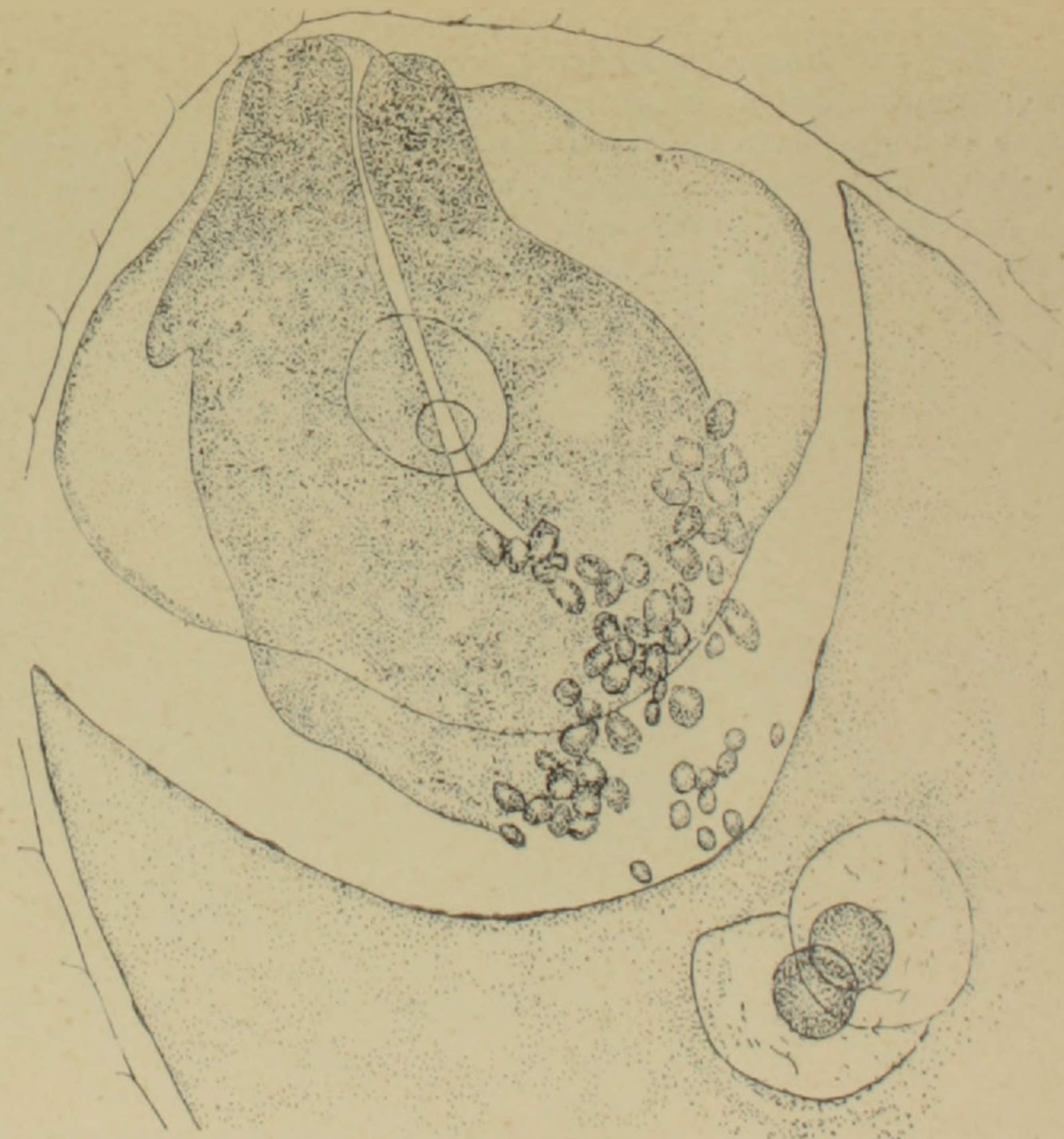


Рис. 2. Часть зародышевого мешка кукурузы сорта Северокавказская желтозерная 1 (при внутрисортном скрещивании) при опылении рылец длиной 5 см, через 20 ч. после опыления. Видно содержимое пылевой трубки в виде крупных капелек, разрушенные синергиды, яйцеклетка до оплодотворения и присоединяющиеся полярные ядра. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну с подкрасками конго-красный и эозин.

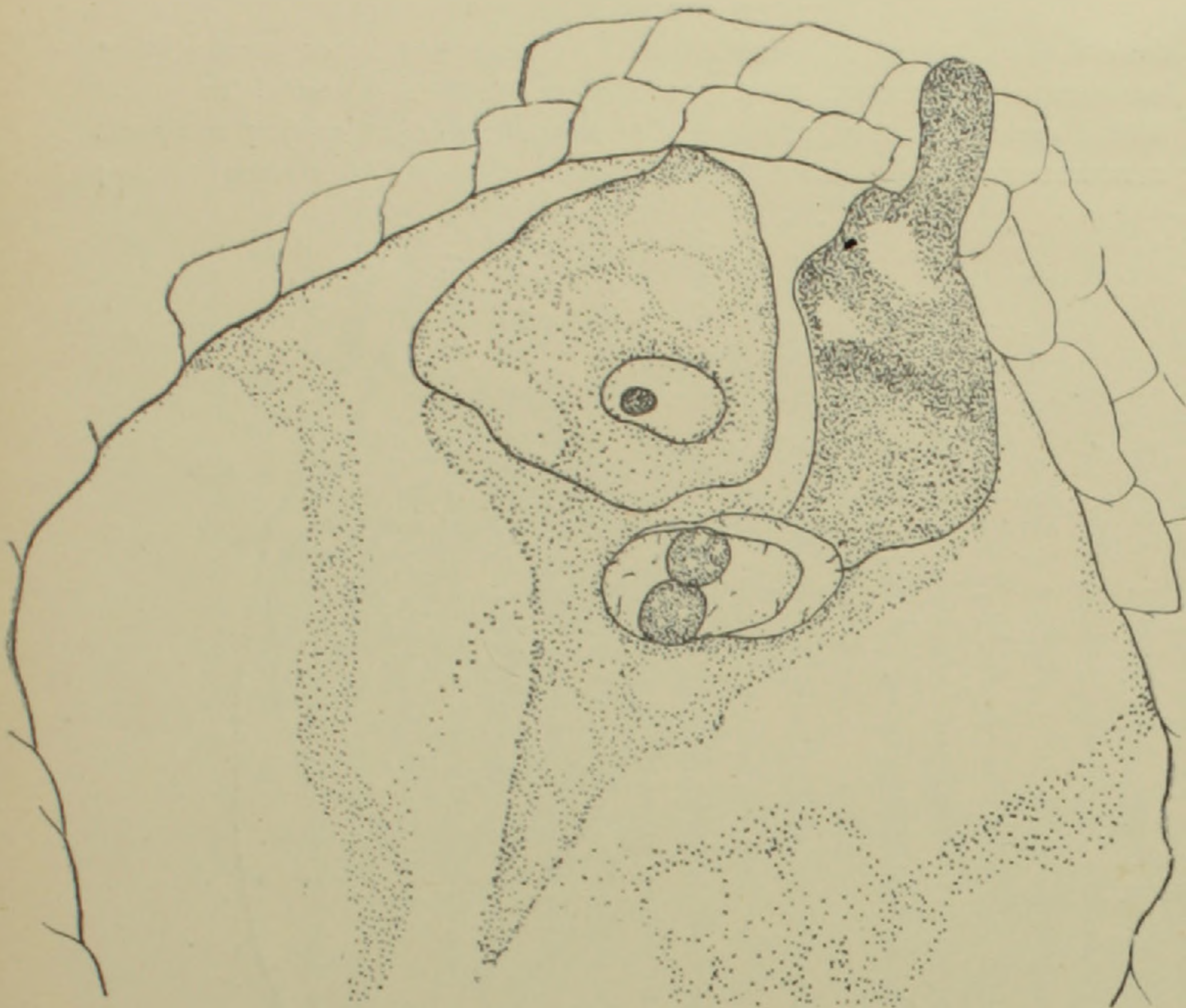


Рис. 3. Часть зародышевого мешка кукурузы сорта Стерлинг (при внутри-сортовом скрещивании) при опылении рылец длиной 7 см, через 20 ч. после опыления. Видна часть пыльцевой трубки, которая проникла в одну из синергид, яйцеклетка до оплодотворения, полярные ядра приссоединяются. Реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном.

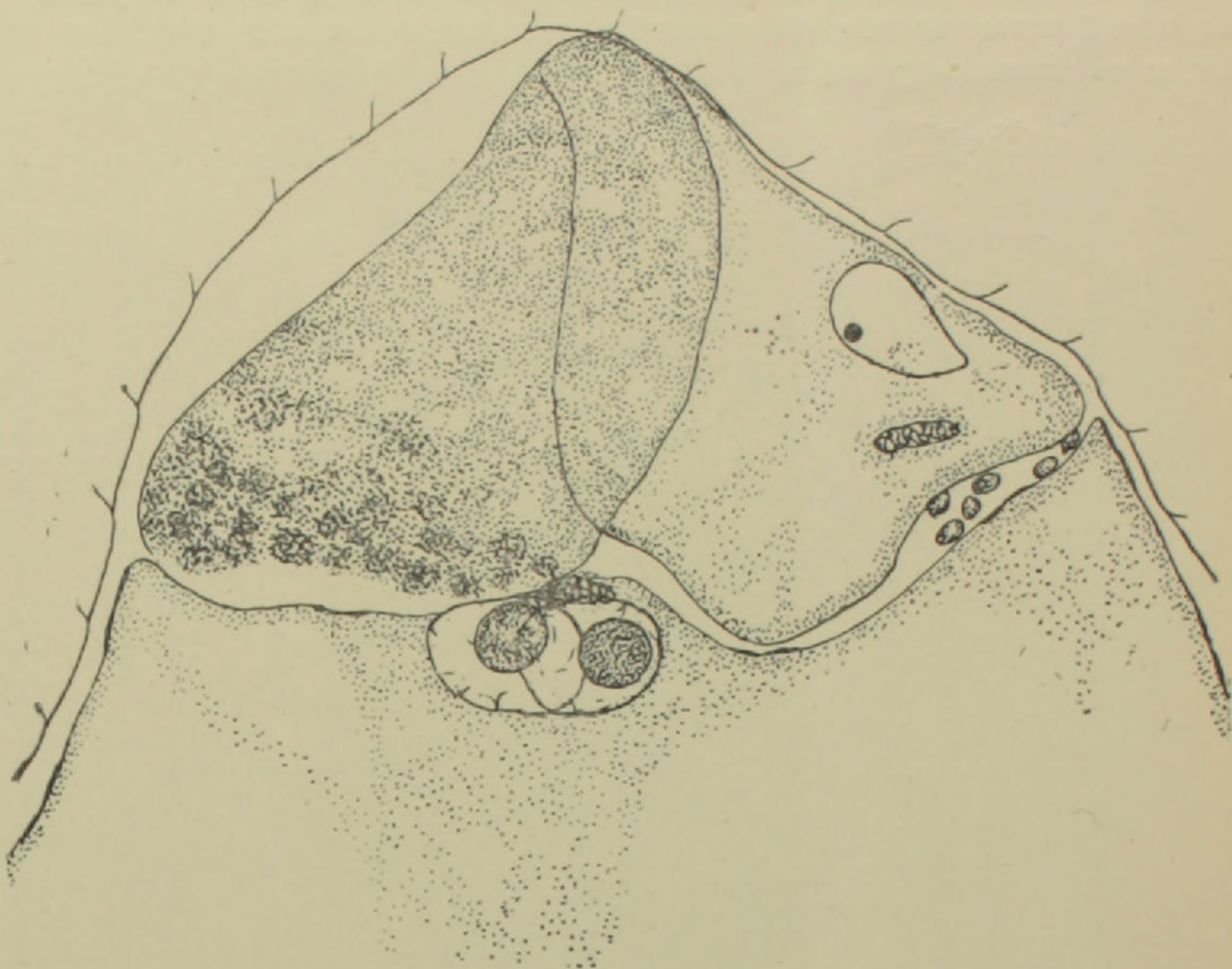


Рис. 4. Часть зародышевого мешка кукурузы сорта Стерлинг (при внутри-сортовом скрещивании) при опылении рылец длиной 7 см, через 20 ч. после опыления. Видна одна разрушенная синергида, капельки содержимого пыльцевой трубки, присоединяющиеся полярные ядра. Один из спермиев сидит на полярных ядрах, другой находится в яйцеклетке. Реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном.

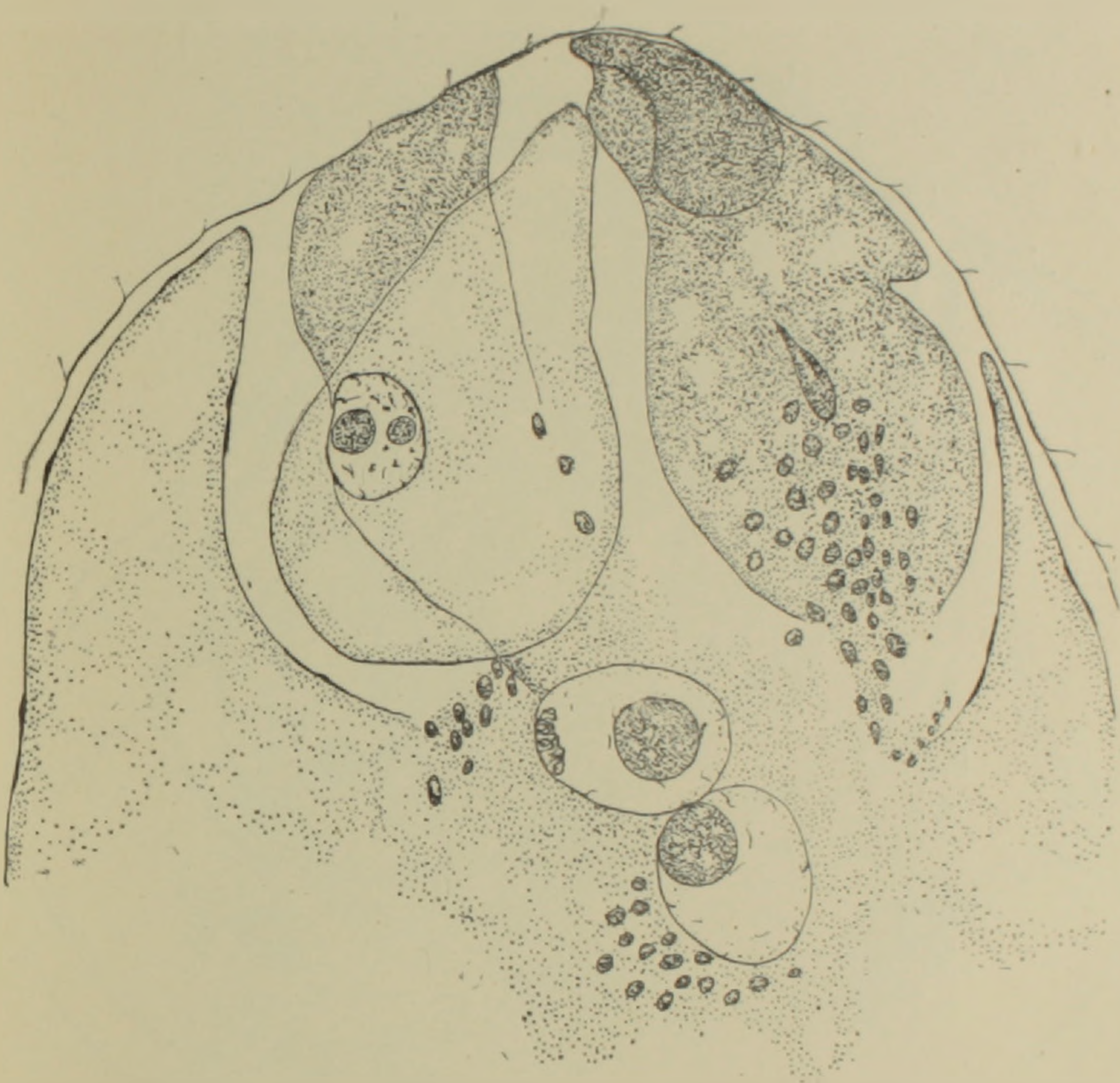


Рис. 5. Часть зародышевого мешка кукурузы сорта Стерлинг (при внутри-сортовом скрещивании) при опылении рылец длиной 11 см через 32 ч. после опыления. Видны разрушенные синергиды, часть и содержимое пыльцевой трубки в виде мелких капелек. Яйцеклетка после оплодотворения. Спермий проник в ядро яйцеклетки и, выделив ядрышко, растворился. Другой спермий находится в одном из полярных ядер, которые еще не присоединяются. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну с подкрасками конго-красный и эозин

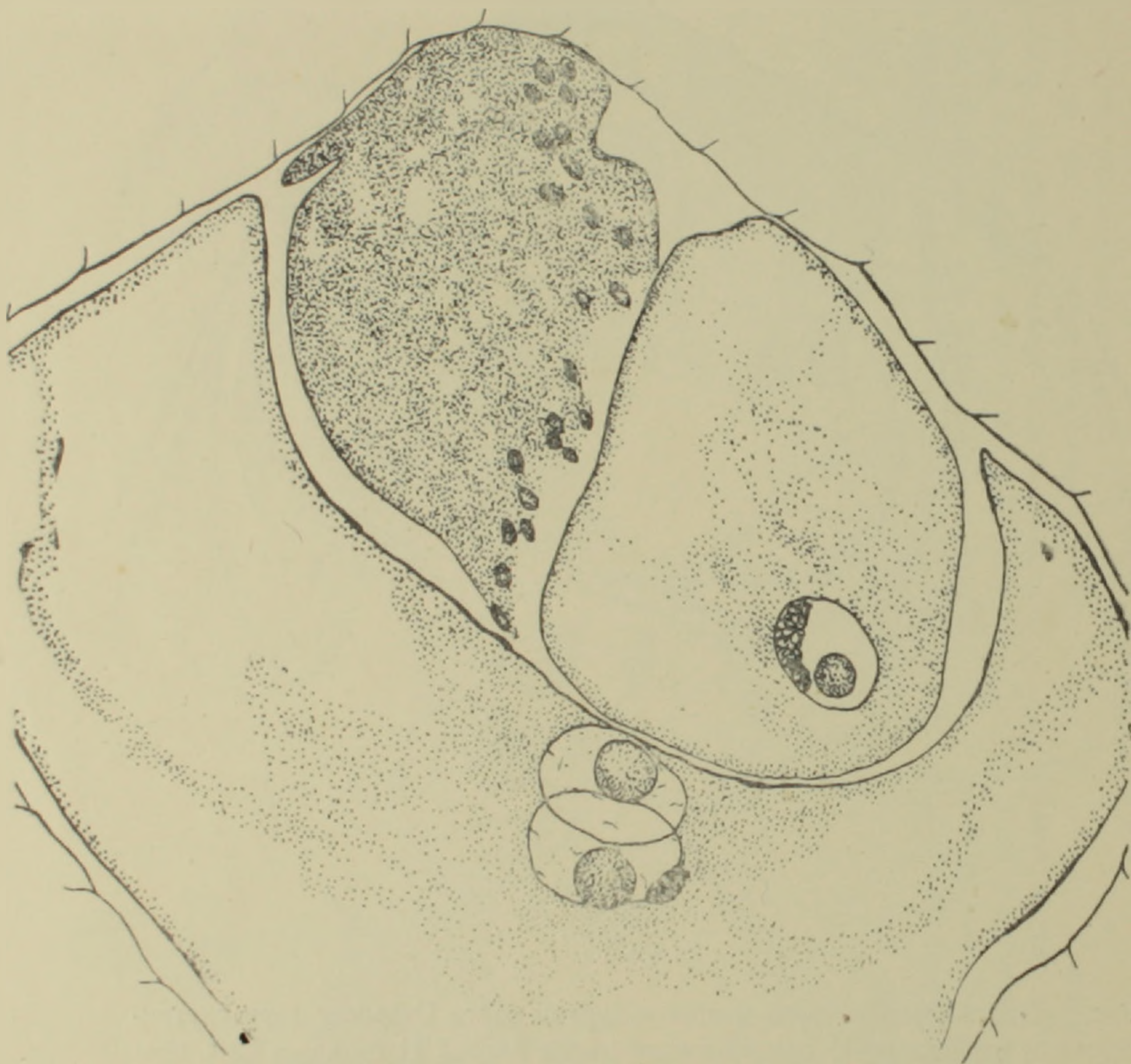


Рис. 6. Часть зародышевого мешка кукурузы (комбинации Белозерная $\times$ Воронежская 76) при опылении рылец длиной 5 см, через 20 ч. после опыления. Момент двойного оплодотворения. Один из спермиев находится в ядре яйцеклетки и выделил маленькое ядрышко, другой спермий сидит на одном из полярных ядер, которые присоединяются. Видна часть помутневшей синергиды и капельки содержимого пыльцевой трубки. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну с подкрасками конго-красный и эозин.

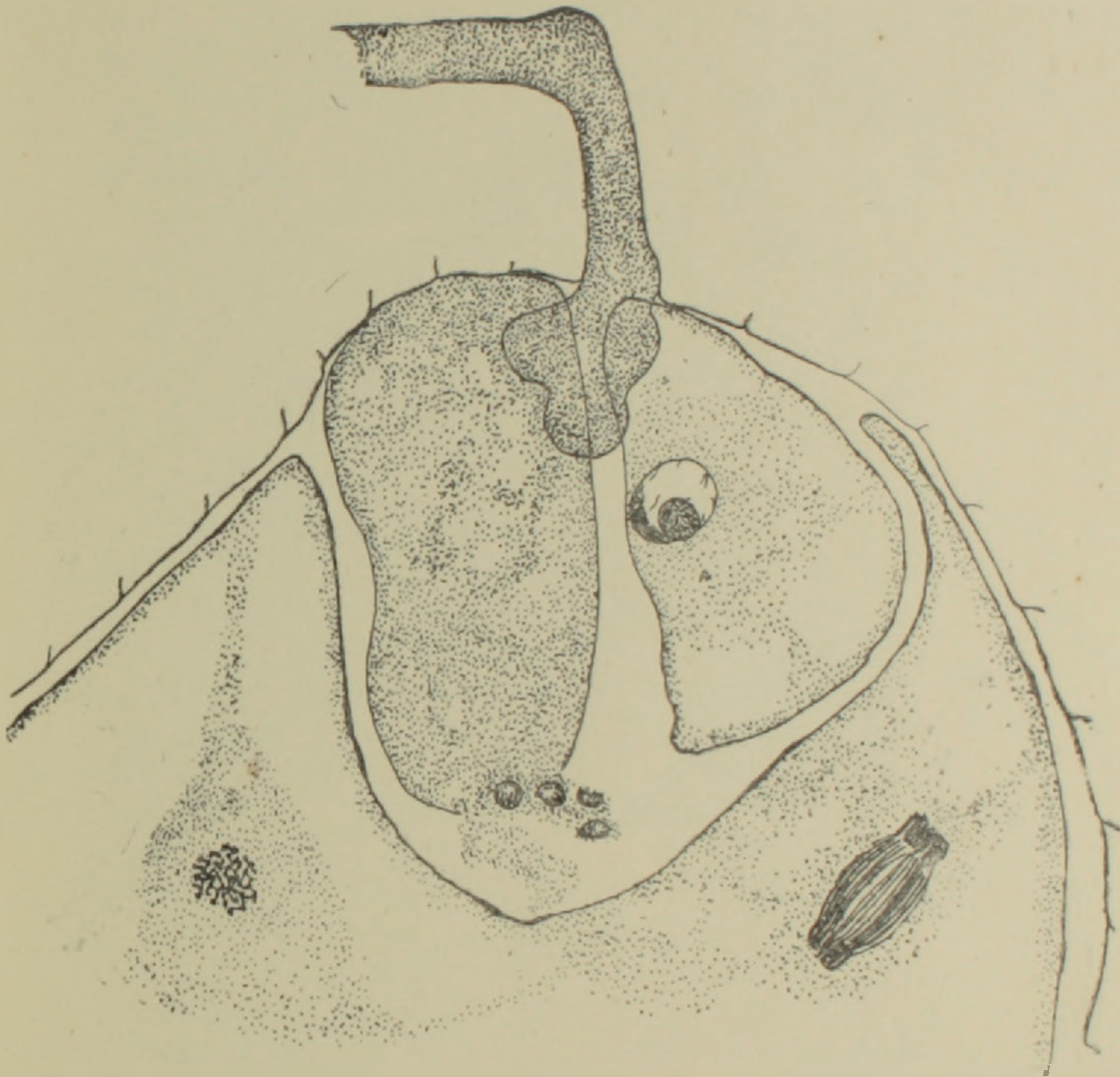


Рис. 7. Часть зародышевого мешка кукурузы (комбинации Белозерная 10X X Воронежская 76) при опылении рылец длиной 5 см, через 22 ч. после опыления. Видна часть пыльцевой трубки, которая проникла в одну из синергид, содержимое пыльцевой трубки в виде капелек, яйцеклетка, в ядре которой находится спермий и каркинетическое деление ядер эндосперма. Реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном.

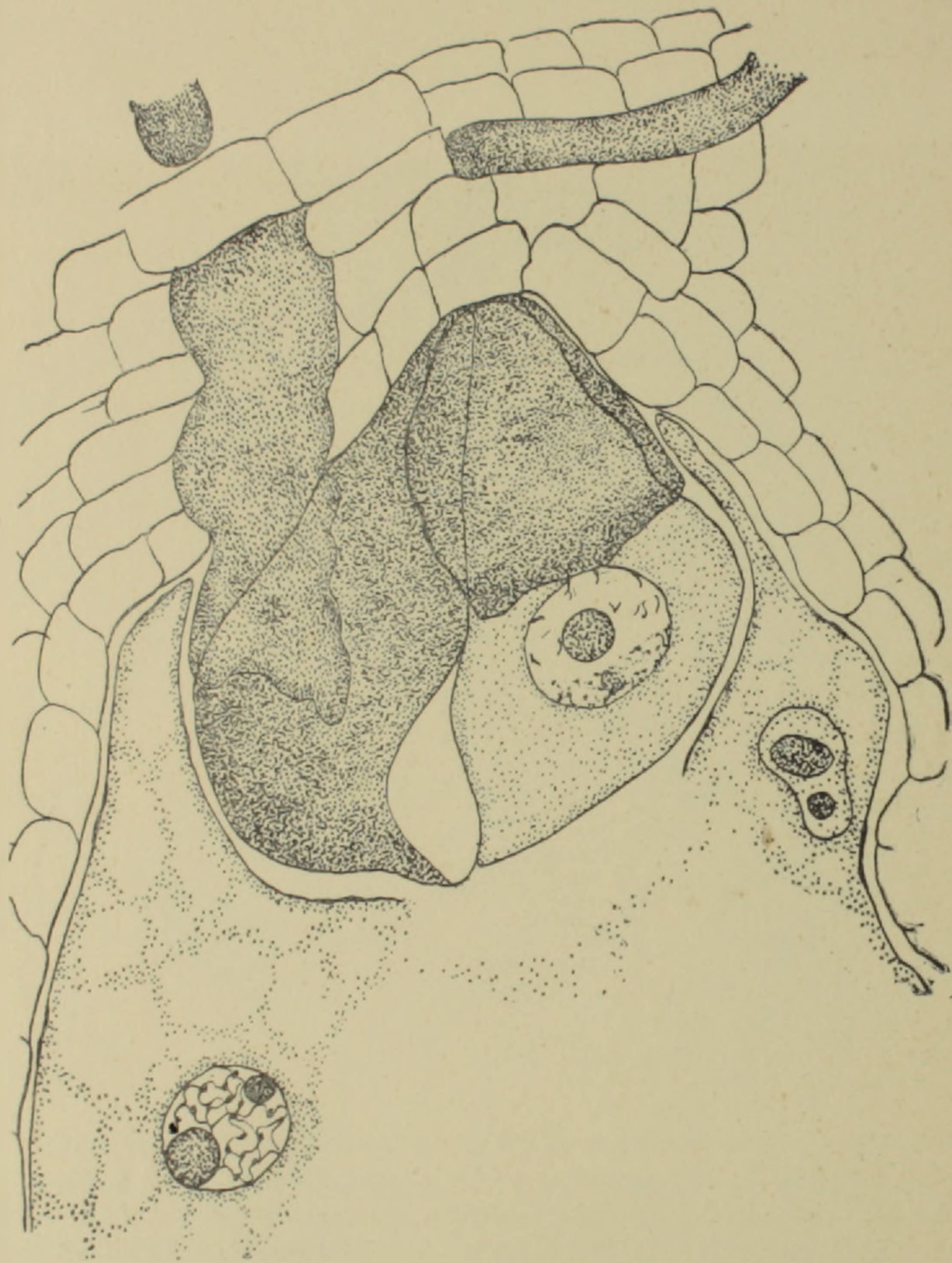


Рис. 8. Часть зародышевого мешка кукурузы (комбинации Белозерная 10 X Воронежская 76) при опылении рылец длиной 5 см, через 22 ч. после опыления. После оплодотворения обе синергиды разрушились. Образуются ядра эндосперма. В ядре яйцеклетки добавочное ядрышко и часть разрушенного спермия. Окраска железным гематоксилином с подкраской конго-красный и эозин.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), том. IX, 3, 1956.
2. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Агробиология, 1, 1958.
3. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), т. X, № 2, 1957.
4. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), т. II, 9, 1958.
5. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), т. 13, 9, 1960.
6. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биолог. науки), т. 14, 3, 1961.
7. Герасимова-Новашина Е. И. и Коробова С. Н. Московское общество испыт. природы (отдел биологии), 64, 5, 1959.
8. Дзюбенко Л. К. Украинский ботанический журнал, т. 17, 2, 1960.
9. Коробова С. Н. ДАН СССР, т. 127, 4, 1959.
10. Коробова С. Н. Труды по морфогенезу растений, 1, 1961.
11. Коробова С. Н. Канд. диссерт, Ленинград, 1961.
12. Матевосян А. А. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), т. VIII, 2, 1955.
13. Устинова Е. И. и Дьякова М. И. Доклады ВАСХНИЛ, 5, 1953.
14. Устинова Е. И. Агробиология, 6, 1955.
15. Устинова Е. И. Ботанический журнал, т. 41, 6, 1956.
16. Устинова Е. И. Ботанический журнал, т. 45, 5, 1960.
17. Устинова Е. И. Журнал общей биологии, т. 21, 4, 1960.
18. Устинова Е. И. В кн.: Морфология кукурузы, изд. МГУ, 1962.
19. Чолахян Д. П. и Даниелян А. Х. Известия АН АрмССР (серия биолог. и сельхоз. наук), т. 11, 9, 1958.
20. Чолахян Д. П. и Согомонян С. А. Известия АН АрмССР (биолог. науки), т. 14, 7, 1961.