

Г. Г. БАТИКЯН, Д. П. ЧОЛАХЯН

ВЛИЯНИЕ ПОВТОРНОГО ОПЫЛЕНИЯ НА НАСЛЕДОВАНИЕ  
ПРИЗНАКОВ У КУКУРУЗЫ

Проведенные за последние годы исследования советских ученых показывают, что после завершения процесса оплодотворения у кукурузы дальнейшие повторные опыления также оказывают определенное влияние на формирующийся новый организм. В этом случае помимо внешних и внутренних условий имеют важное значение и сортовые, видовые особенности данной культуры и общее физиологическое состояние репродуктивных органов.

Разнообразие и сложность процесса оплодотворения и наследования признаков родительских компонентов особенно сильно проявляются при повторных опылениях через определенный промежуток времени после первого опыления.

А. Б. Саламов [15] отмечает, что если смесь пыльцы двух сортов кукурузы наносится одновременно, то материнский сорт избирает пыльцу своего сорта на 80%. Если же чужая пыльца наносится через 1 ч. после опыления пыльцой своего сорта, то избирательность материнского компонента бывает в равной степени как к своей, так и к чужой пыльце. Когда же чужая пыльца была дана через 2 ч. после нанесения своей пыльцы, то избирательность к ней резко падала. Автор считает, что пыльца, наносимая раньше, видимо, выделяет необходимые секреты и создает условия для прорастания пыльцы, наносимой позднее.

В работах З. И. Щелоковой [21] относительно высокий процент ксеиновых зерен при повторном опылении получается тогда, когда через 5 ч. после опыления пыльцой материнского сорта на рыльце наносится пыльца другого опылителя. Автор это объясняет особенностями физиологических процессов, протекающих на рыльце и предполагает, что пыльца, нанесенная на рыльце позднее, попадает на уже подготовленный субстрат, что и дает ей преимущество перед первой пыльцой.

Д. С. Егиазарян [5, 6] показывает, что при повторных опылениях кукурузы наследование признаков от двух отцовских форм как при одновременном нанесении их пыльцы на рыльце, так и в разновременном, является результатом обмена веществ, происходящего между оплодотворяющими элементами отцовских форм и яйцеклеткой не только в процессе оплодотворения, но и после завершения.

В работе А. Ф. Здрылько, А. И. Дмитриевой и И. М. Полякова [9] указывается, что пыльца повторных опылителей в свою очередь влияет на уже оплодотворенные яйцеклетки и даже в отдельных случаях на развивающиеся семена. Исходя из количества накопленных изотопов, выясни-



лось, что по мере отдаления сроков опыления, идет также и закономерное уменьшение влияния повторного опылителя.

В работах Н. Г. Симонгулян [17] при повторном опылении через 1—2 ч. после первой, второй опылитель оказывает определенное влияние на наследование признаков гибридных зерен. Автор считает, что пыльца кукурузы, нанесенная повторно, в большей или меньшей мере может участвовать в процессе оплодотворения.

Все эти работы главным образом затрагивают только генетическую сторону вопроса. О передаче наследственных свойств второго опылителя авторы в основном судят по внешним показателям гибридных зерен кукурузы.

В отличие от других культур у кукурузы уже в год опыления на образовавшихся зернах в большей или меньшей мере наблюдается влияние признаков родительских компонентов. Этим и облегчаются исследования передачи тех или иных наследственных признаков уже в год опыления. Особенно это хорошо заметно при скрещивании сортов, имеющих разное строение и окраску эндосперма.

В наших опытах, проведенных на Араратской низменности Армянской ССР в 1955—1962 гг., были подобраны отцовские сорта Осетинская белая зубовидная (первый опылитель) и Бразильская синяя (второй опылитель). Материнским компонентом был сорт Северокавказская желтозерная 1.

Эмбриологические исследования показали, что процесс оплодотворения у кукурузы в различных почвенно-климатических условиях [1—4, 18, 19] происходит после опыления через 12—24 ч. Наряду с этим было отмечено, что даже у семяпочек одной початки, в одной и той же зоне початка наблюдается различное физиологическое состояние. В тот же промежуток времени у одних оплодотворение уже завершено, а у других в зародышевом мешке еще нет никаких изменений, пыльцевые трубки почему-то не излили еще свое содержимое в них. У некоторых же в это время уже образуется зигота и многоядерный эндосперм. Поэтому мы и предполагали, что при повторном опылении в потомстве можно будет наблюдать разнообразие. И чем дальше промежуток времени между первым и вторым опылителем, тем больше будут различаться элементы зародышевого мешка, которые добавочно подвергаются влиянию уже другого, с доминирующими признаками сорта-опылителя. Повторное опыление (после первого) нами было произведено через 12, 24, 36, 48, 60, 72, 84, 96 ч., т. е. до и в момент оплодотворения, когда образуются зигота, зародыш и эндосперм.

Исследование полученных гибридных зерен показывает, что материнский компонент Северокавказская желтозерная 1 в год опыления в разных вариантах по-разному передает свои признаки. В отдельных вариантах больше половины зерен типично материнские. Такое явление наблюдается при повторном опылении через 12 ч. (70%), 72 ч. (54%), 84 и 96 ч. (60—73%), а также при обыкновенной гибридизации пыльцой сорта Осетинская белая зубовидная (табл. 1). Отмечается также, что в год опыления материнские признаки появляются также и в сочетании с отцовскими



признаками. Притом сравнительно меньше появлялись зерна типа материнского и первого отцовского компонента (в вариантах повторного опыления через 24, 36 и 48 ч.) и намного больше в сочетании с материнским и вторым отцовским компонентом. Такие зерна появляются почти во всех вариантах опыления (табл. 1). И наоборот, почти во всех вариантах в год

Таблица 1  
Разнообразие зерен у кукурузы при повторном опылении  $F_0$  (в %). 1955 г.

| Материнский сорт               | Первый опылитель            | Второй опылитель  | Промежуток времени между первым и вторым опылениями | Зерна типа   |             |              | Ксенийные зерна типа       |                             |                  |
|--------------------------------|-----------------------------|-------------------|-----------------------------------------------------|--------------|-------------|--------------|----------------------------|-----------------------------|------------------|
|                                |                             |                   |                                                     | материнского | I опылителя | II опылителя | материнского и I опылителя | материнского и II опылителя | I и II опылителя |
| Северокавказская желтозерная 1 | Осетинская белая зубовидная | Бразильская синяя | Гибридизация                                        | 33           | —           | 2            | —                          | 66                          | —                |
| "                              | "                           | "                 | "                                                   | 92           | 8           | —            | —                          | —                           | —                |
| "                              | "                           | "                 | Одновременно                                        | 40           | 8           | 12           | —                          | 32                          | 8                |
| "                              | "                           | "                 | 12 ч.                                               | 70           | 18          | —            | —                          | 12                          | —                |
| "                              | "                           | "                 | 24 ч.                                               | 9            | 6           | 23           | 21                         | 30                          | 11               |
| "                              | "                           | "                 | 36 ч.                                               | 26           | 9           | 14           | 9                          | 28                          | 14               |
| "                              | "                           | "                 | 48 ч.                                               | 37           | 7           | 12           | 5                          | 27                          | 12               |
| "                              | "                           | "                 | 60 ч.                                               | 45           | 35          | —            | —                          | 20                          | —                |
| "                              | "                           | "                 | 72 ч.                                               | 54           | 29          | 4            | —                          | 6                           | 7                |
| "                              | "                           | "                 | 84 ч.                                               | 60           | 27          | 10           | —                          | —                           | 3                |
| "                              | "                           | "                 | 96 ч.                                               | 73           | —           | —            | —                          | 27                          | —                |

опыления можно наблюдать зерна, типичные для первого опылителя, а в некоторых вариантах с признаками только лишь второго отцовского компонента. Особенно много появились типично отцовские (первого опылителя) зерна, когда пыльца второго опылителя, при повторном опылении после первого опылителя, была нанесена на рыльце через 60, 72 и 84 ч. По всей вероятности влияние второго отцовского компонента здесь было ослаблено, так как уже через 3 дня, обычно в нормальных условиях, у кукурузы образуется зародыш и многоядерный эндосперм. Интересное явление наблюдается при повторном опылении через 96 ч. Здесь появляются зерна типично материнские (73%) и типа материнского и второго отцовского компонента (27%).

Описанные явления показывают, насколько сложным является процесс оплодотворения и наследование признаков родительских форм. Доминантные признаки в определенных условиях превращаются в рецессивные, рецессивные в доминантные, в зависимости от того, в какой период оформления нового организма вмешиваются те или иные внутренние и внешние условия, т. е. в момент оплодотворения, или при раннем или позднем эмбриогенезе и т. д.

При обсуждении данных, полученных в год опыления, выяснилось, что когда пыльца второго отцовского компонента сорта Бразильская синяя после первого опыления была дана через 24, 36 и 48 ч., сравнительно



больше получились зерна типа двух отцовских сортов (12—14%), чем когда пыльцевая смесь двух отцовских опылителей наносилась на рыльце материнского растения одновременно (табл. 1). Через 60 ч. повторного опыления такого типа зерен не было обнаружено, а через 72 и 84 ч. в малом количестве (3—7%) появились зерна с признаками двух опылителей.

Некоторые авторы, изучающие главным образом генетическую сторону данного вопроса, считают, что в основном здесь большое влияние оказывает метаболизм между веществом повторно нанесенной пыльцы и тканями репродуктивных органов.

И. В. Турбин и Е. Н. Богданова [22] отмечают, что есть основания для предположения, что участие нескольких отцовских клеток в оплодотворении одной яйцеклетки не обязательно осуществляется посредством объединения этих клеток с яйцеклеткой. Оплодотворяющее влияние многих отцовских клеток на одну яйцеклетку может быть осуществлено посредством обмена веществ, без объединения их всех с яйцеклеткой.

Почему же по-разному бывает тогда влияние повторного опыления? Потому что физиологическое состояние репродуктивных органов опыляемых растений при опылении также разное.

А. Б. Саламов [16] считает, что сравнительно хорошие результаты получаются при позднем опылении, когда пыльца второго опылителя наносится через 24 ч. после первого. Влияние повторного опыления слабее, когда пыльца второго опылителя наносится сразу же после первого от 30 мин. до 3 ч. и сравнительно позже, от 48 до 72 ч.

З. И. Щелокова [21] считает, что появление в потомстве признаков двух отцовских форм наблюдается в том случае, когда пыльца второго опылителя наносится через 2 ч. после первого. Автор считает, что пыльца, нанесенная на рыльце повторно, может участвовать в формировании признаков и свойств развивающегося зародыша, особенно в ранних фазах развития.

В работах Д. С. Егназарян [5] в год скрещивания при весеннем севе, зерна, имеющие признаки двух опылителей, появляются через 8—72 ч. после повторного опыления. Количество этих зерен сравнительно больше через 8—16 ч. (4,9—5,1%). Особенно много этих зерен при летнем посеве (3,7—21,0%). В первом гибридном поколении после повторного опыления через 8 ч. при посеве материнских зерен от весеннего сева, больше зерен типа второго опылителя (40%). В этом же варианте уже от летнего посева еще больше зерен, имеющих признаки второго опылителя (61,7%).

Необходимо указать, что в наших экспериментах так называемые типично отцовские или материнские зерна сохранили в рецессиве признаки других родительских компонентов. Это ясно наблюдается при изучении разнообразия зерен первого, второго и третьего гибридного поколения (табл. 2, 3, 4). Так, при посеве материнских зерен  $F_0$  в первом гибридном поколении получают зерна материнского, первого отцовского и зерна второго отцовского типа, а также зерна, имеющие признаки материнского сорта и первого опылителя, материнского сорта и второго опылителя и



двух отцовских компонентов. Интересно то обстоятельство, что сравнительно больше зерен в первом гибридном поколении (при посеве материнских зерен  $F_0$ ) с признаками двух отцовских компонентов имеется тогда, когда пыльца двух опылителей наносилась на рыльце как одновременно, так и при повторных опылениях (табл. 2). Это явление наблюдалось и в  $F_0$  (табл. 1).

Таблица 2

Разнообразие зерен у кукурузы при повторном опылении в  $F_1$  (в %) (при посеве материнских зерен  $F_0$ ), 1956 г.

| Материн-<br>ский сорт                       | Первый<br>опылитель                      | Второй<br>опыли-<br>тель    | Промежуток вре-<br>мени между пер-<br>вым и вторым<br>опылениями | Зерна типа        |                  |                   | Ксенийные зерна<br>типа            |                                     |                       |    |
|---------------------------------------------|------------------------------------------|-----------------------------|------------------------------------------------------------------|-------------------|------------------|-------------------|------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------|----|
|                                             |                                          |                             |                                                                  | материн-<br>ского | I опылите-<br>ля | II опыли-<br>теля | материн-<br>ского и I<br>опылителя | материн-<br>ского и II<br>опылителя | I и II опы-<br>лителя |    |
| Северокав-<br>казская<br>желтозер-<br>ная 1 | —<br>Осетинская<br>белая зубо-<br>видная | Бразиль-<br>ская си-<br>няя | Гибри-<br>дизация                                                | 16                | —                | 39                | —                                  | 45                                  | —                     |    |
| "                                           |                                          | Бразиль-<br>ская си-<br>няя | Одно-<br>временно                                                | 16                | 32               | —                 | 52                                 | —                                   | —                     |    |
| "                                           |                                          |                             |                                                                  | 29                | 10               | 10                | —                                  | 36                                  | 15                    |    |
| "                                           |                                          |                             |                                                                  | 12 ч.             | 76               | 4                 | —                                  | 20                                  | —                     |    |
| "                                           |                                          |                             |                                                                  | 24 ч.             | 42               | —                 | 22                                 | 18                                  | 18                    |    |
| "                                           |                                          |                             |                                                                  | 36 ч.             | 45               | —                 | 23                                 | 20                                  | 12                    |    |
| "                                           |                                          |                             |                                                                  | 48 ч.             | 37               | 27                | 36                                 | —                                   | —                     |    |
| "                                           |                                          |                             |                                                                  | 60 ч.             | 44               | 38                | —                                  | 18                                  | —                     |    |
| "                                           |                                          |                             |                                                                  | 72 ч.             | 36               | 12                | 19                                 | —                                   | 20                    | 13 |
| "                                           |                                          |                             |                                                                  | 96 ч.             | 42               | —                 | 33                                 | —                                   | 25                    | —  |

Особенно большое разнообразие в  $F_1$  дали зерна, полученные от повторного опыления через 72 ч. Как и в  $F_0$  второй отцовский опылитель по сравнению с первым сильнее передал свои признаки гибриднему поколению. Оно наглядно заметно, когда от  $F_0$  для посева были взяты материнские зерна. Как и в  $F_0$  сравнительно больше материнских зерен получилось в варианте повторного опыления, когда второй опылитель наносился на рыльце через 12 ч. после первого опылителя.

Во втором гибридном поколении (при посеве материнских зерен  $F_1$ ) так же преобладают материнские зерна (табл. 3).

Зерна, имеющие признаки двух опылителей, в малом количестве (2—3%) появились при повторных опылениях через 36—72 ч. (табл. 3) и особенно много зерен, но только материнского типа, получилось через 96 ч.

В третьем поколении (при посеве материнских зерен  $F_2$ ) также отмечается преобладание признаков материнского компонента. Зерна с признаками двух отцовских компонентов не появились. По сравнению с предыдущими поколениями уменьшается количество зерен первого и второго отцовского компонента (табл. 4).

При посеве материнских зерен разных вариантов и поколений в изо-



Таблица 3

Разнообразие зерен у кукурузы при повторном опылении в  $F_2$  (в %) (при посеве материнских зерен  $F_1$ ), 1957 г.

| Материнский сорт               | Первый опылитель            | Второй опылитель  | Промежуток времени между первым и вторым опылениями | Зерна типа   |             |              | Ксенийные зерна типа       |                             |                  |
|--------------------------------|-----------------------------|-------------------|-----------------------------------------------------|--------------|-------------|--------------|----------------------------|-----------------------------|------------------|
|                                |                             |                   |                                                     | материнского | I опылителя | II опылителя | материнского и I опылителя | материнского и II опылителя | I и II опылителя |
| Северокавказская желтозерная 1 |                             | Бразильская синяя | Гибридизация                                        | 53           | —           | 30           | —                          | 17                          | —                |
| "                              | Осетинская белая зубовидная |                   |                                                     | 72           | 9           | —            | 19                         | —                           | —                |
| "                              | "                           | Бразильская синяя | Одновременная                                       | 65           | 20          | —            | —                          | 15                          | —                |
| "                              | "                           | "                 | 12 ч.                                               | 65           | —           | —            | 17                         | 18                          | —                |
| "                              | "                           | "                 | 24 ч.                                               | 59           | 17          | 13           | —                          | 11                          | —                |
| "                              | "                           | "                 | 36 ч.                                               | 77           | 15          | 5            | —                          | —                           | 3                |
| "                              | "                           | "                 | 48 ч.                                               | 58           | 31          | —            | —                          | 11                          | —                |
| "                              | "                           | "                 | 72 ч.                                               | 53           | 27          | 8            | 1                          | 9                           | 2                |
| "                              | "                           | "                 | 96 ч.                                               | 96           | —           | 1            | —                          | 3                           | —                |

Таблица 4

Разнообразие зерен у кукурузы при повторном опылении в  $F_3$  (в %) (при посеве материнских зерен  $F_2$ ), 1958 г.

| Материнский сорт               | Первый опылитель            | Второй опылитель  | Промежуток времени между первым и вторым опылениями | Зерна типа   |             |              | Ксенийные зерна типа       |                             |                  |
|--------------------------------|-----------------------------|-------------------|-----------------------------------------------------|--------------|-------------|--------------|----------------------------|-----------------------------|------------------|
|                                |                             |                   |                                                     | материнского | I опылителя | II опылителя | материнского и I опылителя | материнского и II опылителя | I и II опылителя |
| Северокавказская желтозерная 1 |                             | Бразильская синяя | Гибридизация                                        | 93           | —           | 3            | —                          | 4                           | —                |
| "                              | Осетинская белая зубовидная |                   |                                                     | 84           | 7           | —            | 9                          | —                           | —                |
| "                              | "                           | Бразильская синяя | Одновременная                                       | 60           | 16          | 15           | —                          | 9                           | —                |
| "                              | "                           | "                 | 24 ч.                                               | 83           | 17          | —            | —                          | —                           | —                |
| "                              | "                           | "                 | 72 ч.                                               | 74           | —           | —            | 12                         | 14                          | —                |
| "                              | "                           | "                 | 96 ч.                                               | 81           | —           | 8            | —                          | 11                          | —                |

лированных условиях наблюдается постепенное однообразие, т. е. как бы восстанавливается константность признаков материнского сорта.

У растений первого гибридного поколения, полученного от посева зерен, имеющих признаки двух отцовских компонентов, преобладающими явились зерна, типичные для второго опылителя, и чем позднее был взят час повторного опыления, тем сравнительно больше процент таких зерен.



Это наводит на мысль, что по всей вероятности в поздние часы повторно наносимая пыльца оплодотворяет те яйцеклетки, которые по каким-то причинам не были оплодотворены пылью первого опылителя, т. е. пылью сорта Осетинская зубовидная. В отдельных случаях, как например, при повторном опылении через 24 и 72 ч. больше процент зерен, имеющих признаки материнского и второго отцовского сорта. Типично материнских зерен сравнительно больше (23%) был получен в варианте опыления смесью пыльцы, когда пыльца двух сортов была нанесена одновременно (табл. 5). Не считая отдельных вариантов повторного опыления через 72

Т а б л и ц а 5

Разнообразие зерен у кукурузы при повторном опылении в  $F_1$  (в %), (при посеве зерен с признаками двух отцовских сортов  $F_0$ ), 1956 г.

| Материнский сорт               | Первый опылитель            | Второй опылитель  | Промежуток времени между первым и вторым опылителями | Зерна типа   |             |              | Ксенийные зерна типа |                       |                  |
|--------------------------------|-----------------------------|-------------------|------------------------------------------------------|--------------|-------------|--------------|----------------------|-----------------------|------------------|
|                                |                             |                   |                                                      | материнского | I опылителя | II опылителя | матер. и I опылителя | матер. и II опылителя | I и II опылителя |
| Северокавказская желтозерная I | Осетинская белая зубовидная | Бразильская синяя | Одновременно                                         | 23           | 10          | 27           | 18                   | 13                    | 9                |
| "                              | "                           | "                 | 24 ч.                                                | 11           | 7           | 38           | 13                   | 25                    | 6                |
| "                              | "                           | "                 | 36 ч.                                                | 10           | 7           | 48           | 19                   | 9                     | 8                |
| "                              | "                           | "                 | 48 ч.                                                | 8            | 5           | 38           | 23                   | 17                    | 9                |
| "                              | "                           | *                 | 72 ч.                                                | 7            | —           | 63           | —                    | 30                    | —                |
| "                              | "                           | "                 | 84 ч.                                                | 14           | —           | 63           | —                    | 23                    | —                |

и 84 ч., остальные же дают почти все те типы разнообразия, какие встречаются и в  $F_0$ , а также в последующих поколениях при посеве материнских зерен  $F_0$ ,  $F_1$  и  $F_2$  (табл. 2, 3, 4). Появляются, правда, не в очень большом количестве, но все же типичные для первого опылителя зерна, а также, имеющие признаки первого опылителя и материнского сорта. Здесь, по всей вероятности, было совместное влияние двух опылителей, хотя признаки первого опылителя были выявлены в меньшей степени у гибридных зерен  $F_0$ , и зерна были ксенийного типа, однако, в последующих поколениях получилось разнообразие и рецессивными, на первый взгляд, кажущимися признаки превратились в доминантные. Появились так же и зерна, имеющие признаки двух отцовских компонентов (табл. 5).

Во втором гибридном поколении (при посеве зерен  $F_1$ , типа двух отцовских компонентов) в особенности от повторных опылений появилось больше зерен, имеющих признаки второго отцовского компонента (табл. 6). Сравнительно меньше или совершенно не наблюдались зерна, имеющие признаки первого отцовского сорта или материнского и первого отцовского сорта. Меньше и количество зерен, имеющих признаки двух отцовских компонентов. Интересно отметить, что по сравнению с повторным опылением, в варианте, когда одновременно была нанесена смесь пыльцы двух отцовских сортов - опылителей, получились зерна, имеющие признаки материнского и второго отцовского сорта.



Т а б л и ц а 6

Разнообразие зерен у кукурузы при повторном опылении в  $F_2$  ( в % ),  
(при посеве зерен с признаками двух отцовских сортов  $F_1$ ), 1957 г.

| Материн-<br>ский сорт                    | Первый<br>опылитель                 | Второй<br>опыли-<br>тель    | Промежуток вре-<br>мени между пер-<br>вым и вторым<br>опылителями | Зерна типа        |                  |                   | Ксенийные зерна<br>типа            |                                     |                       |
|------------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------|-------------------------------------------------------------------|-------------------|------------------|-------------------|------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------|
|                                          |                                     |                             |                                                                   | материн-<br>ского | I опылите-<br>ля | II опылите-<br>ля | материн-<br>ского и I<br>опылителя | материн-<br>ского и II<br>опылителя | I и II опы-<br>лителя |
| Северокав-<br>казская жел-<br>тозерная 1 | Осетинская<br>белая зубо-<br>видная | Бразиль-<br>ская си-<br>няя | Одно-<br>временно                                                 | 13                | 3                | 50                | 1                                  | 27                                  | 6                     |
| •                                        | •                                   | •                           | 24 ч.                                                             | 8                 | —                | 67                | 1                                  | 20                                  | 4                     |
| •                                        | •                                   | •                           | 36 ч.                                                             | 16                | —                | 62                | —                                  | 29                                  | 1                     |
| •                                        | •                                   | •                           | 48 ч.                                                             | 12                | —                | 77                | 3                                  | 8                                   | —                     |

В третьем поколении (при посеве зерен  $F_2$ , имеющих признаки двух отцовских сортов) у исследованных зерен признаки первого отцовского компонента ни в одном варианте не встречаются, а материнские зерна наблюдаются только в варианте, когда опыление пылью двух сортов было произведено одновременно (табл. 7). Большинство зерен было второго от-

Т а б л и ц а 7

Разнообразие зерен у кукурузы при повторном опылении в  $F_2$  ( в % ),  
(при посеве зерен с признаками двух отцовских сортов  $F_2$ ), 1958 г.

| Материн-<br>ский сорт                    | Первый<br>опылитель                 | Второй<br>опыли-<br>тель    | Промежуток вре-<br>мени между пер-<br>вым и вторым<br>опылителями | Зерна типа        |                  |                   | Ксенийные зерна<br>типа            |                                     |                       |
|------------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------|-------------------------------------------------------------------|-------------------|------------------|-------------------|------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------|
|                                          |                                     |                             |                                                                   | материн-<br>ского | I опылите-<br>ля | II опылите-<br>ля | материн-<br>ского и I<br>опылителя | материн-<br>ского и II<br>опылителя | I и II опы-<br>лителя |
| Северокав-<br>казская жел-<br>тозерная 1 | Осетинская<br>белая зубо-<br>видная | Бразиль-<br>ская си-<br>няя | Одно-<br>временно                                                 | 12                | —                | 38                | —                                  | 48                                  | 2                     |
| •                                        | •                                   | •                           | 24 ч.                                                             | —                 | —                | 45                | —                                  | 52                                  | 3                     |
| •                                        | •                                   | •                           | 36 ч.                                                             | —                 | —                | 69                | —                                  | 29                                  | 2                     |

цовского типа, а так же и материнского и второго отцовского типа. Здесь, в последующих поколениях было отмечено все большее и большее однообразие и появление признаков того компонента, зерна которого из года в год отбирались и высевались.

В современные генетические исследования включаются все больше новейших методов цитоэмбриологического исследования, тесно связанные с процессом оплодотворения, которые еще глубже объясняют явления, связанные с образованием нового организма и его различных свойств и признаков.

«...оплодотворяющее начало (пыльца), — писал И. В. Мичурин, — оказывает свое воздействие не только на яйцеклетку и происходящий из нее зародыш, но и кроме того, непосредственно на другие части материн-



ского растения, на семядоли и форму плода, или, вернее сказать, околоплодника, что замечено еще Дарвином давно, а в последнее время подтверждается работами Навашина и Гиньяра» [14].

Что же выясняют эмбриологические исследования о кукурузе? При опылении кукурузы на рыльце попадают многочисленные пыльцевые зерна, которые воздействуют как на клетки рыльца, так и взаимно друг на друга. Это так называемая прогамная фаза процесса оплодотворения. Не всем пыльцевым трубкам удастся дойти до зародышевого мешка, здесь действует закон избирательности процесса оплодотворения. Часть пыльцевых трубок останавливает свой рост, не доходя до завязи; другая часть доходит до завязи, однако не изливает свое содержимое в зародышевый мешок.

С. Н. Коробова [12] отмечает, что большая часть пыльцевых трубок, вошедших в полость завязи после того как произошло двойное оплодотворение, не входит в зародышевый мешок и постепенно дегенерирует вместе со своим содержимым.

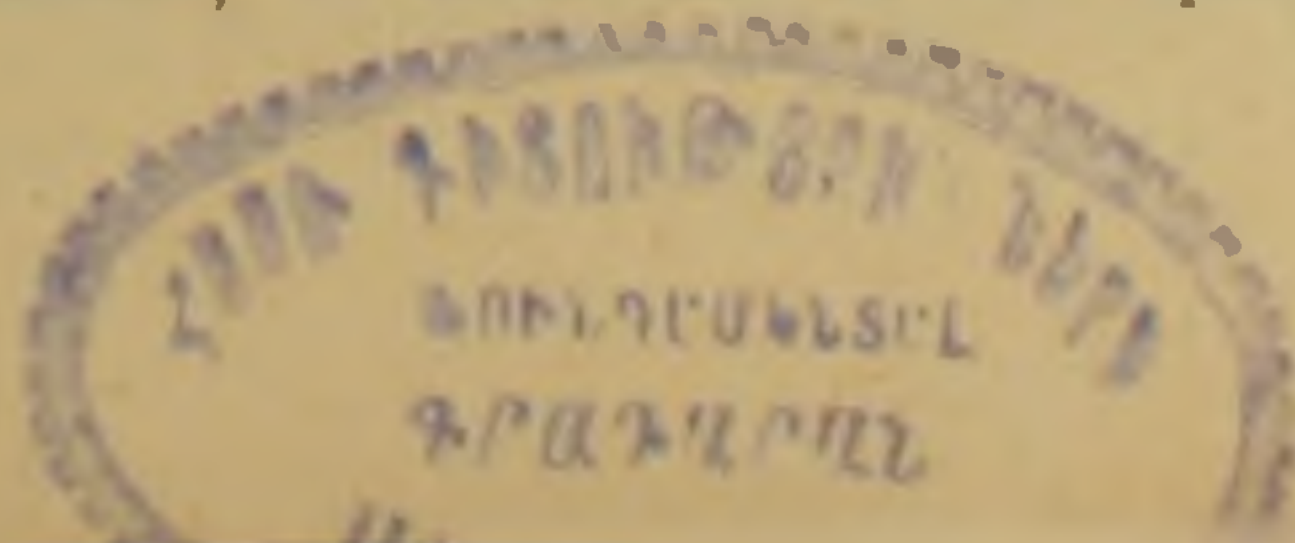
В работах Е. И. Устиновой [24, 25] также отмечается, что в зародышевый мешок кукурузы могут проникнуть несколько пыльцевых трубок.

К чему же сводится судьба добавочных спермиев и содержимого пыльцевой трубки?

Е. И. Герасимова-Навашина считает, что «...большое число спермиев, проникая в зародышевый мешок, хотя не участвует прямым образом в самом объединении, тем не менее должно играть очень большую роль в важном процессе — в процессе выбора гамет» [7].

Как же объясняются специфичные явления, полученные при повторных опылениях? В разных зародышевых мешках бывает разное отношение к новой порции пыльцы второго опылителя. Поэтому вероятно уже в год опыления полученные зерна у одного и того же варианта, бывают различными. В отдельных случаях полностью как бы воспроизводится тот или другой родительский компонент. В других же случаях признаки разных родительских форм выявляются в различных сочетаниях. По-видимому, зерна типично второго отцовского компонента получают от присоединений спермий этого компонента с яйцеклеткой материнского растения. Такие зерна в последующих поколениях должны дать такое же разнообразие, где будут преобладать признаки материнского сорта и второго опылителя. Однако можно предполагать также, что хотя оплодотворение, т. е. соединение половых клеток произошло между материнскими и отцовскими половыми клетками второго опылителя, но в какой-то мере оказало влияние на этот процесс и первый опылитель, который был нанесен сравнительно раньше и подготовил как бы среду для более активного участия второго опылителя. И, наконец, можно предполагать, что оплодотворение яйцеклетки произошло спермием первого опылителя, а влияние второго опылителя было путем метаболизма.

Если это влияние было в момент оплодотворения, когда две пары спермиев входят в зародышевый мешок, то конечно в это время сравни-





тельно больше передаются признаки второго опылителя, даже если оплодотворение происходит между спермиями первого опылителя и женскими половыми клетками. Если же оплодотворение уже произошло, то вторично проникшие в зародышевые мешки спермии и вещества пыльцевой трубки путем метаболизма воздействуют на образование зародыша и эндосперма. Когда же образовался многоклеточный зародыш и эндосперм, тогда в сравнительно меньшем количестве встречаются случаи влияния второго опылителя на гибридное потомство. Вот почему зерна с эндоспермом, имеющие по внешности только признаки второго опылителя в потомстве дают такое разнообразие, где появляются зерна, имеющие не только признаки первого опылителя, но даже в некоторых случаях и в большей степени второго опылителя.

В наших эмбриологических исследованиях отмечены случаи, когда в зародышевый мешок вместо одной проникают две или даже несколько пыльцевых трубок, которые изливают свое содержимое через разные синергиды в полость между яйцеклеткой и полярными ядрами. Было замечено, что даже в тех случаях, когда две пары спермиев входят в зародышевый мешок, одна пара участвует в акте оплодотворения, а другая постепенно лизируется, и также оказывает свое воздействие на образовавшуюся зиготу [2, 3].

С. Н. Коробова [11] отмечает, что у исследованных ею форм кукурузы наблюдалось вхождение в зародышевый мешок до трех пыльцевых трубок, однако в двойном оплодотворении участвуют спермии пыльцевой трубки, первым вошедший в зародышевый мешок. Спермии дополнительных трубок в работах С. Н. Коробовой за редким исключением входят в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой, как это бывает для первой пыльцевой трубки. Остатки лизирующихся дополнительных спермиев автором наблюдались вплоть до стадии четырехклеточного зародыша.

Многочисленные исследователи неоднократно указывали на то, что при гибридизации у кукурузы между различающимися по строению и цвету эндосперма сортов появляются ксенийные зерна, имеющие мозаичный эндосперм. Это явление особенно много встречается при повторных опылениях. Как и другими исследователями, нами также были отмечены гамма цветов и пятен на эндосперме одного и того же гибридного зерна. На наш взгляд, здесь именно проявляется многосторонность процесса оплодотворения. Эта форма своего рода сложной наследственности, когда проявляются новые явления, не наблюдающиеся у родительских компонентов.

П. Магешвари [13], объясняя вопрос образования мозаичного эндосперма, приводит высказывания Веббера (1900), наблюдавшего смешение красной и белой окраски кукурузы. «Нет ничего невероятного в том, что в отдельных случаях ядро второго спермия, проникнув в зародышевый мешок, не сливается с двумя полярными ядрами. Оно может оказаться способным к образованию веретена и самостоятельному делению. Неоплодотворенное ядро зародышевого мешка, получившееся от слияния двух



полярных ядер, также делится самостоятельно. Если это произойдет, в протоплазме зародышевого мешка должны образоваться ядра двух определенных типов—одна группа ядер, возникших в результате деления ядра зародышевого мешка и другая, происходящая из ядер спермия». Он же указывает, что ядро второго спермия может слиться с одним из полярных ядер и что «после такого слияния второе ядро отбрасывается и развивается самостоятельно».

Магешвари считает, что при микроскопических наблюдениях ни одно из предположений Веббера до сего времени не нашло подтверждения.

В наших многочисленных исследованиях не был отмечен ни один случай, чтобы спермий, проникший в зародышевый мешок кукурузы самостоятельно делился и образовывал ядра эндосперма, а полярные ядра после слияния делились без оплодотворения и образовали ядра эндосперма.

Однако мы наблюдали, что в отдельных случаях спермий сливается только с одним из полярных ядер, образует ядрышко и широко распространенное явление одновременного слияния полярных ядер после проникновения спермиев в одно из них, не замечается. Второе полярное ядро как бы остается в стороне и не присоединяется с оплодотворенным другим полярным ядром [4].

Таким образом повторное опыление оказывает определенное влияние на гибридное потомство кукурузы с точки зрения исследования признаков двух отцовских форм-опылителей. Это влияние носит сложный физиологический характер. Путем метаболизма содержимого пыльцевых трубок и спермий как в прогамной, так и в гаметогамной фазе создаются условия для передачи в гибридном потомстве признаков второго отцовского компонента. В отдельных случаях пыльца второго опылителя оказывает активное воздействие на половой процесс, так как спермии данной пыльцы завершают акт оплодотворения. В других же случаях после первого опылителя, проникнув в зародышевый мешок, добавочные пыльцевые трубки оказывают свое влияние путем метаболизма на зиготу и ядра эндосперма. Такое влияние наблюдается и в сравнительно поздние часы повторного опыления, когда в зародышевом мешке уже образовался зародыш и многоядерный эндосперм. Добавочные спермии, проникнув в зародышевые мешки кукурузы, не присоединяются уже с оплодотворенными женскими клетками, а постепенно, деформируясь, лизируются и путем обмена веществ оказывают определенное влияние на гибридное потомство. Сила передачи признаков второго опылителя с увеличением интервала опыления между первым и вторым опылениями, ослабляется. Внешне это выражается разноцветными и рядом переходных форм, в гамме цветов эндосперма гибридных зерен.

На первый взгляд негибридные зерна кукурузы, полученные в год опыления, в дальнейшем при благоприятных условиях дают специфичное разнообразие, где рецессивные признаки в соответствующих условиях становятся доминантными.

Наши данные еще раз подтверждают сложный физиологический ха-



рактар и множественность эффекта повторных опылений на процесс оплодотворения.

Кафедра дарвинизма и генетики

биологического факультета

Ереванского государственного университета

Поступило 11.XII 1962 г.

Հ. Գ. ԲԱՏԻԿՅԱՆ, Դ. Պ. ՉՈԼԱԽՅԱՆ

## ԿՐԿՆԱԿԻ ՓՈՇՈՏՄԱՆ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵԳԻՊՏԱՅՈՐԵՆԻ ՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԺԱՌԱՆԳՄԱՆ ՎՐԱ

### Ա մ փ ո փ ու մ

Փորձերը դրվել են 1955—62 թթ. ընթացքում, Արարատյան հարթավայրի հողակլիմայական պայմաններում՝ եգիպտացորենի Սևերոկավկազսկայա ժելատոլյորնայա 1 (մայրական կոմպոնենտ), Օսետինսկայա բելայա դուբովիդնայա (I փոշոտիչ) և Բրադիլսկայա սինյայա (II փոշոտիչ) սորտերի վրա։ Առաջին փոշոտումից հետո II փոշոտիչի ծաղկափոշին տրվել է տարբեր ժամկետներում՝ 12—96 ժամ անց, յուրաքանչյուր 12 ժամը մեկ։ Երկրորդ փոշոտիչի ծաղկափոշին տրվել է այն հաշվով, որ մի դեպքում նա մասնակցություն ունենա ապագա սաղմի ձևավորմանը մինչև ձվաբջջի բեղմնավորումը, մյուս դեպքում՝ բեղմնավորման մոմենտին, զիգոտայի ձևավորման շրջանում, սաղմի ու էնդոսպերմի ձևավորման ժամանակ և այլն։ Փորձի կոմպոնենտ սորտերն ընտրված են, հաշվի առնելով նրանց հատիկների միմյանցից տարբերվող հատկությունները՝ հատիկի գունավորումը, էնդոսպերմի կառուցվածքը և այլն։ Ինչպես փոշոտման տարում, այնպես էլ նախորդ սերունդներում ստացված կողրերի անալիզից պարզվում է, որ՝

1. Կրկնակի փոշոտման ազդեցության հետևանքով, փոշոտման իսկ տարում ստացվում են ինչպես «տիպիկ» II փոշոտիչի հատկություններով օժտված հատիկներ, այնպես էլ հիբրիդային հատիկներ, որոնք ունեն մայրական կոմպոնենտի և II փոշոտիչի, ինչպես նաև I և II փոշոտիչների հատկությունները։

2. Այսպես կոչված տիպիկ հայրական կամ տիպիկ մայրական հատկություններով օժտված հատիկները ղեցեսիվ ձևով կրում են և մյուս կոմպոնենտների հատկությունները, որի հետևանքով դրանցից ստացվող սերունդն ունենում է հատիկների բավականին լավ արտահայտված բաղմազանություն։

3. Որքան մեծանում է I և II փոշոտիչների ծաղկափոշիների տրման պահերի միջև ընկած ժամանակամիջոցը, այնքան պակասում է փոշոտման տարում II փոշոտիչի հատկությունները կրող հատիկների տոկոսը։ Դա ցույց է տալիս որ I փոշոտիչից 24—60 ժամ հետո տրվող II փոշոտիչի ծաղկափոշին ավելի ակտիվ է մասնակցում ձևավորվող սաղմի ժառանգական հատկությունների փոխանցմանը, քան այն ժամանակ, երբ այդ սաղմը արդեն ձևավորվել է I փոշոտիչի ազդեցության տակ։

4. Որոշ հատկություններով օժտված հատիկների մի քանի տարիների ընթացքում կատարված ընտրությունը և մեկուսացված պայմաններում վերարտադրելն ստեղծում են հատկությունների կայունություն։



5. Հայրական տարբեր ձևերի հատկությունները կրող հատիկները ապացույց են այն բանի, որ ինչպես I, այնպես էլ II փոշոտիչը հավասար կամ տարբեր չափերով ազդում են ստացվող սերնդի ժառանգական հատկությունների ձևավորման վրա: Եթե այդ ազդեցությունն ուղղակի է, ապա ձվաբջջի բեղմնավորումը կատարվում է II փոշոտիչի փոշեհատիկներում ձևավորված սպերմայի միջոցով: Անուղղակի դեպքում II փոշոտիչը մասնակցում է նյութափոխանակության միջոցով:

6. Սաղմնաբանական ուսումնասիրությունները ցույց են տալիս, որ միևնույն սաղմնային սլարկի մեջ, նույն կամ տարբեր ժամանակամիջոցներում, կարող են թափանցել 2—3 փոշեխողովակներ: Սակայն, ինչպես և այլ հետազոտողների մոտ է, չեն արձանագրված պոլիսպերմիայի դեպքերը, երբ միևնույն ձվաբջջի հետ միաձուլվում են մեկից ավելի սպերմիաներ: Լրացուցիչ խողովակների սլարունակությունն ու սպերմիաները աստիճանաբար քայքայվում են և նյութափոխանակության միջոցով փոխում ստացվող սերնդի ժառանգական հատկությունները:

7. Բեղմնավորման պրոցեսը բարդ ֆիզիոլոգիական պրոցես է, որտեղ որոշակի դեր են կատարում օգտագործվող փոշոտիչները և մայրական օրգանիզմի ռեպրոդուկտիվ օրգանների ֆիզիոլոգիական վիճակը:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. XI, 9, 1958.
2. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. XIII, 9, 1960.
3. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. XIV, 3, 1961.
4. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биол. науки), т. XV, 10, 1962.
5. Егиазарян Д. С. Известия АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. X, 11, 1957.
6. Егиазарян Д. С. Канд. дисс. г. Ереван, Госунт, 1958.
7. Герасимова-Навашина Е. И. Труды ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР., серия VII, вып. 3, 1952.
8. Глущенко и Товмасян О. В. Труды института генетики АН СССР, 27, 1960.
9. Здрылько А. Ф., Дмитриева А. И., Поляков И. М. Бюллетень укр. Научно-исслед. ин-та раст., селекции и генетики, 3, 1958.
10. Коробова С. Н. ДАН СССР, т. 127, 4, 1959.
11. Коробова С. Н. Труды по морфогенезу растений, 1961.
12. Коробова С. Н. Эмбриологическое исследование кукурузы. Канд. дисс., Л., 1961.
13. Магешварн П. Эмбриология покрытосеменных. И. Л. Москва, 1954.
14. Мичурин И. В. Собр. соч., т. I, стр. 399, 1948.
15. Саламов А. Б. Журн. Агробиология, 4, 1950.
16. Саламов А. Б. Журн. Агробиология, 4, 1954.
17. Симонгулян Н. Г. Журн. Агробиология, 4, 1958.
18. Чолахян Д. П. и Даниелян А. Х. Известия АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. XI, 6, 1958.
19. Чолахян Д. П. и Согомонян С. А. Известия АН АрмССР (биол. науки), т. XIV, 4, 1961.
20. Щелокова З. И. Журн. Общей биологии, т. XV, 2, 1954.
21. Щелокова З. И. Известия АН СССР (серия биол.), 4, 1956.



22. Турбин И. В. и Богданова Е. И. Известия АН СССР (сер. биол.), 4, 1949.
23. Устинова Е. И. и Дзякова М. И. Доклады ВАСХНИЛ, 5, 1953.
24. Устинова Е. И. Ботанический журнал, т. 41, 6, 1956.
25. Устинова Е. И. Журнал Общей биологии, т. XXI, 4, 1960.
26. Устинова Е. И. Ботанический журнал, т. 45, 5, 1960.
27. Устинова Е. И. В кн. Морфология кукурузы, изд МГУ, 1962.