

Г. А. БАБАДЖАНЫ

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Воспроизведение в пределах собственной генетической формы как основное направление в половом размножении растений

Много лет назад, работая с опылением смесью пыльцы хлопчатника, мы были удивлены, с какой правильностью каждый сорт этого растения оплодотворялся преимущественно пыльцой собственной формы. То же самое явление, но еще в более выраженной степени мы наблюдали в последующие годы в опытах по опылению смесью пыльцы растений кукурузы.

Постепенно у нас сложилось предположение, что если не все разновидности, то, по крайней мере, большинство из них в оплодотворении предпочитает пыльцу собственной формы пыльце растений чужих разновидностей.

Работая над исследованием проблем самооплодотворения, в дальнейшем мы были еще более удивлены фактом, что у тех разновидностей, которые способны к самооплодотворению, преимущественное оплодотворение пыльцой собственной формы относится также и к пыльце собственных цветков растений. Хотя различные разновидности мягкой пшеницы очень легко скрещиваются между собой, если в смеси с пыльцой чужой разновидности находится пыльца собственных цветков, то и в этом случае очень часто потомки образуются в результате самооплодотворения. Что пыльца данного цветка пшеницы может взять верх над пыльцой растений чужих разновидностей, все же можно было легко воспринять, но в дальнейшем мы наблюдали еще более поразительный факт преимущественного оплодотворения пыльцой собственного растения у перекрестноопыляющейся культуры. Многие опыты показали, что когда в эксперименте создаются условия как для самооплодотворения растений кукурузы пыльцой собственной метелки, так и для гибридного оплодотворения пыльцой чужих разновидностей, то первый способ воспроизведения явно доминирует над вторым.

Одни эти факты могли бы сделать вероятной мысль, что для половых взаимоотношений разновидностей способ воспроизведения—самооплодотворение или перекрестное оплодотворение—не имеет большого значения, а решающую роль играет степень генетической близости опылителей к опыляемым растениям. Причем, в большинстве случаев, если судить по относительно малому числу образовавшихся гибридных потомков, в наиболее благоприятных условиях оказывалась пыльца собственной разновидности растений.

В дальнейшем, исследуя эту проблему, и собирая литературные материалы, мы пришли к убеждению, что несмотря на чрезвычайную распространенность перекрестного опыления и неизбежность гибридизационных процессов, генетически четко определившиеся формы растений в большинстве случаев оплодотворяются пылью своей формы, что благоприятствует их константному воспроизведению.

Если в генетическом отношении отграничившиеся сорта таких перекрестноопыляющихся растений, как сахарная свекла, рожь, кукуруза, люцерна, подсолнечник, лук и другие растения, засеять чередующимися полосами, то в большинстве случаев каждый сорт воспроизведет себя в относительно чистом виде, несмотря на то, что в таких посевах перекрестное опыление между сортами одних и тех же культур будет осуществляться в самых широких размерах.

Если то же самое сделать с такими самоопылителями, как пшеница, ячмень и другие растения, которые в период цветения выбрасывают в воздух значительные количества пыльцы, предварительно кастрировав часть колосьев каждого сорта или разновидности, то результат будет тот же, что и у перекрестников, т. е. вследствие оплодотворения пылью собственной генетической формы в подавляющем большинстве случаев сорта воспроизведут себя в относительно чистом виде.

В отличие от культурных, дикие растения, особенно отличаются свойством константного воспроизведения и способностью производить скрещивание своей пылью растений, половая система которых ослаблена под влиянием длительной культуры или односторонней селекции. Разновидности или четко определившиеся сорта не обладают развитым свойством к взаимной гибридизации несмотря на то, что у многих из них скрещивание при помощи перекрестного опыления является доминирующей формой полового воспроизведения.

Историческая пригнанность половой системы к самовоспроизведению наследственности достигла такого совершенства, что когда на рыльце пшеницы, хлопчатника, кукурузы наносится одновременно с пылью чужих разновидностей и пыльца собственных цветков растения, то и в этом случае в подавляющем большинстве потомки образуются не в результате гибридизации, а путем самооплодотворения. В тех же многочисленных случаях, когда растения перекрестноопыляющихся форм не в состоянии самооплодотворяться, константное воспроизведение достигается путем скрещивания пылью от других растений собственной разновидности, а не путем гибридизации.

Если представители различных и далеких родов не скрещиваются, растения близких родов скрещиваются редко, скрещивание далеких видов сильно затруднено, а виды в целом трудно скрещиваются, то разновидности и четко определившиеся их формы в естественном состоянии цветения не составляют исключения, а тем более не обладают склонностью к массовой взаимной гибридизации, хотя в условиях, когда они лишены пыльцы собственной генетической формы, они могут легко подвергнуться гибридизации чужой пылью. То, что в развитой форме

свойственно видам, у которых константное воспроизведение не вызывает сомнений, в условиях естественного цветения в менее развитом виде свойственно и разновидностям, что также является основой прочной передачи их наследственных признаков потомству. Таким образом, и самооплодотворение цветка, и гейтеногамия, и внутрисортное скрещивание или скрещивание генетически близких форм в пределах разновидности—все эти способы полового размножения надежно обеспечивают преемственность наследственной природы растений в длительном ряду поколений. В условиях естественного цветения постоянно действует закон константного воспроизведения, основанный на том простом и ясном положении, что половая система каждой генетической формы, если не было причин для ее изменения, более приспособлена к восприятию своей пыльцы, чем пыльцы от других сортов, разновидностей, а тем более пыльцы других видов или родов.

Эволюционное значение закона константного воспроизведения растений

Если наследственная изменчивость растений не сопровождалась бы некоторой степенью полового обособления, эволюция замедлила бы свои темпы вследствие непрерывного смешения форм, приобретенных в ходе изменчивости новые признаки и свойства. Константное воспроизведение является условием накопления и закрепления наследственной изменчивости. Благодаря его действию неизмеримо ускоряются темпы эволюционного прогресса. Способность растений в условиях широкой распространенности перекрестного опыления константно воспроизводить свой наследственный тип, в эволюции имеет такое же творческое значение, какое в создании новых растительных форм в руках человека имеют отбор и изолированное размножение.

Источником первичных процессов полового расхождения форм является наследственная изменчивость. Процесс первичного полового обособления является результатом наследственной изменчивости, так и условием эволюционного закрепления, произошедших у растений изменений. Затем решающую роль во внутривидовой дивергенции приобретает преимущественное оплодотворение новых наследственных типов и разновидностей собственной пыльцой. Благодаря закону константного воспроизведения здесь накапливаются изменения, которым разновидности подвергаются в процессе эволюции. Если виды трудно скрещиваются или вовсе не скрещиваются, то разновидности или их определившиеся формы, преимущественно оплодотворяются своей пыльцой. Разновидности выступают как зачинающиеся виды, а выделившиеся среди них генетические формы, как зачинающиеся разновидности, у которых мера скрещиваемости в естественных условиях цветения определяется общностью их происхождения, длительностью их филогенетической истории, степенью межвидовой и внутривидовой дивергенции.

С исторической неотвратимостью через всю эволюцию в громадных размерах действует закон константного воспроизведения. Его сущность

заключается в том, что высшие цветковые растения более приспособлены к воспроизведению путем самооплодотворения или к скрещиванию пылью своей генетической формы или же пылью эволюционно более близких форм. Его значение заключается в том, что несмотря на непрерывные изменения в окружающих растения условиях, они прочно сохраняют свои наследственные качества, приобретенные в истории длительной эволюции и являющиеся основой их жизнеспособности и высоких приспособительных возможностей. Огромно созидательное, творческое значение закона константного воспроизведения. Он служит основой относительного постоянства растительных форм и одновременно является необходимым условием их эволюционной изменчивости. Каждое наследственное изменение, сопровождающееся некоторой степенью полового расхождения, подхватывается благодаря действию константного воспроизведения, переносится через длительный ряд новых поколений и становится основой зарождения новых форм в эволюционном процессе.

Естественная гибридизация и явление константного воспроизведения растений

Имеется целый ряд причин, которые в отношении отдельных культур и их сортов сильно ограничивают возможности константного воспроизведения и способствуют развитию у них склонности к массовой гибридизации. Развитию гибридизационных процессов в наибольшей степени благоприятствуют резкие географические перемещения, вследствие которых растения, попадая в новые условия, в значительной степени лишаются свойства константного воспроизведения.

Большое влияние на половую систему растений и на развитие у них склонности к гибридизации чужой пылью оказывает также длительная односторонняя селекция, направленная на чрезмерное развитие тех или иных полезных для человека признаков и свойств. В этих случаях возникают сорта с сильно развитой склонностью к естественной гибридизации, у которых в условиях свободного цветения константное воспроизведение сильно затруднено. Нормальное функционирование половой системы, обеспечивающей преимущественное оплодотворение собственной пылью, резко нарушается и у многих перекрестноопыляющихся растений в результате длительного искусственного самооплодотворения. Одной из форм инцухт-депрессии является образование в значительных количествах абортивной пыли (например, у сорта подсолнечника «Карлик», выведенного методом инцухта), что, конечно, совершенно лишает такие генетические формы возможности константного воспроизведения.

Дикие формы, или те культурные растения, половая система которых в эволюции не подвергалась особым изменениям, не только в наиболее развитом виде обладают свойством константного воспроизведения, но и образуют пыльцу, отличающуюся резко выраженной жизнеспособностью. Такие формы и сорта в смешанных или близких посевах особенно благоприятствуют процессам естественной гибридизации.

Но в истории развития растений могучее формообразовательное значение естественной гибридизации ни в коем случае не определяется указанными причинами, благоприятствующими массовой гибридизации растений.

Нет ни одной генетической формы, разновидности и вида, которые не имели бы в себе особей, резко уклонившихся от своего типа и способных подвергнуться естественной гибридизации с чужими формами. Естественная гибридизация является широко распространенным явлением, охватывающим даже растения с клейстогамными цветами. Естественная гибридизация действует с таким же постоянством, с каким и константное воспроизведение, однако ее размеры несравненно более ограничены.

В нормальных условиях обычного цветения пшеница естественно гибридизируется менее чем в числе 0,25% своих цветков, горох от 1 до 5%, рис в пределах 1%, фасоль от 1,5 до 2%, ячмень в пределах 0,02%, хлопчатник от 5 до 10%, кукуруза в пределах 20—30%, рожь в тех же размерах, подсолнечник в пределах 15—20% и т. д.

Сила и эволюционное значение естественной гибридизации не в ее размерах, которой препятствует закон константного воспроизведения, а в постоянстве, в неизбежности ее действия и в тех наследственных изменениях, которые непрерывно, в течение бесконечного числа поколений она порождает.

В историческом процессе развития растений закон константного воспроизведения и естественная гибридизация не выступают как антагонистические факторы, лишь взаимно ограничивающие сферу действия каждого из них, а являются различными сторонами единого творческого потока, в котором глубокие наследственные изменения, вызываемые естественной гибридизацией, благодаря действию закона константного воспроизведения приобретают возможность сохранения в длительном ряду поколений. При всей противоположности этих двух факторов их совместное действие определяет могучие формообразовательные возможности эволюции высших цветковых растений.

Менторальный эффект в процессах оплодотворения и вторая функция перекрестного опыления растений

Великие проблемы биологии в своем историческом развитии имеют знаменательные вехи, характерные открытием фактов большого познавательного значения. Это относится также и к проблеме биологии оплодотворения растений.

На всю историю изучения этой проблемы непреходящее влияние оказало исследование Дарвина о действии самооплодотворения и перекрестного оплодотворения и его заключение о пользе перекрестного оплодотворения, которое со временем получило название «великого закона природы».

Замечательным подтверждением творческой силы дарвинистической концепции в изучении проблем полового воспроизведения служат но-

вые многочисленные факты и научные обобщения из области биологии оплодотворения, сделанные за последние два десятилетия.

Был установлен поразительный факт: участвуя своим содержимым в метаболических реакциях оплодотворения, чужая пыльца может снять депрессию инцухта у перекрестноопыляющих растений. Почти вековая проблема инцухт-депрессии, долгие десятилетия несдвигаемая с места, неожиданно была освещена с совершенно новой стороны. Затем был обнаружен еще более удивительный факт: даже у самостерильных растений, если своя пыльца (ранее рассматриваемая как яд) принимает участие в процессах скрещивания, то в результате образуется более жизненное потомство, чем при «чистом скрещивании». Так постепенно появилось обобщение, согласно которому взаимодействие собственной и чужой пыльцы в оплодотворении приводит к специфическому эффекту, чем когда опыление осуществляется в «чистом виде».

Было доказано, что в большинстве случаев растения оплодотворяются пыльцой собственной генетической формы, а не чужих разновидностей. Так появилась идея о константном воспроизведении растений как при самоопылении, так и при перекрестном опылении легко скрещивающихся разновидностей. Но, может быть, наибольшее принципиальное значение имеет вновь открытый факт, что в условиях широкого перекрестного опыления между разновидностями генетические формы благодаря действию закона константного воспроизведения, хотя и сохраняют в большинстве случаев свой наследственный тип, но под влиянием пыльцы чужих разновидностей они повышают свою жизненность и становятся обычно более приспособленными к окружающим условиям. Отсюда было сделано заключение, что перекрестное опыление между сортами и разновидностями не только осуществляет скрещивание, но благодаря особому характеру менторальных реакций в оплодотворении, возникающих под влиянием пыльцы чужих сортов, придает потомству повышенную жизненность.

Единственной причиной столь замечательного повышения жизненности негибридных растений является участие в общих процессах оплодотворения пыльцы чужих сортов и разновидностей.

В этом заключается громадное значение второй функции перекрестного опыления растений.

Теперь мы знаем, что великий закон Дарвина о пользе перекрестного опыления обнимает более широкий круг биологических явлений и имеет несравненно большее значение в истории развития растений, чем об этом мог думать ученый, впервые его открывший.