

М. И. ХАДЖИНОВ

**СЕЛЕКТИВНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У КУКУРУЗЫ ПРИ
ОПЫЛЕНИИ СМЕСЬЮ ПЫЛЬЦЫ**

(Представлено академиком А. А. Рихтером 26 V 1940)

Селективность в оплодотворении при наличии на рыльцах пыльцы генетически различных форм отмечена еще Дарвином. Однако только в 1928 г. этому вопросу посвящается специальная итоговая работа Джонса (1). Важной частью ее являются экспериментальные данные, полученные на кукурузе (2). Последняя по ряду причин представляет удобный объект для подобных исследований.

Наша работа была проведена также на кукурузе. В основном была использована методика Джонса. Пары сортов подбираются в отношении признаков окраски и структуры эндосперма так, чтобы при опылении обоих членов пары смесью их пыльцы можно было на основе ксенийности отличить гибридные зерна от зерен своего сорта. При такой методике имеется возможность: а) благодаря скрещиваниям в обоих направлениях иметь представление о наличии жизнеспособной пыльцы обоих компонентов смеси, б) уменьшить ошибки, возникающие в результате различий по всхожести семян и жизнеспособности растений гибридных и чистых особей, в) подойти к математической оценке результатов опыта.

В нашем опыте участвовали сорта-популяции и в небольшом числе самоопыленные линии и их гибриды. Пыльца собиралась от 6—15 растений обоих сортов и смешивалась в примерно равных объемных количествах. Смесью опылялось от 3 до 8 початков каждого сорта. Часть початков не образовала зерен. Изучены комбинации 23 пар сортов, 4 из них опылялись повторно новой смесью пыльцы и в другой срок. Выраженность ксенийности в подавляющем большинстве комбинаций хорошая. Три возможные причины, могущие вызвать ошибки при определении количества гибридных зерен по ксенийности, — а) недостаточное проявление признака, б) явление hetero-fertilization (3) и в) мутации — все крайне малы, чтобы существенно изменить результаты опыта.

Результаты сведены в табл. 1 и обработаны по методу Джонса*. Оценка результатов основана на том, что при отсутствии селективности полученные величины составляют пропорцию, в которой произведение чисел

* Символика признаков эндосперма и алейрона: $Y-y$ = желтый — белый эндосперм, $Wc-wc$ = белая — желтая окраска верхушки эндосперма, Окр.-бел.-окрашенный — неокрашенный алейроновый слой, $Su-su$ = не сахарный — сахарный эндосперм, $Wx-wx$ = не восковидный — восковидный эндосперм.

Таблица 1

№ комбинации	А		В		А		В		% гибридов	Отклонение от истинной пропорции, %			
	Номер и название сортов	Символы	Число опытных початков	Номер и название сортов	Символы	Число опытных початков	А				В		
							A×A	A×B			B×A	B×B	
1	1065 Золотой Бенгам . . .	Y su	1	3525 Кор. Филипп . . .	Y Su	5	129	168	519	654	56,6	44,3	0,5
2	4065 » » . . .	Y su	1	4514 Айвори Кинг . . .	Y Su	2	91	160	205	336	63,7	37,9	0,8
5	6673 Миннеота 13 зуб. . .	Y wс	5	6081 Сперлинг . . .	Y wс	2	580	145	463	30	20,0	84,5	2,3
7	5088 Восковидная, ДВК . .	Y wх	3	4513 Японская рисов. . .	Y Wх	3	370	239	94	878	39,2	9,7	25,5
8	5088 » » . . .	Y wх	4	1098 Пейна бел. зуб. . .	Y Wх	6	487	348	666	956	41,7	41,1	8,6
9	5088 » » . . .	Y wх	3	7021 Сев. Дакогская . . .	Y Wх	3	467	545	418	565	53,8	17,4	14,4
11	40032 Черная сахарн. . .	Ок. su	3	5593 Гольден Глоу . . .	бел. Su	4	108	240	204	1 370	69,0	43,0	9,0
12	40032 » » . . .	Ок. su	2	253 Лонгфелло . . .	бел. Su	4	135	147	293	840	52,1	25,9	11,0
43	5088 Восковидная, ДВК . .	Y wх	2	629 Санфорд . . .	Y Wх	7	434	69	799	108	13,7	88,1	0,9
36	5088 » » . . .	Y wх	2	629 » . . .	Y Wх	5	161	63	313	86	28,1	78,4	3,3
44	9597 Бенгам, гибр. № 6 . . .	Y su	5	629 » . . .	Y Su	6	1699	179	4 208	139	9,5	89,7	0,4
17	1065 Золотой Бенгам . . .	Y su	3	4528 Висконсин № 7 . . .	Y Su	2	652	16	379	634	2,4	37,4	30,1
48	5990 Черный Мексиканск. .	Ок. su	1	9802 Зуб. Инлухт лин. . .	Y su	5	199	2	828	627	4,0	57,0	21,0
20	7009 Инц. лин. 3 Бентама . .	Y su	3	4513 Японская рисов. . .	Y su	3	616	1 057	26	1 665	63,2	1,5	17,6
21	7009 » 3 » . . .	Y su	3	7201 Сев. Дакогская . . .	Y su	4	468	652	294	410	59,2	41,8	0,5
23	9554 Зуб. инлухт. 10 ген . .	Y wс	4	1098 Пейна бел. зуб. . .	Y Wх	3	14	145	77	498	91,2	43,4	2,3
24	7009 Инц. лин. 3 Бентама . .	su Wх	1	5088 Восковидная, ДВК . .	Su wх	2	295	249	43	264	46,0	14,0	20,0
25	5593 Гольден Глоу . . .	Y wс	2	4619 Рисовая бел. . .	Y Wх	2	162	25	0	720	13,4	0,0	43,3
32	5593 » » . . .	Y wс	2	4619 » . . .	Y Wх	4	441	287	6	2 126	39,4	0,3	30,1
26	9597 Бенгам, гибрид № 6 . .	Y su	4	4619 » . . .	Y Su	3	72	7	171	667	8,9	25,6	32,3
31	9597 » » . . .	Y su	4	4619 » . . .	Y Su	3	679	431	35	1 119	38,8	3,0	29,1
28	9554 Зуб. инлухт. 10 ген. . .	Y wс	6	3525 Кор. Филипп . . .	Y Wх	2	345	1 004	41	303	74,4	3,5	11,1
33	9554 » 10 » . . .	Y wс	3	3525 » . . .	Y Wх	3	446	422	400	154	74,3	39,4	6,9
29	40032 Черная сахарная . .	Ок. su	3	7172 Грушевская . . .	бел. Su	4	140	205	233	1 200	59,4	16,3	12,1
30	7009 Инц. лин. 3 Бентама . .	Y su	4	4823 Рисовая № 645 . . .	Y Su	1	132	49	2	217	27,1	0,9	36,0
34	5965 Золотой Бенгам . . .	Y su	6	3525 Кор. Филипп . . .	Y Su	1	213	653	72	172	75,4	29,5	2,5
35	4565 Черн. Мексиканск. . .	Ок. su	3	7206 Безенчукская . . .	бел. Su	5	303	407	211	1 039	26,1	16,9	28,5

Таблица 2

Вариант II

№ смесей пыльцы	A = Стерлинг				B = Миннезота 13				Отклоне- ние от про- порции в %	№ смесей пыльцы	A = Стерлинг				B = Миннезота 13				Отклоне- ние от про- порции в %			
	A × A		A × B		B × A		B × B				A × A		A × B		B × A		B × B			% гиб- ридов	% гиб- ридов	
	242	304	55,7	143	208	42,4	1,8	231			71	23,5	225	146	60,7	7,9	231	71				23,5
1	242	304	55,7	143	208	42,4	1,8	231	71	23,5	225	146	60,7	7,9	231	71	23,5	225	146	60,7	7,9	+ 7,9
2	169	302	64,2	287	133	68,3	- 16,3	183	35	16,1	135	213	38,8	+ 22,3	183	35	16,1	135	213	38,8	38,8	+ 22,3
3	208	200	49,1	104	318	24,7	+ 13,1	68	42	45,0	230	66	77,7	+ 3,6	68	42	45,0	230	66	77,7	77,7	+ 3,6
4	265	169	38,9	273	114	70,5	- 4,7	116	240	67,4	149	253	37,1	- 2,3	116	240	67,4	149	253	37,1	37,1	- 2,3
Σ	884	975	52,4	807	773	51,1	- 1,8	766	786	50,6	861	1001	46,2	+ 1,6	766	786	50,6	861	1001	46,2	46,2	+ 1,6

Вариант I

гибридных зерен равно произведе-
нию чисел зерен своего сорта, т. е.
 $AA \times AB = AB \times BA$; последнее при
этом должно иметь место при любых
процентных соотношениях жизнеспо-
собной пыльцы обоих сортов в смеси.
Отклонение от истинной пропорции
в процентах (максимальная величина
его равна 50 со знаком + или -)
может быть получено путем сложения
процента гибридных зерен на
обоих членах пары, деления суммы
на 2 и вычитания ее из 50. Знак +
указывает на преимущество пыльцы
своего сорта, минус же - чужого.
Из 27 комбинаций только 9 имеют
отрицательное отклонение, но все они
малы, от -0,5 до -6,9%. В остальных
18 отклонения положительные
с колебанием от +0,4 до +43,3%,
из них 15 с отклонением выше 10%.
Налицо или практически отсутствие
селективности, или, что чаще, явное
предпочтение пыльцы своего сорта.
Наши результаты совпадают с дан-
ными Джонса, полученными им на
самоопыленных линиях.

Разбор отдельных комбинаций по-
казывает, что селективность доходит
иногда до полного нефункциониро-
вания пыльцы чужого сорта, в то
время как наличие жизнеспособной
пыльцы обоих сортов в смеси уста-
навливается сопоставлением резуль-
татов скрещиваний в обоих направ-
лениях.

Метод учета результатов по Джон-
су при ряде удобств имеет одно сла-
бое место. В комбинациях пар сортов
с разной степенью селективности их
к пыльце своего и чужого сортов
опыление смесями с различным коли-
чественным соотношением их функ-
циональной пыльцы по-разному отра-
зится на обеих сторонах пропорции.
Тем не менее этот метод стоит неиз-
меримо выше простого учета по про-
центу гибридов и скрещивания в од-
ном направлении, что обычно при-
меняется многими авторами и делает
выводы их в ряде случаев недоста-
точно убедительными^(4, 5, 6).

Вопрос о связи селективного опло-
дотворения с особенностями потом-
ства, в отношении его мощности

и биологической приспособленности, поднимавшийся ранее, в последнее время поставлен вновь (7).

В опытах Джонса, проведенных на самоопыленных линиях, скрещивание которых в F_1 приводит к 2—3-кратному увеличению продуктивности, такой связи совершенно не установлено. В наших, приведенных выше, скрещиваниях, где также есть основание предполагать наличие гетерозисных гибридных сочетаний, такая связь также отсутствует.

Известно, что самоопыление растения из популяции кукурузы приводит к заметному снижению мощности в F_1 . Кроме того при размножении перекрестноопылителей, реагирующих на близкое размножение депрессией, количество отцовских растений, давших пыльцу, изменяя степень родственности, влияет на продуктивность дальнейших поколений. В связи с этим и было поставлено 2 варианта опыта.

В а р и а н т I. Составлялась смесь пыльцы в примерно равных количествах, взятой от одного растения Миннезота 13 и от одного растения Стерлинг. Этой смесью опылялись те же растения, которые поставляли пыльцу для смеси. Каждое растение данной пары могло или самоопылиться, или скреститься с растением другого сорта. Опыт проведен на 4 парах растений. Результаты даны в табл. 2, вариант I.

В а р и а н т II. Составлялась смесь пыльцы, взятой от 1 растения Миннезота 13 и в таком же количестве, но взятой из смеси, собранной от 30 растений Стерлинга. Для каждого опыления бралась пыльца от нового растения Миннезоты 13, а для Стерлинга из одной и той же партии пыльцы. На сорте Миннезота 13 материнскими растениями брались не те растения, которые поставляли пыльцу для смеси. Проведено 5 опылений. Результаты даны в табл. 2, вариант II.

Обработка этих данных по методу Джонса показывает как по отдельным растениям, так и по суммарным данным отсутствие явно выраженной селективности. В связи с этими данными представляют интерес результаты другого опыта, в котором имело место свободное цветение 2 сортов.

Сорта Стерлинг и Миннезота 13 были высеяны на изолированном участке через ряд; цвели они практически одновременно. К моменту цветения на участке число растений каждого сорта было одинаковым (по 800 растений).

Учет гибридизации проведен по 15 средним пробам, взятым из общего обмолота зерна урожая Стерлинга. Помимо анализа зерна из общего обмолота, проведен индивидуальный анализ 102 початков. На сорте Миннезота 13 учет проведен путем анализа 50 початков. Результаты даны в табл. 3. Отклонение от истинной пропорции, вычисленное по данным учета, по початкам равно +3,08%.

Таблица 3

♀	Способ учета	Число определений	Средний % гибридных зерен $\pm m$	Крайние колебания % гибридных зерен	Сумма всех зерен
Стерлинг	По общему обмолоту .	15	51,87 \pm 0,67	48,4—58,4	4 663
»	По початкам	102	55,09 \pm 1,62	20,0—89,1	8 701
Миннезота 13	» » 	50	38,75 \pm 2,12	13,1—70,7	8 204

Эти данные показывают, что в сочетании таких распространенных советских зубовидных стандартных сортов, как Миннезота 13 и Стерлинг, селективность практически отсутствует. При этом важно отметить, что

отсутствие ее было установлено в скрещиваниях, которые различались между собой по количеству и родственности растений, дававших пыльцу для смеси. Последствия для мощности потомства при различных степенях родственности опыления и различном количестве родоначальных растений должны быть весьма различны. Тем не менее оказалось, что в таких сочетаниях, где помимо возможности опыления пыльцой чужого сорта имелись одновременно возможности для: 1) самоопыления (см. табл. 2, вариант I), 2) опыления пыльцой единичного растения своего сорта (см. табл. 2, вариант II), 3) опыления пыльцой ограниченного количества растений своего сорта (см. табл. 1, комбинация 5, и табл. 2, вариант II) и, наконец, 4) опыления в условиях свободного цветения при наличии пыльцы большого количества растений своего сорта (см. табл. 3)—все эти возможности осуществлялись в каждом случае с одинаковой степенью вероятности.

Селективность в оплодотворении при наличии пыльцы генетически и физиологически обособленных форм вида,—несомненно, не редкое явление, как это показывалось и ранее. В пределах вида она, повидимому, как это полагает Джонс (1), является одним из средств обособления новых форм вида. Существующие экспериментальные данные не дают, однако, основания допускать наличие обязательной связи между селективностью при оплодотворении и положительными конституциональными и физиологическими особенностями потомства, поскольку закономерности развития и особенности жизненных циклов гаметофитной и спорофитной генераций весьма различны. Для доказательства наличия связи между закономерностями развития этих двух генераций сторонники существования ее должны представить более убедительные и свободные от ряда методических возражений доказательства. Представляется сомнительной возможность использовать селективность оплодотворения в селекционной работе и в первую очередь в конкретном подборе пар сортов при гибридизации.

Лаборатория генетики
Всесоюзного института растениеводства
Ленинград—Пушкин

Поступило
22 VI 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ D. F. Jones, Selective Fertilization, New York (1928). ² D. F. Jones, Proc. Nat. Ac. Sci., 6 (1920). ³ G. F. Sprague, Genetics, 17 (1932). ⁴ Г. А. Бабаджанян, Яровизация, 19—20 (1928). ⁵ Г. М. Сантросян, Яровизация, 19—20 (1928). ⁶ А. А. Авакян, Яровизация, 21 (1938). ⁷ Т. Д. Лысенко, Яровизация, 23 (1939).