

С. Л. ФРОЛОВА и В. В. МАНСУРОВА

**ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА РАЗВИТИЕ  
ГИБРИДНОГО ЗАРОДЫША ГРЕЧИХИ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 27 VIII 1949)

Эмбриологическим исследованием установлено, что прорастание как гаплоидной, так и диплоидной пыльцы происходит на диплоидных и тетраплоидных растениях с одинаковой скоростью и начальные этапы развития диплоидных, триплоидных и тетраплоидных зародышей не отличаются друг от друга<sup>(5)</sup>. Однако развитие триплоидных (гибридных) зародышей прекращается обычно на третьи сутки, когда зародыш достигает примерно 100-клеточной стадии; затем клетки зародыша начинают вакуолизироваться и отмирать. В опытах по искусственному опылению, проведенных в 1942 и 1947 гг., ни одного триплоидного семени не было получено<sup>(4, 5)</sup>.

Однако на 1000 семян, снятых в 1941 г. с химерных растений гречихи, имевших на одном растении как диплоидные, так и тетраплоидные ветви, было обнаружено 7, т. е. 0,7%, триплоидных семян. Кроме того, в 1947 г. авторам при эмбриологических исследованиях удалось наблюдать три случая нормально развитых 7-суточных триплоидных зародышей. Это давало основание для предположения, что не все триплоидные зародыши отмирают, что могут быть такие условия, когда критическая стадия преодолевается и, следовательно, небольшой процент полноценных триплоидных семян возникает.

Исходя из известного положения, что у гречихи не более 25% опыленных цветков дают полноценные семена, а остальные гибнут на разных стадиях развития, включая самые поздние (пустые семена), авторы решили опыты по искусственному переопылению диплоидов с тетраплоидами гречихи поставить в 1948 г. так, чтобы в разряд 75% гибнущих семян не попало то небольшое количество семян, где триплоидным зародышам удается преодолеть критическую стадию.

По данным М. Соловьева<sup>(3)</sup>, цветки, раскрывающиеся первыми на цветочной кисти, дают 75—80% полноценных семян. Авторы решили искусственно создать подобные условия, для чего перед опылением с растения удалялись все расцветшие и завязавшие цветки, а после опыления в течение всего лета удалялись ежедневно все раскрывающиеся цветки. Опыленные цветки отмечались нитками. В контроле, т. е. при опылении 16 хромосом  $\times$  16 хромосом и 32 хромосомы  $\times$  32 хромосомы, где соблюдалось только первое условие (обрывание отцветших и завязавших цветков перед опылением), получены следующие результаты (табл. 1).

Эти немногочисленные контрольные опыты, поставленные в самом конце вегетационного периода, когда процент полноценных семян бывает особенно низок, дали результаты, вполне совпадающие с данными

Таблица 1\*

Скрещивания	Число опылений	Число снятых семян	% снятых семян
32 хр. (к-п) × 32 хр. (д-п) . . . . .	100	79	79,0
16 хр. (к-п) × 16 хр. (д-п) . . . . .	40	35	87,0
16 хр. (к-п) × 16 хр. (д-п) . . . . .	60	44	73,0
Итого . . . . .	200	158	79,0

\* к-п — короткопестичные, д-п — длиннопестичные.

Соловьева; таким образом, они ясно показывают, что то положение, из которого авторы исходили при постановке опытов, было вполне правильным. Всего было проведено 2655 опылений (табл. 2).

Таблица 2

Скрещивания	Число опылений
32 хр. (д-п) × 16 хр. (к-п) . . . . .	945
32 хр. (к-п) × 16 хр. (д-п) . . . . .	1188
Итого . . . . .	2133
16 хр. (д-п) × 32 хр. (к-п) . . . . .	375
16 хр. (к-п) × 32 хр. (д-п) . . . . .	147
Итого . . . . .	522

На третий день после опыления засохшие цветки встречались в незначительном количестве; это показывает, что большинство опыленных цветков было оплодотворено. У оплодотворенных цветков увеличение завязей можно было констатировать уже через 3 суток; оно продолжалось еще в течение нескольких дней, но затем прекращалось; поэтому на 9—10-й день размер завязи был значительно меньше нормы, хотя увядания лепестков и стенок завязи в это время еще не наблюдалось; в дальнейшем оно наступало, и все завязи, оказавшиеся недоразвитыми на 9-й день, позднее засыхали.

На разрезах через эти 9-суточные завязи наблюдались или зародыши, далеко не достигающие нормального размера, или остатки отмирающих зародышей; но и в последнем случае клетки интегументов и лепестков еще не показывали признаков отмирания. Это указывает, что изменение внешних условий (улучшенное питание цветков) сказывается на завязях, где триплоидный зародыш приостановил свой рост: во-первых, может задержаться на несколько дней отмирание этих зародышей; во-вторых, после отмирания зародыша значительно задерживается отмирание интегументов.

Все завязи, достигающие на 9-е сутки нормального размера, оставались до полного созревания семени. Среди них могли быть завязи с триплоидными зародышами, которые, как наблюдалось в материале опытов 1947 г. (5), на 7-е сутки достигали нормального размера и еще продолжали развиваться; могли быть случаи самоопыления цветков, если пыльца, попавшая при кастрации на рыльце, не была обнаружена

во время искусственного нанесения пыльцы; наконец, возможно было занесение пыльцы ветром или пчелами, которые очень мешали работе. Было снято 80 полноценных семян и 22 крупных пустых. Все 80 семян были подвергнуты тщательной цитологической проверке\*. Во всех семенах, снятых с диплоидов, было установлено по 16 хромосом, во всех снятых с тетраплоидов — по 32 хромосомы. Другими словами, имело место занесение гаплоидной пыльцы на диплоидное растение и диплоидной на тетраплоидное. Ни одного триплоидного семени не было обнаружено.

Что касается пустых семян, которые получаются вследствие отмирания зародыша на поздних стадиях развития, то установить их природу невозможно. Однако при сопоставлении опытов, приведенных в настоящей статье, с опытами по иллегитимному опылению, которые авторы проводили в то же самое время на том же участке (неопубликованные данные), оказалось, что на 6040 иллегитимных опылений получено 559 полноценных семян и 67 пустых, т. е. 10,7%, между тем как в настоящей работе количество пустых семян составило 21,5%, хотя эти семена и развивались в гораздо более выгодных условиях, ибо не только удалялись перед опылением все завязавшие цветки, но и все распускающиеся цветки после опыления. Поэтому в настоящем опыте процент пустых семян не должен был превышать 10%, скорее он мог быть ниже. Наиболее вероятно предположение, что такой высокий процент (21,5%) пустых семян объясняется здесь тем, что большая их часть приходится на триплоидные, отмирающие на последних этапах развития. Исключив 90 цветков (т. е. 80 давших полноценные семена + 10 пустых), у нас все же остается 2565 скрещиваний между диплоидами и тетраплоидами, в результате которых не получено ни одного триплоидного семени, несмотря на такую постановку опыта, при которой максимальное число оплодотворенных семян должно было давать полноценные семена, а триплоидные зародыши, преодолевшие критическую стадию, должны были бы сохраниться и дать полноценные триплоидные семена, если бы их развитие зависело от общих условий питания цветков на растении.

В связи с результатами этого исследования возникает интересный теоретический вопрос. Если на 2565 скрещиваний между диплоидной и тетраплоидной гречихой не получено ни одного триплоидного семени, хотя были созданы все условия для их успешного развития, то почему же они возникли в 1941 г. на химерных растениях? Очевидно, что условия развития триплоидных семян на химерных растениях отличаются от условий на диплоидах и тетраплоидах. В чем же это отличие?

У межвидовых гибридов описывается неправильное развитие эндосперма и в связи с этим отмирание зародыша. Зародыш удается воспитывать на искусственной среде<sup>(1)</sup> и таким образом получать полноценное гибридное растение. При эмбриологическом изучении результатов переопыления диплоидной и тетраплоидной гречихи обнаружено нарушение правильного развития эндосперма. Изменение внешних условий, улучшивших общее питание развивающихся семян на растении, значительно удлинило срок жизни клеток покровов завязей и лепестков, но лишь очень незначительно сказалось на сроке жизни зародыша и эндосперма.

При воспитании гибридного зародыша на искусственной среде последняя заменяет эндосперм, который не обеспечивает правильного питания зародыша. Следовательно, гибридный или триплоидный зародыш может развиваться в полноценное растение лишь при условии его правильного питания или на искусственной среде или через хорошо развитый эндосперм. Внутри завязи питание может осуществиться только че-

\* Цитологическую проверку проводила В. В. Мансурова.

рез эндосперма; при его неправильном развитии зародыш отмирает. В химерном растении гречихи должен иметь место взаимный физиологический обмен между диплоидными и тетраплоидными тканями еще в большей степени, чем это имеет место при прививках<sup>(2)</sup>. Возможно, что это взаимное влияние способствует в ряде случаев более нормальному развитию эндосперма (поскольку его единственным источником питания являются ткани материнского растения), а следовательно, и выживанию зародыша, чем и объясняется образование триплоидных семян на химерных растениях.

Из настоящего исследования можно сделать следующий вывод, имеющий практическое значение. Если правильно объяснение причины появления триплоидных семян на химерных растениях, то совершенно исключена возможность появления триплоидных семян в полях при смешанных посевах диплоидов и тетраплоидов гречихи, хотя снижение урожайности будет иметь место вследствие возможности их взаимного опыления и начальных стадий развития триплоидных зародышей.

Институт морфологии животных  
им. А. Н. Северцова  
Академия наук СССР

Поступило  
27 VII 1949

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> A. F. Blakeslee, Proc. Am. Philos. Soc., 89, № 4 (1945). <sup>2</sup> И. В. Мичурин, Итоги шестидесятилетних работ, М., 1936. <sup>3</sup> М. Соловьев, Селекция и семенов., 10 (1947). <sup>4</sup> С. Л. Фролова и В. В. Мансурова, Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. биол., 51, № 4—5 (1946). <sup>5</sup> С. Л. Фролова и В. В. Мансурова, ДАН, 60, № 3 (1948).