

ГЕНЕТИКА

Д. В. ТЕР-АВАНЕСЯН

**ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ
РАСТЕНИЙ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 14 VII 1950)

Нами сообщалось (^{1,2}), что при нанесении на рыльца кастрированных цветков хлопчатника или бамии (*N. esculentus* X.) нескольких пыльцевых зерен, в потомстве получаются растения, уклоняющиеся от исходной формы по ряду количественных признаков.

Дальнейшие исследования в этой области позволили нам, на основании большого фактического материала, уточнить некоторые вопросы, относящиеся к методике опыления, и попытаться объяснить полученные результаты. Как известно, при опылении в завязь цветка прорастает гораздо больше пыльцевых трубок, чем там находится семяпочек (³). Роль так называемых „лишних“ трубок безусловно имеет большое значение для формирования зародышевой клетки. Это особенно подчеркивается в настоящее время в исследованиях Я. Е. Элленгорна и В. В. Светозаровой (⁴).

Т. Д. Лысенко (⁵), рассматривая половой процесс как процесс ассимиляции и диссимиляции, указал на большое биологическое значение проросших в завязь пыльцевых трубок. Соответствующими опытами была доказана возможность сочетания в одном гибридном растении признаков двух отцовских форм (⁶⁻⁸), что лучшим образом подтвердило правильность выдвинутого Т. Д. Лысенко этого положения. Ограниченнное опыление, являющееся явным нарушением исторически сложившегося полового процесса у растений, приводит к расшатыванию наследственных признаков у зародыша, как наиболее чувствительного элемента растений, и к изменчивости в потомстве. Для упрощения методики опыления ограниченным количеством пыльцы мы поставили в 1942 г. в Среднеазиатском отделении Всесоюзного института растениеводства следующий опыт. В сорте хлопчатника С-15 (*G. hirsutum* L.) были отобраны 30 растений, на каждом из которых было отмечено по одному цветку. Накануне раскрытия бутона были удалены все тычинки с пестичной колонки с оставлением одной, самой верхней (близкой к рыльцу), после чего бутон брался под изолятор. Предполагалось, что небольшое количество пыльцевых зерен, содержащееся в одной тычинке, должно произвести при попадании на рыльце цветка действие, аналогичное тому, которое имеет место при искусственно ограниченном опылении.

Осенью из 30 опытных цветков созрело 12 коробочек или 40%, тогда как из того же количества цветков от свободного опыления было получено 19 коробочек или 63%. Оказалось, что в опытных коробочках в среднем было на 4 семени меньше, чем в контрольных.

Результаты анализа растений, полученных из опытных семян, по сравнению с контрольными, приводятся в табл. 1.

Таблица 1

№ раст.	Урожай на раст. в г		Высота растен. в см	
	контр.	опытн.	контр.	опытн.
1	62,3	60,1	106	98
2	57,6	57,3	102	100
3	65,4	56,7	103	102
4	60,3	63,4	111	99
5	56,5	59,9	105	102
6	68,3	58,4	106	104
7	62,0	63,0	102	100
8	59,4	56,0	107	103
Среднее	61,5	59,3	105,2	101,0

нению с контрольными растениями, что вполне согласуется с данными других исследователей (9, 10).

Из приведенных результатов опытов на хлопчатнике и пшеницах мы пришли к заключению, что так называемое „малое количество“ пыльцевых зерен, попадающих на поверхность рыльца цветка при оставлении одной тычинки, или же при самоопылении (изоляции) цветка в целом, не аналогично ограниченному опылению и не может произвести того биологического эффекта, который наблюдается при оплодотворении единичными пыльцевыми зернами.

В качестве иллюстрации приведем некоторые примеры.

1. В 1943 г. на растениях хлопчатника сорта Акала № 54 было опылено 25 цветков нанесением на рыльца 20 пыльцевых зерен. К осени из созревших 7 коробочек было собрано 23 семени, которые при посеве в 1944 г. дали 8 растений, сильно отличавшихся от исходной формы, и 15 растений — схожих с ними. Потомство 8 растений, доведенное в настоящее время до шестого поколения, сохранило приобретенные признаки.

Ниже дается краткое описание исходной формы и одной опытной семьи. Растения исходной формы — Акала № 54 — пирамидальные, компактные, высотой 90—100 см. Симподиальные ветви с короткими междоузлиями. Сорт позднеспелый. Растения опытной семьи № 8 — стройные, высотой 120—140 см. Симподиальные ветви, главным образом, с очень длинными междоузлиями.

2. В 1943 г. на растениях промышленного сорта С-460 „Канаш“ было опылено 12 цветков нанесением 20 пыльцевых зерен. В одной опытной коробочке образовалось 10 крупных семян, по весу значительно превосходящих контрольные. В 1944 г. из высеванных 10 семян было получено 9 растений, которые к осени значительно отличались от исходного сорта компактностью кустов, сжатыми междоузлиями и скороспелостью. Ниже приводится краткая характеристика исходного сорта и одной опытной семьи.

Растения исходной формы — сорта С-460 „Канаш“ — рыхлые, высотой 100—110 см; симподиальные ветви со средними междоузлиями. Позднеспелый; в условиях Ташкентской обл. дает 50—60% доморозного урожая. Растения опытной семьи № 2 — компактные, высотой 90—100 см; симподиальные ветви укороченные. Скороспелее исходной формы на 10—12 дней и дает в указанных условиях до 70—80% доморозного урожая. В настоящее время семья № 2, как и другие линии, находится в станционном сортоиспытании и размножении.

3. Весной 1947 г. был включен масличный лен, сорт „Краснокутский 420“. Пыльцевые зерна льна очень мелкие, поэтому опытные

Табл. 1 показывает, что недостаточное количество пыльцы при опылении неблагоприятно действует как на завязывание коробочек, так и на дальнейшее развитие растений. Аналогичные результаты были получены в 1945—1946 гг. на двух сортах озимой пшеницы: Триплет и Псевдомеридионале 122а, когда в колосьях из трех тычинок оставлялись одна и две. И в этом случае отмечалась явная тенденция к снижению жизненности у растений, по сравнению с контрольными растениями, что вполне согласуется с данными

цветки опылялись приблизительно, но очень незначительным количеством пыльцы. Из подвергнутых ограниченному опылению 60 цветков образовалось 18 коробочек. Семена брались только с тех коробочек, где число их не превышало 4, остальные браковались. Полученные семена были высажены в том же году летом. Опытные растения по созреванию в сильной степени отличались от контрольных очень большим разнообразием форм. Все опытные растения были разбиты на четыре основные группы: 1 — межеумки, 2 — кудряши, 3 — простратные формы и 4 — формы со стерильными и полустерильными цветками. Срок наступления цветения у крайних вариантов опытных растений колебался на 30 дней, срок созревания — на 44 дня, в то время как у контрольных растений колебание выразилось, соответственно, в 7 и 8 дней. Высаженное в 1948 г. потомство опытных растений сохранило свой ботанический тип. Так, растения кудряшевого типа дали начало ряду скороспелых урожайных кудряшевых семян. В табл. 2 приводятся результаты испытания в 1949 г. лучших семян в условиях богары, в сравнении с исходным сортом „Краснокутский 420“ и лучшим стандартным сортом для богарных условий — „Бухарский 032“.

Таблица 2

№ п. п.	Название сорта	Ботанич. форма	Число дней от посева до созревания	Число коробочек на растении (средн. из 100 растений)	Абсолютн. вес семян в г	Урожай на растение в г	Высота растен. в см
1	„Краснокутский 420“	Межеумок	76	20	4,2	0,42	52
2	„Бухарский 032“	Кудряш	75	16	4,3	0,56	38
3	Семя 10	Кудряш	70	21	5,2	0,76	42
4	Семя 12	Кудряш	68	19	5,5	0,71	33
5	Семя 16	Межеумок	74	21	5,0	0,75	41

Произведя многочисленные опыты на хлопчатнике, пшенице, льне и др., мы установили следующие факты. Как правило, долгое время возделываемые в данных условиях сорта менее податливы к изменчивости от различных условий оплодотворения, чем сорта вновь культивируемые. Так например, старые промышленные сорта хлопчатника: 36 М₂, 8517 и др., озимые пшеницы Триплет, Грекум 433 от нанесения нескольких пыльцевых зерен не дают в потомстве значительного разнообразия, в то время как сорта гибридного происхождения или инорайонные, как-то сорта хлопчатника: С-460, 9621, Акала № 54, Кук, пшеницы Псевдомеридионале 122а и многие другие дают в потомстве формы, отклоняющиеся от исходной по комплексу признаков. Очевидно, не менее важную роль играет физиологическое состояние растения в целом. Для выяснения влияния условий произрастания материнского растения на формирование зиготы от ограниченного и свободного опыления в 1947 г. был поставлен следующий опыт.

Часть семян сорта хлопчатника 8517, относительно слабо реагирующего на ограниченное опыление, была высажена в оптимальный срок 20 IV, причем за вегетационный период было дано 7 поливов. Другая часть высевалась в поздний срок 10 V; поливов было дано 3. На обоих вариантах было кастрировано по 40 цветков, на рыльца которых наносилось по 20 пыльцевых зерен. В первом случае было получено 12 коробочек с 57 семенами, во втором — 8 коробочек с 23 семенами. В 1948 г. семена опытных и контрольных растений были высажены на хорошо удобренных делянках. Растения, полученные от семян, исходная форма которых выращивалась в оптимальных условиях, ничем

существенным не отличались от контрольных растений. Другая же часть растений, полученных из семян, материнская форма которых выращивалась в относительно жестких условиях при позднем сроке высева, в значительной степени отличались от исходной формы.

Из 21 растения этой группы были получены 5 растений, которые оказались скороспелее исходной формы на 3—8 дней и значительно уступали последней по урожайности, и 2 растения отличались мощным развитием, с большим числом коробочек, напоминающих по морфологическим признакам перувианские типы хлопчатника. Остальные растения были схожи с контрольными. Аналогичные результаты были получены на сортах С-460 и 36 М₂.

Таким образом, у сортов хлопчатника, наследственная консервативность которых выражена наиболее сильно, в несвойственных им условиях в течение лишь одного года получено усиление действия измененных условий оплодотворения.

Полученные опытные растения обычно воспитываются на высоком агротехническом фоне. К примеру укажем, что высеванные в 1949 г. потомства отклонившихся растений вышеописанного сорта 8517 на неудобренных делянках в основном не отличались от исходной формы. В то же время нам удалось закрепить ряд ценных признаков у опытных семян хлопчатника и льнов, воспитывая их при соответствующих условиях агротехники и сроках посева.

Таким образом, из проведенных исследований можно сделать заключение, что если опыление растения большим количеством пыльцевых зерен, попадающих на рыльце цветка, или смесью пыльцы увеличивает общую жизненность растительного организма и сохраняет типичность сорта, то отклонение от этой "нормы" (нанесение на рыльце цветка уменьшенного количества пыльцевых зерен) приводит, как правило, к общему ослаблению жизненности растений.

При ограниченном же опылении рыльца цветков пшеницы или хлопчатника предельно малым количеством (1—2 или 10—20) пыльцевых зерен (соответственно числу семяпочек в завязи) образование зиготы проходит как бы на грани возможности реализации процесса оплодотворения, что, в свою очередь, приводит к расшатыванию наследственной основы и является причиной разнообразия в потомстве у самоопыляющихся растений. Среди этого разнообразия наблюдаются, как правило, следующие формы: 1) уступающие по качественным и количественным показателям, 2) сравнительно одинаковые с исходным сортом и 3) отклоняющиеся по морфологическим признакам и превосходящие исходные по жизненности и продуктивности.

Институт растениеводства
Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук
им. В. И. Ленина

Поступило
10 VI 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Д. В. Тер-Аванесян, ДАН, 64, № 8 (1944). ² Д. В. Тер-Аванесян, Агробиология, № 3 (1946). ³ И. Д. Романов, Изв. АН Узб. ССР, № 2 (1947).
⁴ Я. Е. Элленгори и В. В. Светозарова, Бот. журн., 34, № 6 (1949). ⁵ Т. Д. Лысенко, Агробиология, 4-е изд., 1948. ⁶ А. А. Авакян и М. Г. Ястреб, Агробиология, № 5 (1948). ⁷ Н. В. Турбин и Е. Н. Богданова, Изв. АН СССР, сер. биол., № 4 (1949). ⁸ Д. В. Тер-Аванесян, Агробиология, № 4 (1949). ⁹ Г. А. Бабаджанян, Избирательная способность оплодотворения сельскохозяйственных растений, 1947. ¹⁰ С. Г. Оганесян, Изв. АН Арм. ССР, 2, № 3 (1949).