

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Я. С. АЙЗЕНШТАТ

**ВЛИЯНИЕ МНОГОКРАТНЫХ ОПЫЛЕНИЙ НА НАСЛЕДОВАНИЕ
ПРИЗНАКОВ**

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 26 IV 1954)

В постановке настоящего исследования мы исходили из предположения о том, что процесс опыления и оплодотворения в естественных условиях является многократным актом. Разновременность созревания пыльников у растений-самоопылителей, так же как и у растений-перекрестников, приводит к тому, что часть пыльцы попадает на рыльце и после оплодотворения. Эти «добавочные порции» пыльцы будут взаимодействовать с тканями рыльца, по всей вероятности, прорасти и проникать в полость завязи.

Процесс оплодотворения, видимо, тоже не является однократным. Можно полагать, что растущие пыльцевые трубки и спермии будут взаимодействовать с вегетативными частями завязи также и после слияния половых гамет. Такое «дополнительное оплодотворение» вегетативных частей завязи * должно повышать возможности ассимиляции развивающимся гибридным зародышем пищи, измененной отцовским началом. Не исключена также возможность непосредственного вхождения спермиев в гибридный зародыш.

Генетические работы, показывающие влияние повторного опыления, были проведены Н. В. Турбиным ⁽¹⁾. При скрещивании томатов им через сутки после нанесения пыльцы другого сорта (отцовского) наносилась пыльца материнского сорта. В первом поколении таких скрещиваний наблюдалось выщепление растений материнского типа. О влиянии повторного опыления говорит возможность получения гибридов при скрещиваниях без кастрации ⁽²⁾. На факты, подтверждающие влияние повторного опыления, указывает и И. Н. Голубинский ⁽³⁾. Все приведенные работы имеют в виду однократное повторное опыление и направлены главным образом на доказательство многозначности процесса оплодотворения и возможности получения гибридов без предварительной кастрации.

В своих опытах по многократному опылению (с предварительной кастрацией) мы исходили из возможности при помощи этого метода управлять доминированием при межсортовых и межвидовых скрещиваниях. Мы считаем возможным прорасти пыльцы, рост пыльцевых трубок и взаимодействие спермиев с соматическими тканями завязи, а возможно, и развивающихся гибридных зародышей в течение длительного времени, по крайней мере нескольких дней после слияния половых гамет (т. е. оплодотворения в собственном смысле). Срок возможного влияния дополнительных (повторных) опылений зависит от жизнеспособности рыльца, пестика, состояния пыльцы и т. д.

Исходя из изложенного, нам казалось, что умелым дополнительным питанием путем многократных опылений можно усилить передачу отцов-

* Мы говорим о дополнительном оплодотворении, имея в виду, что и при однократном опылении тоже происходит оплодотворение вегетативных частей завязи.

ских признаков гибридному потомству. Соответствующие опыты были проведены на томатах и горохах.

На томатах было взято две комбинации:

Вишневидный красный × Золотая королева	♀ Плоды 2-камерные, красные	♂ Плоды среднека- мерные (5—7), желтые
1615 (дикарь) × Плановый	Куст нештабмовый	Куст штабмовый

Проводилось четырехкратное опыление в течение 4 последовательных дней. Контролем служили однократно опыленные растения. Первое гибридное поколение растений, опыленных разными приемами, явно отличалось. Так, комбинация Вишневидный красный × Золотая королева в контрольном варианте (однократное опыление) дала растения с плодами, близкими по размеру и камерности к материнской форме. В варианте 4-кратного опыления плоды отчетливо приближаются к таковым у Золотой королевы. Более интересно поведение потомства в комбинации 1615 × Плановый. Материнское растение здесь представлено дикой формой, обладающей большой силой наследственной передачи. Это и наблюдается в потомстве растений контрольного варианта. В опытном же варианте (многократное опыление) растения значительно уклоняются в сторону штабмовых (отец), т. е. доминирует признак, при обычных условиях рецессивный. Среди отдельных повторностей (потомство отдельных исходных плодов) выщепляются растения «чисто» штабмовые. Во всех случаях листья растений имеют явно сближенные доли, что является признаком отцовского сорта. Различие между опытными и контрольными вариантами подтверждается данными промеров загущенности долей листа.

По обоим изучавшимся комбинациям была проведена статистическая обработка данных измерений, которая показала совершенно достоверную разницу между контрольными и опытными вариантами (табл. 1). Достоверность разницы в той и другой комбинации превышала ошибку больше чем в 7 раз.

Таблица 1

Изменчивость растений F_1 при разных приемах опыления

Комбинация	Признаки	Вариант	n^* F_1	$M \pm m$ ♀	$M \pm m$ F_1	$M \pm m$ ♂	m_{diff}
Вишневидный красный × Золотая королева	Число камер плода	Контроль	138	$2,42 \pm 0,07$	$3,68 \pm 0,10$	$4,78 \pm 0,38$	7,4
		Многократное опыление	140		$5,55 \pm 0,23$		
1615 (дикарь) × Плановый	Сближенность долей листа	Контроль	90	$0,86 \pm 0,02$	$1,02 \pm 0,02$	$1,30 \pm 0,04$	7,0
		Многократное опыление	104		$1,16 \pm 0,02$		

* Для комбинации Вишневидный красный × Золотая королева n означает число измеренных плодов, для комбинации 1615 × Плановый — число измеренных растений.

В комбинации Вишневидный красный × Золотая королева достоверная разница между вариантами была установлена по признаку камерно-

сти плода. Для анализа брались сформировавшиеся плоды средних (2—3-й) кистей. С каждого растения по 3—5 плодов. В комбинации 1615 × Плановый такая разница имела по признаку сближенности долей листа. Известно, что штамбовые формы (Плановый) имеют сближенные доли листа*.

Таблица 2

Изменчивость семян растений первого поколения

Комбинации*	Варианты	Число расте- ний	Среднее число семян 1 растения по типам						Желтые	Зеленые	Гладкие	Морщинистые
			желтые гладкие	желтые морщинис- тые	зеленые гладкие	зеленые морщинис- тые	желто зе- леные гладкие	желто-зе- леные мор- щинистые				
Неистоши- мый × Ран- ний зеленый	Контроль	14	16	10	7,7	2,3	3	2	2,6:1	11,8:1		
	Многократ- ное опы- ление	13	20,4	10	9	3	6,5	1,6	2,5:1	2,5:1		
Масличный × Ольдерман	Контроль	10	43,8	11	10,5	2,7	2	0,9	4,1:1	3,8:1		
	Многократ- ное опы- ление	4	47,8	14,5	14	3,5	2,5	1,7	3,6:1	3,3:1		
Виктория Ман- дорфская × Линкольн	Контроль	12	20,4				2,6		20:0	23:0		
	Многократ- ное опы- ление	25	29	6,4	1,3	0,4	1		20:1	4,6:1		
Ранний зеле- ный × Лин- кольн	Контроль	13			15,2		5,3			20,5:0		
	Многократ- ное опы- ление	22			10,9		6,6		54:0	17,5:0		
Масличный × Лорд	Контроль	23	54							54:0		
	Многократ- ное опы- ление	14	45	3,4	2,5	0,6	1,8		15,6:1	12:1		
Зеленозер- ный × Ака- ция	Контроль	4			7,7		3,5		0:7,7	11,2:0		
	Многократ- ное опы- ление	14	5	2	11,3	1,5	5,5	0,5	1:1,8	5,4:1		

* Семена растений сортов Неистошимый, Акация — желтые морщинистые; Ольдерман, Линкольн, Лорд — зеленые морщинистые; Масличный, Виктория Мандорфская — желтые гладкие и Зеленозерный, Ранний зеленый — зеленые гладкие.

Работа была повторена на горохах. Для скрещиваний были взяты пары, в которых растения различались по окраске и форме семян. Методика скрещиваний была такой же, как и при работе с томатами. Различия между вариантами опыления в первом гибридном поколении наблюдалось во всех комбинациях, кроме одной (Ранний зеленый × Линкольн). В опытных вариантах (многократное опыление) было вполне отчетливым уклонение в сторону признаков отцовских растений (табл. 2 и 3). Так, в комбинации Зеленозерный × Акация произошла по существу полная смена доминирования по признакам формы и окраски семян. В комбинациях Масличный × Лорд и Виктория Мандорфская × Линкольн контрольные скрещивания показали полное уклонение в сторону признаков материнских растений. Следует отметить, что сорта Масличный и Виктория Мандорфская чрезвычайно устойчивы в передаче признаков. Опытные же варианты этих комбинаций дали значительное (преобладающее) число семян с рецессивными признаками отцовских растений. В комбина-

* Нами измерялись 3, 6 и 9-е листья каждого растения. За коэффициент «сближенности» (загущенности) бралось отношение суммарной ширины долей листа и величина отрезка от места прикрепления первой пары основных долей до конечной доли.

циях Неистошимый × Ранний зеленый и Масличный × Ольдерман число семян с отцовскими признаками в опытных вариантах также превышает контроль. Вполне отчетливо различие между вариантами по признаку окраски семян в комбинации Кармазиновый × Линкольн.

Таблица 3

Изменчивость семян растений F₁ комбинации Кармазиновый × Линкольн*

Варианты	Число	Среднее число семян 1 растения по типам					Кармазиновые Зелено-кармазиновые	Гладкие Морщинистые
		зелено-кармазиновые гладкие	зелено-кармазиновые морщинистые	зелено-бурые гладкие	зелено-бурые морщинистые	кармазиновые гладкие		
Контроль	14	15,1	10	16	21	7	1 : 3,6	1,2 : 1
Многократное опыление	21	15	7,4	14,5	25	1	1 : 22,4	1 : 1

* Семена, отнесенные к зелено-кармазиновым, были отчетливо зелеными, но по форме (размеру) и характерному оттенку напоминали кармазиновые.

На примере томатов и горохов мы показали возможность приемом многократного опыления усиливать отцовское влияние в потомстве. Сдвиг в наследовании признаков, достигаемый при этом приеме, весьма значителен. Дополнительными опылениями достигается полная смена доминирования даже по таким консервативным признакам, как тип куста у томатов.

Несложность приема и высокий процент завязывания при многократных опылениях (до 100% удаи скрещивания) делают этот метод приемлемым для селекционной работы.

Ленинградский государственный университет
им. А. А. Жданова

Поступило
7 I 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. В. Турбин, Е. Н. Богданова, А. М. Хорошавина, Изв. АН СССР, сер. биол., № 2 (1952). ² А. М. Горобец, Вестн. ЛГУ, № 10 (1953). ³ И. Н. Голубинский, Селекция и семеноводство, № 11 (1948).