

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ТКАНЕВЫХ КОМПОНЕНТОВ РЕГЕНЕРАЦИОННОЙ БЛАСТЕМЫ АКСОЛОТЛЯ IN VITRO

В. Н. ПЕТРОВ

Сектор экспериментальной зоологии (зав.—проф. Э. Е. Уманский) Зоолого-биологического института Харьковского государственного университета

Регенерационный процесс осуществляется на ампутационной поверхности регенерирующего органа.

Остаток органа—это комплекс различных тканевых компонентов как составных частей целого, и следовательно, регенерационный процесс протекает при том или ином участии тканевых компонентов в их взаимодействии. В настоящее время еще не достаточно ясна и роль отдельных тканевых компонентов, и характер их взаимодействия. В трактовке экспериментальных данных нет согласия—наоборот, очень много противоречивого. Вместе с тем надо признать, что избранный большинством исследователей метод изучения проблемы регенерации путем исследования значимости тех или иных тканевых компонентов в регенерационном процессе, т. е. путь от части к целому, на данном этапе состояния вопроса является и правильным, и единственно возможным.

Задачей и настоящей работы является дальнейшее изучение взаимодействия тканевых компонентов регенерирующего органа (в данном случае—регенерирующей конечности аксолотля) в регенерационном процессе.

Для своих исследований мы избрали методику культивирования тканей *in vitro*, что диктовалось следующими соображениями. Одним из методов, каким в последнее время пользуются для изучения роли отдельных тканевых компонентов при регенерации, является метод облучения рентгеновскими лучами. Он дал очень ценные результаты (Брунст—1938, Уманский—1937, 1938). При этом методе способный к регенерации орган облучается рентгеновскими лучами, а затем на него трансплантируется нормальная, необлученная ткань другого органа.

Определенная, опытно установленная доза лучей (обычно у аксолотлей—7000 r) действует на ткани в таком направлении, что клетки повреждаются настолько, что при сохранении своих трофических функций, достаточных для поддержания жизненного процесса, они теряют способность к размножению. Уничтожение же способности к митотическому размножению означает полное подавление регене-

рационных способностей облученных тканей, так как в начальных стадиях регенерационный процесс осуществляется путем митотического размножения клеток отдельных тканей, накопление которых (клеток) под эпителием раневой поверхности дает начало регенерационной бластеме.

Таким образом рентгенизация подавляет регенерационную способность органа при сохранении его жизнедеятельности. Преимущества этого метода заключаются в том, что он дает возможность, не нарушая жизнеспособности и анатомической целостности органа, исключать из регенерационного процесса ткани хозяина и, следовательно, изучать регенерационные способности только отдельных трансплантированных тканей.

Однако, если подойти к вопросу строго, то и при этом методе изучаемая трансплантированная ткань, собственно говоря, не является вполне изолированной, так как регенерация осуществляется на ампутированной поверхности хотя и не способного к регенерации, но безусловно влияющего на регенерирующую ткань органа (Уманский—1937, 1938).

Вот почему мы остановились на методе культивирования тканей *in vitro*, так как только при этом методе возможна полная изоляция тканей для исследования их в том или ином направлении.

Экспериментальная часть

Материал и метод

Материалом для экспериментальной работы служили аксолотли в возрасте 6—8 месяцев. Аксолотли содержались индивидуально в простоквашниках.

У аксолотлей ампутировались задние конечности проксимальнее коленного сустава. На стадии, когда еще нет дифференцировки бластемной ткани, т. е. на 10—13-й день после ампутации, бластемы срезались острым скальпелем и затем компоненты регенерационной бластемы высаживались в плазму с различными вариантами в зависимости от задачи той или иной серии опытов.

Как уже указывалось, мы пользовались методикой культивирования тканей *in vitro*.

Средой служила куриная плазма с добавлением раствора Рингера с глюкозой (глюкоза 1:1000).

Культивирование тканей происходило во влажных камерах, для чего служили стаканчики 3 см в диаметре.

На дно стаканчика ставилось стеклянное кольцо, а на кольцо— часовое стекло соответствующего диаметра.

На дно чашечки наливалась дистиллированная вода, стерилизованная в автоклаве.

Непосредственно для культивирования служили часовые стекла, куда и наливалась плазма (около 1 см³) и высаживались ткани. Весь процесс посадки тканей совершался в строго стерильных условиях, соответственно требованиям культивирования тканей *in vitro*.

Культуры промывались раствором Рингера и подкармливались свежей плазмой, обычно, через каждые 3 дня. Промывка шла таким образом.

В стерильные чашки Петри наливался стерилизованный раствор Рингера и затем в этот раствор на 1—2 часа погружались часовые стекла с культурами. Каждое часовое стекло с культурой промывалось в отдельной чашке Петри во избежание переноса бактерий,

если бы они оказались в какой-либо из культур. При промывке целостность воспитываемой ткани и самой плазмы не нарушалась.

При подкормке культур, после промывки, к плазме добавлялась свежая плазма, которая затем или смывалась через 2 часа, или оставлялась до следующей промывки.

При посадке культур соблюдались обычные условия, гарантирующие от загрязнения тканей бактериями.

Культивирование тканей шло при 22—23° С; такая температура поддерживалась и регулировалась непосредственно в операционной.

Всего было поставлено четыре серии опытов. По I серии было сделано три посадки культур (по 10 культур в каждой посадке), по II—две посадки (8 и 15 культур), по III—одна посадка (8 культур), по IV—три посадки (40 культур).

I серия опытов

Целью I серии опытов было изучение влияния костного экстракта на поведение бластемной ткани *in vitro*. Это вытекало из общей задачи по изучению влияния остатка ампутированной конечности и, в частности, скелета на регенерационный процесс.

Известно, что если пересаживать регенерационные бластемы 12—14-дневного возраста, как это делали Милоевич, Шаксель и др., то регенерационные бластемы развиваются согласно своему происхождению со всеми скелетными элементами.

Ясно, что в таких случаях формирование скелета идет уже без непосредственного влияния скелета конечности, и следовательно, влияние специфических веществ старого скелета было оказано еще до формирования видимого зачатка скелета регенерата; очевидно, такие специфические вещества продуцируются скелетными элементами ампутированной конечности.

Это обстоятельство частично обусловило характер нашего экспериментального исследования в направлении изучения действия костного экстракта на дифференцировку бластемной ткани при культивировании *in vitro*. Вопросу о действии костного экстракта на дифференцировку бластемной ткани, культивированной *in vitro*, и посвящена I серия наших опытов.

Вопрос о возможном продуцировании отдельными тканевыми компонентами ампутированной конечности специфических веществ и влиянии этих веществ на дифференцировку регенерата был поставлен Насоновым (1934—1936). При вкладывании под кожу ножки аксолотля измельченной почки конечности Насонов получал регенераты конечности.

Небольшие хрящевые образования получались даже под влиянием высушенной и превращенной в порошок почки конечности.

В связи с тем, что при вложении хряща под кожу конечности аксолотля хрящ в большинстве случаев разрушался, а новый хрящ образовывался из соединительной ткани, Насонов и пришел к выводу, что при распаде хряща выделяются какие-то вещества, которые способны „изменить соединительную ткань в хрящ“.

Такой вывод тем более напрашивался в опытах с высушенной почкой конечности. И действительно, под действием экстракта хряща соединительная ткань в опытах Насонова (1934) трансформировалась в гиалиновый хрящ.

Экспериментируя с мезенхимой *in vitro*, Румянцев также пришел к мысли, „что в экстракте из развивающейся кости присутствуют

какие-то материальные начала, активизирующие процесс образования основного вещества" (Румянцев—1938).

Если может идти речь о специфических веществах, активизирующих формообразовательный процесс в регенерате, то эти вещества должны действовать на стадии начальной дифференцировки тканей, т. е. в отношении бласты на стадии дифференцировки мезенхимного материала бласты в хрящ. Это допущение, в свою очередь, обусловило экспериментировки с бластами ранних возрастов—8—12-дневных.

В нашем исследовании ход эксперимента развевывался в такой последовательности.

С задней конечности аксолотля срезались 10-дневные бласты. Обычно это была стадия, когда под эпителием скоплялась компактная масса мезенхимных клеток, которая легко вылуцивалась иглами или глазными скальпелями из-под эпителиального покрова.

Снятые бласты промывались в растворе Рингера 3—4 раза и затем переносились в другую стерильную чашку Петри с раствором Рингера и под бинокулярм бластемная ткань отделялась от эпителия. Освобожденная от эпителиального покрова бластемная ткань высаживалась в плазму для дальнейшего культивирования *in vitro*. Часть культур воспитывалась под воздействием костного экстракта, добавлявшегося к плазме. Костный экстракт готовился из бедренных костей аксолотля путем настаивания измельченных костей в растворе Рингера в течение 4—5 часов в стерильных условиях. Затем экстракт центрифугировался в течение 5—10 минут.

Часть культур, как контрольные, культивировались без воздействия костного экстракта.

Культивирование длилось 4—8—16 дней. Культуры фиксировались жидкостью Буэна и после гистологической обработки (заливка в целлодин-парафин) на срезах красились по Маллори. Приводим несколько более характерных протоколов.

Посадка 1. 22/V 1939. Бластемная ткань задней конечности аксолотля 10-дневного возраста высажена в куриную плазму с костным экстрактом. Всего—10 культур.

29/V 1939. Плазма прозрачная. Разжижения плазмы нет. Бактерийных очагов нет. Бластемная ткань более бледного цвета, чем при посадке культур, вследствие миграции в плазму гематогенных элементов. Культуры промыты раствором Рингера и перенесены в свежую плазму с костным экстрактом.

4/VI 1939. Три культуры погибли вследствие бактериального загрязнения. 7 культур зафиксированы буэновской жидкостью и после гистологической обработки окрашены по Маллори.

Посадка 2. 15/IX 1939. Бластемная ткань задней конечности аксолотля 10-дневного возраста высажена в куриную плазму с костным экстрактом. Всего—10 культур.

19/IX 1939. Разжижения плазмы нет. Бактерийных очагов нет. Общий вид бластемной ткани под бинокулярм такой же, как и при посадке. Культуры зафиксированы буэновской жидкостью и после гистологической обработки окрашены по Маллори.

Таким образом и в этой посадке общие условия сохранены и разница заключается в том, что культуры не подкармливались и срок культивирования в целом равнялся всего 4 дням.

Посадка 3. 27/IX 1940. Бластемная ткань задней конечности аксолотля высажена в куриную плазму без костного экстракта. Всего—10 культур.

2/X 1940. Подсажены кусочки плечевой кости аксолотля. Культуры сохранили нормальный вид. Разжижения плазмы нет, но в отдельных (двух) культурах по периферии плазменной капли появились точечные очаги бактерий. Культуры зафиксированы буэновской жидкостью и окрашены по Маллори.

В этой посадке костный экстракт заменен подсаженной костью. Срок культивирования всего 5 дней.

Гистологическое изучение препаратов показало следующее.

В культурах, воспитывавшихся без костного экстракта, не наблюдалось никакой дифференцировки, в культурах же, воспитывавшихся под влиянием костного экстракта, — ясная картина дифференцировки бластемной ткани в хрящ (рис. 1).

Посадка культур для проверки полученных данных дала положительные результаты.

Культуры, доведенные до гистологической обработки и окраски, при изучении на срезах показали ту же картину дифференцировки хряща под действием костного экстракта.

Чтобы убедиться в том, что действие костного экстракта адекватно действию кости, нами была сделана еще одна дополнительная посадка, в которой бластемная ткань культивировалась совместно с подсаженной костью. Результаты оказались положительными. Под влиянием подсаженной кости, в бластемной ткани за очень короткое время (4—5 дней) началась дифференцировка в направлении хряща.

II серия опытов

Во II серии опытов мы подвергли исследованию влияние на бластемную ткань бластемного эпителия. Техника посадки культур этой серии была чрезвычайно проста.

10—12-дневные бластемы, снятые с задних конечностей аксолотля, после соответствующей промывки в растворе Рингера высаживались в гетерогенную куриную плазму целиком. Одновременно в качестве контрольных культур отдельно культивировались бластемная ткань и эпителий бластемы, а затем через 4—5 дней бластемная ткань и эпителий продолжали культивироваться уже совместно. Всего было посажено 23 культуры.

Приводим несколько протоколов.

Посадка 1. 19/XI 1939. Бластема задней конечности аксолотля 12-дневного возраста высажена в куриную плазму, разбавленную раствором Рингера для холоднокровных. Всего — 8 культур.

23/XI 1939. Культуры промыты раствором Рингера. К старой свернувшейся плазме добавлена свежая плазма. Культивирование протекает нормально.

27/XI 1939. Культуры зафиксированы буэновской жидкостью и затем, после гистологической обработки, окрашены по Маллори.

Посадка 2. 29/XI 1940. Бластемная ткань задней конечности аксолотля высажена в куриную плазму. В эту же среду высажен эпителий бластемы. В некоторых культурах культивируемые кусочки тканей приведены в тесное соприкосновение, в других — кусочки бластемной ткани и эпителия разделяются тонкой прослойкой плазмы. Всего — 15 культур.

4/XI 1940. Пять культур погибло. В остальных процесс культивирования протекает нормально. Плазма чистая, стекловидная, упругая. Бластемная ткань побледнела вследствие миграции кровяных элементов в плазму. Эпителий такой же, как и в момент посадки. Культуры промыты. Добавлена свежая плазма.

8/XII 1940. Культуры зафиксированы, а затем и окрашены по Маллори.

Посадка 1 (контрольная). 19/XI 1939. Бластемная ткань 10—12-дневного возраста задней конечности аксолотля высажена в куриную плазму, разбавленную раствором Рингера. Всего—8 культур.

23/XI 1939. Культуры промыты и перенесены в свежую плазму.

27/XI 1939. Культуры зафиксированы и после соответствующей гистологической обработки окрашены на срезах по Маллори.

Посадка 1 (контрольная). 19/XI 1939. Эпителий, снятый с 12-дневной бластемы, высажен в куриную плазму с раствором Рингера. Всего—8 культур.

23/XI 1939. Культуры промыты раствором Рингера и перенесены в свежую плазму.

27/XI 1939. Культуры зафиксированы и после гистологической обработки окрашены на срезах по Маллори.

Результаты гистологического изучения на срезах оказались следующие.

В культурах, где воспитывался только эпителий,—типичный рост эпителия *in vitro*, наличие митозов. В культурах, где воспитывалась бластемная ткань без эпителия, дифференцировки мезенхимы нет. В культурах же, где воспитывались бластемы в целом, т. е. бластемная ткань с эпителиальным покровом, и в культурах, где к бластемной ткани подсаживался эпителий, при гистологическом изучении обнаружено образование костного вещества (рис. 2). Нет сомнения, что кость дифференцировалась под влиянием эпителия.

III серия опытов

С целью проверки влияния бластемного эпителия на тканевые компоненты ампутированного остатка конечности нами была поставлена III серия опытов.

В плазму высаживался бластемный эпителий задней конечности аксолотля, который культивировался по описанному выше способу, а затем, через 4—5 дней, к культивируемому бластемному эпителию подсаживалась деструктурированная мышечная ткань, которая в течение этих 4—5 дней также культивировалась *in vitro*.

Через 5 дней совместного культивирования мышечной ткани и эпителия культуры фиксировались жидкостью Буэна и подвергались дальнейшей гистологической обработке и окраске по Маллори.

Посадка 1. 29/XI 1939. Эпителий, снятый с 12-дневной бластемы задней конечности аксолотля, высажен в куриную плазму с раствором Рингера. Всего—4 культуры.

4/XII 1939. Культуры промыты раствором Рингера и перенесены в свежую плазму. К культивируемому эпителию подсажены кусочки мышц задней конечности аксолотля.

8/XII 1939. Культуры зафиксированы буэновской жидкостью и после гистологической обработки окрашены на срезах по Маллори. Мышцы до посадки к эпителию культивируются отдельно в такой же среде.

Посадка 1. 29/XI 1939. Эпителий, снятый с 15-дневной бластемы задней конечности аксолотля, высажен в куриную плазму. Всего—4 культуры.

3/XII 1939. Культивированный эпителий промыт раствором Рингера и перенесен в свежую плазму. Подсажены кусочки мышц задней конечности аксолотля, до этого времени культивировавшейся в такой же среде в течение того же срока (4 дня).

8/XII 1939. Культуры зафиксированы буэновской жидкостью и после соответствующей гистологической обработки окрашены на срезах по Маллори.

В этой серии опытов гистологическое изучение показало, что в прослойках между мышечными волокнами развился типичный (для образования хряща *in vitro*) хрящ.

IV серия опытов

Значение эпителия в регенерационном процессе заключается в том, что эпителий, интенсифицируя распад тканей в начальных стадиях регенерации, обуславливает накопление регенерационного материала на ампутационной поверхности.

На более поздних стадиях регенерационного процесса эпителий оказывает воздействие на дальнейший рост и дифференцировку зачатка.

Такие выводы были сделаны после целого ряда исследований, посвященных вопросу о роли и значении эпителия в регенерационном процессе. Сюда относятся работы Торнье, Таубе, Шакселя, Годлевского, Ефимова, Полежаева, Уманского и др.

Во II и III сериях опытов данной работы нами было выяснено мощное воздействие эпителия при взаимодействии тканей *in vitro*. Но так как в этих срезах мы пользовались только бластемным эпителием, то остался невыясненным вопрос, только ли бластемному эпителию присуще такое воздействие на бластемную ткань, или таким свойством обладает эпителий и любого участка тела аксолотля? Разрешению этого вопроса и посвящена IV серия наших опытов.

Всего было поставлено 40 культур в различные сроки (июнь, сентябрь, октябрь 1940 г.).

В качестве контроля служили культуры бластемной ткани без эпителия, культуры эпителия спины и головы аксолотля и бластемного эпителия.

Культивировались бластемная ткань совместно с бластемным эпителием, бластемная ткань совместно с эпителием спины аксолотля и бластемная ткань совместно с эпителием головы аксолотля.

Для получения соответствующего эпителия без кориального слоя, с головы или спины аксолотля отсекаровался небольшой (5 мм ×

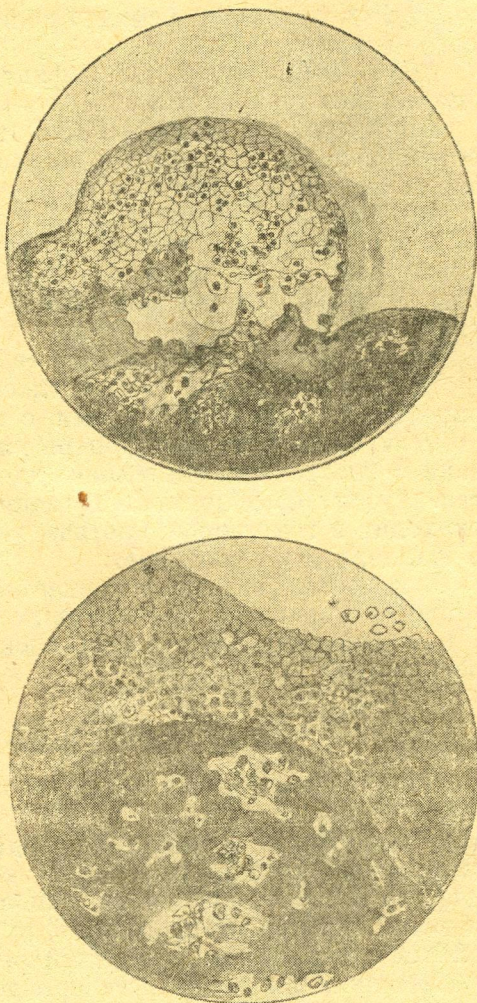


Рис. 1 и 2

×5 мм) лоскут кожи, а затем, через 8—10 дней, вновь образовавшийся на раневой поверхности молодой эпителий снимался для культивирования *in vitro*.

16/VI 1940. Бластемная ткань 12-дневного возраста задней конечности аксолотля высажена в куриную плазму, разбавленную раствором Рингера. Одновременно подсажен эпителий спины аксолотля. Всего—8 культур.

22/VI 1940. Культуры зафиксированы буэновской жидкостью и после гистологической обработки окрашены на срезах по Маллори.

4/XII 1940. Бластемная ткань 12-дневного возраста задней конечности аксолотля высажена в куриную плазму. Подсажен эпителий головы аксолотля. Всего—6 культур.

10/XII 1940. Культуры зафиксированы и окрашены по Маллори.

В этой серии контрольными культурами являлись контрольные предыдущих серий. Дополнительно поставленные контрольные культуры (культивирование бластемной ткани) подтвердили ранее полученные данные.

Результаты этой серии опытов следующие.

Во всех культурах, где бластемная ткань культивировалась совместно с эпителием, снятым с головы или бока аксолотля, как и в контрольных, какими теперь уже являлись культуры бластемной ткани с бластемным эпителием, идет образование остеоидного вещества. Прослойка волокнистой ткани между мезенхимными клетками переходит в гомогенное плотное вещество, интенсивно красящееся по Маллори в голубой цвет.

В полостях основного вещества заключены клетки, еще не потерявшие характера мезенхимных клеток.

Нет сомнения, что новообразованная ткань — грубоволокнистая кость (рис. 3, 4).

Выводы

Полученные по всем четырем сериям результаты позволяют сделать следующие выводы.

В бластемной ткани, с однородными клетками мезенхимного характера, под влиянием костного экстракта появляется большое количество основного вещества, заполняющего все пространство между клетками. Клетки отодвигаются друг от друга. Образуются хрящевые полости с включенными в них клетками.

Мезенхимная ткань регенерационной бластемы, таким образом, дифференцируется в хрящ. Сравнение с контрольными препаратами бластем, фиксированных в момент посадки культур, а также с культурами, воспитывавшимися без воздействия костного экстракта, показывает, что дифференцировка бластемной ткани в хрящ имела место в питательной среде с костным экстрактом, т. е. во время культивирования. Следовательно надо допустить, что:

1) экстракт из скелетных элементов конечности аксолотля содержит какие-то специфические вещества, под влиянием которых *in vitro* бластемная ткань мезенхимного характера дифференцируется в хрящ;

2) в нормальной регенерации скелет, очевидно, выделяет специфические вещества и активизирует образование хряща в регенерате;

3) при экзартикуляции скелета (регенерация из бескостной конечности) эти вещества заменяются равноценными каких-то других тканевых компонентов.

Во II серии опытов нами изучалось методом культивирования взаимодействие эпителия и подэпителиальной части бластемы мезенхимной ткани изолированно от влияния остатка конечности.

Гистологическое изучение на срезах показало, что при совместном культивировании бластемной ткани и эпителия регенерационной бластемы во всех случаях развивалась грубоволокнистая кость.

В онтогенезе мы встречаемся с развитием кости непосредственно из мезенхимы при окостенении, например, обкладочных костей как мозгового, так и лицевого черепа.

Что касается костеобразования в конечностях, то в онтогенезе развитие кости предобразовано хрящом. Такая же картина наблюдается при регенерации конечности, т. е. гистологическая дифференцировка тканей идет так же, как и в онтогенезе.

При культивировании же бластемы *in vitro*, как видно из полученных результатов, мезенхимная ткань непосредственно развивается в костную.

Если исходить из данных по культуре тканей, то полученные результаты вполне согласуются с ними.

По этим данным, при культивировании мезенхимы в культурах всегда организуется основное волокнистое вещество с тенденцией развития в плотное основное вещество порядка хряща или кости (Румянцев—1938).

Для последнего процесса необходимо еще дополнительное воздействие какой-либо подсаженной ткани, обладающей необходимым стимулирующим действием. В поставленных нами опытах такое стимулирующее действие принадлежит эпителию.

Но и в нормальной регенерации эпителий находится в таком же непосредственном контакте с мезенхимной тканью, как и при культивировании бластемы *in vitro*. Однако при нормальной регенерации мезенхимная ткань при дифференцировке развивается в хрящ, а не в кость. Таким образом развитие кости на более поздних стадиях, как уже указывалось, предобразовано хрящом. Какое в данном случае может быть дано объяснение?

1. Повидимому, при нормальной регенерации остаток органа (в данном случае—конечность) не является только поставщиком материала, но оказывает еще и организующее действие на формирование



Рис. 3 и 4

регенерата. Остаток конечности при регенерации как-то влияет на локальное структурирование отдельных частей регенерата, в частности, и скелета, причем и гистогенез тканей в регенерате в какой-то мере зависит от остатка конечности.

2. При нормальной регенерации влияние остатка конечности на ход регенерации заключается в каких-то материальных факторах, регулирующих и тормозящих тканевую дифференцировку, чем и объясняется иной характер взаимодействия эпителия и мезенхим молодой бластемы, культивированной *in vitro*.

3. Известно, что при нормальной регенерации конечностей аксолотля окостенение хрящевого скелета регенерата начинается очень поздно и весьма несовершенно.

Без регулирующего влияния остатка конечности процесс костеобразования *in vitro* идет, минуя стадию охрящевания, и ускоренно, в среднем—за 7—10 дней.

Как указано в экспериментальной части, с целью проверки влияния эпителия на тканевые компоненты ампутированного остатка конечности, была поставлена III серия опытов. По этой серии гистологическое изучение препаратов показало, что в прослойках между мышечными волокнами развился типичный хрящ.

Вместе с данными по развитию кости *in vitro* результаты этой серии позволяют высказать следующие соображения.

1. Повидимому, и в данном случае без регулирующего влияния остатка конечности процесс идет ускоренно, образование хряща происходит, минуя стадию накопления под эпителием мезенхимной ткани, т. е. выпадает та стадия, которая имеет место при нормальной регенерации, когда эпителий покрывает травмированную поверхность ампутированной конечности и приходит в соприкосновение с тканевыми компонентами—скелетом, мышцами.

2. Повидимому, и в данном случае эпителию принадлежит стимулирующая роль при развитии хряща из межмышечной соединительной ткани.

3. Так как совместное культивирование бластемной ткани как с бластемным эпителием, так и с эпителием спины и головы аксолотля дало совершенно одинаковые результаты (IV серия опытов), т. е. образование грубоволокнистой кости, то это позволяет сделать вывод, что характер воздействия бластемного эпителия не специфичен, что стимулирующая роль эпителия при образовании костной ткани *in vitro* в одинаковой степени свойственна эпителию любого участка тела аксолотля.

Этим косвенно подтверждаются и выводы Уманского, что кожа аксолотля сохраняет конечностные потенции на всем протяжении тела аксолотля. Исходя из всего изложенного, можно прийти к следующему общему заключению.

Регенерационный процесс осуществляется на ампутированной поверхности регенерирующего органа.

Остаток ампутированного органа является не только поставщиком материала для регенерационной бластемы, но также регулирующим фактором, определяющим тканевую и морфологическую дифференцировку регенерата. При отсутствии же этого фактора тканевые компоненты регенерационной бластемы при культивировании, например, *in vitro* ведут себя совершенно иначе, чем при нормальной регенерации. Полученные нами данные еще раз подтверждают, что неправы те исследователи, которые отрицают роль остатка органа при регенерации (Вейс, Малоевич и др.).

Регулирующее (стимулирующее и тормозящее) действие остатка органа осуществляется продуцированием каких-то веществ.

У некоторых групп животных, при отсутствии регенерации органов, регенерируют отдельные ткани этих органов. Это, повидимому, объясняется тем, что отсутствуют какие-то вещества, регулирующие регенерационный процесс.

ЛИТЕРАТУРА

Брунст, В. В.—Праці Інституту зоології Акад. наук УРСР т. XVIII, 1938, Київ.

Godlevsky, E.—Roux Arch. 114, 1928.

Ефимов, М. И.—Биол. журн. 2, 1933.

Ефимов, М. И.—Журн. эксп. биол. 7, 1931.

Milojewic—Arch. mikr. Anat. 103, 1924.

Насонов, Н. В.—Доклады Акад. наук т. III, № 3, 1934.

Насонов, Н. В.—Доклады Акад. наук т. II, № 4, 1934.

Насонов, Н. В.—Доклады Акад. наук т. II, № 5, 1934.

Насонов, Н. В.—Доклады Акад. наук т. IV, № 2, 1936.

Насонов, Н. В.—Доклады Акад. наук т. I, 1935.

Полежаев, Л. В.—Арх. анат., гистол. и эмбриол. 13, 1934.

Полежаев, Л. В.—Зоол. журн. т. XV, вып. 7, 1936.

Taube, E.—Arch. Entw. Mech. 49, 1921.

Tornier, G.—Arch. Entw. Mech. 1906.

Уманский, Э.—Биол. журн. т. VI, № 4, 1937.

Уманский Э.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VI, вып. 4, 1938.

Уманский Э.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VI, вып. 2, 1938.

Уманский Э.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VIII, вып. 2, 1939.

Шаксель, Ю.—Доклады Акад. наук, 4, 1934.

Weiss, P.—Roux Arch. III, 1927.

INTERACTION OF TISSUE COMPONENTS OF THE REGENERATIVE BLASTEM OF THE AXOLOTL

V. PETROV

Sector of Experimental Zoology (Chief—Prof. E. E. Umanski) of the Zoo-Biological Institute of the Kharkov State University

The task of this work is the study of the interaction of tissue components of the regenerative blastem by the method of tissue cultivation in vitro. The method of cultivation in vitro is the sole method which permits the realization of tissue isolation and thus excludes the influence emanating from the rest of the organ.

There have been carried out 4 series of experiments: 1) the influence of bone extract on the cultivated in vitro blastem, 2) the influence of the axolotl extremal bone on the cultivated in vitro blastem, 3) the influence of the axolotl cranial and back blastem epithelium on the blastem cultivated in vitro, 4) the influence of the blastem epithelium on the cultivated in vitro axolotl extremal muscles.

As medium served hen's plasma with Ringer's solution for cold-blooded. The cultivation was carried out after the modified by us Fischer's method in humid chambers. The cultivation lasted 4—16 days. The following results have been obtained.

1. Under the influence of bone extract and bone the blastem differentiates into cartilage.

2. Under the influence of blastem, cranial or back epithelium the blastem differentiates into bone.

3. Under the influence of epithelium there takes place cartilage formation in the layers between the muscle fibres.

The obtained results permit to make the following conclusions.

1. Evidently at normal regeneration the rest of the organ (in the given case of the extremity) not only supplies the cellular material, but also the differentiation of the regenerative tissue depends to some extent on the rest of the organ.

2. The influence of the rest of the organ on the course of differentiation in the blastem consists in some factors regulating the differentiation and this explains the

different character of interaction of epithelium and mesenchym of the blastem cultivated in vitro, as well as the different character of interaction of bone with the blastem mesenchym.

At the absence of the regulating influence of the rest of the extremity, cartilage and bone formation take place in an accelerated manner in the process of differentiation, since it is known that at normal regeneration of the axolotl extremity the ossification of the cartilage regenerative skeleton begins very late and in a quite incomplete way. Cartilage formation in normal regeneration takes also place considerably slower than at joint cultivation of bone and blastem mesenchym.

3. The capacity of provoking the formation of osseous tissue is inherent in epithelium of any section of the body.

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У МАХОРКИ *NICOTIANA RUSTICA L.*

И. М. ПОЛЯКОВ и П. В. МИХАЙЛОВА

Сектор дарвинизма и генетики (зав.—проф. И. М. Поляков) Зоолого-биологического института и кафедра дарвинизма и генетики Харьковского государственного университета

Проблема избирательности в процессах оплодотворения является, несомненно, одной из важнейших общебиологических проблем, которой до последнего времени уделялось совершенно недостаточное внимание. Конечно, некоторые общие представления по этому вопросу широко распространены в биологической науке. Сюда относится, например, представление о том, что, начиная с определенного этапа эволюционной дивергенции, способность к слиянию гамет дивергирующих форм все более и более падает. Это явление рассматривается как одно из важных условий обособления видов друг от друга и их дальнейшей раздельной эволюции. Но в такой же мере популярным является и другое представление, согласно которому в пределах той или иной низшей систематической категории (вида, разновидности, расы, породы и т. д.) существует, как правило, равная возможность для слияния любых гамет. Хорошо известные случаи так называемой самостерильности или, наоборот, резкого и постоянного предпочтения гамет собственного рода рассматриваются, обычно, как отклонения от общего правила, согласно которому внутри вида, или той или иной группы в пределах вида, имеет место равновероятная встречаемость различных гамет при оплодотворении.

Упрочению этого представления способствовало распространение и универсализация в области генетики менделизма, ибо допущение равновероятной встречаемости гамет, их случайной комбинаторики является одним из основных положений менделизма.

Нужно сказать, что и в генетической науке накопилось много фактов, которые свидетельствовали о наличии избирательности в процессах оплодотворения (работы Джонса с кукурузой, Герберта Нильсона с энотерой, Халквиста с ячменем, особенно интересные работы Кирнея и Гаррисона с хлопком и др.). Однако общей концепции эти работы не изменили. И Джонс в своей известной сводке 1928 года, будучи сам сторонником основных представлений, распространенных в генетике, вынужден был все же признать, что зачастую наблюдав-

шиеся отклонения от менделевских отношений истолковывались самыми разными путями, но что: „очень мало внимания было уделено неодинаковой способности к оплодотворению между разными гаметам одной и той же особи или разных особей“. В другом месте Джонс еще более определенно осуждает распространенную в генетике практику, в результате которой обезличенная статистика затемняет важную биологическую сущность проблемы. Джонс пишет: „Даже тогда, когда недостаточные или эксцессивные отношения получались, они затемнялись преобладающим в генетике приемом суммирования цифр от многих особей, из многих родословных и из ряда последующих поколений в целях получения по возможности наиболее крупных цифр. Этот прием хорошо отвечает цели (иронически продолжает Джонс). Упорные менделисты редко когда лишаются возможности продемонстрировать „очень хорошие отношения“. Немногочисленные работы противоположного характера не изменяли общего положения вещей, тем более, что и в трактовке избирательности ряд генетиков допускал схематизацию и упрощенство, сводя все дело к неодинаковой конкурентноспособности гамет, к своего рода зачатковому отбору.

В то же время можно сказать, что в этой области, как и во многих других областях генетики, многое было бы выиграно, если бы последовали известному совету Лютера Бербанка: „прочтите вначале Дарвина и составьте себе полное представление о значении естественного отбора. Затем детально прочтите современных менделистов. Но затем снова вернитесь к Дарвину“. Именно у Дарвина мы находим тот широкий и глубокий исторический аспект проблемы, вне которого она не может быть до конца истолкована. Дарвин показывает, что сама сущность полового процесса связана с поддержкой и постоянным возобновлением известной наследственной неоднородности, расширяющей приспособительную пластичность организма. Отсюда очевидный вывод и по вопросу об избирательности. Именно с точки зрения своей гениальной материалистической концепции органической целесообразности Дарвин поставил вопрос о связи избирательности и адаптивности, подверг анализу проблему в целом, что нашло наиболее яркое выражение в его сочинении „Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире“.

Работы Мичурина снова ставят вопрос о том, что биологические особенности сочетающихся организмов, их исторически сложившиеся приспособительные особенности не могут быть безразличны для важнейших процессов полового воспроизведения. Заслугой мичуринцев, Т. Д. Лысенко и ряда его сотрудников является привлечение внимания к этой важной проблеме и интенсивная экспериментальная ее разработка.

Мы полагаем, что полный и всесторонний анализ проблемы (на ботаническом материале) требует изучения целого ряда вопросов. Эти вопросы могут быть объединены под следующими рубриками.

1. Точное установление самого факта избирательности при оплодотворении и изучение многообразных форм этого явления.

2. Анализ исторически сложившихся механизмов, обуславливающих избирательность, и прежде всего—изучение различных физиологических механизмов, различных форм взаимодействия тканей материнского растения и развивающегося на нем мужского гаметофита, вплоть до взаимодействия самих гамет. Есть все основания полагать, что эти механизмы весьма различны.

3. Изучение генотипической обусловленности, наследуемости избирательной способности.

4. Изучение внутренних и внешних факторов, влияющих на избирательность при оплодотворении.

5. Исследование вопроса о биологическом смысле всех этих явлений, оценка явлений избирательности с точки зрения дарвинистических представлений о приспособленности организмов. Разумеется, что именно этот исторический, дарвинистический аспект „венчает“ всю проблему и должен быть в поле зрения исследователя от начала и до конца его работы. Совершенно очевидно, что ни о какой абсолютной приуроченности, телеологической гармонии в процессах оплодотворения, о которой твердят виталисты, здесь не может быть речи. И в этой области можно говорить лишь об исторически возникшей и относительной целесообразности (что также нуждается в конкретной расшифровке).

6. Очень важно исследование избирательности в связи с изучением вопроса о степени внутривидовой дивергенции.

7. Подлежит, наконец, дальнейшей разработке вопрос об использовании явления избирательности в практической селекционной работе.

Изучение всех этих вопросов требует напряженной работы целого коллектива исследователей. Начиная с 1939 года работа в этом направлении ведется также кафедрой дарвинизма Харьковского государственного университета под руководством авторов этой статьи. Первые, во многом лишь ориентировочные, итоги работы мы публикуем в ряде статей этого тома трудов.

Работа авторов этой статьи велась с махоркой—*Nicotiana rustica* L. Материалом послужили четыре сорта махорки (Памир, Черная звезда, Юбилейная Лохвицкая, 90-216), весьма сильно отличающихся друг от друга по своим морфологическим и физиологическим особенностям. Так, например, Памир является ультраскороспелым сортом (начинает цвести уже через месяц после посадки), мелколистный, слабо облиственный, малорослый и с невысокой продуктивностью. Черная звезда обладает необычайно характерной формой и окраской, довольно широкие листья собраны в розетку и содержат большое количество хлорофила. Юбилейная Лохвицкая—позднеспелый сорт с весьма своеобразной морфологией: высокий рост, гладкие, крупные, сероватые листья. Махорка 90-216 „саможелтеющая“ зацветает примерно на 40-й день после посадки, листья желтеют, что связано, повидимому, с дегенерацией хлорофиллозного аппарата, и обладает характерными желтыми семенами.

Работа велась по следующему плану. Каждый сорт брался в качестве материнского растения и на него наносилась пыльца двух сортов—своего и чужого, или же двух чужих. Таким образом мы получили 24 комбинации, из которых, по независящим от нас обстоятельствам, две комбинации (Памир $\times$ Черная звезда + Лохвицкая и Юбилейная Лохвицкая $\times$ Черная звезда + 90-216) выпали. Пыльца бралась примерно в равных количествах, наносилась на рыльце kastрированных цветков, собранные семена через год высевались в парники и высаживались в грунт. Параллельно велись опыты, имевшие целью изучить скорость прорастания пыльцы разных сортов на питательной среде, а также на той же среде, к которой прибавлялись размельченные рыльца разных сортов. Целью этих опытов было выяснение того, в какой мере различия в скорости прорастания пыльцевых трубок разных сортов влияют на результаты оплодотворения. При этом мы, конечно, полностью учитывали, что, во-первых, непосредственно переносить выводы, получаемые из опытов по проращиванию пыльцы на искусственных средах, на трактовку результатов

экспериментов на растениях не приходится; здесь мы можем надеяться получить лишь самые общие ориентировочные указания. Во-вторых, если даже определенное влияние данного фактора (скорости прорастания пыльцы) и было бы обнаружено, то это могло бы трактоваться лишь как один из элементов механизма избирательности. Ведь сама избирательность осуществляется в процессе взаимодействия тканей и клеток материнского растения и мужского гаметофита, взаимодействия, по-разному протекающего в различных условиях и отражающего в известной мере адаптивные особенности организмов, а потому была бы ошибочной всякая попытка эффект выборочности просто свести к различной конкурентноспособности мужских гамет. Как мы увидим дальше, итоги наших опытов эти предположения оправдали.

Результаты опытов сведены в табл. 1.

Таблица 1

Избирательный эффект при опылении смесями пыльцы у махорки
Nicotiana rustica L.

№ опыта	Комбинация скрещивания	Количество растений в F ₁	Опылено			Значение χ^2
			Сорт пыльцы	Количество растений	%	
1	Черная звезда × Черная звезда + Памир	27	Памир	22	81,5	10,704
			Черная звезда	5	18,5	
2	Черная звезда × Черная звезда + 90-216	236	90-216	133	56,3	3,814
			Черная звезда	103	43,7	
3	Черная звезда × Черная звезда + Юбилейная Лохвицкая	322	Юбилейная Лохвицкая	243	75,5	83,540
			Черная звезда	79	24,5	
4	Черная звезда × Памир + 90-216	97	Памир	32	32,9	12,498
			90-216	65	67,1	
5	Черная звезда × Памир + Юбилейная Лохвицкая	204	Памир	65	31,9	26,842
			Юбилейная Лохвицкая	139	68,1	
6	Черная звезда × 90-216 + Юбилейная Лохвицкая	278	90-216	86	30,9	40,416
			Юбилейная Лохвицкая	192	69,1	
7	90-216 × Памир + 90-216	698	Памир	48	6,9	519,202
			90-216	650	93,1	
8	90-216 × 90-216 + Черная звезда	798	Черная звезда	194	24,3	260,776
			90-216	604	75,7	
9	90-216 × 90-216 + Юбилейная Лохвицкая	201	Юбилейная Лохвицкая	125	62,2	119,452
			90-216	76	37,8	
10	90-216 × Памир + Черная звезда	162	Памир	67	41,4	4,898
			Черная звезда	95	58,6	
11	90-216 × Памир + Юбилейная Лохвицкая	199	Памир	84	42,2	4,828
			Юбилейная Лохвицкая	115	57,8	

Таблица 1 (окончание)

№ опыта	Комбинация скрещивания	Количество растений в F ₁	Опылено			Значение χ^2
			Сорт пыльцы	Количество растений	%	
12	90-216 × Черная звезда + Юбилейная Лохвицкая	143	Черная звезда	51	35,7	117,552
			Юбилейная Лохвицкая	92	64,3	
13	Памир × Памир + Черная звезда	259	Черная звезда	94	36,3	19,460
			Памир	165	63,7	
14	Памир × Памир + 90-216	376	90-216	204	54,3	2,724
			Памир	172	45,7	
15	Памир × Памир + Юбилейная Лохвицкая	212	Юбилейная Лохвицкая	137	64,6	18,132
			Памир	75	35,4	
16	Памир × Черная звезда + 90-216	265	Черная звезда	165	62,3	15,942
			90-216	100	37,7	
17	Памир × Юбилейная Лохвицкая + 90-216	171	Юбилейная Лохвицкая	91	53,2	0,708
			90-216	80	46,8	
18	Юбилейная Лохвицкая × Юбилейная Лохвицкая + Памир	153	Памир	52	33,9	15,692
			Юбилейная Лохвицкая	101	66,1	
19	Юбилейная Лохвицкая × Юбилейная Лохвицкая + 90-216	65	90-216	16	24,6	167,438
			Юбилейная Лохвицкая	49	75,4	
20	Юбилейная Лохвицкая × Юбилейная Лохвицкая + Черная звезда	80	Черная звезда	8	10,0	51,200
			Юбилейная Лохвицкая	72	90,0	
21	Юбилейная Лохвицкая × Памир + 90-216	132	Памир	52	39,4	5,938
			90-216	80	60,6	
22	Юбилейная Лохвицкая × Памир + Черная звезда	138	Памир	63	45,5	1,042
			Черная звезда	75	54,5	

Результаты опытов с проращиванием пыльцы на стеклышках сведены в табл. 2. Укажем, что средой для проращивания служил 0,5% агар-агар, к которому прибавлялось 10% сахара. Эти процентные соотношения создают, как показала проверка, оптимальные условия для прорастания пыльцы на стеклышках. Несколько серий опытов было поставлено с добавлением рылец одного из четырех сортов. Среда наносилась на предметные стекла толстым слоем, на который высевалась пыльца.

Проращивание происходило во влажной камере при температуре 25° С. Через 4 часа стекла подсушивались и после предварительного освобождения от сахара окрашивались сафранином.

Промеры делались микрометрокуляром, каждый раз по 100 промеров на сорт и серию.

Таблица 2

Длина пылевых трубочек (в микронах) через 4 часа проращивания

Сорт	Среда без рыльца	Среда + рыльце Памира	Среда + рыльце Черной звезды	Среда + рыльце Юбилейной Лохвицкой	Среда + рыльце 90-216
Памир	145,2 ± 3,2	371,8 ± 9,6	516,7 ± 12,2	365,5 ± 7,3	251,9 ± 7,0
Черная звезда	210,0 ± 6,0	125,5 ± 3,8	179,8 ± 9,3	313,0 ± 8,6	130,9 ± 4,5
Юбилейная Лохвицкая	369,4 ± 6,6	205,9 ± 5,7	350,2 ± 7,1	257,2 ± 6,6	174,6 ± 4,2
90-216	235,4 ± 5,7	149,6 ± 4,1	139,0 ± 4,8	334,4 ± 5,7	179,6 ± 8,5

К каким выводам приводит анализ цифрового материала? Проведем оценку данных по трем пунктам: 1) оценка без учета опытов с проращиванием пыльцы; 2) оценка при учете опытов проращивания пыльцы на среде без рыльца; 3) оценка при учете опытов проращивания пыльцы на среде с прибавлением рыльца.

Судя по цифровым данным табл. 1, мы имеем ясно выраженную избирательность.

Данные табл. 1 оказываются достаточно доказательными. Из 22, полученных комбинаций 16 оказались статистически вполне достоверными, 3—стоящими на грани достоверности и лишь 3—недостоверными. Особенно яркими и убедительными представляются результаты опытов № 7, 8 и 20.

В связи с анализом этих данных можно было бы высказать ряд предположений, которые должны быть здесь коротко рассмотрены.

1. Быть может, в некоторых случаях дивергенция между сортами зашла так далеко, что пыльца одного какого-либо сорта вообще лишь в небольшом количестве может оплодотворить растения другого сорта? Это предположение полностью устраняется проведенными нами параллельно ориентировочными опытами, показавшими, что во всех изученных нами случаях при опылении одного сорта пыльцой другого получается одинаково обильное и жизнеспособное потомство.

2. Быть может, резкое преимущественное оплодотворение связано не с сортовой избирательностью, а просто с тем, что случайно экспериментаторы имели дело с одной „сильной“ особью (бравшейся как отцовское растение)? Но это предположение несостоятельно, во-первых, потому, что избирательность обнаружена во всех комбинациях; во-вторых, потому, что в большинстве опытов, при приготовлении смеси пыльцы, пыльники брались от нескольких растений (4—5) каждого сорта, одинаково зрелые, и пыльца тщательно смешивалась. А по существу подобное предположение и не может подорвать значение основного вывода.

3. Быть может, полученный нами эффект объясняется просто различиями в количестве пыльцы каждого сорта, взятого в смеси? Это предположение является более серьезным, чем предыдущие. Однако и оно встречает веские возражения. Во-первых, насколько это было возможным, в опытах мы стремились уравнивать количество пыльцы каждого сорта в смеси и, таким образом, трудно предположить, что результаты таких опытов, как № 7, 8, 20, и ряда других, могли быть, при этом условии, объяснены колебаниями в количестве пыльцы. Во-вторых, против этого предположения ясно говорят те случаи,

когда пыльца определенного сорта (из числа изученных нами) обнаруживает в разных комбинациях одну и ту же закономерность, одну и ту же тенденцию к оплодотворению (характерно в этом отношении поведение пыльцы Юбилейной Лохвицкой). Трудно было бы предположить, что во всех опытах каждый раз случайно бралось большее количество пыльцы именно этого сорта. В-третьих, мы глубоко убеждены, что при избытке пыльцы того и другого сорта (в смеси) основную роль играет не просто количественное соотношение пыльцы. Решают не абстрактные количества (и, как мы увидим дальше, не взятые сами по себе сортовые особенности в скорости роста пыльцевых трубок), а биологические особенности обоих родителей, ведущие к специфическим формам взаимодействия. Это наше предположение может быть особенно ярко подтверждено работой П. В. Михайловой, М. Ривкиной и Л. Прохоренко (см. этот же том трудов института), обнаружившей, что у подсолнечника процент оплодотворения оказывался в некоторых опытах даже обратно пропорциональным количеству взятой пыльцы (и опыты эти статистически вполне достоверны). Таким образом эти предположения мы не считаем существенными для основного вывода работы.

И коль скоро мы берем смеси пыльцы, то сразу убеждаемся, что никакой равновероятности при сочетании гамет разных сортов нет. На материнских растениях одного сорта пыльца какого-либо сорта, взятая в сочетании с какой-либо другой пыльцой, оплодотворяет в разном проценте: например, пыльца Памира на Памире—от 35,4 до 63,7%, на Черной звезде—от 31,9 до 81,5% и т. д., а в целом, на разных материнских растениях и в разных комбинациях, этот процент колеблется от 6,9 до 81,5.

Пыльца Юбилейной Лохвицкой, в отличие от других сортов „берущая верх“ во всех взятых нами комбинациях, также обнаруживает большие колебания (от 53,2 до 90%). То же наблюдается и во всех других случаях. Что касается вопроса о том, какая пыльца предпочитается—своя или чужая, то из 12 комбинаций, позволяющих дать ответ на этот вопрос, в 6 оказалось предпочтение чужой и в 6—своей пыльцы.

Сопоставление данных табл. 1 с результатами опытов по проращиванию пыльцы на среде без рылец позволяет сделать некоторые выводы. Цифрами, получаемыми в опытах по проращиванию на среде, можно оперировать лишь с большой осторожностью, ибо очевидно, что прорастание в искусственной среде резко отличается от прорастания на растении. Однако некоторое значение эти цифры иметь могут, особенно если учесть мнение Бринка и Бернгэма, что первое время после начала проращивания пыльца растет за счет своих собственных ресурсов и что, следовательно, именно в это время ее сортовые, генотипические особенности могут выявиться в более ясной форме. Эти цифры ясно говорят о том, что в качестве одного из элементов в механизме избирательности скорость прорастания пыльцевых трубочек может иметь значение (наличие в ряде случаев общего соотношения между данными скрещивания и данными опытов по проращиванию). Однако никакого самодовлеющего значения этот фактор не имеет, так как в разных комбинациях обнаруживается разный процент оплодотворения данной пыльцой, причем этот процент отнюдь не находится в прямой пропорции к скорости прорастания пыльцы сортов, взятых в смеси; так, например, скорость прорастания пыльцы Черной звезды и 90-216 весьма близка, а при опылении этой смесью Памира пыльца Черной звезды оплодотворяет

примерно в два раза чаще, чем 90-216. Особенно интересны случаи, когда процент оплодотворения оказывается даже обратно пропорциональным скорости прорастания пыльцы (так, Памир прорастает медленнее Черной звезды, но при опылении Черной звезды смесью пыльцы Черная звезда + Памир Памир оплодотворяет в 81,5%, в то время как Черная звезда — в 18,5%; аналогичное получается и в том случае, если в качестве материнского растения взять Памир). Если вся совокупность данных ясно говорит о том, что в каждом конкретном случае вопрос решает взаимодействие между тканями материнского растения и прорастающей пыльцой, то последние данные (обратная пропорциональность) свидетельствуют об этом особенно ярко. В случае с Памиром и Черной звездой приходится предположить, что темп прорастания пыльцы на растении резко изменяется, причем изменяется таким образом, что старое отношение оказывается недействительным. Если теперь в этой связи обратиться к опытам по проращиванию пыльцы на средах с добавлением рыльца, то можно убедиться в том, что пыльца Памира действительно стимулируется веществами рылец особенно сильно; она, например, начинает расти в двух случаях примерно в 3 раза быстрее пыльцы Черной звезды, и с этим в общем согласуются соответствующие эксперименты на растении.

Следовательно избирательность выражается уже и на этом этапе, выражается в том, что ткани материнского растения „отдают предпочтение“, способствуют более быстрому росту пыльцы определенного сорта. Но то, что эффект избирательности невозможно свести только к этому фактору, совершенно ясно из дальнейших сопоставлений полученных результатов. Например, тот же Памир, так интенсивно растущий на среде, к которой прибавлены рыльца Черной звезды, преимущественно оплодотворяет материнское растение Черной звезды только в смесях с пыльцой Черной звезды; в смесях же с пыльцой 90-216 и Юбилейной Лохвицкой Памир оплодотворяет лишь в 30 с лишним процентах. То же мы наблюдаем и в других комбинациях. Эти факты допускают два толкования, не исключающих, впрочем, одно другое. Первое говорит о том, что механизм избирательности связан не только со скоростью прорастания пыльцевой трубочки по столбику, но также и с быстротой начала прорастания на самом рыльце, а также возможностью проникновения в зародышевый мешок и слияния яйцеклетки с мужской гаметой. Второе толкование говорит о наличии взаимодействия пыльцы разных сортов, одновременно прорастающих на одном материнском растении определенного сорта. Это взаимодействие можно представить себе или как непосредственное влияние (стимулирующее или тормозящее) пыльцы одного сорта на пыльцу другого, или как процесс, в который вовлечены и ткани материнского растения (и, повидимому, прежде всего рыльца), что представляется значительно более вероятным. На это интересное явление взаимодействия пыльцы обратил внимание И. В. Мичурин, а из иностранных авторов столкнулись с этим явлением Кирней и Гаррисон (этому вопросу мы посвящаем здесь специальную статью).

В наших опытах с подобным случаем мы, повидимому, и столкнулись. На материнском растении Памира пыльца Памира оплодотворяет в большем проценте, чем пыльца Черной звезды, но меньше, чем пыльца 90-216. Мы могли бы, следовательно, ожидать, что пыльца 90-216 оплодотворит в большем проценте в смеси с пыльцой Черной звезды. Однако опыт показывает обратное, ибо в этой комбинации Черная звезда оплодотворяет в 62,3%, а пыльца 90-216 — лишь в 37,7%.

Таковы некоторые итоги проведенных экспериментов. Эти эксперименты явились лишь начальным этапом работы и не могут, разумеется, претендовать на разрешение всей совокупности вопросов, связанных с изучением избирательного оплодотворения. Это—дело дальнейшей работы, которая нами и продолжается.

Выводы

Исследование ставило задачей изучить процессы избирательного оплодотворения у махорки *Nicotiana rustica* L. С этой целью было проведено опыление четырех сортов (Черная звезда, Памир, Юбилейная Лохвицкая и 90-216) смесями пыльцы тех же сортов—всего в 22 комбинациях. Для выяснения относительной роли в процессах избирательного оплодотворения такого фактора, как скорость прорастания пыльцевых трубочек, были проведены также опыты по проращиванию пыльцы на искусственной среде, а также на той же среде, к которой прибавлялись рыльца разных сортов; эти данные (имеющие, конечно, лишь весьма относительное значение) были сопоставлены с результатами скрещиваний. В итоге могут быть сформулированы такие выводы.

1. Во всех наших опытах мы имеем ясно выраженную избирательность оплодотворения, а отнюдь не равновероятную комбинаторику гамет.

2. Свести преимущественное оплодотворение просто к генотипическим, сортовым различиям в скорости прорастания пыльцевых трубочек разных сортов, к их конкурентноспособности, не представляется возможным. В качестве одного из элементов механизма избирательности этот фактор имеет значение, но отнюдь не основное и не самодовлеющее, в пользу чего свидетельствует ряд фактов (а особенно ярко—случаи, когда процент оплодотворения оказывается даже обратно пропорциональным скорости прорастания пыльцы).

3. Решающими являются каждый раз взаимодействия тканей и клеток материнского растения (рыльца, столбика, зародышевого мешка, гамет) и мужского гаметофита. Взаимодействие это, определяющее в конечном итоге эффект избирательности, имеет место начиная от момента прорастания пыльцы на рыльце и до момента слияния гамет.

4. Наши опыты обнаружили наличие описанного И. В. Мичуриным явления взаимодействия пыльцы в смесях, взаимодействия, сказывающегося также на окончательном результате избирательного оплодотворения. Это взаимодействие можно представить себе или как непосредственное влияние пыльцы одного сорта на пыльцу другого или, что значительно более вероятно, как процесс, в который вовлечены и ткани материнского растения (прежде всего—рыльца).

SELECTIVE FERTILIZATION IN NICOTIANA RUSTICA L.

I. M. POLIAKOV and P. V. MIKHAILOVA

Chair of Darwinism and Genetics of the Kharkov State University and Sector of Darwinism and Genetics of the Zoo-Biological Institute (Chief—Prof. I. M. Poliakov)

This investigation had for its aim the studying of selective fertilization in *Nicotiana rustica* L. With this in view there has been carried out the pollination of 4 kinds (sorts: „Chornaya Zvezda“, „Pamir“, „Yubileynaya Lohvitzkaya“ and „90-216“) with pollen-mixtures of these kinds, in all in 22 combinations. In order to elucidate the relative role in processes of selective fertilization of such a factor like the rate of pollen-tube growth,

there have also been carried out experiments on cultivating pollen on an artificial medium, as well on a medium to which had been added stigmas of different kinds, and these data (which are, of course, but of relative importance) were compared with the results of pollination with pollen-mixtures.

The following conclusion can be reached at:

1. In all cases we have a clearly expressed selective fertilization, but by no means an equally probable combination of gametes.

2. It is impossible to consider the selective fertilization as simply due to genotypic, sort differences in the rate of pollen-tube growth of various kinds and to their "competition". As one of the elements in the selective mechanism this factor is of importance, but this importance is by no means a fundamental nor a prevailing one, in favour of which speak a series of facts, especially well expressed are the cases when the per cent of fertilization appears even in inverse proportion to the rate of pollen-tube growth.

3. In each case is of decisive importance the interaction of tissues and cells of the maternal plant (stigma, style etc.) and of the male gametophyte. This interaction which eventually determines the selection-effect takes place beginning with the moment of pollen germination on the stigma up to the moment of gametic fusion.

4. Our experiments have shown the presence of the described by I. V. Michurin phenomenon of interaction of pollen in mixtures, an interaction which exerts also its influence on the final result of selective fertilization. This interaction may be considered either as a direct influence of the pollen of one sort on the pollen of another or, which is more likely, as a process in which are being involved both the tissues of the maternal plant and first of all the stigma tissues.

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У КУКУРУЗЫ

Доц. П. В. МИХАЙЛОВА, П. ГОРБИК и А. ПОТАПОВА

Сектор дарвинизма и генетики (зав.—проф. И. М. Поляков) Зоолого-биологического института и кафедра дарвинизма и генетики Харьковского государственного университета

Задачей настоящей работы было изучение особенностей избирательного оплодотворения у кукурузы. Изучение этого вопроса на кукурузе представляет и некоторый специальный интерес.

В литературе весьма широко распространено мнение (Джонс, Хаджинов), что у кукурузы в подавляющем большинстве случаев преимущество в оплодотворении при опылении смесями пыльцы имеет пыльца того же сорта, что и материнское растение. „Эти растения, пишет, например, Джонс, обнаруживают определенный выбор своей собственной пыльцы, отвергая чужую пыльцу, если даже она происходит от растений, лишь слабо отличающихся от данных“. Сам эффект избирательности у кукурузы Джонс сводит лишь к неодинаковой скорости роста пыльцевых трубочек. На эти два вопроса в нашей работе мы и обратили внимание.

Для данного эксперимента были взяты четыре сорта кукурузы: 1) Харьковская белая зубовидная—местный сорт, выведенный путем отбора на Харьковской научной селекционной с.-х. станции; 2) Король Филипп—акклиматизированный сорт неизвестного происхождения; 3) Грушевская—выведена Днепропетровской станцией и 4) 13-80—сорт, взятый из мировой коллекции ВИРа. Наиболее приспособлены к харьковским условиям первые два сорта (Харьковская белая зубовидная и Король Филипп), меньше приспособленной оказывается Грушевская, сорт 13-80 был совершенно новым для данных условий.

Во время цветения на початки и метелки надевали пергаментные изоляторы. Растения выбирались в каждом сорте особенно сильные, с хорошо развитым стеблем, листьями, метелками. Перед опылением приготавливали смеси пыльцы из равного количества каждого сорта. Скрещивание производили рано утром, так как наилучшее прорастание пыльцы у кукурузы бывает при температуре 22—23° и при повышенной влажности, а этого в условиях 1939 года можно было добиться только рано утром. Опыление пестиков кукурузы производили 3 раза через день, а в отдельных случаях—еще один раз добавочно. Такое многократное опыливание производилось для большей уверенности в том, что пестики в момент скрещивания физиологически

вполне способны к выполнению своих функций. Результаты скрещивания сведены в табл. 1. К сожалению, к концу эксперимента мы не получили, по независящим обстоятельствам, данных по всем комбинациям скрещивания; но и то, что было получено, может представить некоторый интерес, так как дало возможность проследить на некоторых сортах, как одна и та же пыльца прорастает в разных комбинациях и на разных пестиках.

Таблица 1
Результаты опыления кукурузы смесями пыльцы разных сортов

№ опыта	Комбинации скрещиваний	Количество растений F ₁	Опылено			Значение χ^2
			Сорт пыльцы	Количество растений	%	
1	Харьк. белая зубовидная × Харьк. белая зубовидная + Грушевская	127	Грушевская . . .	95	74,8	30,306
			Харьк. белая зубовидная . . .	32	25,2	
2	Харьк. белая зубовидная × Харьк. белая зубовидная + 13-80	275	13-80	196	71,3	49,922
			Харьк. белая зубовидная . . .	79	28,7	
3	Харьк. белая зубовидная × Харьк. белая зубовидная + Король Филипп	44	Король Филипп .	44	100,0	—
			Харьк. белая зубовидная . . .	—	0	
4	Харьк. белая зубовидная × Грушевская + Король Филипп	291	Грушевская . . .	259	89,0	177,074
			Король Филипп .	32	11,0	
5	Харьк. белая зубовидная × 13-80 + + Король Филипп	228	13-80	77	33,8	24,016
			Король Филипп .	151	66,2	
6	Грушевская × Грушевская + Харьк. белая зубовидная	175	Грушевская . . .	35	20,0	63,0
			Харьк. белая зубовидная . . .	140	80,0	
7	Грушевская + Грушевская + Король Филипп	82	Грушевская . . .	62	75,6	21,550
			Король Филипп .	20	24,4	
8	13-80 × 13-80 + Харьк. белая зубовидная	72	13-80	63	87,5	40,500
			Харьк. белая зубовидная . . .	9	12,5	
9	13-80 × 13-80 + Король Филипп . .	73	13-80	66	90,4	47,684
			Король Филипп .	7	9,6	
10	13-80 × Харьк. белая зубовидная + + Грушевская	95	Грушевская . . .	45	47,4	0,262
			Харьк. белая зубовидная . . .	50	52,6	
11	Король Филипп × Король Филипп + + Грушевская	69	Король Филипп .	0	0	—
			Грушевская . . .	69	100%	

Кроме полевого опыта, нами были проведены исследования в лабораторных условиях по проращиванию пыльцы на различных средах из агар-агара, сахара и вытяжек рылец по методу Транковского. Нами установлено, что лучшим субстратом для проращивания является 9% агар-агар и 2% раствор сахара, хотя и в этом растворе вскоре после прорастания много трубочек лопалось. Но когда внесли некоторые коррективы в подборе температуры и влажности, этот недо-

статок сгладился. Оказалось, что прорастание пыльцевых трубочек было наилучшим при температуре 22—23° и при повышенной влажности. В табл. 2 сведены данные по проращиванию пыльцы разных сортов кукурузы на разных средах. Стекла всех серий фиксировались через 2 часа после посева пыльцы, отмывались от сахара и окрашивались сафранином; промеры производились микрометром под микроскопом.

Рассмотрим табл. 1 и сравним ее с данными, характеризующими прорастание пыльцы¹. О том, что подобное сравнение представляет некоторый интерес, хотя и может иметь лишь весьма относительное значение, мы здесь говорить не будем, отсылая к статье Полякова и Михайловой „Избирательное оплодотворение у махорки“. Пыльца сорта Харьковская белая зубовидная на собственном сорте прорастает значительно медленнее, чем три другие сорта, и это вполне совпадает с лабораторным опытом (табл. 2). На основе этого можно было бы сделать вывод, что все дело в скорости роста пыльцевых трубочек, в их силе прорастания. Но если мы обратимся к другим сериям опыта, то должны будем признать такой вывод неправильным. Пыльца сорта Король Филипп в смеси с Харьковской белой зубовидной оплодотворила на 100% сорт Харьковской белой зубовидной,—именно пыльца этого сорта особенно стимулируется добавлением рылец к среде. Длина трубочек равна 13, 16 мм, т. е. в 2 и больше раз длиннее трубочек других сортов. Следовательно можно было бы ожидать, что там, где берется пыльца Короля Филиппа, потомков этого сорта будет значительно больше, чем любых других сортов; но мы видим, что в комбинации с Грушевской его потомков только 11%. На материнском растении сорта Грушевской пыльца Короля Филиппа дает 24,4% оплодотворений, а на материнском растении сорта 13-80—9,6%. Значит, скорость прорастания сама по себе не имеет самодовлеющего значения в механизме избирательного оплодотворения,—она является одним из звеньев в сложном процессе взаимодействий. Об этом свидетельствует и следующее.

Таблица 2

Длина пыльцевых трубочек на агар-агаре с сахаром и на среде с вытяжкой из рылец через 2 часа

Среда для прорастания пыльцы	Сорта пыльцы			
	Харьковская белая зубовидная	Король Филипп	Грушевская	13-80
Агар-агар + сахар	4,82 ± 0,46	4,40 ± 0,21	3,66 ± 0,62	5,96 ± 0,23
Агар-агар + сахар + рыльце Харьк. белой зубовидной	5,00 ± 0,86	13,16 ± 0,37	6,56 ± 0,31	6,8 ± 0,55

Возьмем смесь пыльцы сортов Грушевской и Короля Филиппа; на рыльцах Харьковской белой зубовидной Грушевская дает своих потомков 89%, на рыльцах Короля Филиппа—100%, а на рыльцах собственного сорта—75,6%.

Этот же сорт Грушевской в смеси с Харьковской белой зубовидной на рыльцах собственного сорта дает 20% потомков, на рыльцах Харьковской белой зубовидной—74,8% а на рыльцах 13-80—47,4%.

¹ Отметим, что из 11 комбинаций 10 дают результаты, статистически вполне достоверные. О некоторых общих соображениях, связанных с анализом цифрового материала, см. статью И. М. Полякова и П. В. Михайловой „Избирательное оплодотворение у махорки“ в этом же томе трудов института.

Джонс полагал, что у кукурузы при опылении смесями пыльцы явление „пыльцевого взаимодействия“, посредственного или непосредственного влияния одной пыльцы на другую не имеет места. Наши данные позволяют и в этом усомниться. Рассмотрим, например, результаты опыления смесями пыльцы сорта Харьковская белая зубовидная. Приведем результаты трех опытов с указанием сортов пыльцы и процента оплодотворения.

Грушевская	—74,8%	13-80	—71,3%	Король Филипп	—100%;
Харьковская белая		Харьковская белая		Харьковская белая	
зубовидная	—25,2%	зубовидная	—28,7%	зубовидная	—0%.

Из этих опытов можно сделать следующий вывод.

Для прорастания пыльцы Грушевской, 13-80 и Короля Филиппа „среда“ была одна и та же (один и тот же сорт был взят в качестве материнского растения и один и тот же „партнер“). В этих условиях по скорости роста сорта расположились в такой последовательности: Король Филипп, Грушевская, 13-80. Можно было бы поэтому ожидать, что при опылении Харьковской белой зубовидной смесями Грушевская + Король Филипп и 13-80 + Король Филипп в обоих случаях возьмет верх пыльца Короля Филиппа (тем более, что, как показывает опыт проращивания на среде, эта пыльца и стимулируется значительно сильнее пыльцы других сортов). На деле же оказалось, что если в одной смеси (13-80 + Король Филипп) это предположение оправдалось, то в другой (Грушевская + Король Филипп) отношения оказались обратными и к тому же на достаточно обширном материале: Грушевская оплодотворила в 89%, а Король Филипп — в 11%. Мы полагаем, что это является достаточно ясным доказательством наличия и у кукурузы специфического взаимодействия пыльцы, взаимодействия, в которое вовлечены ткани пестика.

Что касается вопроса о том, своя или чужая пыльца берет верх, то здесь наши данные расходятся с утверждением о почти полном преимуществе в таких случаях своей пыльцы. Из имевшихся в нашем распоряжении комбинаций, 8 позволяют сделать определенные выводы по этому вопросу. Оказывается, что в 5 случаях избирательного оплодотворения преобладала чужая, а в 3 — своя пыльца. Оценить наши данные с точки зрения адаптивности пока что трудно, так как они недостаточны. Для углубленного и конкретного анализа этого вопроса надо иметь очень четкие и ясные критерии адаптивности, в деталях знать историю сортов (заметим кстати, что этого нет в очень многих работах, посвященных данной проблеме).

Выводы

1. Избирательное оплодотворение изучалось на четырех сортах кукурузы — Харьковская белая зубовидная, Грушевская, Король Филипп, 13-80. Явление избирательного оплодотворения было обнаружено во всех 11 изученных комбинациях.
2. Вопреки распространенному мнению, что у кукурузы в подавляющем большинстве случаев при опылении смесями пыльцы преимущество в оплодотворении имеет своя пыльца, наши данные показывают, что в 5 комбинациях из 8, допускающих ответ на этот вопрос, избиралась преимущественно чужая пыльца.
3. Свести эффект избирательности у кукурузы к неодинаково генотипически обусловленной скорости роста пыльцевых трубочек не представляется возможным. Эффект этот обуславливается слож-

ными взаимодействиями тканей материнского растения и пыльцы. Обнаружено также и у кукурузы явление взаимного влияния, взаимодействия между пыльцой разных сортов, в которое, вероятнее всего, вовлечено рыльце материнского растения.

SELECTIVE FERTILIZATION IN ZEA MAYS L

P. V. MIKHAILOVA, P. GORBIK and A. POTAPOVA

Chair of Darwinism and Genetics of the Kharkov State University and Sector of Darwinism and Genetics of the Zoo-Biological Institute (Chief—Prof. I. M. Poliakov)

1. Selective fertilization has been studied on 4 sorts of mays: Kharkovskaya Byelaya Zubovidnaya, Grushevskaya, King Philip, № 13-80. The phenomenon of selective fertilization has been observed in all 11 studied combinations.

2. In spite of the spread opinion that in the great majority of cases at pollination with pollen mixture preference in mays has its own pollen, our data show that in 5 combinations out of the 8 which admit an answer to this question the unlike pollen has been selected.

3. To interpret the effect of selective fertilization in mays as due to the unequal, genotypically conditioned, rate of pollen-tube growth does not seem possible. This effect is being conditioned by complicated interactions of the tissues of the maternal plant and of the male gametophyte. There have also been observed in mays phenomena of reciprocal influence, interaction between pollen of various sorts, an interaction into which are involved, most likely, also the stigma—tissues of the maternal plant.

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ПОДСОЛНЕЧНИКА

Доц. П. МИХАЙЛОВА, М. РИВКИНА и Л. ПРОХОРЕНКО

Сектор дарвинизма к генетики (зав.—проф. И. М. Поляков) Зоолого-биологического института и кафедры дарвинизма и генетики Харьковского государственного университета

Целью работы, поставленной в 1939 году кафедрой дарвинизма Харьковского государственного университета, было изучение избирательного оплодотворения у подсолнечника.

Для опыта были высеяны четыре сорта: 1) Харьковский 22-82, неустойчивый к зарази́хе сорт; 2) Ждановский № 82-81, зарази́хо-устойчивый сорт; 3) Фуксинка 62, тоже зарази́хоустойчивый и 4) Саратовский 140, раннеспелый и неустойчивый к зарази́хе.

В качестве материнских растений брались сорта 82-81 и 140. За день до кастрации намечались растения, по 8 в каждом сорте. Каждая корзинка разрезалась на 4 равные части, и они изолировались отдельно каждая четвертушка двойным марлевым изолятором; чтобы четвертушки не отломались, они легонько стягивались тонкой провололочкой. Кастрация производилась в течение 5 дней в 4—5 часов утра, так как в это время пыльники наиболее сильно выступают из трубочки венчика. После кастрации пятого цикла все некастрированные цветы с середины головки удалялись. Опыляли растения на 3—4-й день после кастрации, от 11 до 12 часов дня. За день до опыления собиралась пыльца и отмеривалась в определенных количествах в стеклянные бюксы согласно схеме опыта. Опыление производили пушистыми кистями. Марлевые изоляторы сняли на 10-й день после скрещивания, но на всю корзинку в целом надели пергаментные мешочки—защиту от воробьев. Оплодотворение было на 100%. Собранный материал весной 1940 года был высеян на поле Харьковской опытной с.-х. станции: комбинации с материнским растением сорта 82-81—на участке, зараженном зарази́хой, комбинации сорта 140—на обычном, не зараженном зарази́хой, фоне. Результаты опытов сведены в табл. 1.

При изучении F_1 мы были вынуждены в нескольких случаях (когда брались смеси из трех сортов пыльцы) суммировать результаты по числу гибридных растений. Это делалось в тех случаях, когда, в силу различных причин, не было полной уверенности в определении. Но, разумеется, это оставляло нам возможность точно выяснить хотя бы соотношение гибридных и негибридных растений в F_1 .

Таблица 1

Результаты опыления подсолнечника смесями пыльцы разных сортов

№ опыта	Комбинация скрещивания	Количество растений в F ₁	Опылено			Значение χ^2
			Сорт пыльцы	Количество растений	%	
1	82-81 $\times$ 82-81 + 140	53	82-81	25	47,1	0,170
			140	28	52,9	
2	82-81 $\times$ 82-81 + 22-82	39	82-81	17	43,6	0,642
			22-82	22	56,4	
3	82-81 $\times$ 82-81 + Фуксинка	42	82-81	28	66,7	4,666
			Фуксинка	14	33,3	
4	82-81 $\times$ 140 + Фуксинка	84	140	48	57,1	1,714
			Фуксинка	36	42,9	
5	82-81 $\times$ 22-82 + Фуксинка	84	22-82	53	63,1	5,762
			Фуксинка	31	36,9	
6	82-81 $\times$ 82-81 + 22-82 + Фуксинка ¹⁾	86	82-81	13	36,1	12,167
			22-82	18	50,0	
			Фуксинка	5	13,9	
7	82-81 $\times$ 82-81 + 22-82 + Фуксинка ²⁾	36	82-81	9	25,0	16,166
			22-82	23	63,9	
			Фуксинка	4	11,1	
8	82-81 $\times$ 140 + Фуксинка + 82-81 . .	39	82-81	13	33,4	9,846
			140	21	53,8	
			Фуксинка	5	12,8	
9	82-81 $\times$ 82-81 + 140 + 22-82 ¹⁾ . . .	35	82-81	9	25,7	8,256
			140 + 22-82 . . .	26	74,3	
10	82-81 $\times$ 82-81 + 140 + 22-82 ²⁾ . . .	22	82-81	3	13,6	3,791
			140 + 22-82 . . .	19	86,4	
11	82-81 $\times$ 82-81 + 140 + 22-82 + Фуксинка ³⁾	42	82-81	4	9,5	24,809
			140 + 22-82 . . .	37	88,1	
			Фуксинка	1	2,4	
12	82-81 $\times$ 82-81 + 140 + 22-82 + Фуксинка ⁴⁾	46	82-81	13	28,3	11,895
			140 + 22-82 . . .	26	56,5	
			Фуксинка	7	15,2	
13	140 $\times$ 140 + 82-81	41	140	27	65,9	4,122
			82-81	14	34,1	
14	140 $\times$ 140 + 22-82	39	140	18	46,2	0,230
			22-82	21	53,8	
15	140 $\times$ 140 + Фуксинка	40	140	31	77,5	12,10
			Фуксинка	9	22,5	
16	140 $\times$ 82-81 + Фуксинка	122	82-81	68	55,7	1,604
			Фуксинка	54	44,3	
17	140 $\times$ 140 + 82-81 + 22-82	94	140	27	28,7	1,004
			82-81 + 22-82 . .	67	71,3	
18	140 $\times$ 140 + 82-81 + 22-82 + Фуксинка	112	140	59	52,7	48,909
			82-81 + 22-82 . .	43	38,4	
			Фуксинка	10	8,9	
19	140 $\times$ 140 + 82-81 + 22-82 + Фуксинка ⁴⁾	122	140	47	38,5	20,811
			82-81 + 22-82 . .	64	52,5	
			Фуксинка	11	9,0	

1) Пыльцы своей 50%, чужой—по 25%.

2) Пыльцы по 33%.

3) Пыльцы своей 25%, чужой—75%.

4) Пыльцы своей 50%, чужой—50%.

Из 19 комбинаций, приведенных в табл. 1, 10 оказались статистически достоверными, 3—стоящими на грани достоверности, и 6—недостоверными.

Рассмотрим табл. 1. Пыльца сорта 82-81, в смеси с пылью сортов 140 или в смеси с 22-82 дает на собственном сорте негибридных потомков 43,6—47,1%, с пылью же сорта Фуксинка, соотношения получаются иные—здесь негибридных потомков 66,7%. Пыльца сорта 140 в смеси с сортом 82-81 или в смеси с Фуксинкой на собственном сорте дает 65,9—77,5% негибридных потомков, а в смеси с сортом 22-82—только 46,2%. Эти данные свидетельствуют об избирательном оплодотворении, при котором в одних случаях предпочтение отдается своей, в других—чужой пыли. Из этих серий опытов (№ 1—3, № 13—14) следует, что на материнских растениях сортов 140 и 82-81 преимущество в оплодотворении имеет пыльца сорта 22-82, самой слабой оказывается пыльца Фуксинки, а сорта 140 и 82-81 занимают в этом отношении промежуточное положение, но сорт 140 преобладает над сортом 82-81 и уступает сорту 22-82. Это можно увидеть и в других сериях. Например, в опыте № 7 потомков от сорта 22-82—63,9%, от сорта 82-81—25%, от сорта Фуксинка—11,1%; в опыте № 8 потомков от сорта 140—53,8%, от сорта 82-81—33,4%, от сорта Фуксинка—12,8%.

Рассмотрение цифровых данных, приведенных в табл. 1, делает вероятным еще один вывод. Обратим внимание на итоги скрещиваний тремя различными смесями пыльцы на материнском растении сорта 82-81:

82-81—66,7%	22-82—63,1%	140—57,1%
Фуксинка—33,3%	Фуксинка—36,9%	Фуксинка—42,9%

На одном и том же материнском растении с одним и тем же „партнером“ (Фуксинкой) пыльца 82-81 дает наибольший процент оплодотворений, пыльца 140—наименьший, а пыльца 22-82 занимает промежуточное место. Если бы эффект избирательности определялся просто генотипически обусловленной скоростью прорастания пыльцы того или иного сорта, то следовало бы ожидать, что в комбинации 82-81+140 будет преобладать 82-81, в комбинации 82-81+22-82 будет преобладать 82-81, а в комбинации 22-82+140 будет преобладать 22-82.

В наших опытах первые две из указанных комбинаций были осуществлены (опыты № 1 и № 2). Оказалось, что в комбинации 82-81+140 пылью 82-81 было оплодотворено 47,1%, а пылью 140—52,9%. Во второй комбинации (82-81+22-82) пылью 82-81 было оплодотворено 45,9%, а пылью 22-82—54,1%. Иными словами, результат оказался прямо обратным тому, который можно было бы ожидать, если бы определяющим являлась в „чистом виде“ генотипически обусловленная конкурентноспособность пыльцы.

Эти данные могли бы привести нас к выводу о наличии и у подсолнечника специфических форм взаимодействия между пылью в смесях, взаимодействия, в которое вероятнее всего вовлечены и ткани рыльца материнского растения. Мы говорим „могли бы“, так как наш цифровой материал в этой части включает как статистически достоверные, так и статистически недостоверные данные. На основании того, что мы знаем из всех других наших работ, этот вывод представляется нам вероятным и здесь; однако в силу указанной выше причины мы не имеем права считать его безупречно обоснованным.

Статистически вполне обоснованным является, однако, следующий интересный вывод (дающий, кстати, косвенное подтверждение и предыдущего вывода).

Проследим, какое влияние оказывает количество пыльцы на процент оплодотворения. В опытах № 7 и 10 было взято одинаковое количество пыльцы каждого сорта, в опытах № 6 и 9 пыльцы своего сорта было 50%, а двух других—по 25%. Негибридных потомков в опытах № 7 и 10 было 25 и 13,6%, а в опытах № 6 и 9—36,1 и 25,7%. Таким образом в тех опытах, где было взято больше пыльцы, процент негибридных потомков был больше.

То же самое мы видим в опытах № 11 и 12, где смесь пыльцы состоит из четырех сортов и нанесена на рыльца сорта 82-81. Количество негибридных потомков здесь 28,3 и 9,5%. Диаметрально противоположные данные получились в опытах № 18 и 19. В опыте № 18 пыльцы своего сорта—25%, негибридных потомков—52,7%, в опыте № 19 пыльцы своего сорта—50%, а негибридных потомков—38,5%. Чем можно объяснить такого рода явление? Результаты наших опытов прямого ответа на этот вопрос не дают. Вероятным кажется объяснение и этого явления взаимодействием пыльцы, в которое вовлечено и рыльце материнского растения.

Вопрос о связи избирательного оплодотворения с адаптивными особенностями сортов в данных опытах не мог быть решен.

Выводы

1. Опыление подсолнечника (сорта 82-81 и 140) смесями пыльцы сортов 82-81, 140, Фуксинки и 22-82 в 19 различных комбинациях показало во всех случаях наличие избирательного оплодотворения, причем во взятых нами комбинациях намечается превосходство в процессах оплодотворения сорта 22-82 и значительное „отставание“ сорта Фуксинки.

2. Анализ полученных данных показывает, что преимущественное оплодотворение пыльцой одного какого-либо сорта не может быть сведено просто к генотипически обусловленной скорости прорастания пыльцы и ее конкурентноспособности в отношении другой пыльцы. Вероятным является вывод, что и у подсолнечника мы имеем сложное взаимодействие пыльцы в смесях, в которое, по всей вероятности, вовлечены и ткани рыльца материнского растения (на которых осуществляется „первый этап“ избирательности).

3. В явлении взаимодействия возможно, находит свое объяснение и зависимость результатов избирательного оплодотворения от численных соотношений пыльцы в смеси, при которых не только нет прямой пропорциональности к количеству пыльцы каждого из сортов, взятых в смеси, но в одном случае была обнаружена даже обратная пропорциональность.

SELECTIVE FERTILIZATION IN HELIANTHUS ANNUUS L

P. V. MIKHAILOVA, M. RIVKINA and L. PROKHORENKO

Chair of Darwinism and Genetics of the Kharkov State University and Sector of Darwinism and Genetics of the Zoo-Biological Institute (Chief—Prof. I. M. Poliakov).

1. Sunflower fertilization (sorts № 82-81 and № 140) by pollen mixtures of sorts № 82-81, № 140, Fuchsinka and № 22-82 in 19 different combinations has shown in all cases the presence of selective fertilization, and in all combinations taken by us there is noted a superiority in the processes of fertilization of sorts № 22-82 and a considerable „lagging behind“ of the Fuchsinka sort.

2. The analysis of the obtained data show that the selective fertilization by pollen of any sort cannot be interpreted as simply conditioned by the rate of pollen-tube growth due to the genotypic differences and by pollen competition. It is probable that we have in the sunflower a complicated interaction in pollen-mixtures on stigmas, an interaction into which are involved in all probability also the stigmatic tissues of the maternal plant (on which there is being realised the „first stage“ of selection).

3. This explains possibly the observed phenomenon consisting in the dependence of the results of the selective fertilization on the quantity of the pollen in the mixtures (in which not only no direct proportionality is observed, but in one case there has been found also an inverse proportionality).
