

БУЛЕТИНУЛ
АКАДЕМИЕЙ ДЕ ШТИИНЦЕ
А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ

ИЗВЕСТИЯ
АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

Из Дюло и селу:



БУЛЕТИНУЛ
АКАДЕМИЕЙ де ШТИИНЦЕ
а РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ

ИЗВЕСТИЯ
АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

6
1963

(СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК)

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
«КАРТА МОЛДОВЕНЯСКЭ»
КИШИНЕВ * 1963

СОСТАВ РЕДКОЛЛЕГИИ

Академики АН МССР Я. С. Гросул (главный редактор),
П. И. Дворников (зам. главного редактора), член-корреспон-
дент А. Е. Коварский, кандидаты биологических наук
С. М. Колесников, Т. С. Чалык.

А. Е. КОВАРСКИЙ

ДИССИММЕТРИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭТОГО ЯВЛЕНИЯ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ

(Вместо предисловия)

Последние годы ряд работ затрагивают проблему диссимметрии не только в неживой природе, но и диссимметрию морфофизиологических признаков живых объектов. В 1961 году академик А. В. Шубников [87] детально разбирает эту большую проблему, затрагивая вопросы как диссимметрии материальных индивидуумов, так и сред. А. В. Шубников [87], ссылаясь на классические работы Л. Пастера [64], описывает его исследования по изучению молекул правой и левой винной кислоты, положившие начало изучению диссимметрии природных органических продуктов, а позднее и живых объектов.

По А. В. Шубникову, «Диссимметричной фигурой Пастер называет такую фигуру, которая не может быть совмещена простым наложением со своим зеркальным изображением [87].

Не затрагивая ряд последних исследований по диссимметрии морфофизиологических признаков живых объектов [3—7, 17—19, 53—55, 69, 75—79, 100, 125, 145 и т. д.], позволим себе лишь сделать обобщающие выводы, которые сводятся к установлению у разнообразных объектов живой природы: микроорганизмов, животных и высших цветковых растений, бесспорных фактов диссимметрии ряда важнейших морфофизиологических признаков.

В. И. Ленин подчеркивал, что «...Условие познания всех процессов мира в их «самодвижении», в их спонтанном развитии, в их живой жизни, есть познание их, как единства противоположностей» 45.

В соответствии с этим общеизвестным ведущим тезисом материалистической диалектики, рассматривающей все явления материального мира как единство и борьбу противоположностей, категории левого и правого также могут рассматриваться под углом зрения реальных диалектических противоречий.

С указанной точки зрения вскрытие категорий левого и правого на объектах сельскохозяйственных растений, подвергаемых генетико-селекционной проработке, заслуживает исключительного внимания.

В руководимом нами отделе генетики растений Академии наук Молдавской ССР исследования Ю. Г. Сулимы положили начало вскрытию левых и правых морфологических признаков у кукурузы. В дальнейшем эти исследования были проведены Ю. Г. Сулимой и П. И. Буюкли и на пшенице, а в последнее время П. И. Буюкли — на зернобобовых (фасоль и соя).

В настоящем сборнике подытожены результаты исследований, проведенных авторами в 1961—1962 гг. Учитывая большой интерес вскрытия важнейших левых и правых морфологических признаков генеративных (зерно, соцветие, плод) и вегетативных (всходы, листья) органов — они уделяли им особое внимание.

746221
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

На таких объектах, как зерно кукурузы, отмечался сдвиг эндосперма (или зародыша) в правую и левую сторону. Початок кукурузы, в свою очередь, представлен левыми и правыми рядами зерен, которые коррелируют со сдвигом эндосперма и зародыша, а в целом весь початок представляет собою систему взаимно пересекающихся встречных спиралей (парастих). У кукурузы, начиная с первого настоящего листочка, у разных форм (сортов, линий, семей, гибридов) наблюдается то или иное закономерно преобладающее направление закручивания его по спирали двух типов: правого и левого. Зерновка у пшеницы по смещению эндосперма повторяет в основном закономерности, обнаруженные на кукурузе. В пределах колоса отдельные колоски состоят из цветков с левым и правым их расположением, что находится в корреляции со сдвигом эндосперма зерновок. Все это в целом в пределах колоса дает правые и левые ряды зерновок. В свою очередь колоски образуют два взаимно дисимметричных ряда лицевых сторон: один смещен вниз, а другой — вверх. Анализ всходов по признаку закручивания первых листочков (в правую или левую сторону) пшеницы показал взаимосвязь этого явления со смещением эндосперма зерновки.

В зернобобовых культурах (фасоль и соя) отмечается явление дисимметрии по числу камер в бобах; они могут быть сгруппированы в дисимметричные (нечетные) и симметричные (четные) бобы по числу камер. Дисимметричные бобы делятся на левые и правые в зависимости от числа зерен в левых и правых створках. Рубчик семени фасоли сдвинут к левой или правой семядоли. Сдвиги рубчика приводят к специфике развития зародышевой почечки семени, а в результате этого наблюдается появление левых, правых или симметричных всходов.

Надо полагать, что дальнейшие, более углубленные, исследования морфологических признаков у этих культур позволят авторам (Ю. Г. Сулима и П. И. Буюкли) вскрыть еще ряд новых признаков дисимметрии. Однако для того, чтобы явление дисимметрии использовать в селекции, надо учитывать не только внешние морфологические признаки его проявления, но и вникнуть в сущность их возникновения, рассматривая весь процесс становления левых и правых категорий изучаемых объектов селекции с точки зрения их наследственности и жизнеспособности.

В. И. Вернадский [15], высказывая свои глубокие мысли о правизне и левизне писал: «Явление правизны—левизны наблюдается не только в материальных процессах, но и в процессах, которые мы сводим к процессам энергетическим». В связи с этим представляют интерес наблюдаемые Ю. Г. Сулимой и П. И. Буюкли факты повышенной жизнеспособности потомства от дисимметричных семян по сравнению с симметричными (на пшеницах, фасоли, сои и отчасти кукурузы). С другой стороны, особое значение имеет более глубокая дифференцировка инцухт—линий кукурузы на левые и правые формы по сравнению с сортами и гибридами. При этом, как показали первые исследования Ю. Г. Сулимы, выдающиеся гибриды ВИР-42, ВИР-25, ВИР-156 и Венгерский гибрид МВ-5 слагаются за счет скрещивания противоречивых по дисимметрическим признакам линий.

Так, например, у гибрида ВИР-42 материнская форма Слава сочетается от скрещивания ВИР-44 (слабо правой линии) на ВИР-38 (резко правой линии), а отцовская форма Светоч — за счет скрещивания ВИР-40 (левая) × ВИР-43 (правая). При этом необходимо подчеркнуть, что скрещивание ВИР-40 (левой линии) × ВИР-38 (резко правую) дало в наших условиях гораздо более урожайный простой гибрид 40×38, который успешно нами используется в качестве материнской

формы для синтеза нового, более урожайного в наших условиях гибрида Кишиневский 150. Дальнейшие исследования в этом направлении раскроют и углубят эти частные закономерности с таким расчетом, чтобы сделать из них более широкие обобщения.

С этой целью начаты обработка и анализ инцухт—линий кукурузы и их гибридов по комплексу правых и левых морфологических признаков зерен, початков и всходов. Одновременно в комплексе с биофизической лабораторией приступили к исследованию по выяснению реакции правых и левых зерновок и всходов на действие противоположных полюсов постоянного магнитного поля. Эти исследования проводятся в связи с недавно опубликованными работами [42, 43] по вопросу магнитотропизма у растений.

В более широком объеме коллекций и ассортимента различного географического и генетического происхождения на 1963—1964 гг. намечается вскрытие явления диссимметрии на кукурузе, пшенице и зернобобовых, а также отчасти на других (сорго, подсолнечник, ячмень, рожь). Все намечаемые исследования при своем завершении могут сыграть определенную роль в обосновании новых методов селекции сельскохозяйственных растений.

А. Е. КОВАРСКИЙ

ДИСИМЕТРИЯ КАРАКТЕРЕЛОР МОРФОЛОГИЧЕ АЛЕ КУЛТУРИЛОР АГРИКОЛЕ ШИ ПОСИБИЛИТЭЦИЛЕ ФОЛОСИРИИ АЧЕСТУИ ФЕНОМЕН ПЕНТРУ СЕЛЕКЦИИ

Резумат

Реешинд дин тезеле де базэ але материализмулуй диалектик, каре екопликэ кэ тоате феноменеле лумий се афлэ ын рапорт де унитате ши луптэ контрадикторие, категориеле де дряпта ши де стынга пот фи лэмуриите ка контрадикций диалектиче реале але натурий вий ши моарте.

Ын секция женетикэ а Академией де штинце а РССМ пе каре о кондучем, колабораторий штинцифичь Ю. Г. Сулима ши П. И. Буюкли ау ынчепут сэ студиезе дин пункт де ведере селектив-женетик принципеле морфофизиологиче де стынга ши де дряпта ла пэпушой, грыу ши легуминоасе.

Резултателе черчетэрилор менционате вор жука ун ануит рол ла апликаря ноилор методе де селекция а плантелор агриколе.

Ю. Г. СУЛИМА

ИЗУЧЕНИЕ ЯВЛЕНИЯ ДИСИММЕТРИИ У КУКУРУЗЫ

I.

Достижения науки неразрывны с диалектическим взглядом на природу; марксистско-ленинское учение о единстве и борьбе противоположностей, как основном источнике развития является необходимым условием познания всех явлений материального мира. «Раздвоение единого и познание противоречивых частей его есть суть диалектики» [45].

Неорганическая и органическая природа построены по принципу взаимодействия противоположно направленных сил. Начиная от магнита, электрета и кристалла и кончая живыми организмами, универсальным законом всех явлений в природе является полярность. В биологии проблема полярности занимает одно из центральных мест. Например, весь морфогенез многие биологи часто описывают как определенную ориентацию системы координат, фиксирующей органическое тело. Феномен морфогенетической полярности является существеннейшим свойством всех без исключения организмов.

В качестве одного из важнейших типов пространственной полярности, имеющего большое теоретическое и практическое значение (в стереохимии, электротехнике, кристаллографии, теории полей, теории элементарных частиц и т. д.) в последние годы все большее внимание привлекает к себе проблема правого — левого.

Как и все научные категории материалистической диалектики, категории правого—левого в своем неразрывном единстве отражают реальные противоречия в развитии материального мира.

II. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР ПО ВОПРОСУ СИММЕТРИИ И ДИСИММЕТРИИ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ

Как в нашей стране, так и за рубежом в последнее время появилось большое число работ, интерпретирующих многие вопросы отдельных областей современной науки с учетом значения симметрии и диссимметрии [15, 30, 32—34, 44, 57, 70—71, 74, 84, 85—87, 114, 144, 157, 160]. Общефилософское значение категорий симметричности и диссимметричности отмечают В. С. Готт и Н. П. Депенчук [22]. В биологической науке закономерности правого—левого также все теснее увязываются с систематическим изучением как природы жизни, так и путей ее возникновения из неорганической материи. Некоторые исследователи говорят даже о возникновении новой специальной науки — биосимметрии [79].

При изучении живой протоплазмы было обнаружено, что в организмах встречается только один из двух возможных оптических антиподов: протеины, аминокислоты, лецитины представлены лишь левовращаю-

щими, а углеводы — в основном оптически правовращающими формами [17, 32, 41, 75, 82]. Так как главным компонентом живой протоплазмы является белок, то она представлена в природе лишь «левой» формой.

С другой стороны, накоплено много фактов о морфологической дисимметрии тела или его отдельных органов, или же целых колоний, у самых различных групп организмов: животных [17, 9, 11, 21, 83, 93, 125, 129, 130, 138, 152], микроорганизмов [5, 18, 56, 145], растений [3, 4, 54, 55, 69, 76, 77, 79, 100, 142, 159]. Вопрос о причинах двусторонней симметрии и ее нарушениях у человека, о специфике функционирования парных и непарных органов привлекает внимание медицинских работников [2, 125].

Основным геометрическим образом дисимметрии важнейших пространственных структур в живой и неживой природе является спиральное расположение.

Спиральными в смысле направленности спина по отношению к направлению движения являются элементарные частицы. Одни из них представляют собой «правые винты», другие — «левые». [70, 71, 84, 87].

Не говоря уже о зеркальных (левых и правых) стереоизомерных состояниях, многие сложные органические молекулы (в том числе нуклеиновые кислоты и белки) также имеют симметрию винта [8, 17, 30, 32, 46].

Хромосомы в процессе деления ядер претерпевают циклы спирализации и деспирализации [104].

По спиральям расположены волокна многих мышц, спиральное строение имеют рибосомы в клетках животных и растений [103]. Колонии многих микроорганизмов имеют спиральную форму правого и левого типа: *Bacillus mycoides* [7, 18, 56], микроскопические грибы [145]. Очень многочисленны примеры спиральных структур в мире животных [125].

У высших растений спиральный тип также очень широко распространен. Еще в прошлом веке это явление привлекало к себе внимание многих ботаников [110, 132, 147, 149]. Биологическое значение спирального принципа широко обсуждается в работах Н. Günthera [112, 113], Y. Jmai [119], T. A. Davis [100] и др.

Одним из ярких примеров спирального типа дисимметрии являются многочисленные вьющиеся растения, стебли которых обвиваются по спирали вокруг опоры. Большинство вьющихся растений являются правозавитыми, т. е. вьются по ходу часовой стрелки (фасоль, чубушник, вьюнок). К левозавитым относятся, например, хмель и жимолость. У некоторых видов встречаются инверсные экземпляры, отклоняющиеся от общего для всего вида направления спирализации (*Solanum dulcamara*). Это же касается и некоторых родов с отдельными инверсными видами. Иногда даже отдельные стебли в пределах одного растения вьются в противоположных направлениях. Среди всей совокупности вьющихся видов большинства изученных семейств значительно преобладают правозавитые ($D:L = 70:20$) [31, 125, 136, 139].

Широко распространенным право—левым признаком у растений является также спиральное расположение листьев на стебле. Обычно спираль поднимается по плоскости стеблевого конуса с равномерным уклоном, при этом расхождение последовательных листьев к верхушке конуса уменьшается в геометрической прогрессии, а каждый последующий лист смещается по отношению к предшествующему на определенный константный угол (угол дивергенции). Возникающие при этом геометрические соотношения (ряды Schimper—Brauner'a, «золотое сечение» и др.) в свое время оживленно дискутировались многими ботаниками

[31; 105, 114, 146, 149]. Y. Imai [119] сообщает о рацемичности распределения правых и левых спиралей, листорасположения у изученных им видов (*Pharbitis*, *Quercus*, *Helianthus*, *Ipomea* и др.). На одинаковую частоту встречаемости правых и левых спиралей листорасположения у некоторых тропических растений указывает и Л. А. Смирнов [69]. Возможно, что отмеченная рацемичность в распределении филлотаксических спиралей характерна и для всех остальных растений, обладающих спиральным листорасположением.

В тесной связи с типом листорасположения находится и часто наблюдаемая дисимметричность в строении листовых пластинок [31, 76, 78, 92, 117, 137, 143]. По О. Schüepf [146] дисимметричные однотипные листья обуславливают спиральное листорасположение; дисимметричные, представленные двумя зеркальными типами листьев, вызывают появление дорзивентрального двурядного листорасположения (ложномутовки); симметричные листья характерны для симметричного типа листорасположения.

В. В. Алпатов [3, 4] изучил на 204 видах растений винтообразное утолщение стенок сосудов. При этом он обнаружил, что большинство (93,2%) видов относится к типу растений с левым ходом винтообразных утолщений; 5,4% — к рацемическому типу и 1,5% — к правому типу.

Признаки право-левой дисимметрии можно наблюдать также на спиральных сперматозоидах у голосемянных, в особенностях строения цветков, соцветий и их расположения на стебле. Удобными объектами для соответствующих наблюдений являются также закрученные по спирали ости у плодов *Egodium*, *Stipa*, *Avena sterilis*, закрученные по спирали бобы люцерны и других бобовых, закрученные усики у тыквенных и т. д. [125].

Представляют интерес данные о физиологических, биохимических и других различиях правых—левых форм среди одних и тех же организмов, а также правых и левых органов одного организма.

Г. Ф. Гаузе [17, 18] приводит факты физиологической неравноценности право- и левозавитых штаммов *Bacillus mycoides*. Эти штаммы заметно различались между собой кривыми зависимости роста от температуры. Если у левого штамма с повышением температуры скорость роста сильно возрастает, то у инверсного правого штамма наблюдается явление «теплового повреждения», при котором с повышением температуры скорость роста замедляется. Г. Ф. Гаузе [17] сообщает также о том, что у наземной улитки *Fructificicola lantzi* инверсная левозавитая форма является более слабой по сравнению с типичными правыми формами. Процессы использования внутренних запасов питательных веществ у инверсных левых улиток протекают менее экономно, поэтому для поддержания существования они вынуждены тратить за единицу времени большее количество энергии.

К. Бэр [11] в «Истории развития животных» отмечает, что левая сторона эмбриона еще в процессе формирования системы кровообращения обнаруживает заметные физиологические различия по отношению к правой. Если справа находятся преимущественно воспринимающие, то слева — главным образом проводящие органы. Во второй период развития вся правая сторона эмбриона растет заметно быстрее, что, очевидно, и приводит к тому, что у многих животных правая сторона тела сильнее левой.

Н. П. Кренке [39, 40] уделял большое внимание явлению заметных различий в жизненности между листьями и побегами, вырастающими из отдельных продольных секторов стебля (ортостихов). Существование ортостихной разнокачественности стебля подтверждают последние

работы Т. А. Кезели [29] и др. Ю. А. Урманцев [78] сообщает о физиологической и биохимической неравноценности правых и левых листьев.

Воздействие право-левой полярности не ограничивается предопределением жизнеспособности отдельных звеньев стеблевой системы, но вместе с продольной полярностью оказывает прямое влияние и на жизненность будущего потомства. «Филетическая потенция» семян зависит от того, в какой части материнского организма эти семена завязались [107, 109, 115, 116, 150, 155, 156].

В тесной связи с физиологической и биохимической разнокачественностью правых и левых организмов — антиподов находится, по-видимому, и резко выраженная избирательность организмов к правому и левому изомерам важнейших органических веществ. Из рацемической смеси двух противоположных изомеров организмы всегда избирают лишь естественный изомер [64, 120]. Неестественные, «извращенные» изомеры не могут усваиваться организмами, а в ряде случаев оказывают явное токсическое действие. Особый интерес представляют в этой связи антибиотики, продуцируемые различными микроорганизмами, высокая биологическая активность которых тесно связана с оптическим извращением одного из компонентов (белка или углевода) антибиотика [19].

Объяснений морфологической дисимметрии организмов много, причем они могут быть самыми различными. Л. Пастер [64], Пьер Кюри [99], В. И. Вернадский [15] рассматривали дисимметрию как явление космического порядка, тесно связанное с существованием противоположно различных физических состояний пространства Вселенной. Последние достижения современной физики не противоречат в принципе допущению о возможности существования антимиров, то есть зеркальных антиподов нашего участка Вселенной [70, 71]. Отсюда часто отмечаемые факты предпочтения одного из организмов-антиподов (правого) можно интерпретировать как отражение общих космических закономерностей нашего пространства.

О. Schüepf [146], S. Nakazawa [134] и другие в особенностях геометрии живого видят порядок, отражающий внутренние закономерности строения протоплазмы, особенностей ее полярности. Большая роль в поляризации протоплазмы отводится циркулярно поляризованному свету [12], магнитному полю Земли [42, 43, 54], атмосферному электричеству [158], гравитации [21, 122] и другим факторам.

Оригинальные представления о причинах дисимметрии развивает W. Ludwig [125]. Он считает, что существуют два типа формообразующих агентов, один из них управляет развитием зачатков дисимметрии правого, а другой — дисимметрии левого типа. Оба агента распределяются в противоположных половинах тела, органа, неоплодотворенной яйцеклетки, зиготы. Эти формообразующие агенты вполне субстанциональны и являются, по-видимому, какими-нибудь химическими соединениями, представленными правым и левым изомерами. Зачатки всякой дисимметрии биопотенциальны в отношении повторного воспроизведения, однако, как правило, возникает только одна из двух форм (правая или левая). Какая именно из двух форм фенотипически проявляется, зависит от преобладания первого или второго агента. Преобладающий (находящийся в большем количестве) агент вступает в действие еще в стадии зиготы и сохраняет этот перевес на протяжении всей жизни организма. Иногда под действием высоких или низких температур, ультрафиолетовых лучей и других факторов активный агент разрушается, латентный же сохраняется, получает преимущество

и может вызывать появление инверсного потомства или даже инверсных молодых побегов (в пределах того же растения).

Работы В. В. Алпатова [5] и И. А. Рапопорта [66] по направленному вызыванию правой и левой морфологической дисимметрии у организмов при воздействии на них оптическими изомерами различных химических веществ подтверждают возможность того, что в основе морфологической инверсии лежит химическая инверсия. В. В. Алпатов [7] допускает также возможность существования «правой» протоплазмы, построенной из правовращающих протеинов и левовращающих углеводов.

Изучая генетику правых и левых признаков, большинство авторов [93, 94, 100, 101, 124, 125, 151, 159] единодушно отмечает исключительно высокую константность передачи дисимметрической специфики, которую невозможно нарушить ни скрещиванием, ни отбором. Полярность яйцеклетки еще задолго до оплодотворения предопределяет облик будущего организма (преддетерминация). Огромна роль материнского организма, а также внешних поляризующих агентов. В большинстве случаев скрещивания правых организмов с правыми, левых с правыми (и наоборот), левых с левыми не приводят к изменению естественного соотношения обоих антиподов в популяции. Под впечатлением этих наблюдений Т. А. Davis [100] и другие приходят к выводу, что правые и левые признаки не являются генетически обусловленными и в большинстве своем их распределение определяется чистым случаем.

W. Ludwig [125] высказывает мнение, что тип наследования дисимметрии является самым простым и общим, лежащим в основе принципа наследования всех остальных признаков организма. Он также отмечает поразительный параллелизм между наследованием правых и левых признаков и наследованием пола. Это сходство идет настолько далеко, что на наследование правизны—левизны можно целиком перенести почти все закономерности, установленные генетикой для наследования половых различий. Подобно дисимметрии, половость бипотенциальна, и морфологическое проявление признаков того или иного пола определяется сдвигом равновесия детерминирующих пол факторов в ту или другую сторону [111]. Одинакова и константность в генетическом отношении признаков половости и дисимметрии.

Отмечая резкую дисимметрию половых желез у птиц и некоторые аналогичные наблюдения над паразитическими червями, W. Ludwig [125] предполагает, что связь половости с дисимметрией может идти гораздо дальше чисто внешнего параллелизма. В свое время Бриджес описал интересный случай соматического расщепления у дрозофилы, когда у отдельных экземпляров мухи правая сторона тела имела признаки мужского пола, левая — женского. Половые различия (в размерах, окраске и проч.) затрагивали глаза, крылья, передние лапки мух [68]. Meisenheimer, [130], Norman [138], Sterbe [152] и др. сообщают интересные данные, свидетельствующие о существовании у некоторых рыб, например *Anableps*, двух половых рас. Одна раса состоит из правых самцов и левых самок; другая, напротив, из левых самцов и правых самок. Оплодотворение возможно только в пределах своей половой расы и невозможно между левыми самцами и левыми самками, а также правыми самцами и правыми самками. Удовлетворительно, с точки зрения биологов, объяснения это явление еще не получило.

Gillis M. C. [107] указывает на зависимость появления двуполых и мужских цветков у ячменя от их местоположения в системе колоса. Молотковский Г. X. [53] сообщает о фактах смещения пола у кукурузы в зависимости от нарушения полярности и симметрии.

Интересно, что среди многих мыслителей древности (Гиппократ, Аристотель, Варрон, Африкан и многие другие) очень широко было распространено представление о мужской (сильной) правой половине тела и женской (слабой) левой. [13, 20]. Отголоски этих идей были довольно сильны в биологической литературе вплоть до начала XIX века [125, 130]. Все это позволяет предполагать существование определенной взаимосвязи между половостью и особенностями дисимметрии.

Становление биологических форм, их взаимное превращение в процессе роста и развития тесно связано с усвоением энергии извне, то есть морфогенез — процесс эндоэнергетический. Напротив, распад биологических систем, их гибель, потеря формы отмирающим организмом связаны с нарастанием экзоэнергетических процессов, преобладанием диссимилиации над ассимиляцией. До настоящего времени на биологическую форму смотрят лишь как на чисто морфологическое, геометрическое свойство, не пытаясь объяснить с ее помощью важнейшие процессы, совершающиеся в организме. В. И. Вернадский [14, 15] неоднократно высказывал мысль об особом геометрическом состоянии (возможно, римановом) пространства внутри организмов, специфика которого проявляется в наличии у органических форм элементов криволинейной симметрии, диссимметрии и других особенностей. Термодинамическая направленность процессов в живых системах должна вытекать из специфики их пространственных характеристик. Н. В. Краинский [37] допускает возможность взаимной превратимости геометрического в физическое, то есть формы в один из видов энергии (теплоту, электричество, химическую энергию и т. п.). Нечто подобное можно наблюдать в процессе рацемизации активных компонентов какого-нибудь органического вещества, представленного двумя оптически активными антиподами. Несмешанные оптические изомеры и их эквимолекулярная смесь (рацемат) в термодинамическом отношении неравноценны. После объединения растворов правого и левого изомеров наблюдается выделение свободной энергии, разделение же этих компонентов требует затраты внешней работы. Следовательно, оптически активное состояние является неравновесным по сравнению с равновесным рацемическим состоянием [17]. В то же время наиболее устойчивыми с энергетической точки зрения являются те материальные (в том числе и органические) структуры, которые обладают формой двойной спирали, со строго определенными и единственными расстояниями между структурными элементами спиралей. Спираль из двух противоположно направленных волокон — это своеобразная форма равновесия вещества, которая является неизбежным следствием выполнения элементарных условий устойчивости структуры. Двойная спираль соответствует единственному минимуму потенциальной энергии системы. Разъединение ее нитей соответствует увеличению потенциальной энергии и требует затраты внешних направленных сил (крутящих моментов). Физические основы спиралевидной формы ДНК подробно обсуждаются Н. В. Лучником, М. Ю. Плишкиным и Г. Г. Талуцем [46]. Эти же соображения можно распространить и на другие типы органической спирализации (листорасположение, закрученность рядов зерен в початке и т. п.). Таким образом, как в отношении оптически активных веществ, так и в отношении морфологического строения материальных структур диссимметрия (правый или левый изомер; правая или левая спираль) является показателем максимума потенциальной энергии системы, в то время как симметрия (эквимолекулярная смесь или рацемат; равновесная двойная спираль из двух противоположно закрученных волокон) ука-

зывает на минимальный уровень потенциальной энергии системы. Переход от дисимметрии к симметрии связан с выделением свободной энергии, обратный процесс требует приложения внешних сил.

Очень симптоматичны в этой связи высказывания ряда исследователей [52, 72, 120] о возможности существования особой формы энергии, свойственной живой материи. Бурное развитие биофизики, биохимии, молекулярной биологии, наблюдаемое за последние годы, позволяет надеяться, что этот важнейший и принципиальнейший вопрос всей биологии будет решен в самое ближайшее время. По нашему мнению, в решении этого вопроса немалую роль предстоит сыграть и биосимметрии.

Биосимметрия, как важнейшая область всего учения о полярности в биологии, может внести также существенный вклад в изучение таких первостепенных проблем, как фотосинтез, природа наследственности, видообразование, биологическое действие радиации, проблема рака и другие. Поэтому всякое исследование в этой области является весьма актуальным, особенно если учесть, что до сих пор все еще отсутствует единая номенклатура и даже самое общее цельное представление об основных закономерностях право-левых признаков у растений. Ввиду недостатка фактических данных слабо разработана морфологическая сторона вопроса, не говоря уже о физиологическом, биохимическом, генетическом и биофизическом аспектах проблемы.

В первую очередь необходим самый глубокий и детальный анализ право-левых морфологических характеристик всех без исключения органов исследуемых растительных объектов, начиная от корней, стеблей, листьев и кончая соцветиями, плодами и семенами.

При изучении известных нам литературных источников, касающихся вопроса дисимметрии в растительном мире, мы обратили внимание на то, что наряду с довольно многочисленными сообщениями о различных типах дисимметрии у вегетативных органов, полностью отсутствуют данные о дисимметрии соцветий, плодов и семян у растений.

Между тем семена, плоды и соцветия многих культурных растений являются очень удобным объектом для подобных исследований. Особенно хорошо заметна дисимметрия у семян, плодов и соцветий большинства бобовых и злаковых культур. Учитывая почти полную неизученность этих органов растений в отношении явления дисимметрии, было предпринято исследование колоса пшеницы, ржи и ячменя, а также початка кукурузы и расположенных в них зерновок. Приводимые в этой статье данные являются результатом изучения явления правизны—левизны у кукурузы с учетом дисимметрии комплекса связанных друг с другом признаков.

Работа проводится с 1961 года на селекционно-экспериментальной станции отдела генетики Академии наук Молдавской ССР под руководством профессора А. Е. Коварского.

III. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ КУКУРУЗЫ И ПРОЯВЛЕНИЕ У НИХ ДИСИММЕТРИИ

Прежде чем перейти к изложению фактических данных исследований у кукурузы, уточним, что мы понимаем под правизной — левизной и симметричностью каждого из изученных признаков. Дисимметрия была обнаружена и изучена на трех основных объектах: зерновках, початках и всходах.

Если ориентировать зерновку кукурузы зародышевой частью к себе в плоскости, параллельной рабочему столу, можно обнаружить, что зародышевая ямка или занимает центральное положение или же заметно сдвинута к краю лицевой (широкой) стороны зерновки. По этому признаку сдвига зародыша различаем три фракции зерен: симметричные (зародыш не сдвинут ни в одну из сторон), левые (зародыш смещен к левому краю) и правые (зародыш смещен к правому краю) зерновки (см. рис. 1). Для надежности фракционирования рекомендуется

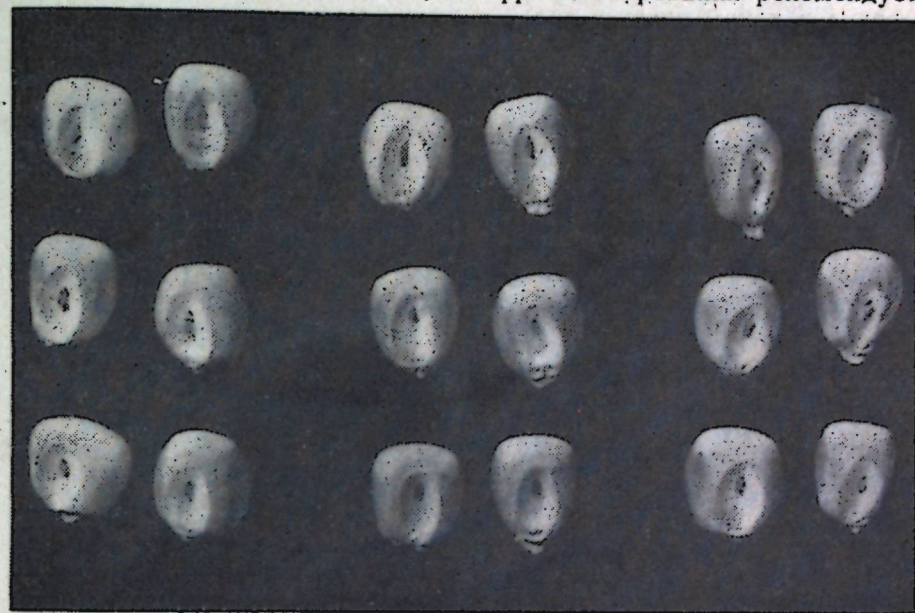


Рис. 1. Дисимметричные и симметричные зерновки. Слева направо: 1 — левые (по сдвигу зародыша); 2 — симметричные; 3 — правые зерновки.

располагать зерновки в фокусе поля зрения, не сдвигая их сильно вправо или влево от него. Желательно также, чтобы плоскость широкой лицевой стороны зерновки, на которой находится зародыш, при анализе была строго горизонтальной. Фракционирование можно облегчить, если рассматривать одну и ту же зерновку с нескольких положений: сначала зародышевой частью к себе, потом — от себя. При некотором навыке разделение на фракции проводится довольно быстро и точно. Изредка встречающиеся уродливые, деформированные и недоразвитые зерновки с трудно различимым положением зародыша или полным его отсутствием при анализе обычно не учитываются.

Понятно, что при смещении зародыша зерновка становится дисимметричной и по эндосперму. Если зародыш смещен влево, правая часть эндосперма (по отношению к зародышу) становится крупнее левой; при смещении зародыша вправо, наоборот, более крупной является левая часть эндосперма. Следовательно, зерновки, левые по смещению зародыша, в то же время являются правыми в отношении неравенства двух частей эндосперма; правые же по сдвигу зародыша зерновки являются одновременно левыми в отношении дисимметрии двух частей эндосперма. Мы особо подчеркиваем эту двойственную соотносительность формулировок дисимметрии зерновок, так как в ряде случаев намного удобнее оперировать формулировкой дисимметрии зерен по сдвигу зародыша, в других же случаях, напротив, гораздо удобнее учитывать дисимметрию зерновок по эндосперму. В каждом конкретном случае

будет особо уточняться, в каком смысле понимается тот или другой тип дисимметрии: по зародышу или по эндосперму.

Початки также можно разделить на группу дисимметричных (правых и левых) и симметричных. В основу идентификации каждой из трех фракций початков положен признак наличия или отсутствия спирализации рядов зерен, а также направление спирали (правый или левый винт), если она имеется. Спираль может быть у одних початков едва заметной, а у других — очень хорошо выраженной, крутой. Однако редко в каком початке число витков превышает значение 0,5; т. е.

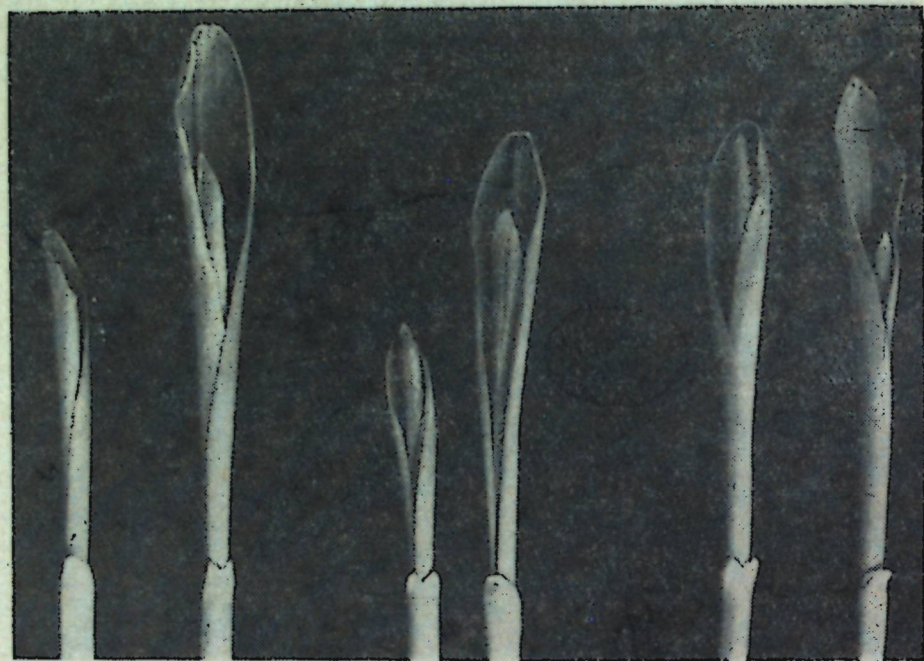


Рис. 2. Дисимметричные и симметричные всходы.
Слева направо: 1 — левые; 2 — симметричные; 3 — правые всходы.

спираль у изученных нами початков никогда не совершает и одного оборота на початок. Знак спирали (правая или левая) не зависит от того, рассматриваем ли мы початок в положении верхушкой к себе или верхушкой от себя. Этим анализ початков выгодно отличается от соответствующего анализа зерен. Следовательно, симметричные — это початки с прямыми рядами зерен; левые — початки с рядами зерен, смещенными по спирали влево; правые — початки с рядами, смещенными по спирали влево (см. рис. 3 и 4).

Правые, левые и симметричные всходы различаем по признаку рулонообразного заворачивания первых настоящих листочков (исключая coleoptile) у всходов. При изучении этого заворачивания было обнаружено, что, как правило, один из краев листочка перекрывает другой край. При этом в одних случаях перекрывающим является левая сторона листочка и при поперечном срезе через среднюю часть завернутого листочка в этом случае получим сечение левой спиральки. В других случаях перекрывающим является правый край листочка и при поперечном срезе в этом случае получаем правую спиральку. В сравнительно редких случаях встречается и симметричный тип всходов. У них ни один край листочка не перекрывает другой. Оба края завернуты

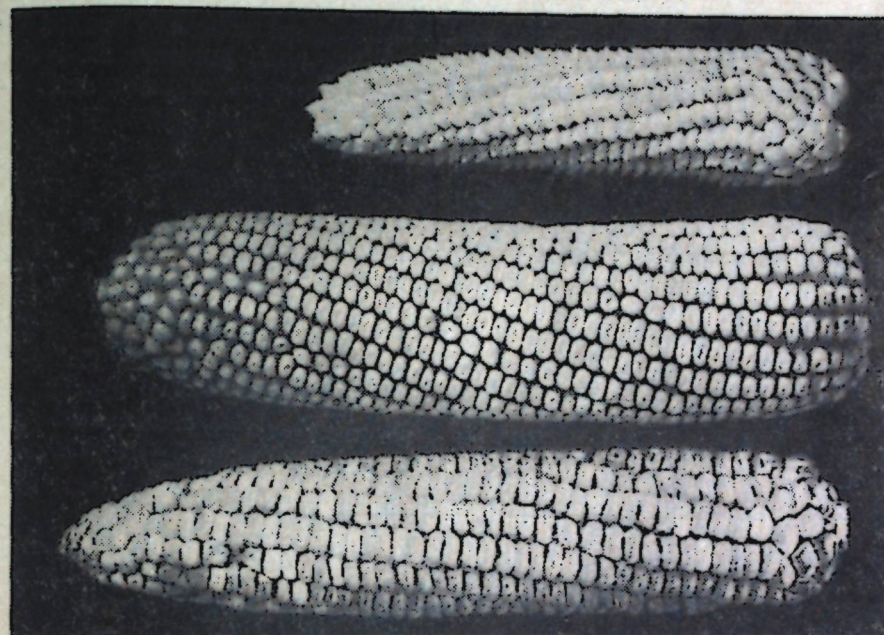


Рис. 3. Дисимметричные початки кукурузы разного происхождения.
Слева направо: 1 — правый початок сахарной кукурузы; 2 — правый початок зубчатой кукурузы; 3 — чаток рисовой кукурузы.

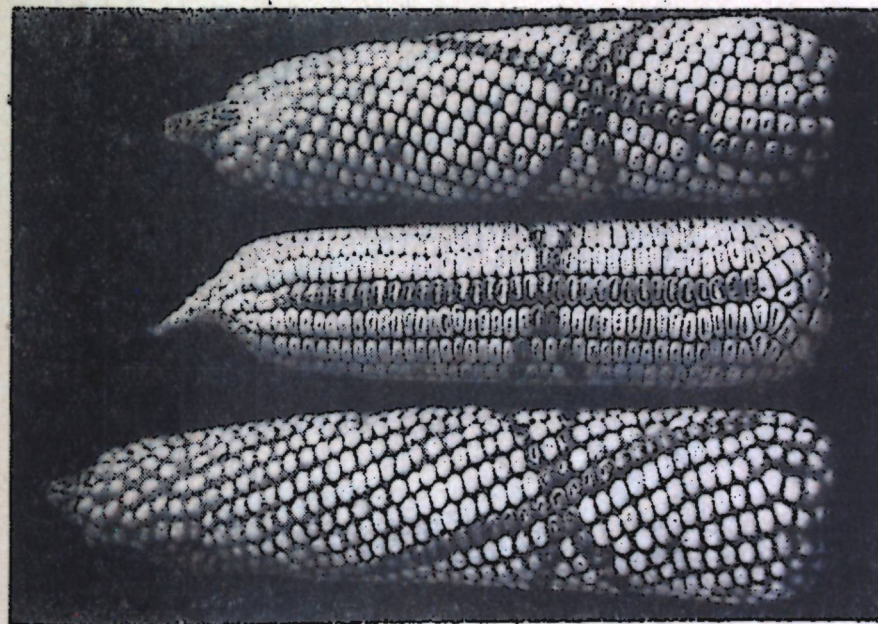


Рис. 4. Дисимметричные и симметричные початки.
Слева направо: 1 — левый; 2 — симметричный; 3 — правый початок. Закрашенные линии иллюстрируют направление систем. Ряды зерен, прямые или спиральные, состоят из зерновок, находящихся в точках пересечения двух противоположно направленных систем парастихных спиралей. В левом початке более круто поднимаются правые пара-

внутри, образуя каждый свою отдельную небольшую спиральку. В поперечном сечении такой первый листочек дает своеобразную двойную спиральку или, как мы ее называли, «кохлеонду» (см. рис. 2).

Все вышеуказанные группы право-левых признаков были обнаружены в 1961 году нами самостоятельно в процессе соответствующих наблюдений. В то же время, считаем своим долгом сообщить, что позже из литературных источников мы узнали о работах ряда авторов [95—97, 126—128], которые раньше нас отмечали существование таких же правых и левых всходов. Однако о симметричных всходах указанные авторы не упоминают. Не нашли мы до сих пор и работ, посвященных изучению дисимметрии зерен и початков.

I. Некоторые закономерности распределения правых, левых и симметричных зерен в початке

С целью изучения естественного соотношения трех фракций зерен в пределах некоторых распространенных самоопыленных линий, гибридов и свободноопыленных сортов кукурузы брались средние пробы из смеси зерен, обмолоченных из многих початков, после чего производилось фракционирование на 3 группы и подсчет зерен в пределах каждой из них.

Некоторые из полученных данных приведены в таблице 1.

Таблица 1

Соотношение правых, левых и симметричных зерен у некоторых сортов, гибридов и самоопыленных линий кукурузы

Сорт, линия, гибрид	Число зерен				$\frac{\Sigma d}{\Sigma l}$	$\frac{\Sigma d + l}{\Sigma n}$
	общее	симметричных	левых	правых		
Линия ВИР—43 (в себе)	7364	3108	2125	2131	1,00	1,37
Линия ВИР—38 (в себе)	5270	3969	646	655	1,01	0,33
Линия ВИР—38 (свобод. оп.)	2408	1885	300	323	1,07	0,35
Линия ВИР—44 (в себе)	6240	2962	1637	1911	1,16	1,32
Линия ВИР—44 (своб. опыл.)	2202	927	617	658	1,06	1,37
Линия ВИР—40 (в себе)	3960	1493	1215	1257	1,03	1,65
Гелберланмаис	1830	876	504	450	0,89	1,09
Гибрид ВИР—42	2304	1416	404	484	1,18	0,65

Из таблицы 1 видно, что у отдельных гибридов и линий значительно доминирует фракция симметричных зерен (0,33—0,65), у других, напротив, преобладают дисимметричные зерна (1,32—1,65). Количественное соотношение правых и левых зерен примерно одинаково везде, иногда с небольшими отклонениями (0,89—1,18).

Представляет интерес изучение соотношения 3 фракций зерен в симметричных, правоспиральных и левоспиральных початках. С этой целью у нескольких линий было отобрано по 3 наиболее типичных по-

чатка каждой фракции. Каждый початок обмолачивался отдельно, после чего производилось фракционирование зерен и подсчет каждой фракции.

Таблица 2

Соотношение правых, левых и симметричных зерен в правых, левых и симметричных початках некоторых линий

Линия	Число рядов в початке	Фракция початка	Число зерен				$\frac{\Sigma d}{\Sigma l}$	$\frac{\Sigma d + l}{\Sigma n}$
			общее	левых	симметричных	правых		
I. ВИР—43	12	симметр.	373	111	152	110	1,00	1,38
	12	"	474	145	185	144	1,00	1,56
	12	"	412	122	178	112	0,92	1,31
	14	левый	490	165	246	79	0,48	0,98
	14	"	499	165	219	115	0,70	1,28
	14	"	498	171	228	99	0,58	1,28
	14	правый	492	105	219	168	1,60	1,24
	14	"	514	112	200	202	1,80	1,52
	14	"	529	108	249	172	1,61	1,12
II. ВИР—38	16	симметр.	511	61	385	65	1,06	0,32
	16	"	444	46	345	53	1,15	0,28
	20	"	513	90	362	61	0,70	0,41
	18	левый	409	115	261	33	0,28	0,56
	18	"	605	144	390	71	0,49	0,55
	18	"	622	115	448	59	0,51	0,38
	18	правый	529	35	400	94	2,70	0,32
	22	"	594	51	446	97	1,90	0,33
	18	"	500	52	363	85	1,63	0,37

Распределение правых, левых и симметричных зерен находится в прямой зависимости от типа початка. В симметричных початках количественные различия между фракциями правых и левых зерен очень незначительны, а часто совсем отсутствуют. В дисимметричных же початках, напротив, эти различия очень значительны. В правоспиральных початках явно преобладают правые зерновки (по смещению зародыша), в левоспиральных початках доминируют левые зерновки. При изучении таблицы 2 можно отметить и еще одно интересное явление. В то время как для симметричных початков характерно четное число пар рядов (12, 16, 20), для правых и левых початков число пар рядов зерен, как правило, является нечетным (14, 18, 22). Эта интересная закономерность тесно связана с особенностями структуры початка. Ее обсуждению посвящен один из разделов настоящей работы.

Таблица 3

Распределение правых, левых и симметричных зерен в рядах
початков линии ВИР-44

№ и фракция початка	№ ряда зерен	Число зерен				№ и фракция початка	№ ряда зерен	Число зерен			
		общее	левых	симметрич- ных	правых			общее	левых	симметрич- ных	правых
I-й симме- тричный . .	1	32	19	13	0	III правый	1	14	2	8	4
	2	33	2	12	19		2	15	2	7	6
	3	36	18	15	3		3	18	4	12	2
	4	35	1	9	25		4	14	1	6	7
	5	35	21	11	3		5	20	5	9	6
	6	31	0	13	18		6	19	0	11	8
	7	32	22	10	0		7	18	5	10	3
	8	34	0	13	21		8	16	4	5	7
	9	34	17	15	2		9	21	8	9	4
	10	32	0	15	17		10	19	3	6	10
	11	34	24	10	0		11	19	2	12	5
	12	34	2	12	20		12	15	5	7	3
Σ нечетных рядов . .						Σ нечетных рядов . .	—	128	34	64	30
Σ четных рядов						Σ четных рядов	—	120	15	52	53
Σ общая						Σ общая	—	248	49	116	83
II правый . .	1	37	17	17	3	IV правый	1	41	10	15	16
	2	37	2	12	23		2	42	6	15	21
	3	39	19	15	5		3	42	6	19	17
	4	37	1	13	23		4	45	2	20	23
	5	38	14	19	5		5	45	8	23	14
	6	37	2	13	22		6	42	3	19	20
	7	39	15	17	7		7	45	11	21	13
	8	37	1	15	21		8	45	6	15	24
	9	37	18	15	4		9	42	8	22	12
	10	38	3	21	14		10	45	5	19	21
	11	37	8	20	9		11	44	7	20	17
	12	36	2	14	20		12	44	4	20	20
	13	38	8	26	4		13	44	3	26	15
	14	36	0	12	24		14	45	5	17	23
Σ нечетных рядов						Σ нечетных рядов	—	303	53	146	104
Σ четных рядов						Σ четных рядов	—	308	31	125	152
Σ общая						Σ общая	—	611	84	271	256

Анализ распределения правых, левых и симметричных зерен по рядам початка производится в следующем порядке. Зерновки обычно расположены в ряду зародышами к верхушке початка. Поэтому и анализ проводится при расположении початка верхушкой к себе. Обмолачиваем любой единичный ряд зерен, фракционируем его зерновки и подсчитываем соотношение фракций. Если в группе диссимметричных зерен ряда преобладают левые (по смещению зародыша), анализ продолжается дальше путем обмолота и фракционирования в последовательном порядке всех остальных рядов початка слева направо. Если же в первом обмолоченном ряду зерен преобладает правая (по сдвигу зародыша) фракция, то дополнительно обмолачиваем еще один ряд слева и лишь после его анализа продолжаем анализ остальных рядов зерен в обычном порядке (слева направо). В таблице 3 приведены результаты подобного анализа, проведенного на нескольких початках линии ВИР-44. Везде наблюдается одна и та же закономерность: последовательно чередующиеся вертикальные ряды зерен в початке резко различаются между собой по соотношению правых и левых (по сдвигу зародыша) зерен. Ряды с преобладанием правых зерен мы назвали правыми, а ряды с преобладанием левых зерен — левыми. Для удобства левые ряды были обозначены нечетными порядковыми номерами (1, 3, 5, 7...), правые же ряды — четными порядковыми номерами (2, 4, 6, 8...). Число правых и левых рядов в початке всегда одинаково, что косвенно проявляется в четности (кратности числу 2) количества рядов зерен в початке. Каждые два соседних ряда образуют одну сопряженную право-левую пару (дипольный ряд). Характерно, что, помимо преобладающей соответственно левой или правой фракции зерен, левые и правые ряды включают в себя также симметричную фракцию и фракцию зерен — антиподов (для левого ряда это правые зерна, для правого ряда — левые).

В симметричных початках, обычно в левых рядах, резко преобладают левые зерна (в пределах дисимметричной фракции), в правых рядах, напротив, резко доминируют правые зерна. Это хорошо видно на примере первого початка таблицы 3. На початках 2—4 этой же таблицы можно проследить эволюцию усиления дисимметрии правых рядов по сравнению с левыми при анализе правых початков в порядке нарастания крутизны их спиралей. Во втором початке, как и в первом, в левых рядах еще доминируют левые, а в правых рядах — правые зерна. Однако, в отличие от первого (симметричного) початка, степень дисимметрии правых и левых рядов не одинакова: преобладает дисимметрия правых рядов. Общее число правых зерен в початке также больше. В третьем початке дисимметрия правых рядов сохраняется на высоком уровне, в то же время в левых рядах дисимметрия исчезает (число левых и правых зерен практически одинаково). И, наконец, в четвертом початке левые ряды приобретают инверсный тип дисимметрии, то есть вместо левых зерен в них начинают преобладать, как и в правых рядах, правые зерна. Однако правая дисимметрия у левых рядов почти в три раза слабее, чем у правых рядов того же початка.

Следовательно, в симметричных початках дипольные пары рядов внутренне уравновешены, в дисимметричных же початках дипольные пары рядов поляризованы (вправо — в правых початках и влево — в левых початках. Чем резче выражена спирализация, тем сильнее поляризуются ряды — диполи.

Морфологически дипольная пара рядов соответствует продольному ряду парных колосков. В каждом колоске развивает зерно лишь один

из двух цветков. В отдельных случаях спаренность рядов зерен очень хорошо видна (рис. 7 и 6).

При изучении данных порядкового анализа початков было отмечено, что колебания в степени дисимметрии наблюдаются не только при сопоставлении группы правых и группы левых рядов, но и в пределах каждой из указанных групп. Так, из 7 правых рядов 3 могут быть более резко дисимметричными, а остальные 4 — слабо дисимметричными. Это же относится и к левым рядам початка. На первый взгляд кажется, что эти колебания лишены всякой закономерности. Однако это не так. После тщательного изучения схем порядкового анализа початков было обнаружено, что правые ряды с особо резко выраженной правизной (по числу находящихся в них правых зерен) обычно граничат с левыми рядами, у которых уровень левой дисимметрии несколько снижен. В другой зоне того же самого початка можно наблюдать противоположную картину: левые ряды значительно усиливают степень левизны, а чередующиеся с ними правые ряды, напротив, заметно снижают степень однозначной дисимметрии.

В результате указанного явления любой початок можно разделить на две четко разграниченные половинки, заметно различающиеся по соотношению находящихся в них правых и левых зерен. Половинка початка, в которой имеет место снижение дисимметрии правых рядов и увеличение дисимметрии левых рядов, получила название левой; другая половинка — с пониженной дисимметрией левых рядов и повышенной дисимметрией правых рядов — была названа правой.

В правой половинке симметричных початков обычно преобладают правые зерна, в левой половинке — левые зерна. В левых початках левая половинка обычно имеет больше левых, чем противоположная правая, хотя в обеих половинках левых зерен больше, чем правых. Подобная же картина имеет место и у правых початков.

Разделение початка на правую и левую половинки производится на глаз при изучении схем анализа початков. Обычно зоны преобладания правых и соответственно левых зерен видны довольно хорошо и могут быть разделены без особого труда. В последнее время наметилась возможность увязки правой и левой половинок початка с верхним и нижним смещением оснований рядов зерен. Этот вопрос в настоящее время изучается.

На таблице 4 в каждом початке выделены зоны А и В, соответствующие правым и левым половинкам. Суммарные соотношения трех фракций зерен в пределах каждой из половинок сдвинуты или вправо, или влево.

Обращает на себя внимание явный параллелизм суммарных значений (1:п:d) — отношений зерен в правых и левых половинках с соответствующими суммарными отношениями трех фракций зерен в правых и левых рядах одного и того же початка. Это хорошо видно из таблицы 4. В ряде случаев отношения 3 фракций зерен в правых рядах и правой половинке, а также в левых рядах и левой половинке совпадают полностью (I и III початки). В других случаях правые и левые половинки могут быть поляризованы сильнее, чем правые и левые ряды. В третьей группе случаев, наоборот, поляризация правых и левых рядов превышает поляризацию правых и левых половинок початка (IV початок). При этом наблюдается обратная зависимость между степенью дисимметрии половинок и степенью дисимметрии рядов: чем резче поляризованы половинки, тем слабее поляризация рядов, и наоборот. По-видимому, указанная зависимость отражает взаимодей-

Таблица 4

Правые и левые половинки в початках гибрида $C_5 \times 0,14$

№ початка и фракция	№ ряда зерен	Число зерен				№ початка и фракция	№ ряда зерен	Число зерен			
		общее	левых	симметричных	правых			общее	левых	симметричных	правых
I правый А.	1	40	4	23	13	III левый А.	1	35	7	17	11
	2	39	0	20	19		2	33	5	23	5
	3	39	0	26	13		3	33	5	19	9
	4	39	2	18	19		4	33	11	14	8
	5	38	0	23	15		5	26	9	17	0
	6	34	2	17	15		6	36	6	20	10
	7	38	0	23	15		7	34	12	19	3
	8	36	0	19	17		8	32	8	20	4
	9	34	0	17	17		9	35	14	16	5
	10	38	2	14	22						
B.	11	39	1	14	24	B.	10	35	7	26	2
	12	39	2	19	18		11	39	7	23	9
	13	37	1	20	16		12	37	5	30	2
	14	38	0	14	24		13	30	10	14	6
	15	35	3	20	12		14	31	6	23	2
	16	36	3	12	21		15	36	8	23	5
	17	41	2	20	19		16	38	9	21	8
	18	39	3	10	26		17	36	5	25	6
	19	37	1	14	22		18	39	5	28	6
	20	38	0	22	16						
Σ нечетных рядов	—	378	12	200	166	Σ нечетных рядов	—	304	77	173	54
Σ четных рядов	—	376	14	165	197	Σ четных рядов	—	314	62	205	47
Σ А	—	377	10	202	165	Σ А	—	297	77	165	55
Σ В	—	377	16	163	198	Σ В	—	321	62	213	46
Σ общая	—	754	26	365	363	Σ общая	—	618	139	378	101
II симметричный А.	1	44	9	25	10	IV симметричный А.	1	40	20	16	4
	2	39	3	27	9		2	47	6	23	18
	3	44	8	26	10		3	49	29	19	1
	4	49	10	23	16		4	46	4	23	19
	5	47	8	24	15		5	46	22	20	4
	6	43	2	28	13		6	47	2	21	24
	7	45	9	24	12	B.	7	49	13	31	5
	8	44	9	23	12		8	49	4	22	23
B.	9	44	11	24	9		9	47	11	32	4
	10	44	6	29	9		10	44	2	16	26
	11	49	16	28	5		11	45	18	20	7
	12	46	6	28	12		12	46	4	24	18
	13	47	10	26	11						
	14	39	7	23	9	Σ нечетных рядов	—	276	113	138	25
	15	45	13	24	8	Σ четных рядов	—	279	22	129	128
	16	41	7	24	10	Σ А	—	275	83	122	70
Σ нечетных рядов	—	365	84	201	80	Σ В	—	280	52	145	83
Σ четных рядов	—	345	50	205	90	Σ общая	—	555	135	267	153
Σ А	—	355	58	200	97						
Σ В	—	355	76	206	73						
Σ общая	—	710	134	406	170						

ствие двух противоположно направленных диссимметрических агентов, определяющих общую диссимметрию початка.

Исходя из отмеченного параллелизма в показателях диссимметрии правой и левой половинок початка, с одной стороны, и в показателях диссимметрии суммарных значений правых и левых рядов — с другой, можно вывести ряд важных закономерностей (на примере 12-рядного початка).

$$\begin{aligned}\Sigma(l:n:d)L - \text{рядов} &= \Sigma(l:n:d)L - \text{половинки} \\ \Sigma(l:n:d)D - \text{рядов} &= \Sigma(l:n:d)D - \text{половинки.}\end{aligned}\quad (1)$$

Левые ряды, как уже отмечалось, обозначаем нечетными порядковыми номерами, правые ряды — четными номерами. Тогда

$$\begin{aligned}\Sigma(l:n:d)[1+3+5+7+9+11] &= \Sigma(l:n:d)[1+2+3+4+5+6]; \\ \Sigma(l:n:d)[2+4+6+8+10+12] &= \Sigma(l:n:d)[7+8+9+10+11+12].\end{aligned}$$

В левой половине расчленим группу правых и группу левых рядов, то же делаем и в правой половине. В общей совокупности левых рядов выделяем отдельно левые ряды, входящие в левую половину, и левые ряды, входящие в состав правой половины.

Аналогичную операцию производим и с общей совокупностью правых рядов. Тогда оба равенства приобретут следующий вид:

$$\begin{aligned}\Sigma(l:n:d)[1+3+5] + \Sigma(l:n:d)[7+9+11] &= \Sigma(l:n:d)[1+3+5] + \\ &+ \Sigma(l:n:d)[2+4+6] \\ \Sigma(l:n:d)[2+4+6] + \Sigma(l:n:d)[8+10+12] &= \Sigma(l:n:d)[7+9+11] + \\ &+ \Sigma(l:n:d)[8+10+12].\end{aligned}$$

После соответствующих сокращений совпадающих для обеих сторон членов равенств получим, что

$$\begin{aligned}\Sigma(l:n:d)[7+9+11] &= \Sigma(l:n:d)[2+4+6] \text{ для } -L \\ \Sigma(l:n:d)[2+4+6] &= \Sigma(l:n:d)[7+9+11] \text{ для } -D.\end{aligned}\quad (2)$$

Следовательно, суммарные отношения трех фракций зерен у правых рядов, входящих в состав левой половины початка, и у левых рядов, входящих в состав правой половины початка, равны между собой.

В то же время казалось бы совершенно аналогичны предыдущим равенства

$$\begin{aligned}\Sigma(l:n:d)[1+3+5] &\neq \Sigma(l:n:d)[8+10+12] - L \\ \Sigma(l:n:d)[8+10+12] &\neq \Sigma(l:n:d)[1+3+5] - D\end{aligned}\quad (3)$$

не оправдываются.

Это значит, что суммарные соотношения трех фракций зерен у правых рядов правой половины початка и у левых рядов левой половины резко различаются между собой.

Приведем пример (1 поч.). Подставим в полученное равенство (2) значения соотношения фракций зерен для отдельных рядов. Получим:

$$(6l + 88n + 92d) = (8l + 88n + 92d).$$

Подставим теперь соответствующие значения соотношений фракций для индивидуальных рядов в неравенство (3):

$$(4l + 112n + 73d) \neq (8l + 77n + 105d).$$

Как видим, левая часть бывшего равенства во втором примере сдвигается несколько влево за счет значительного снижения количества правых зерен. Напротив, правая часть бывшего равенства во втором случае заметно сдвигается вправо за счет некоторого увеличения числа правых зерен.

Совершенно аналогичные данные можно получить и для других початков.

Таким образом, степень диссимметрии рядов находится в прямой зависимости от их положения в початке: в правой половине початка усиливается одноименная диссимметрия правых (четных) рядов и одновременно ослабляется левая диссимметрия левых (нечетных) рядов; в левой половине початка, наоборот, увеличивается одноименная диссимметрия левых рядов и снижается правая диссимметрия четных (правых) рядов. Максимально контрастны по соотношению трех фракций зерен правые ряды правой половины и левые ряды левой половины. Максимально близки по соотношению трех фракций зерен правые ряды левой половины и левые ряды зерен правой половины.

Учитывая эту поляризацию правых и левых рядов в одноименных половинах початка, левую и правую половины можно представить в виде систем, состоящих из дипольных пар рядов. Например, в 1 початке (табл. 4) левая половина состоит из следующих пяти диполей:

$$(1-2) + (3-4) + (5-6) + (7-8) + (9-10);$$

правая половина — из других пяти диполей:

$$(11-12) + (13-14) + (15-16) + (17-18) + (19-20).$$

Суммарный диполь левой половины:

$$(1+3+5+7+9) - (2+4+6+8+10) \\ (4l:112n:73d) - (8l:88n:93d).$$

Суммарный диполь правой половины:

$$(11+13+15+17+19) - (12+14+16+18+20) \\ (6l:88n:92d) - (8l:77n:105d).$$

Хорошо видно, что в правой половине початка суммарный диполь поляризован вправо, а в левой половине суммарный диполь поляризован влево (в сторону относительного преобладания левой фракции и снижения правой фракции).

Число дипольных пар в симметричных початках в левой и правой половинах чаще всего одинаково, так как симметричные початки в большинстве случаев имеют число дипольных пар рядов; кратное 2 (4, 6, 8, 10 и т. д.). Особый тип условий встречаем при изучении диссимметрии рядов зерен в початках с нечетным числом дипольных пар рядов (5, 7, 9, 11 и т. д.). В этом случае одна из половинок початка (правая или левая) приобретает одну дополнительную дипольную пару рядов по сравнению с противоположной половиной.

Таблица 5

Число рядов зерен в початке	Дипольные системы левых половинок початков	Дипольные системы правых половинок початков
8 рядов	(1+3)-(2+4)	(5+7)-(6+8)
10 рядов а)	(1+3)-(2+4)	(5+7+9)-(6+8+10)
б)	(1+3+5)-(2+4+6)	(7+9)-(8+10)
12 рядов	(1+3+5)-(2+4+6)	(7+9+11)-(8+10+12)
14 рядов а)	(1+3+5)-(2+4+6)	(7+9+11+13)-(8+10+12+14)
б)	(1+3+5+7)-(2+4+6+8)	(9+11+13)-(10+12+14)
16 рядов	(1+3+5+7)-(2+4+6+8)	(9+11+13+15)-(10+12+14+16)
18 рядов а)	(1+3+5+7)-(2+4+6+8)	(9+11+13+15+17)-(10+12+14+16+18)
б)	(1+3+5+7+9)-(2+4+6+8+10)	(11+13+15+17)-(12+14+16+18)
20 рядов	(1+3+5+7+9)-(2+4+6+8+10)	(11+13+15+17+19)-(12+14+16+18+20)

Из схемы явствует следующее:

1. Початки с 8, 12, 16, 20 и т. д. рядами зерен равновесны по числу дипольных пар в контрастных (правой и левой) половинках. Початки с 10, 14, 18 и 22 рядами зерен неравновесны и имеют в правой и левой половинках разное количество дипольных пар.

2. Указанная несбалансированность дипольных систем контрастных половинок может быть представлена двумя модификациями: в одном случае дополнительный диполь находится в левой половинке початка, в другом — в правой половинке.

3. Чем меньше число рядов зерен в початке, тем значительней должна быть относительная несбалансированность, вызываемая наличием в одной из половинок дополнительного диполя. Так, если в 10-рядном початке нарушение дипольного равновесия правой и левой половинок достигает 20% (60—40%), то в початке с 14 рядами зерен разница сокращается уже до 14% (57—43%), а в 18-рядном — до 10% (55—45%) и т. д.

Отсюда был сделан вывод, что группу симметричных початков составляют в основном початки с четным числом (кратным 2) дипольных пар рядов (8, 12, 16, 20, 24 и т. д. рядов зерен). Внутренняя сбалансированность дипольных систем правой и левой половинок внешне проявляется в отсутствии спирализации, то есть в симметричности початка. В свою очередь, группа диссимметричных початков состоит в основном из початков с нечетным числом (некратным 2) дипольных пар рядов (10, 14, 18, 22 и т. д. рядов зерен). Початки с дополнительным диполем в левой половинке имеют левоспиральную закрученность рядов (левые початки). Початки с дополнительной дипольной парой рядов в правой половинке имеют правоспиральную закрученность рядов (правые початки). У початков с 10 и 14 рядами зерен спирализация обычно более крутая, чем у початков с 18 и 22 рядами, что зависит от степени относительной несбалансированности, вызываемой наличием дополнительного диполя в початках с разным числом рядов зерен.

С целью проверки указанных закономерных связей, выведенных теоретически при анализе правых и левых рядов и половинок в початке, был произведен подсчет встречаемости разных чисел рядов зерен среди фракций симметричных, правых и левых початков в отдельности.

Из данных таблицы 4 видно, что в пределах группы диссимметричных початков (как правых, так и левых) явно преобладают початки с нечетным количеством дипольных пар рядов (90—93%). В то же время среди симметричных початков, наоборот, резко доминируют (90%) початки с четным (кратным 2) числом дипольных пар рядов. Исключения, хотя и не превышающие 10%, все же наблюдаются.

2. Особенности морфологии мужского и женского соцветий кукурузы в связи с явлением диссимметрии

Мужское соцветие (метелка) состоит из центрального колоса и нескольких боковых веточек. Обычно каждый узел центрального колоса и боковых веточек несет одну пару колосков, в каждом из которых развивается по 1—2 тычиночных цветка. Узлы с парами колосков располагаются на центральном стержне метелки мутовками по 2 или 3 узла. Обычно растения с 8-рядными початками имеют мутовки, состоящие из 2 пар колосков; растения с 12-рядными початками имеют колосковые пары, расположенные мутовками по 3. У 8-рядных форм колосковые пары располагаются супротивно и взаимно перпендикулярно. Это значит, что если в одной мутовке одна колосковая пара располагается на

Таблица 6

Распределение симметричных, правоспиральных и левоспиральных початков в зависимости от числа дипольных пар рядов зерен

Фракция початков	Число початков с указанным количеством рядов зерен (дипольных пар)													
	8	10	12	14	16	18	20	22	24	С нечетным числом ди- полей	С четным числом ди- полей	%, нечетных	%, четных	Всего произ- лизировано початков
	4	5	6	7	8	9	10	11	12					
Левые . .	0	8	7	256	14	112	8	10	0	386	29	93,0	7,0	415
правые . .	0	13	8	267	34	132	8	7	0	419	50	89,4	10,6	469
Симме- тричные .	1	2	126	31	425	28	79	9	1	70	632	10,0	90,0	702
Итого .	1	23	141	554	473	272	95	26	1	875	711	55,2	44,8	1586

северной стороне центрального колоса, а другая — на южной, то в следующей мутовке один узел (пара колосков) находится на восточной, а другой — на западной стороне главного колоса метелки; в третьей мутовке — снова на северной и южной сторонах и т. д. в том же порядке. Если посмотреть вдоль такого центрального колоса метелки сверху вниз, можно обнаружить, что пары колосков располагаются на четырех сторонах оси центрального колоса, образуя 8 рядов колосков (ортостихов). Початки с 8 рядами зерен обычно встречаются на растениях, у которых главный колос метелки также имеет 8 рядов колосков. Та же картина имеет место и у 12-рядных форм. Если в одной мутовке колосковые пары располагаются в порядке 2, 6 и 10, то в следующей мутовке они располагаются в порядке 12, 4 и 8, потом снова 2, 6 и 10 и т. д. Если рассматривать такой центральный колос сверху вниз, можно заметить, что колосковые пары располагаются на 6 сторонах колоса, образуя 12 рядов колосков (ортостихов). В ряде случаев на стержне главного колоса хорошо заметны выпуклые продольные полосы, соединяющие узлы (пары колосков) одного ряда. Растения с 12-рядными початками имеют метелки, центральные колосья у которых имеют также 12 рядов колосков.

Своеобразно располагаются колосковые пары на центральных колосьях метелок у растений, формирующих 10-рядные початки. В этом случае пары колосков располагаются то в двойные, то в тройные мутовки, чаще всего в чередующемся порядке. Понятно, что это вызывает определенную несбалансированность в расположении колосков метелок при внимательном наблюдении часто можно обнаружить некоторую спиральность в расположении колосков. Обычно такая спиральность выражена слабее, чем на початках. На 8- и 12-рядных центральных колосьях спиральность в расположении рядов колосков обычно не прослеживается.

У растений с початками, имеющими больше 12 рядов зерен, порядок расположения колосков в главном колосе метелки усложняется ввиду нарастающего значения эффекта конденсации [89]. Если обычно каждый узел на веточках метелки имеет по одной паре колосков, то в некоторых случаях в результате слияния 2—5 последовательных междоузлий могут возникать сложные узлы, несущие по 2—5 пар колосков. Anderson E. [89] считает, что число рядов зерен в початке определяется

взаимодействием двух факторов: числом пар колосков в одной мутовке и степенью конденсации.

Диаграмма 1, показывающая как взаимодействуют мутовчатость и конденсация при определении числа рядов зерен в початке (по Андерсону). Число пар колосков в одной мутовке представлено горизонтальной осью, степень конденсации (от 1 до 2 пар колосков на узел) представлена вертикальной осью. Числа в центре показывают значение количеств рядов зерен в початке, ожидаемых при отсутствии модифицирующих факторов.

Конденсация	2,0	16	20	24
		12	14	18
	1,0	8	10	12
		2	3	

Мутовки центрального колоса.

В растениях без конденсации с метелками, центральные колосья которых имеют мутовки, состоящие из трех пар колосков. С другой стороны, початки с 12 рядами зерен могут завязываться и на растениях, центральный колос метелок которых имеет мутовки, состоящие из двух пар колосков, однако уже при степени конденсации, равной 1,5, указанные два типа растений можно распознать при изучении их метелок.

При изучении диаграммы 1 обращает на себя внимание связь степени конденсации с четностью числа рядов зерен и мутовчатости с нечетным числом рядов зерен. Можно полагать, что большинство симметричных початков образуется на растениях с двойной мутовкой расположения пар колосков на центральном колосе, имеющих к тому же склонность к конденсации. Напротив, дисимметричные початки, по видимому, формируются в основном на растениях с переходным (от двойной к тройной) типом и тройной мутовкой в расположении колосковых пар.

Фактом существования двух различных типов материнских растений для початков с одним и тем же числом рядов зерен можно объяснить и редкие случаи нахождения дисимметричных (спиральных) початков с четным числом дипольных пар рядов (12, 16, 20 рядов зерен), а также симметричных (с прямыми рядами) початков с нечетным числом дипольных пар рядов (10, 14, 18, 22 ряда зерен).

Следовательно, нарастание симметричности идет параллельно увеличению степени конденсации; нарастание же дисимметричности соответствует степени усложнения мутовок пар колосков на центральном колосе метелки. При учете этих факторов становится понятным наличие 10-процентных исключений из правила связи четности — нечетности дипольных пар рядов с симметричностью — спиральностью початков (см. табл. 6).

Женское соцветие кукурузы (початок) состоит из толстого стержня с продольно расположенными на нем парами колосков. Один ряд парных колосков состоит обычно из 2 рядов зерен, так как из двух женских цветков колоска плодущим является лишь один. Следовательно, один дипольный ряд, состоящий из двух рядов зерен, представляет собой элементарный колос с двумя рядами колосков. В ряде случаев элементарные колосья (дипольные ряды) отделены друг от друга на початке широкими бороздками (см. рис. 4). Отдельные початки могут включать от 2 до 15 элементарных колосьев. На одном и том же растении несколько початков может иметь разное число рядов зерен. Часто один из

початков одного и то же растения является симметричным, а другой — спиральным.

В некоторых случаях отдельные женские колоски могут содержать два зерна вместо одного. Эти дополнительные зерновки нарушают правильный строй рядов, а если их много, ряды могут полностью исчезать (см. рис. 5). Однако чаще всего встречаются лишь отдельные случайные ромбовидные зерновки, зажатые между двумя соседними рядами. По нашим наблюдениям, наиболее часто они появляются в виде свое-

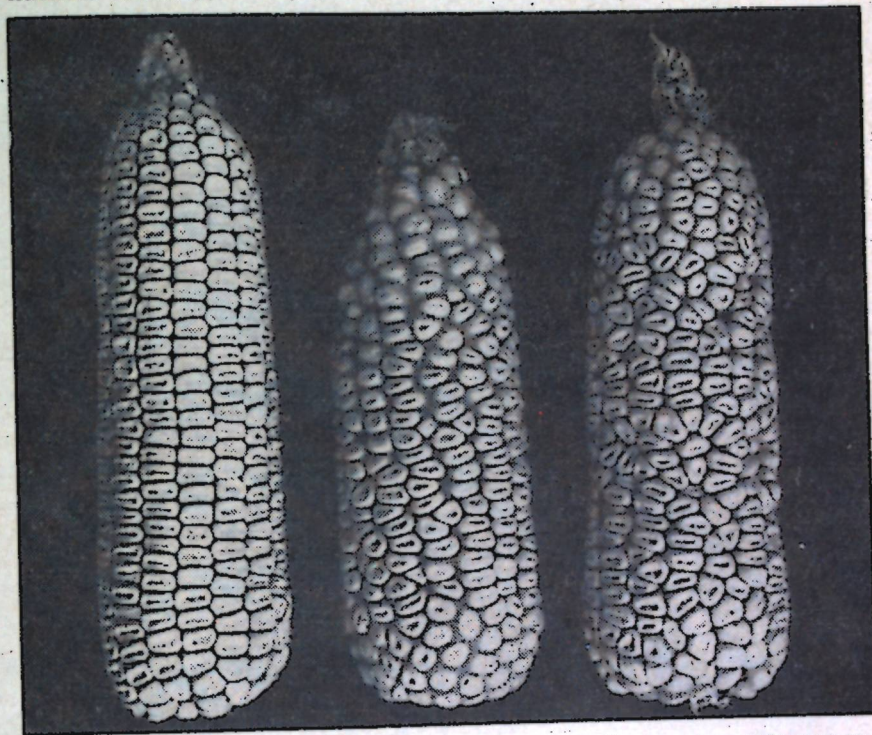


Рис. 5. Початки с нарушенными рядами зерен из-за появления добавочных зерновок. Вместо нормально плодущего одного цветка в колоске зерновки формируют оба цветка.

Слева направо: 1 — початок с правильными четкими рядами, в каждом колоске которого плодущим является лишь один цветок; 2 — початок с отдельными вкраплениями добавочных зерновок, ряды несколько смазаны; 3 — початок со многими добавочными зерновками, четкость рядов сильно нарушена.

образной кольцевой зоны на границе между верхней и средней третью початка. Добавочные зерна обычно мельче нормальных, а зародыши их часто направлены не к верхушке початка, как у нормальных зерен, а к его основанию. Среди добавочных зерен много дисимметричных зерновок. Описанное явление «переполненности» початка зернами встречается у самоопыленных линий намного чаще, чем у гибридов или сортов (например, линии ВР-40 и ВР-43). Некоторые авторы [121] считают, что указанный признак нечеткости рядов зерен тесно связан с уклонением подобных форм кукурузы в сторону женского типа растений.

Если очистить стержень зрелого початка от всех прицветников и пленок, можно увидеть, что углубления от пар зерновок расположены по серии спиралей. Число спиралей коррелирует с числом рядов зерен, и виток спирали определяет форму поперечного сечения зерна [80]. Принято считать, что каждая пара колосков расположена в пазухе ги-

потетического листа, что позволяет рассмотрение структуры початка с филлотаксической точки зрения. Зерна на початке очень сближены по сравнению с листьями на стебле, поэтому последовательный возраст пар зерен установить очень трудно. Проблема еще больше усложняется тем, что основная спираль, соединяющая пары зерен по возрасту, маскируется целой системой вторичных, более резко выраженных морфологически спиралей. А. Кернер [31] сообщает, что такие вторичные винтообразные ряды заметны у многих сочных, мясистых растений (*Sedum*, *Sempervivum*), у видов *Pandanus* и *Yucca*, на ветках плаунов и хвойных и особенно хорошо видны на соцветиях сложноцветных (в том числе и у рядов зерен в корзинке подсолнечника) и шишках хвойных. Такие спиральные линии были названы **парастихами**. Парастихные линии одновременно идут вправо и влево, однако число правых и левых спиралей, а также степень крутости их витков неодинаковы.

До сих пор, насколько нам известно, попыток трактовки початка как сложной системы парастихных линий не предпринималось.

Тип спиральности початка можно отнести к группе сложного спирального расположения (по классификации О. Schüepf) [146]. Согласно этому типу наиболее хорошо видимая спираль представляет собой совокупность точек, размещающихся в местах пересечения двух систем первичных спиральных линий, поднимающихся вокруг плоскости конуса в противоположных направлениях. Если число и склонение противоположно направленных парастихов одинаковы, вторичная спираль исчезает, уступая место прямолинейному расположению точек пересечения.

Обычно бросающаяся в глаза спирализация рядов зерен в початке является вторичной, производной. Витки этой спирали очень растянутые, состоят из совокупности зерен, являющихся точками пересечения двух систем гораздо более сжатых противоположно направленных первичных спиралей (парастихов). В большинстве случаев, особенно у початков с небольшим числом зерен и крупными зерновками, обнаружить системы парастихов довольно трудно, однако в мелкозерных и многорядных початках они хорошо видны (см. рис. 7).

Таблица 7

Угловые характеристики правых, левых и симметричных початков

Фракция початка	Угол пересечения правого и левого парастихов	Угол пересечения рядов зерен с правыми парастихами	Угол пересечения рядов зерен с левыми парастихами
левый . . .	123°	90°	57°
правый . . .	123°	57°	90°
симметричный	123°	57°	57°

Вторичная спираль, совпадающая с рядами зерен, в левых початках при пересечении с левыми парастихами образует острый угол, а при пересечении с правыми парастихами — прямой угол. Обратные соотношения наблюдаем в правых початках. В симметричных початках вторичная спираль при пересечении с обоими типами парастихов образует один и тот же острый угол.

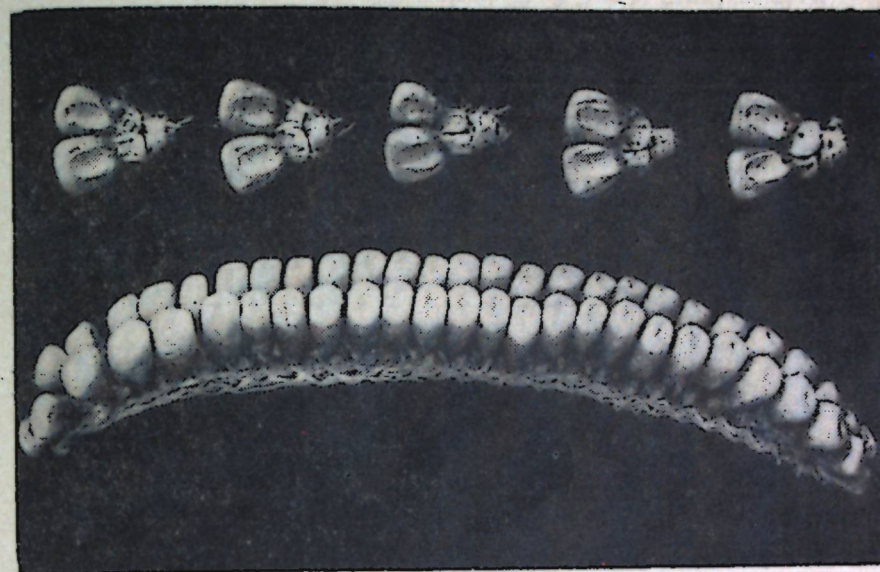


Рис. 6. Элементарный колос (дипольная пара рядов зерен) початка кукурузы. Видна тесная морфологическая связь между двумя близлежащими рядами зерен. Справа — отдельные пары колосков, в каждом из которых развивается по одной

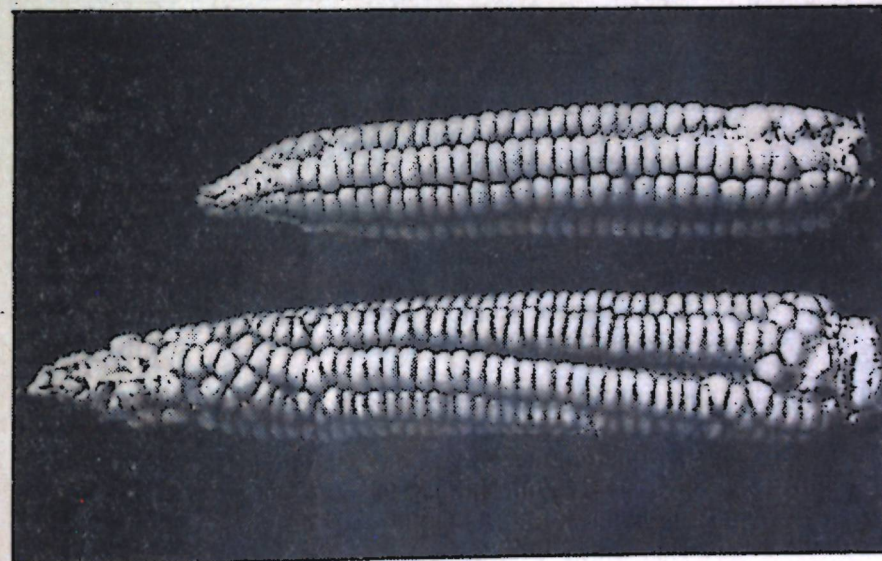


Рис. 7. Початки сорта Гелберланд с ярко выраженной морфологически дипольностью рядов зерен. Между отдельными парами рядов видны глубокие и широкие разделяющие бороздки.

Угол пересечения правых и левых парастихов во всех фракциях початков тупой и равен прямому углу плюс дефицит прямоугольности острого угла.

Таблица 8

Сравнительная характеристика парастихов и вторичной спирали (рядов зерен) у правых, левых и симметричных початков

Фракция початка	Число рядов зерен	Величина абс. смещ. рядов	Величина относит. смещ. рядов	Число левых парастихов	Число витков I левого парастиха	Число правых парастихов	Число витков I правого парастиха	К-во зерен в I ряду початка	К-во зерен в I левом парастихе	К-во зерен в I правом парастихе	Угол дивергенции зерен в ряду початка	Угол диверг. зерен в левом парастихе	Угол диверг. зерен в правом парастихе
левый	20	9	0,45	5	10,0	20	2,5	45	220	60	3°30'	18°15'	15°00'
правый	20	8	0,40	20	2,0	5	10,0	40	50	200	3°30'	14°25'	18°00'
симметричный	16	0	0,00	13	3,0	13	3,0	45	65	65	0°00'	16°00'	16°00'

Число витков, совершаемых спиралями парастихов, определяется легко путем прямого подсчета, так как это число чаще всего больше 2 (в нашем примере от 2 до 10). У вторичной спирали, совпадающей с направлением фиксируемых рядов зерен, определение числа витков прямым путем затруднено, так как в подавляющем большинстве случаев эта вторичная спираль не описывает вокруг оси початка даже одного полного витка. Поэтому степень спирализации вторичной спирали (рядов зерен) лучше определять косвенно, путем отнесения величины смещения рядов к общему числу рядов зерен в початке.

Смещение рядов определяется по степени сдвига верхушек рядов по отношению к их основаниям. С помощью линейки отмечаем прямую линию между верхушкой и основанием початка, параллельно этой линии закрепляем нитку так, чтобы ее начало совпадало с основанием какого-нибудь ряда. После этого отмечаем, на какое число рядов отклонился от верхнего конца нитки влево или вправо верхний конец зафиксированного внизу ряда (вторая колонка табл. 8). Путем деления величины абсолютного смещения рядов на общее число рядов зерен в початке получаем показатель относительного смещения рядов зерен или число витков вторичной спирали (третья колонка табл. 8).

Важным показателем является величина дугового смещения каждого последующего зерна по отношению к предыдущему, определяемая отдельно для вторичной спирали (рядов зерен), левого и правого парастихов. Величина дугового смещения обычно называется углом дивергенции.

Зная число витков, совершаемых вторичной (основной) спиралью и парастихами, а также количество составляющих их зерен, можно определить число зерен, приходящееся на одну полную окружность (на один ход винта) у всех трех групп спиралей.

Угол дивергенции получаем при делении 360° на число зерен, составляющих один полный виток спирали.

Пусть N — число рядов зерен в початке (вторичных спиралей);

n — величина смещения верхушек рядов зерен по отношению к их основаниям, выраженная в числе рядов;

M — число витков спирали парастиха;

m — количество зерен в одном ряду початка или в одном парастихе;

d — угол дивергенции (дуговое смещение зерен).

Тогда для вторичной (основной) спирали получим следующее выражение угла дивергенции:

$$d = \frac{360^\circ \cdot n}{N \cdot m}; \quad (4)$$

и для спиралей парастихов соответственно:

$$d = \frac{360^\circ \cdot M}{m}. \quad (5)$$

Вычисленные значения углов дивергенции представлены в таблице 8 в последних трех колонках.

Из полученных данных видно, что угол дивергенции зерен вторичной спирали, совпадающей с фиксируемыми рядами зерен, представляет собой разницу углов дивергенции зерен в правом и левом парастихах того же початка. При этом в левых початках угол дивергенции зерен в левом парастихе больше, чем в правом. В правых початках дуговое смещение зерен сильнее выражено в правом парастихе. В симметричных початках углы дивергенции зерен в обоих парастихах одинаковы.

Интересно также сравнить значения углов дивергенции с угловыми характеристиками, представленными в таблице 7.

Фактический угол пересечения правых и левых парастихов равен 123° , то есть отклоняется от прямого угла на 33° . Разница между углами пересечения вторичной спирали с обоими парастихами также равна 33° . Если теперь сложить значения угловой дивергенции зерен правого и левого парастихов, снова получим величину, очень близкую к 33° . Важно при этом отметить, что совпадают, с одной стороны, фактически измеренные и, с другой стороны, расчетные показатели. Исходя из парастихной структуры початка, можно заключить, что обычно фиксируемая спираль, положенная нами в основу распределения початков на три фракции, является лишь производным от взаимодействия двух первичных противоположно направленных спиралей. Эта вторичная спираль является показателем преобладания правых или левых парастихов. Отсутствие вторичной спирали, прямолинейность рядов зерен в початке свидетельствует о равновесии правых и левых парастихов в початке. Отсюда очень важный вывод, что правизна—левизна в симметричных початках не отсутствует вообще, а лишь находится в равновесном состоянии. Раньше мы это доказали для правых и левых зерен симметричных початков, теперь тот же принцип равновесия распространяется на правые и левые первичные спирали (парастихи) симметричных початков.

Представляет интерес изучение естественного распределения симметричных, правых и левых початков в пределах отдельных гибридов, сортов и самоопыленных линий. Соответствующий анализ был проведен на сотнях номеров гибридов, сортов и линий. Некоторые данные анализа приведены в таблице 9.

В подавляющем большинстве случаев отношение $1:n:d$ приближается к значению $1:2:1$. В ряде случаев преобладает фракция правых початков над левыми (ВИР-42, ВИР-44), в других случаях преобладает фракция левых початков под правыми (Кишиневский 109, Гелберлан-манс). Суммарная фракция правых и левых початков обычно несколько меньше симметричной фракции, однако иногда уступает в количественном отношении и фракция симметричных початков (например, ВИР-44). В целом отклонения от среднего значения $1:2:1$ невелики, и лишь в очень редких случаях встречаются отношения типа $1:10:1$

Таблица 9

Анализ симметричности и дисимметричности початков у некоторых гибридов, сортов и самоопыленных линий

Гибриды, сорта, линии	Всего початков	В том числе			$\frac{\Sigma d+l}{\Sigma n}$	$\frac{\Sigma d}{\Sigma l}$	c:n:d
		левых	симметричных	правых			
Гибрид ВИР—42	1279	297	657	325	0,95	1,09	1:2,2:1,1
Гибрид Кишинев 109	879	205	479	195	0,83	0,95	1:2,3:0,9
Сорт Стерлинг	528	129	283	123	0,82	0,95	1:2,2:0,9
Сорт Гелберленмас	466	120	246	100	0,89	0,83	1:2,0:0,8
Линия ВИР-44	2503	623	1074	816	1,34	1,31	1:1,7:1,3
В среднем	5655	1374	2739	1559	1,06	1,13	1:2,0:1,1

или 1:1:1. Это же относится и к соотношениям типа 1:2:2 или 1:2:0,5. Возникает вопрос об отношении этого типа расщепления початков к общим закономерностям менделирования признаков. Если принять правизну—левизну початков за пару расходящихся признаков (аллеломорфов), то левая и правая фракции должны соответствовать гомозиготному состоянию, а симметричная фракция — гетерозиготному состоянию. Тогда $1:2ld:d = 1:2:1$. Вопрос о доминировании явно отпадает, хотя в общем и преобладают правые початки над левыми. Классическая теория доминирования исходит из того, что доминирующий признак при сочетании с рецессивным обычно подавляет его настолько сильно, что последний переходит в скрытое состояние и проявляется лишь после устранения доминирующего признака. В первом поколении должен проявляться только доминирующий признак. При изучении многочисленного материала по гибридам первого поколения не было обнаружено ни одного случая с таким классическим типом доминирования правизны или левизны. Во всех случаях наблюдается генотипическая схема расщепления $1l:2ld:ld$, характерная уже для второго поколения. Но и здесь наблюдается своеобразие в расщеплении по сравнению с менделевской схемой. Согласно правилам менделизма фенотипически наблюдаемым во втором поколении должно быть или соотношение $d:l=3:1$ или $l:d=3:1$, то есть внешний облик гетерозиготной фракции (в нашем случае $2ld$) должен совпадать с фенотипом доминирующего признака (левизной или правизной). Короче говоря, симметричная фракция как таковая должна полностью выпадать, поглощаясь доминирующим дисимметричным знаком. Этого, однако, не наблюдается. В нашем случае генотип совпадает с фенотипом, то есть отсутствует всякое доминирование. Если учесть также многочисленные литературные данные о том, что тип расщепления правых и левых признаков не зависит от способа комбинирования родителей ($d \times l$, $d \times d$, $l \times l$), то станет ясно, что наследование дисимметричных и симметричных признаков совершается по весьма своеобразному типу, отличающемуся от способа наследования всех других признаков. Возможно, что в основе указанного типа расщепления початков лежат не генетические, а какие-нибудь совсем другие причины.

3. Некоторые закономерности проявления признаков правизны и левизны на всходах кукурузы

У большинства злаков и некоторых других растений очень хорошо выражена спиралевидная закрученность влагалищ листьев, а также первых настоящих листочков у всходов. Как уже отмечалось, по этому признаку мы различаем правые и левые листья, а также правые и левые всходы. Дальнейшее изучение этого явления показало, что правые и левые листья располагаются на стебле в чередующемся порядке. Особенно строго соблюдается это чередование у гибридных растений. Напротив, у растений самоопыленных линий правильность чередования правых и левых листьев нередко нарушается, на стебле в последовательном порядке часто может располагаться 2—3 однотипных листа (правых или левых).

Дисимметрия листьев прослеживается и на целом ряде других признаков: различие между двумя сторонами воротничка в верхней части листового влагалища; ушки, если они имеются, также различаются между собой и, последовательно чередуясь, меняют направление перекрывания у следующих один за другим листьев; листовая пластинка часто также дисимметрична, имея неравные по величине половинки на двух сторонах центральной жилки; место прикрепления основания влагалища листа отмечает отдельные точки спирали листорасположения на стебле. Так как перекрывающий край листового влагалища прикреплен к стеблю несколько ниже перекрываемого, линия прикрепления правого листа описывает на стебле правую спираль, а линия прикрепления левого листа — левую спираль. Перемена направления спирали с каждым новым узлом обычно называется антидромностью.

Понятно, что каждый проросток кукурузы должен начинать рост или в качестве правого, или в качестве левого, а изредка и в качестве симметричного растения, в зависимости от направления и способа перекрывания краев первого настоящего листочка.

В 1895—1896 годах появилась серия работ Георга Маклоски [126—128], описывающих явление антидромности у многих видов растений, в том числе и у кукурузы. Отмечая существование у кукурузы двух «рас» растений (правой и левой), Маклоски сделал попытку увязать появление правых и левых всходов с положением родительских зерен на початке. Исходя из парности рядов зерен, образующих по его терминологии «колонки» (дипольные пары рядов), Маклоски утверждал, что все зерна из правого ряда одной «колонки» при прорастивании дают только правые всходы, а все зерна из левого ряда той же «колонки» дают лишь левые всходы.

Это наблюдение Г. Маклоски недавно было проверено в исследованиях П. Уэзеруокса [159] P. Weatherwax обмолачивал и высевал зерна из правых и левых рядов каждой пары отдельно. После появления всходов были получены следующие результаты:

- 1) из зерен левого ряда получено 114 левых и 121 правых всходов;
- 2) из зерен правого ряда получено 111 левых и 128 правых всходов.

Во втором опыте посев производился спаренными зерновками, из которых одна происходила из правого ряда, а другая — из левого. Появившиеся пары всходов распределялись на следующие четыре категории:

1. Пар зерен, у которых из леворядной зерновки появился левый всход, а из праворядной зерновки — правый всход — 95.
2. Пар зерен, у которых из обеих зерновок появились только правые всходы — 130.

3. Пар зерен, у которых из обеих зерновок появились только левые всходы — 95.

4. Пар зерен, у которых из леворядной зерновки появился правый всход, а из праворядной зерновки — левый всход — 104.

Из этих данных П. Уэзеруокс делает вывод, что тип всходов — левый или правый — определяется чистой случайностью и его нельзя увязать с положением зерновок в типичной паре колосков. Наши опыты также подтвердили, что Г. Маклоски был неправ, говоря о 100-процентной прямой зависимости типа всходов от положения родительских зерновок в соответствующем (правом или левом) ряду дипольной пары. Однако нельзя согласиться и с выводом П. Уэзеруокса, отрицающим всякую зависимость между всходами и зерновками по признаку дисимметрии. Нужно учесть, что П. Уэзеруокс в своих опытах в каждом початке изучал не все, а лишь 2—3 пары рядов зерен, считая это вполне достаточным. В наших опытах изучались все пары рядов каждого початка. Кроме того, Г. Маклоски и П. Уэзеруокс учитывали лишь местоположение зерен в левом и правом рядах дипольных пар початка, не фиксируя правизны, левизны или симметричности самих зерновок, что очень существенно.

В наших исследованиях зерновки высевались рядами, копирующими их расположение в початке. В таблице 10 в качестве примера приведен анализ по всходам початка самоопыленной линии и початка гибрида. По сравнению с анализом по зерну дисимметрия правых и левых рядов, а также правой и левой половинок выражена слабее. Однако различия между правыми и левыми рядами в суммарном выражении все же вполне ощутимы, особенно у линий. Отчетливы различия и между правой и левой половинками початка. Таким образом, даже не учитывая симметрии и дисимметрии зерен, можно увязать преобладание того или иного типа всходов с их положением в системе початка. Всходы от зерен, взятых из правых рядов или правой половинки, проявляют явную тенденцию к увеличению фракции левых всходов; всходы от зерен из левых рядов и левой половинки содержат больше всходов правой фракции. Зависимость не полная, но вполне достоверная.

Можно предположить, что сглаживание дисимметрии рядов и половинок початков при переходе от анализа зерновок к анализу всходов происходит за счет особенностей в расщеплении дисимметричных и симметричных зерновок на правые и левые всходы. С целью изучения связи формы зерновки (правизна, левизна или симметричность) с тем или иным знаком дисимметрии всходов был заложен следующий опыт. Отбиралось и высевалось по 100 наиболее типичных правых, левых и симметричных зерновок в трех повторностях. По каждому варианту подсчитывали количество правых и левых всходов и выводили среднее соотношение.

На первый взгляд результат кажется парадоксальным: из левых зерновок вырастают преимущественно правые всходы, а из правых зерновок — в большинстве левые всходы. Напомним, что до сих пор под правой мы подразумеваем зерновку с зародышем, сдвинутым к правому краю лицевой стороны эндосперма; под левой понимаем зерновку со сдвигом зародышевого углубления к левому краю. Однако, как уже отмечалось вначале, дисимметрию зерновок можно определять и по признаку неравенства двух частей эндосперма. Левые по смещению эндосперма зерновки являются правыми по сдвигу зародыша и наоборот. До сих пор было удобнее пользоваться характеристикой дисимметрии по смещению зародыша. Теперь же более удобно учитывать дисимметрию зерновок по неравенству двух частей эндосперма. Если

Таблица 10

Зависимость типа всходов от местоположения родительских зерновок в правых и левых рядах початка

Происхождение початков	№ ряда	Число всходов				Происхождение початков	№ ряда	Число всходов			
		общее	левых	симметричных	правых			общее	левых	симметричных	правых
Линия ВР-38	1	32	16	1	15	Гибрид Кишиневский 109	1	37	15	0	22
	2	30	15	2	13		2	36	21	0	15
	3	26	15	1	10		3	29	9	0	20
	4	29	13	1	15		4	36	13	0	23
	5	26	19	1	6		5	33	15	0	18
	6	26	11	3	12		6	31	9	0	22
	7	24	12	1	11		7	39	12	0	28
	8	23	13	0	10						
	9	23	12	0	11						
	10	16	7	2	7						
А						А					
	11	21	11	2	8		8	37	13	0	24
	12	25	7	2	16		9	37	17	0	20
	13	23	14	0	9		10	39	16	0	23
	14	23	9	2	12		11	39	15	0	24
	15	30	13	1	16		12	39	9	0	30
	16	25	13	0	12		13	40	14	0	26
	17	27	15	1	11		14	39	12	0	27
	18	29	12	2	15						
	19	32	12	3	17						
	20	27	13	2	12						
В						В					
	11	21	11	2	8		8	37	13	0	24
	12	25	7	2	16		9	37	17	0	20
	13	23	14	0	9		10	39	16	0	23
	14	23	9	2	12		11	39	15	0	24
	15	30	13	1	16		12	39	9	0	30
	16	25	13	0	12		13	40	14	0	26
	17	27	15	1	11		14	39	12	0	27
	18	29	12	2	15						
	19	32	12	3	17						
	20	27	13	2	12						
Σ четных рядов	—	253	113	16	124	Σ нечетных рядов	—	255	97	0	158
Σ нечетных рядов	—	264	139	11	114	Σ четных рядов	—	257	93	0	164
Σ В	—	262	119	15	128	Σ А	—	242	94	0	148
Σ А	—	255	133	12	110	Σ В	—	270	96	0	174
Σ общая	—	517	252	27	238	Σ общая	—	512	190	0	322

дисимметрии зерновок, определенная по смещению зародыша, хорошо коррелирует с дисимметрией початков, то дисимметрия зерновок, определенная по признаку неравенства двух частей эндосперма, напротив, хорошо коррелирует с дисимметрией всходов.

Следовательно, левые по эндосперму (правые по зародышу) зерновки при прорастании дают преимущественно левые всходы, правые же по эндосперму (левые по зародышу) зерновки при прорастании дают преимущественно правые всходы. Хотя однозначные по дисимметрии с зерновкой всходы и преобладают, все же, хотя и реже, появляются и

Таблица 11

Отношение числа правых и левых всходов при раздельном проращивании правых, левых и симметричных зерновок (по зародышу)

Линии, гибриды, сорта	Число всходов из левых зерновок			Σd Σl	Число всходов из правых зерновок			Σd Σl	Число всходов из симметричных зерновок			Σd Σl
	общее	левых	правых		общее	левых	правых		общее	левых	правых	
ВИР-40	100	35	65	1,85	100	47	53	1,12	100	44	56	1,27
ВИР-43	100	33	67	2,03	100	61	39	0,64	100	45	55	1,22
Светоч	100	40	60	1,50	100	63	37	0,59	100	34	66	1,94
Слава	100	40	60	1,50	100	59	41	0,70	100	47	53	1,13
Гелберланмане	100	32	68	2,12	100	76	24	0,31	—	—	—	—

всходы противоположного знака. Симметричные зерна чаще дают всходы с некоторым преобладанием правого типа. Факт взаимосвязи диссимметрии всходов с диссимметрией эндосперма позволяет предполагать, что в детерминировании правизны или левизны всходов не последняя роль принадлежит эндосперму, как запасу специфического видового питания на первом этапе жизни молодого растения. Кроме эндосперма, в определении знака диссимметрии всходов должны принимать участие и многие другие внешние и внутренние факторы, в том числе генетические, морфологические, биохимические, электромагнитные и другие. В настоящее время этот вопрос детально изучается.

Сложность лево-правых соотношений у кукурузы находит свое отражение и в фактах разнокачественности правых, левых и симметричных зерен, початков, всходов, листьев и других органов. При определении абсолютного веса зерен разных фракций было обнаружено, что абсолютный вес симметричных зерновок в ряде случаев заметно ниже, чем у диссимметричных. В свою очередь, правые зерновки часто тяжелее левых, хотя изредка более тяжелыми бывают и левые зерновки. Особенно резкие различия в абсолютном весе отдельных фракций зерновок отмечены у самоопыленных линий. У гибридов эти различия сглаживаются. Так, если у отдельных линий различия в абсолютном весе диссимметричных и симметричных зерен достигают 25—30 г, то у гибридов разница не превышает 10—15 г.

Изучалась также степень жизнеспособности всходов, полученных из разных фракций зерен. Для этого производили промер длины стеблей и корешков у равновозрастных всходов. Предварительные данные показали, что наиболее жизнеспособными являются всходы из правых (по эндосперму) зерновок, менее жизнеспособны всходы из левых (по эндосперму) и самые слабые всходы получают при проращивании симметричных зерновок. Было также обнаружено, что жизнеспособность всходов больше зависит от фракции родительских зерновок и в меньшей степени — от знака диссимметрии самих всходов, то есть при учете лишь фракции самих всходов независимо от фракции родительских зерновок, правые и левые всходы по жизнеспособности почти не различаются. Исключением являются немногочисленные симметричные всходы (кохлеонидная фракция). Как правило, они довольно депрессивны, медленно растут и страдают от недостатка хлорофилла. Часто они погибают на ранних стадиях. Как уже отмечалось, такие всходы изредка встречаются лишь у некоторых самоопыленных линий (ВИР-38 и другие), полностью отсутствуя у гибридов.

В пределах отдельных линий и гибридов заметно различаются по весу и початки разных фракций. Особенно четко прослеживаются эти

различия между фракцией симметричных и суммарной фракцией диссимметричных (левых и правых) початков в пределах отдельного конкретного гибрида или линии. По-видимому, это тесно связано с различиями в числе рядов у симметричных и диссимметричных початков (см. табл. 6).

У линии ВИР-44, например, симметричные початки чаще всего имеют 12 рядов, а правые и левые початки по 14 рядов зерен. У гибрида ВИР-42, напротив, симметричные початки чаще всего имеют 16 рядов, а диссимметричные (правые и левые) — по 14 рядов зерен. Подобная же картина наблюдается и у других изученных гибридов и линий. В целом можно предположить, что у линий тяжелее правые и левые початки, а у гибридов симметричные. Для окончательного вывода необходимы обширные данные по многим гибридам и линиям. Все данные по разнокачественности правых, левых и симметричных всходов, початков и зерновок являются сугубо рекогносцировочными. Этот вопрос в настоящее время изучается более глубоко и подробно.

4. Некоторые особенности соотношения диссимметричных и симметричных признаков у самоопыленных линий и гибридов кукурузы

Заинтересовавшись спорадически наблюдаемыми фактами различий между самоопыленными линиями и гибридами в типах расщепления фракций початков и всходов, мы поставили задачу изучить этот вопрос более подробно. С этой целью были проанализированы сотни номеров самоопыленных линий и гибридов из числа лучших изучаемых на селекционно-экспериментальной станции. Изучались сначала всходы, а потом початки одних и тех же номеров.

Проанализированные гибриды и линии, в зависимости от типа расщепления составляющих их всходов или початков, распределялись на группу правых, группу левых и группу рацемичных номеров.

К группе рацемичных номеров были отнесены те гибриды и линии, у которых взаимное превышение фракций правых и левых початков (всходов) составляло не более $\pm 10\%$.

К группе левых номеров относились линии и гибриды с превышением числа левых початков (всходов) над правыми большим, чем на 10%. Соответственно, к группе правых номеров были отнесены линии и гибриды с превышением фракции правых початков (всходов) над левыми большим, чем на 10%. Индивидуальные значения расщеплений номеров по каждой из трех установленных групп суммировались отдельно.

Таблица 12

Расщепление початков у правых, левых и рацемичных самоопыленных линий из расширенного питомника СЭС

Группы линий	Проанализировано номеров	Число початков				Σd Σl	$\Sigma d+1$ Σn	%d	%l
		общее	левых	симметричных	правых				
Левые	75	2845	661	1770	414	0,62	0,61	39	61
Правые	162	6708	995	3992	1721	1,73	0,68	64	36
Рацемичные	48	1894	375	1142	377	1,00	0,66	50	50
Всего	285	11447	2031	6904	2512	1,24	0,66	55	45

Данные таблицы 12 показывают, что у правых линий превышение фракций правых початков над левыми достигает 28%, у левых линий соответствующее превышение левой фракции початков составляет 22%. Несколько иную картину видим при аналогичном анализе гибридов первого поколения из конкурсного испытания селекционно-экспериментальной станции.

Таблица 13

Расщепление початков у правых, левых и рацемичных гибридов F₁ из конкурсного испытания СЭС

Группы гибридов	Проанализировано номеров	Число початков				$\frac{\Sigma d}{\Sigma l}$	$\frac{\Sigma d+l}{\Sigma n}$	%d:	%l
		общее	левых	симметричных	правых				
Левые	20	4028	927	2317	784	0,84	0,74	46	54
Правые	73	14665	2577	8353	3735	1,45	0,76	59	41
Рацемичные	36	7144	1628	3877	1639	1,00	0,84	50	50
Всего	129	25837	5132	14547	6158	1,20	0,78	54	46

Из данных таблицы 13 видно, что у правых гибридов превышение фракции правых початков над левыми составляет 18% (у линий 28%), у левых гибридов соответствующее превышение левой фракции початков еще меньше и составляет всего 8% (у линий 22%). Следовательно, у самоопыленных линий степень дисимметрии початков в пределах указанных выше групп выражена намного резче, чем у гибридов. Различаются самоопыленные линии и гибриды и по отношению суммарной фракции дисимметричных початков к симметричной фракции. При сопоставлении данных табл. 12 и 13 становится видно, что симметричная фракция початков у самоопыленных линий многочисленнее, чем у гибридов.

Приведем еще данные анализа початков у холодостойких гибридов из контрольного питомника Е. Т. Бошкова.

Таблица 14

Расщепление початков у правых, левых и рацемичных гибридов F₁ из контрольного питомника Е. Т. Бошкова

Группы гибридов	Проанализировано номеров	Число початков				$\frac{\Sigma d}{\Sigma l}$	$\frac{\Sigma d+l}{\Sigma n}$	%d:l
		общее	левых	симметричных	правых			
Левые	30	2907	739	1664	504	0,68	0,75	41:59
Правые	34	3254	584	1850	820	1,40	0,76	58:42
Рацемичные	25	2438	570	1294	574	1,00	0,88	50:50
Всего	89	8599	1893	4808	1898	1,00	0,79	50:50

Запас дисимметрии для групп левых и правых гибридов также сохраняется на более низком уровне, чем у линий (16—18% вместо 22—28% у линий).

Однако указанный опыт представляет большой интерес также ввиду высокой физиологической специализации этих гибридов в сторону повышенной холодостойкости. Аспирант Е. Т. Бошков в течение ряда лет

выращивал самоопыленные линии в условиях ранних сроков посева, воспитывая у них закалку к холоду и раннеспелость. После этого линии пускались в анализирующее скрещивание и лучшие гибриды испытывались в контрольном питомнике, номера которого и были нами проанализированы. Основная цель анализа — попытаться зафиксировать с помощью особенностей в поведении дисимметричных признаков происшедшие в условиях холодного воспитания физиологические перемены в растениях. Сопоставляя данные таблиц 13 и 14, нельзя не отметить значительного усиления левого знака дисимметрии початков у холодостойких гибридов по сравнению с обычными. Это усиление левизны обнаруживается, во-первых, в заметном увеличении группы левых гибридов (до 34% от общего количества проанализированных номеров по сравнению с 15% у обычных гибридов), во-вторых, в значительном увеличении степени дисимметрии внутри группы левых гибридов. Если у нормальных гибридов из конкурсного испытания станции (табл. 13) запас дисимметрии левых гибридов составляет всего 8%, то у холодостойких гибридов он достигает 18%. Напомним, что левизна початков коррелирует с левым смещением зародыша, то есть более сильным развитием правой половинки эндосперма зерен. Можно предположить, что увеличение правой половинки эндосперма в свою очередь коррелирует с увеличением содержания правовращающих оптически активных веществ, к которым, как известно, относится и большинство сахаров. Сахара же в огромной степени определяют холодостойкость растительных клеток. Конечно, это лишь предварительная гипотеза, требующая дальнейшей тщательной проверки.

Всего было проанализировано свыше 50000 початков самого различного происхождения, в результате чего было выведено среднее соотношение трех фракций (10477 левых: 29907 симметричных: 12149 правых, или 47% левых: 53% правых; 43% дисимметричных: 57% симметричных).

Кроме анализа по початкам, изучались различия между самоопыленными линиями и гибридами в соотношении правых и левых всходов. Методика расщепления на группы та же, что и при анализе початков.

Таблица 15

Распределение всходов у правых, левых и рацемичных самоопыленных линий из расширенного питомника СЭС

Группы линий	Проанализировано номеров	Число всходов			$\frac{\Sigma d}{\Sigma l}$	%d:l
		общее	левых	правых		
Левые	70	2964	1737	1227	0,70	41:59
Правые	128	5702	2327	3375	1,45	60:40
Рацемичные	65	2964	1480	1484	1,00	50:50
Всего	263	11630	5544	6086	1,10	52:48

Данные таблицы 15 показывают, что у правых линий превышение числа правых всходов над числом левых достигает 20%, у левых линий соответствующее превышение левых всходов над правыми составляет 18%.

Таблица 16

Распределение правых и левых всходов у правых, левых и рацемичных самоопыленных линий из питомника Е. Т. Бошкова

Группы линий	Проанализировано номеров	Число всходов			$\frac{\Sigma d}{\Sigma l}$	%d:l
		общее	левых	правых		
Левые	38	987	604	383	0,63	39:61
Правые	52	1356	525	831	1,58	61:39
Рацемичные	28	723	360	363	1,00	50:50
Всего	118	3066	1489	1577	1,06	51:49

Аналогично данным анализа расширенного питомника СЭС, значения превышений всходов у отдельных групп линий питомника Е. Т. Бошкова достигает 22% (таблица 16).

Как и при анализе по початкам, превышения фракций всходов в группах правых и левых гибридов заметно ниже, чем в соответствующих группах самоопыленных линий (таблица 17).

Таблица 17

Распределение правых и левых всходов у правых, левых и рацемичных гибридов из контрольного питомника Е. Т. Бошкова

Группы гибридов	Проанализировано номеров	Число всходов			$\frac{\Sigma d}{\Sigma l}$	%d:l
		общее	левых	правых		
Левые	10	604	332	272	0,82	45:55
Правые	44	3565	1582	1983	1,25	55:45
Рацемичные	33	2327	1160	1167	1,00	50:50
Всего	87	6496	3074	3422	1,11	52:48

Если у самоопыленных линий запас дисимметрии достигает 22%, то у гибридов взаимное превышение числа правых и левых всходов не превышает 10%. Следовательно, повторяется та же закономерность, что и при анализе початков. Важно подчеркнуть, что указанные различия в поведении дисимметрических признаков у самоопыленных линий и гибридов установлены на обширном материале (десятки тысяч просмотренных всходов и початков). В таблице 18 подводится итог изучению различий между самоопыленными линиями и гибридами.

Процентное отношение симметричной фракции початков к суммарной фракции дисимметричных початков у линий равно:

$$(d + l) : n = 39 : 61;$$

у гибридов: $(d + l) : n = 44 : 56$.

Запас симметричности (но не рацемичности) соответственно равен: для линий — 22% и для гибридов — 12%.

Из представленных данных можно заключить, что продолжительный инкут вызывает заметные отклонения в поведении важнейших пространственно-дисимметрических характеристик кукурузы по сравнению с ее гибридным состоянием.

Таблица 18

Сопоставление запаса дисимметрии у гибридов и самоопыленных линий

Группы линий и гибридов	Число проанализированных початков и всходов	%d:l	Запас дисимметрии (%d-l)
А. Анализ по початкам			
1. Правые линии	7 000	64:36	+28
2. Правые гибриды	18 200	58:42	+16
3. Левые линии	3 000	39:61	-22
4. Левые гибриды	7 000	45:55	-10
В. Анализ по всходам			
1. Правые линии	6 000	60:40	+20
2. Правые гибриды	3 500	55:45	+10
3. Левые линии	3 000	40:60	-20
4. Левые гибриды	600	45:55	-10

Запасы симметричности, правизны и левизны у самоопыленных линий и гибридов, F_1 можно сопоставить графически. Необходимо подчеркнуть, что мы строго различаем понятия симметричности и рацемичности. Симметричность линии или гибрида — это показатель удельного веса фракции симметричных початков в общей совокупности початков данного номера линии или гибрида. Рацемичность характеризует степень количественного равновесия фракций правых и левых початков (всходов). В некоторых случаях понятия рацемичности удобно использовать и для состояний равновесия между симметричной фракцией и суммарной дисимметричной, когда $n = (d + l)$.

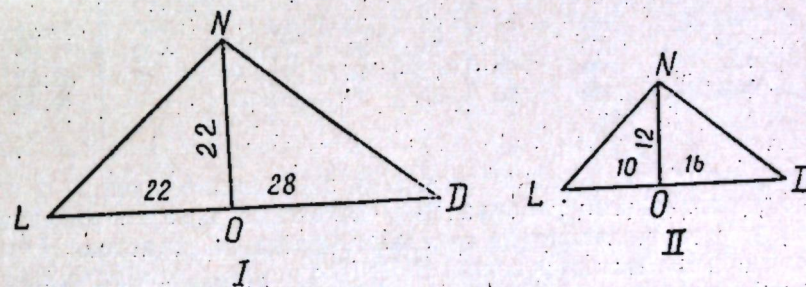


Диаграмма 2, показывающая различия в степени общей рацемичности между самоопыленными линиями (I) и гибридами (II). Степень рацемичности обратно пропорциональна площади треугольника. Точка О — центр рацемичности. Отрезок OD соответствует запасу дисимметрии у правой группы линий или гибридов. Отрезок OL — запас дисимметрии у левых гибридов и линий. Отрезок ON отражает графически запас симметричности у линий и гибридов.

Размеры треугольника отклонений у самоопыленных линий значительно больше, чем у гибридов. В обоих случаях треугольники неравобедrenны, так как отрезок OD больше отрезка OL. Определяем пока-

затель общей неравновесности для гибридов и для линий путем вычисления площади треугольников.

$$S_{\text{линий}} = \frac{ON \times LD}{2} = 550;$$

$S_{\text{гибридов}} = 143.$

Следовательно, у гибридов общая рацемичность почти в 4 раза выше, чем у самоопыленных линий. Очевидно, эти значительные различия в степени рацемичности отражают различия в потенциально-энергетических состояниях между самоопыленными линиями и гибридами.

Кроме общего изучения специфических особенностей дисимметрии у самоопыленных линий и гибридов, была предпринята попытка установить различия по признаку правизны—левизны между отдельными самоопыленными линиями, входящими в состав двойных межлинейных гибридов. Для этой цели были использованы самоопыленные линии, входящие в состав одного из лучших двойных межлинейных гибридов — гибрида ВИР-42. Чистый элитный материал был получен в элитно-семеноводческом хозяйстве «Криуляны». Прежде всего для каждой из четырех изучаемых линий подсчитывалось среднее соотношение правых, левых и симметричных початков путем взятия 3 средних проб по 100 початков каждая. После этого определялся запас правизны или левизны линии, а также удельный вес симметричных початков в общей совокупности початков пробы. Результаты анализа (среднее из трех проб) отражены в табл. 19.

Таблица 19

Соотношения фракций правых, левых и симметричных початков у самоопыленных линий, составляющих гибрид ВИР-42

Линии	Среднее число початков	В том числе			%d:l	Запас дисимметрии (%d:l)	%(d+l):n
		левых	симметричных	правых			
ВИР-44	100	24	41	35	60:40	+20	59:41
ВИР-38	100	12	58	30	71:29	+42	42:58
ВИР-40	100	22	62	16	44:56	-12	38:62
ВИР-43	100	16	60	24	60:40	+10	40:60

Данные таблицы 19 показывают, что линии, входящие в состав двойного межлинейного гибрида ВИР-42, весьма заметно различаются по характеру расщепления на отдельные фракции початков. Наиболее противоречивыми являются линия ВИР-38 с резким преобладанием правых початков и линия ВИР-40 с преобладанием левых початков. Линии ВИР-44 и ВИР-43 имеют одинаковое преобладание правых початков, меньшее, чем у ВИР-38. Однако в то же время ВИР-44 и ВИР-43 заметно различаются по удельному весу фракции симметричных початков: если у ВИР-44 симметричная фракция меньше, чем суммарная фракция правых и левых початков, то у ВИР-43, наоборот, преобладают симметричные початки. Очевидно, необходимо учитывать обе характеристики, как $d:l$, так и $(d+l):n$.

После анализа дисимметрии и симметрии початков из каждой линии было отобрано для анализа по зерну по 9—15 наиболее типичных початков с учетом естественного распределения трех фракций в пределах каждой линии. В таблице 20 представлены данные анализа четырех линий по зерну.

Таблица 20

Соотношение фракций правых, левых и симметричных зерновок в отдельных початках линий гибрида ВИР-42

Линия и фракция початка	№ початка	Число зерен				Линия и фракция початка	№ початка	Число зерен			
		общее	левых	симметричных	правых			общее	левых	симметричных	правых
ВИР-44 N	1	372	74	213	85	ВИР-40 N	1	414	138	128	148
.	2	429	130	190	109	.	2	391	117	160	114
.	3	564	150	257	157	.	3	414	124	178	111
.	4	297	78	137	82	.	4	485	137	214	134
.	5	366	98	156	112	.	5	322	101	113	108
.	6	500	149	202	149	L	6	503	179	204	120
L	7	447	162	204	81	.	7	344	142	196	106
.	8	529	220	194	115	D	8	477	148	133	196
.	9	484	195	200	89	.	9	511	129	167	215
D	10	455	112	165	178						
.	11	408	49	189	170						
.	12	405	59	205	141						
.	13	50	64	190	247						
.	14	483	97	190	196						
		6240	1637	2692	1911			3960	1215	1493	1252
ВИР-38	1	605	54	480	71	ВИР-43 N	1	377	131	139	107
.	2	622	65	498	59	.	2	450	139	188	123
.	3	543	77	429	37	.	3	373	111	152	110
.	4	511	61	385	65	.	4	474	145	185	144
.	5	444	46	345	53	.	5	468	148	185	135
.	6	513	90	362	61	.	6	478	146	197	135
L	7	409	115	261	33	.	7	422	136	165	121
D	8	529	35	400	94	.	8	412	122	178	112
.	9	594	51	446	97	.	9	396	119	149	128
.	10	500	52	363	85	L	10	490	165	246	79
						.	11	499	165	219	115
						D	12	498	171	228	99
						.	13	492	105	219	168
						.	14	514	112	200	202
						.	15	529	108	249	172
						.	16	492	102	209	181
		5270	646	3969	655			7364	2125	3108	2131

Разделяем початки каждой линии на 3 фракции и по каждой из них отдельно суммируем данные соотношения правых, левых и симметричных зерновок.

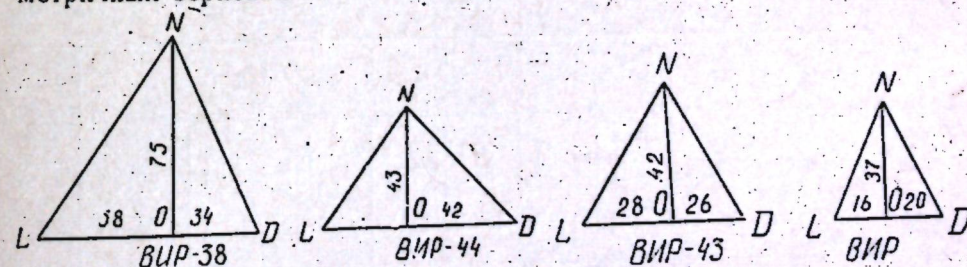


Диаграмма 3, показывающая различия в степени общей рацемичности между отдельными самоопыленными линиями — компонентами

гибрида ВИР-42. Отрезки OL и OD отражают запас левой и правой диссимметрии зерен, определяемый при анализе разных фракций початков. Отрезок ON в том же масштабе соответствует удельному весу фракции симметричных зерен в общей совокупности зерен (в среднем из всех фракций початков).

Определяем показатель общей неравновесности для каждой из линий по формуле:

$$S = \frac{ON \times LD}{2}$$

Для линии ВИР-38 $S = 3375$;
ВИР-44 $S = 1634$;
ВИР-43 $S = 1134$;
ВИР-40 $S = 666$.

Из полученных данных видно, что при анализе по зерну, как и при анализе по початкам (см. табл. 19) наиболее противоречивыми являются линии ВИР-40 и ВИР-38. Линия ВИР-40 в 5 раз более рацемична по

Таблица 21

Суммарное соотношение трех фракций зерен у правых, левых и симметричных початков линий, составляющих гибрид ВИР-42

Линии	Фракция початков	Число зерен				% d:1	Запас диссимметрии (% d-% b)	% (d+b):n	Запас симметрии (% n-(d+b))
		общее	левых	симметричных	правых				
ВИР-44	левые . . .	1460	577	598	285	33:67	-34	59:41	-18
	правые . . .	2252	381	939	932	71:29	+42	59:41	-18
	симметричные . . .	2528	679	1155	694	50:50	± 0	55:45	-10
	Всего . .	6240	1637	2692	1911	53:47	+ 6	57:43	-14
ВИР-38	левые . . .	409	115	261	33	22:78	-56	36:64	+28
	правые . . .	1623	138	1209	276	67:33	+34	26:74	+48
	симметричные . . .	3238	393	2499	346	47:53	- 6	23:77	+54
	Всего . .	5270	646	3969	655	50:50	± 0	25:75	+50
ВИР-40	левые . . .	947	321	400	226	42:58	-16	58:42	-16
	правые . . .	988	277	300	411	60:40	+20	70:30	-40
	симметричные . . .	2025	617	793	615	50:50	± 0	66:34	-32
	Всего . .	3960	1215	1493	1252	50:50	± 0	63:37	-26
ВИР-43	левые . . .	1487	501	693	293	36:64	-28	53:47	- 6
	правые . . .	2027	427	877	723	63:37	+26	57:43	-14
	симметричные . . .	3850	1197	1538	1115	48:52	- 4	60:40	-20
	Всего . .	7364	2125	3108	2131	50:50	± 0	58:42	-16

зерну, чем линия ВИР-38. Вспомним также, что одновременно линия ВИР-38 является резко правой по початкам, а линия ВИР-40 — левой по початкам. Выше также отмечалось, что при анализе по початкам линии ВИР-43 и ВИР-44 оказались довольно близкими. Это же сходство зафиксировано и при анализе по зерну, что видно из близких значений S для обеих линий.

Значения показателей рацемичности S , приведенных при характеристике диаграммы 2, отличаются от только что приведенных показателей S . Это объясняется, во-первых, различиями в объектах, на которых изучались диссимметрические характеристики (в первом случае — початки, а во втором — зерновки). Во-вторых, в последнем случае намного удобнее пользоваться не показателями превышений симметричности над диссимметричностью зерен, а абсолютными значениями удельного веса симметричных зерен. Это помогает избежать возможных затруднений в диаграммировании положительных и отрицательных запасов симметрии.

IV. Правизна—левизна и проблема гетерозиса у кукурузы

Еще в XIX столетии Ч. Дарвин [25] убедительно доказал существование особой гибридной силы, проявляющейся в первом гибридном поколении. Многие гибриды заметно превышали родителей по скорости и мощности роста и развития, а также по продуктивности.

Это явление получило название гетерозиса. Одним из первых проявление гетерозиса у кукурузы наблюдал Бил (1882). Со времени первых исследований по гетерозису прошло уже почти 100 лет, однако причины его до сих пор остаются неизвестными. Большинство генетических и физиологических гипотез о природе гетерозиса не объясняет сущности самого явления, а лишь описывает некоторые моменты его проявления. Знаменательно появление именно в последние годы многочисленных работ, в которых делаются попытки вскрыть физиолого-биохимические причины гетерозиса.

Ф. Ф. Мацков и С. Г. Манзюк [49] предполагают, что одной из важных причин слабого роста и общего угнетенного состояния самоопыленных линий является неполнота и неуравновешенность у них систем физиологически активных веществ (ростовых веществ, ферментов, окислительно-восстановительных групп). Удачное скрещивание двух таких «неполноценных» родительских форм может привести как бы к «доукомплектованию» и к «уравновешиванию» активных систем. Потомство от такого скрещивания будет обладать более совершенным типом обмена веществ, что найдет свое выражение в большей жизнеспособности, а следовательно, и в повышенной продуктивности. Однако возможен и другой вариант, когда у скрещиваемых линий системы физиологически активных веществ дефектны, некомплектны однозначно, то есть, в них недостает одних и тех же компонентов. В этом случае никакого «уравновешивания» не произойдет, а наоборот, может усилиться еще больше уже существующая однозначная некомплектность. Понятно, это приведет к углублению депрессии. Нельзя не признать, что такой подход к объяснению явления гетерозиса вполне реален и заслуживает самого глубокого внимания.

Однако методика определения физиологической разнокачественности самоопыленных линий с помощью биотеста, предлагаемого авторами, довольно громоздка. Практической селекции необходимы более удобные методы ускоренного подбора компонентов, дающих высокий

гетерозис при скрещивании. Данные биохимических и физиологических анализов разнокачественности линий у разных авторов не всегда совпадают, а часто и вообще противоречат друг другу; кроме того, неизбежны чисто практические затруднения при попытках массового применения методов биохимического прогнозирования гетерозиса. В этой связи большой интерес представляют попытки ряда исследователей предсказывать гетерозис, исходя из различий в некоторых морфологических признаках, отмечаемых как в пределах линий, так и между гибридами и линиями. Ashby, например, изучал с этой целью размеры семян и зародышей у гибридов и линий. Однако его тезис о том, что гетерозис является лишь следствием формирования более крупных зародышей, не встретил сочувствия.

В своих предположениях, касающихся природы гетерозиса, мы исходим из представления о ведущей роли полярности в основных процессах жизнедеятельности организмов. Право-левая диссимметрия, как один из важнейших видов морфологической полярности у растений, имеет, по-видимому, глубокое биохимическое содержание. Не исключена возможность, что особенности биохимической неуравновешенности систем физиологически активных веществ, о которой говорит Ф. Ф. Мацков, [49], преломляются в особенностях поведения правых и левых признаков. Взаимно дополняющие друг друга системы физиологически активных веществ могут состоять из полярно противоположных изомеров одних и тех же химических веществ. При этом инцухт можно рассматривать как агент, выводящий системы физиологически активных веществ из равновесного рацемического состояния. С увеличением числа лет самоопыления разделение активных компонентов рацемической смеси все больше нарастает, а вместе с ним увеличивается и потенциальная способность самоопыленных линий давать при скрещивании с антиподной линией высокий гетерозис. Скрещивание двух взаимно дополняющих по системам физиологически активных веществ самоопыленных линий с этой точки зрения можно рассматривать как перевод разделенных активных компонентов в рацемическое состояние. Смещение антиподных компонентов приводит к появлению свободной энергии, обнаруживаемой в гетерозисном эффекте. По-видимому, организм сам свойственна не только энергетика, построенная на использовании окислительно-восстановительных потенциалов и групп, но и энергетика, построенная на рацемизации оптически активных компонентов.

В связи с этим напомним, что многие физиологически активные вещества (антибиотики, ферменты и др.) обладают тенденцией к оптическому извращению отдельных компонентов — аминокислот, сахаров — своих молекул. Например, в состав грамицидина Дюбо входят оптически извращенные молекулы лейцина и валина (правой конфигурации вместо обычной левой), ранее никогда не встречаемые в живой природе. Это же относится и к ряду других антибиотиков, которые могут содержать неестественные молекулы аминокислот и финилаланина, цистеина и других. В антибиотиках были обнаружены и оптически извращенные сахара. Например, в состав стрептомицина входит неестественная левая глюкоза вместо обычной правой глюкозы [19]. Оптические антиподы могут избирательно блокировать те или иные ферменты, образуя с ними комплексные соединения. Это связано со стереоспецифичностью ферментов. Установлено, что при действии на субстраты, содержащие дисимметрический атом углерода, ферменты обычно атакуют только один из двух оптических изомеров. При этом обычно фермент абсолютно неспособен атаковать соответствующий оптический антипод. Как правило, неатакуемый антипод не тормозит использование суб-

страта. Однако в некоторых случаях торможение наблюдается, что указывает на возможность вступления фермента в соединение с определенной структурной группировкой молекулы антипода, хотя каталитической реакции при этом и не происходит. Таким образом, специфичность ферментов в значительной степени определяется DL — изомерией [26].

Приведенные в этой работе данные убедительно говорят о существенных различиях в степени общей неуравновешенности по DL — признакам, наблюдаемых при сопоставлении самоопыленных линий и гибридов первого поколения.

В то время как у самоопыленных линий четко вырисовываются две взаимно противоположные неуравновешенные группы (правые и левые линии), каждая из которых в отдельности является дефектной, некомплектной однозначно, гибриды первого поколения намного рацемичнее, более уравновешены, расхождение на группы у них незначительно. Указанные различия должны отражать специфику потенциально-энергетического состояния самоопыленных линий по сравнению с продуктами их скрещивания — гибридами первого поколения.

Генетическое происхождение материала при селекции на гетерозис, по-видимому, имеет значение лишь постольку, поскольку оно предопределяет большую или меньшую скорость и глубину дерацемизации в процессе инцухта, а также возможность предпочтительного накопления одного из двух антиподов.

Эффективность рацемизации, то есть степень гетерозиса зависит, во-первых, от чистоты смешиваемых активных компонентов (самоопыленных линий), во-вторых, от уровня активности компонентов (числа лет самоопыления).

Левые и правые растения в пределах гибрида и в пределах линии неравноценны. Нами не раз отмечались среди линий всходы, образующие в процессе развития после первого правого (левого) листочка еще 2—3 листочка с тем же направлением закручивания, что и у первого листа. Напротив, у гибридов подобные растения до сих пор обнаружены не были. Можно думать, что указанные различия в степени правизны—левизны растений прямым образом связаны с их внутренней биохимической спецификой: большая химическая неравновесность наблюдается у более левых или правых морфологически растений (3—4 листочка подряд с одинаковой закрученностью) и меньшая биохимическая неравновесность у левых и правых растений с типичной антидромностью (правильное чередование через один правых и левых листочков). По мере увеличения числа лет направленного самоопыления уровень активности правого и левого компонентов должен повышаться.

С другой стороны, при селекции на гетерозис, по-видимому, нужно учитывать также и степень чистоты (в смысле однородности дисимметрии) активных компонентов, то есть самоопыленных линий. Инцухт сам по себе, помимо повышения уровня активности, автоматически ведет в то же время и к усилению чистоты активных компонентов. Однако при естественном ходе событий достигается сравнительно невысокая степень чистоты даже после нескольких лет самоопыления. Сознательный отбор для скрещивания абсолютно чистых и достаточно активных компонентов нужно рассматривать как весьма многообещающий путь в селекции на гетерозис.

До сих пор не устранено усреднение эффекта гибридизации, обусловленное неконтролируемой разнородностью состава исходных форм. Некоторые авторы [50] приходят к выводу, что максимального эффекта гетерозиса можно достичь лишь у индивидуальных гибридов путем

соответствующего двухстороннего подбора на эффект гибридизации в процессе выведения самоопыленных линий. Усреднение прибавки урожайности при межлинейной гибридизации намного меньше, чем при межсортовой гибридизации. Полного же исключения усреднения, то есть наибольшей однородности, по мнению Ю. П. Мирюты [50], можно достичь лишь при индивидуальной гибридизации. Однако, хотя лучшие индивидуальные гибриды значительно превышают среднюю урожайность той же комбинации, прямое использование их, как отмечает и сам автор, в производственных условиях невозможно из-за недостатка семян. Нам кажется, что этого недостатка индивидуальных гибридов можно избежать, сохранив все их преимущества, путем разработки биосимметрических методов контроля над выведением самоопыленных линий и их подбором для скрещивания.

Таким образом, при окончательном положительном решении вопроса о возможной связи между диссимметричными характеристиками и гетерозисом у кукурузы анализ право-левых отношений явился бы эффективным средством, резко рационализирующим всю методику селекции на гетерозис. Такой анализ позволил бы проводить направленный подбор самоопыленных линий с высокой взаимной комбинационной ценностью с целью получения наиболее продуктивных гибридных комбинаций.

Во-вторых, он позволил бы углубить ныне существующие методы отбора ввиду появления реальной возможности строгой морфологической фиксации разнокачественных по биосимметрическим характеристикам фракций початков, зерен, всходов и взрослых растений. Ввиду направленности процесса самоопыления резко сократились бы сроки выведения самоопыленных линий, а также трудовые затраты. Возможны и многие другие области приложения этого метода.

Рассматривая перечисленные аналогии и разрабатывая предварительные схемы, мы считаем их, конечно, лишь первым, очень грубым приближением, требующим большой и тщательной дополнительной проверки. Возможно, они и не совсем верны, однако могут оказаться полезными, послужив материалом для научного обсуждения и стимулом для других исследований над этой новой проблемой.

ВЫВОДЫ

1. Работа проведена с позиций молодой науки — биосимметрии, целью которой является «изучение симметрии организмов, любых их частей и свойств в процессе их возникновения и развития» [79].

2. С позиций симметрии и диссимметрии были изучены не только некоторые вегетативные признаки (всходы), ранее уже изучавшиеся в этом направлении, но также зерновки и початки растения кукурузы.

3. Установлено существование взаимосвязанных симметричных и диссимметричных фракций початков, зерновок и всходов. Обнаружена и изучена право-левая поляриность в распределении зерновок в дипольных парных рядах и правых—левых половинках початков. Исходя из отмеченной связи между числом рядов зерен в початке и особенностями его симметрии, дается объяснение морфологической спирализации рядов зерен в початке. Обнаружены закономерности в угловых характеристиках системы парастихов в початке.

4. Отмечается положительная корреляция между знаком диссимметрии родительских зерновок (по сдвигу эндосперма) и знаком диссимметрии полученных от них всходов.

5. Самоопыленные линии и гибриды первого поколения кукурузы заметно различаются по целому комплексу биосимметрических характеристик. В целом самоопыленные линии определены как более неуравновешенные, отклоняющиеся от рацемичного состояния. Гибриды первого поколения, напротив, относятся к рацемичному типу распределения дисимметричных признаков, являются более уравновешенными.

6. Опираясь на данные собственных исследований, а также на некоторые представления, развиваемые другими авторами, делается попытка увязать установленные биосимметрические закономерности с явлением гетерозиса у кукурузы.

В заключение мне хочется горячо поблагодарить профессора А. Е. Коварского, в процессе руководства данной работой оказавшего автору большое внимание и всестороннюю помощь. Искренне благодарю П. И. Буюкли за помощь в выполнении ряда разделов работы.

Ю. Г. СУЛИМА

СТУДИЕРЯ ФЕНОМЕНУЛУИ ДЕ ДИСИМЕТРИЕ ЛА ПЭПУШОИ

Резумат

Черчетэриле с'ау ефектуат де пе позицииле тинерей штининце нумите биосиметрие ши ау дрепт скоп студийеря оргanelор вежетативе ши репродуктивне але пэпушоюлуй. С'а стабилит кэ екзистэ унеле фракций де штулець, боабе ши плантуле симетриче ши дисиметриче интердепенден-те. С'а деокоперит ши се студиязэ поларитатя де дряпта ши де стынга реферитоаре ла репартизаря боабелор ын рындуриле диполиче ши ын жумэтэциле штулецилор. Ын артикол се дау експликаций реферитоаре ла спирализаря морфоложикэ а рындурилор де боабе але штулецилор. Де асемени се фак ынчеркэрь де а стабили легэтура динтре лежитэциле биосиметриче ши феноменул гетерозией.

Ю. Г. СУЛИМА,
П. И. БУЮКЛИ

ИЗУЧЕНИЕ ЯВЛЕНИЯ ДИСИММЕТРИИ У ПШЕНИЦЫ

Изучение биосимметрических особенностей колосовых злаков представляет огромный практический и теоретический интерес. В частности, изучение дисимметрических характеристик колоса в значительной степени пролило бы свет и на ряд закономерностей в расположении разных фракций зерен и их рядов в початке.

R. H. Compton [95—97] изучал особенности распределения правых и левых всходов у отдельных культурных злаков. Раса всхода определялась по перекрыванию краев первого листочка. Сначала Compton исследовал 12400 всходов ячменя и нашел соотношение $L:D=58,4:41,6$. Это преобладание левых всходов оказалось устойчивым и было отмечено у всех 8 исследованных сортов ячменя.

Указанное соотношение всходов было обнаружено и в последующих поколениях и не проявляло никакой зависимости от менделевского типа наследования. Потомки от $D \times D$ так же, как и от $L \times L$, давали то же исходное соотношение всходов одинаковой величины, колеблющееся между 1,4 и 1,5 ($Z:D$).

Таблица 1
Степень преобладания левых всходов
у отдельных сортов ячменя
(по Комптону)

№ п/п сорта	Общее число всходов	$\frac{Ed}{\Sigma l}$	%
1	4012	1,50	60,02
2	1273	1,51	60,09
3	1405	1,39	58,29
4	1276	1,34	57,21
5	704	1,35	57,53
6	1071	1,31	56,77
7	1327	1,26	55,77
8	1333	1,34	57,16

У других злаков автор обнаружил рацемическое распределение правых и левых всходов.

Вопрос о дисимметрии всходов Compton, однако, не увязывает с положением родительских зерен в колосе. Ничего он не сообщает и о дисимметрии зерновок и о ее возможной роли в детерминировании преобладания того или иного типа всходов.

Ю. А. Урманцев [77] сообщает, что среди растений, у которых дисимметрия листьев возникла благодаря приобретению ими винтовой закрученности, встречается больше листьев правого типа. У ячменя, по данным Ю. А. Урманцева, правых листьев в 17,5 раз больше, чем левых; у пшеницы правых листьев больше в 18,5 раз; у тимофеевки — в 73,4 раза.

Другие литературные источники по дисимметрии колосовых злаков, кроме указанных двух работ, нам не известны.

В 1962 году на Селекционно-экспериментальной станции отдела генетики АН МССР под руководством профессора А. Е. Коварского были проведены первые рекогносцировочные исследования явления правизны—левизны у пшеницы. Как и при изучении дисимметрии кукурузы, главное внимание было направлено на установление биосимметрических характеристик соцветия и зерновок, а также на их связь с дисимметрией вегетативных признаков.

Определение дисимметричности зерновок пшеницы проводится по той же методике, что и для зерновок кукурузы. Зерновка располагается на горизонтальной плоскости бороздкой вниз, а зародышевой частью к наблюдателю. При этом можно заметить, что в ряде случаев эндосперм довольно сильно смещен вправо или влево по отношению к средней линии, проходящей через спинку зерновки. У некоторых наиболее типичных зерновок наблюдается как бы полное отсутствие одной из половинок эндосперма. В ряде случаев дисимметричные зерновки приобретают весьма характерную камбаловидную форму. Однако иногда смещения в половинках эндосперма зерновки не наблюдается. Если эндосперм дисимметрично смещен вправо, зерновку называем правой. При левом смещении эндосперма зерновка является левой. В случае отсутствия всякого смещения, при равномерном распределении эндосперма в обеих половинках зерновки называются симметричными. Обычно у твердых пшениц три указанные фракции зерновок выражены резче, чем у мягких пшениц. После совсем непродолжительного упражнения фракционирование проводится быстро и точно.

При изучении дисимметрии зерновок у кукурузы мы пользовались двойной формулировкой правизны или левизны зерновок, так как в одних случаях (при учете взаимосвязи между фракцией зерновки и початка) было удобнее пользоваться формулировкой дисимметрии по смещению зародыша, в других же случаях (при учете взаимосвязи между фракцией зерновок и фракцией всходов) удобнее было учитывать дисимметрию зерновок по сдвигу эндосперма. При изучении дисимметрии зерновок у пшеницы эта двойственность формулировок отпадает. Впредь понятие левизны и правизны пшеничных зерновок будет употребляться лишь как характеристика направления сдвига эндосперма.

Закономерности распределения 3 фракций зерен в колосе

С целью изучения естественного распределения трех фракций зерновок в пределах некоторых распространенных сортов мягкой и твердой пшеницы брались средние пробы из смеси зерен, обмолоченных из многих колосьев, после чего производилось фракционирование и подсчет зерен в пределах каждой из трех фракций.

Некоторые из полученных при анализе данных приведены в таблице 2.

Всего по зерну было проанализировано свыше 100 сортов мягкой и твердой пшеницы. Из них 75% оказалось левыми, 15% — рацемичны-

ми и 10% — правыми. Этот тип распределения сортов пшеницы очень напоминает данные по встречаемости различных типов винтообразных утолщений стенок сосудов у разных видов растений, приводимые В. В. Алпатовым [4]. В. В. Алпатов сообщает, что из 204 изученных им видов растений 93,2% имели левый тип спиралевидного утолщения стенок сосудов, 5,4% имели рацемичный тип и лишь 1,5% — правый тип.

Из приведенных в таблице 2 данных видно, что у большинства сортов заметно доминирует фракция левых зерновок над правыми. Исключением является лишь один сорт — Лютесценс 266. Четкие различия между сортами обнаружены и в соотношении суммарной дисимметричной и симметричной фракций. По предварительным данным, безостые сорта (Безостая 4, Веселоподольская 499, Лютесценс 230, Лютесценс 172 и другие) отличаются более слабой выраженностью фракции симметричных зерен.

Таблица 2
Соотношение фракций правых, левых и симметричных зерен у некоторых сортов пшеницы

Сорт	Число зерн				$\frac{\Sigma d}{\Sigma l}$	$\frac{\Sigma d + l}{\Sigma n}$
	общее	симметрич.	правых	левых		
Одесская 3	876	354	252	270	0,93	1,47
Бельская 32	722	249	176	197	0,90	1,50
Кооператорка	399	136	124	139	0,89	1,93
Мироновка	487	165	135	187	0,70	1,95
Белоцерковская 198	543	253	133	157	0,88	1,11
Кишиневская 10	286	128	67	91	0,73	1,23
Безостая 4	311	47	133	134	0,98	5,68
Веселоподольск. 499	355	74	132	149	0,88	3,80
Одесская 6/о	330	88	113	129	0,89	2,75
Лютесценс 172	372	84	131	157	0,83	3,43
Лютесценс 230	400	80	148	172	0,86	4,00
Лютесценс 266	393	203	101	89	1,13	0,94
Фрругинеум 1239	331	138	95	98	0,97	1,40
Альбидум 43	658	227	199	239	0,82	1,99
Мичуринка	424	110	140	174	0,80	2,85
Народная	366	162	97	107	0,90	1,26
Гордейформе 44	319	109	100	110	0,90	1,92
Мелянопус 69	351	144	95	112	0,85	1,43

Прежде чем перейти к закономерностям распределения правых, левых и симметричных зерен в пределах колоса, полезно рассмотреть некоторые морфологические особенности строения колоса у пшеницы.

Обычно в колосе пшеницы различают лицевую и боковую стороны. В пределах обеих лицевых (черепитчатых) сторон колоса колоски располагаются в один ряд, прикрепляясь своими основаниями к более широкой стороне колосового стержня. На боковых сторонах видны по 2 ряда колосков, последовательно чередующихся справа и слева. Очень важно отметить, что при этом один из рядов боковой стороны колоса всегда дисимметрично сдвинут вверх или вниз по отношению к противоположному ряду колосков. В соответствии с данным признаком мы различаем в колосе верхнюю (несколько смещенную вверх) и нижнюю (смещенную вниз) лицевые стороны колоса. В свою очередь, каждая лицевая сторона колоса может быть разбита на три продольных ряда:

ряд левых краевых цветков, ряд средних симметричных цветков и ряд правых краевых цветков. Право-левая ориентация краевых цветков устанавливается для каждой лицевой стороны колоса отдельно. При этом важно подчеркнуть, что право-левые отношения краевых цветков определяются не относительно наблюдателя, а относительно самого колоса. Для этого наблюдатель должен вообразить себя рассматривающим ряды цветков как бы изнутри колоса (позиция колосового стержня). Если отвлечься от незначительного продольного смещения, плоскость раздела двух лицевых половинок является своеобразной зеркальной плоскостью симметрии, так что в колосе против левого ряда цветков одной лицевой стороны всегда находится ряд правых цветков другой лицевой стороны. Учитывая эту инверсию рядов, а также хорошо выраженные морфологические различия между обеими лицевыми сторонами колоса, одну из них можно назвать правой, а другую — левой лицевой стороной колоса. Кроме того, каждая лицевая сторона колоса имеет свою зеркальную плоскость, разделяющую правые и левые ряды цветков.

Исходя из наличия двух взаимно перпендикулярных осей поперечной полярности, каждый колос пшеницы можно разделить на ряд хорошо обособленных продольных секторов (ортостихов). С учетом средних цветков, в колосе пшеницы имеется шесть ортостихных продольных секторов.

Учитывая отмеченные особенности геометрии колоса, был произведен анализ распределения правых, левых и симметричных зерновок по отдельным продольным секторам колоса. Для анализа отбирались хорошо развитые, неповрежденные колосья. В таблице 3 приведены результаты изучения распределения трех фракций зерен в верхней и нижней лицевых сторонах колосьев. Особенности распределения правых, левых и симметричных зерновок в правых и левых рядах цветков лицевых сторон колоса отражены в таблице 4.

Из таблиц видно, что форма зерновок четко коррелирует с местом их формирования в колосе. В левых продольных рядах цветков образуются преимущественно левые зерновки, в правых рядах цветков — правые зерновки, в средних рядах — симметричные зерновки. Однако дисимметрия и симметрия зерновок определяется, по-видимому, не



Рис. 1. Верхняя и нижняя лицевые стороны колоса пшеницы (справа — нижняя, слева — верхняя лицевые стороны, в центре — вид сбоку).

только эффектом положения, так как нередко в правых рядах встречаются левые и симметричные зерновки, в левых рядах — правые и симметричные, в средних рядах — правые и левые зерновки. Как правило, эти сопутствующие фракции зерновок весьма малочисленны.

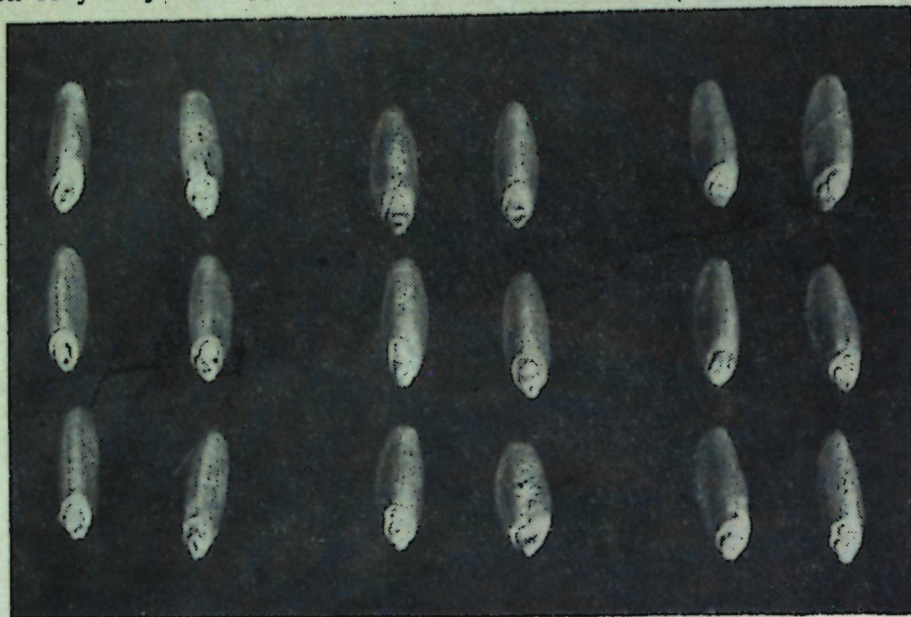


Рис. 2. Правые, симметричные и левые зерновки пшеницы (слева направо):

Различия в соотношении трех указанных фракций зерновок между верхней и нижней лицевой сторонами тоже наблюдаются, хотя и выражены они значительно слабее, чем между рядами цветков. В среднем у мягких пшениц в верхней лицевой стороне колоса несколько повышается удельный вес правых зерен.

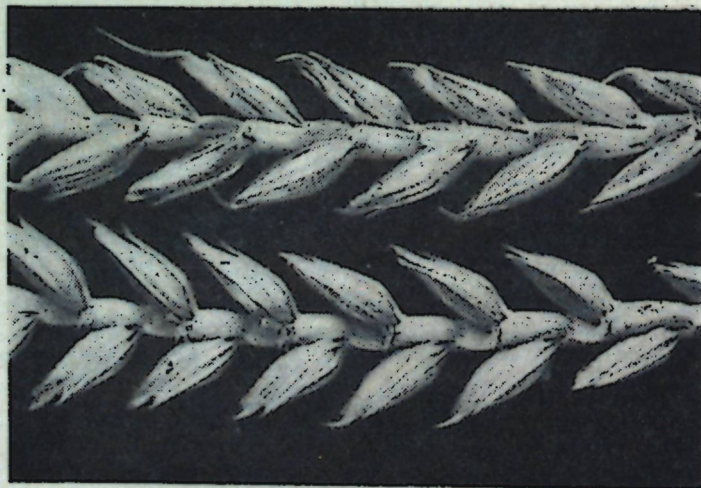


Рис. 3. Левые и правые ряды цветков. Снизу колос с левыми цветками, правые цветки удалены. Сверху — колос с правыми цветками, левые цветки удалены. Левые ряды цветков прикрепляются к тыльной стороне колосового стержня слева, правые ряды цветков — к тыльной стороне члеников стержня справа.

Закономерности в дисимметрии всходов

После дробного обмолота и анализа зерно каждого колоса высевалось по фракциям отдельно. После прорастания производился подсчет правых и левых всходов. В основу право-левой идентификации всходов, как уже выше отмечалось, был положен признак рулонообразного закручивания по спирали первого выходящего из coleoptile листочка. В таблице 5 приведены результаты подсчета правых и левых всходов, полученных при раздельном высеве зерновок из верхней и нижней лицевых сторон колоса без учета симметричности и дисимметричности самих зерновок. Из анализа данных вытекает, что верхняя и нижняя лицевые стороны колоса заметно различаются по соотношению правых и левых всходов, полученных в результате проращивания составляющих их зерен. У отдельных сортов (Гордейформе, Одесская 3, Веселоподольская 499 и другие) в верхней лицевой стороне по сравнению с нижней резко преобладают зерновки, дающие правые всходы. Для этих сортов верхняя лицевая сторона колоса одновременно является и правой. У других сортов (Мелянопус 69, Лютесценс 62, Альбидум 43), наоборот, зерновки, дающие правые всходы, заметно преобладают в нижней лицевой стороне колоса. Для этих сортов верхняя лицевая сторона колоса одновременно является и левой. Очевидно односторонней корреляции между верхним и нижним смещением и правизной — левизной лицевых сторон колоса не наблюдается.

Таблица 3

Встречаемость правых, левых и симметричных зерен в лицевых сторонах колоса

Сорт	Число коло- сцев	Число зерен в верхней лицевой стороне				Σd Σi	Число зерен в нижней лицевой стороне				Σd Σi
		общее	симмет- ричн.	правых	левых		общее	симмет- ричн.	правых	левых	
Мелянопус 69 . . .	10	314	137	83	94	0,88	365	163	104	98	1,06
Альбидум 43	7	129	35	48	46	1,04	138	37	51	50	1,02
Кишиневская 10 . . .	10	207	80	63	64	0,98	211	73	69	69	1,00
Одесская 3	10	189	74	56	59	0,95	191	65	64	62	1,03
Кавказская черная .	9	218	108	55	55	1,00	221	113	46	62	0,74
Гордейформе	10	253	112	72	69	1,04	248	106	70	72	0,97

Таблица 4

Встречаемость правых, левых и симметричных зерен
в правых и левых рядах цветков колоса

Сорт	Число коло- сцев	Число зерен в левых рядах				Σd Σi	Число зерен в правых рядах				Σd Σi
		общее	симмет- ричн.	правых	левых		общее	симмет- ричн.	правых	левых	
Мелянопус 69 .	10	178	14	11	152	0,08	170	8	146	16	9,12
Альбидум 43 .	7	106	16	—	90	0,00	99	2	97	—	абс. преобл.
Кишиневская 10	10	162	27	7	128	0,05	160	30	125	5	25,0
Одесская 3 .	10	144	23	—	121	0,00	136	16	120	—	абс. преобл.
Кавказская черная .	9	183	69	8	106	0,07	180	76	93	11	8,45
Гордейформе .	10	180	41	2	137	0,01	180	36	140	4	35,0

Ещё большая контрастность по знаку дисимметрии наблюдается у всходов, полученных при раздельном высеве зерновок из правых и левых продольных рядов цветков (без учета дисимметрии зерен). Как

видно из таблицы 6, у всех проанализированных сортов пшеницы зерновки из правых цветков дают значительно больше правых всходов, чем зерновки из левых цветков. В большинстве случаев рацемическое состояние нарушено со сдвигом влево у всходов из зерновок левых цветков и сдвигом вправо у всходов из зерновок, расположенных в правых рядах цветков.

Эти данные убедительно говорят о том, что имеется четкая корреляция между преобладанием одной из дисимметрических фракций всходов и положением родительских зерновок в колосе.

Потрационное проращивание правых, левых и симметричных зерновок показало, что из левых зерновок появляются значительно чаще левые всходы, чем правые; из правых зерновок чаще появляются правые всходы, чем левые; из симметричных зерновок с равной вероятностью часто появляются оба типа всходов (табл. 7). Корреляция между формой зерновки и особенностями дисимметрии всхода хотя и не полная, все же вполне реальна и убедительна.

Было замечено, что как в правом, так и в левом рядах встречаются различающиеся по длине зерновки. Очень хорошо это можно наблюдать на зерновках дикого злака эгилопса. Короткие зерновки у него часто достигают лишь половины длинных зерновок, они заметно уплощены, имеют более широкую бороздку. Обычно, если в правом ряду чаще встречаются длинные зерновки, то в левом ряду более часты короткие, и наоборот. Однако случаев, когда в одном из рядов были бы обнаружены только короткие, а в другом — только длинные, не обнаружено. Отмеченный диморфизм зерен эгилопса по длине позже удалось обнаружить и у пшеницы, хотя он не всегда достаточно хорошо выражен. При проращивании отдельно правых узких и длинных, а также правых коротких и широких зерновок оказалось, что правые узкие и длинные зерновки дают намного больше правых всходов, чем правые короткие и широкие зерновки. Аналогичная картина наблюдается и при проращивании коротких и длинных левых зерновок. Этот интересный факт в настоящее время изучается более подробно.

Анализируя цифровой материал таблиц 5—7, можно прийти к выводу, что существует закономерная связь между особенностями симметрии биологической среды (колос, зерновка) и особенностями порождаемого этой средой индивида (зерновка, молодой всход). Обращает на себя внимание и факт отсутствия паритета между обоими типами всходов, прослеживаемого на всех этапах дисимметричной полярности: правая и левая (или нижняя и верхняя) лицевые стороны колоса; правые и левые ряды цветков в колосе; правые и левые зерна.

Высев отдельных колосьев одного и того же растения показал, что разные побеги в пределах одного растения формируют колосья, заметно различающиеся между собой биосимметрическими характеристиками (таблица 8). Например, в числе пяти колосьев 3-го растения, представленного на этой таблице, имеется один резко левый колос (четвертый), один — почти симметричный (пятый) и один — резко правый (второй колос). Следовательно, можно говорить и о дисимметричности или симметричности отдельных колосьев в пределах растения по их потомству. Колосья, при высевах зерен которых среди всходов преобладают правые растения, можно назвать правыми; колосья с преобладанием в их потомстве левых всходов можно назвать левыми; колосья с одинаковым соотношением правых и левых всходов — рацемическими. Очень интересно, что в ряде случаев удалось наблюдать колосья с явной тенденцией к спиралевидному изгибу колосового стержня. В одних случаях эта спираль направлена вправо, в других случаях —

Таблица 5

Встречаемость правых и левых всходов от раздельного высева зерен верхней и нижней лицевых сторон колоса

Сорт	Число всходов в целом колосе			Σd	Число всходов в верхней лицевой стороне			Σd	Число всходов в нижней лицевой стороне			Σd
	левых	правых	общее		левых	правых	общее		левых	правых	общее	
Гордейформе мест	122	122	224	1,00	58	66	124	1,14	64	56	120	0,87
Гордейформе 432	140	147	287	1,05	65	86	151	1,32	75	61	136	0,81
Мелянопус 69	300	296	596	1,01	147	126	273	0,86	152	165	317	1,08
Одесская 3	110	132	242	1,20	52	75	127	1,44	58	57	115	0,98
Веселоподольская 499	45	67	112	1,50	20	45	65	2,25	24	23	47	0,95
Лютесценс 62	154	132	286	0,84	76	52	128	0,69	78	80	158	1,02
Альбидум 43	83	100	183	1,20	42	48	90	1,14	41	52	93	1,25

Таблица 6

Распределение правых и левых всходов при раздельном высевах зерен правых, левых и средних рядов цветков

Сорт	Число всходов из зерен левых рядов			Σd	Число всходов из зерен правых рядов			Σd	Число всходов из зерен средних рядов			Σd
	левых	правых	общее		левых	правых	общее		левых	правых	общее	
Гордейформе мест	76	44	120	0,58	46	78	124	1,70	не учитывалось			
Гордейформе 432	36	34	70	0,94	37	40	77	1,10	67	73	140	1,10
Мелянопус 69	93	62	155	0,66	72	76	148	1,05	135	153	288	1,13
Одесская 3	70	58	128	0,83	40	74	114	1,85	не учитывалось			
Веселоподольская 499	28	32	60	1,14	17	35	52	2,06	не учитывалось			
Лютесценс 62	65	33	98	0,57	34	55	89	1,70	55	44	99	0,80
Альбидум 43	39	28	67	0,72	23	43	66	1,90	21	29	50	1,40

Таблица 7

Соотношение числа правых и левых всходов при раздельном проращивании правых, левых и симметричных зерен

Сорт	Число всходов из левых зерен			Σd	Число всходов из правых зерен			Σd	Число всходов из симметричных зерен			Σd
	левых	правых	общее		левых	правых	общее		левых	правых	общее	
Гордейформе мест	54	37	91	0,70	37	64	101	1,73	31	21	52	0,70
Гордейформе 432	40	30	70	0,75	36	49	85	1,36	62	70	132	1,13
Мелянопус 69	97	72	169	0,74	72	86	158	1,20	131	133	264	1,01
Лютесценс 62	68	37	105	0,54	41	60	101	1,46	45	35	80	0,77
Альбидум 43	37	32	69	0,86	24	45	69	1,90	22	23	45	1,04
Лютесценс 266	42	34	76	0,81	39	50	89	1,30	59	66	125	1,12
Одесская 3	63	43	106	0,68	36	63	99	1,75	17	26	43	1,46
Белорусская	24	15	39	0,62	15	20	35	1,30	24	30	54	1,25
Мильтурум 162	38	21	59	0,55	23	38	61	1,65	19	19	38	1,00

влево. По предварительным данным, такие морфологические правые колосья являются правыми и по преобладанию соответствующей фракции всходов, а морфологически левые колосья являются также левыми и по всходам. К сожалению, такие спиральные колосья встречаются нечасто и спираль у них выражена сравнительно слабо.

Таблица 8

Распределение правых и левых всходов при
раздельном высеве колосьев от одного растения
(сорт Кишиневская 10)

№ растения	№ колоса	Число левых всходов	Число правых всходов	Общее число всходов	$\frac{\Sigma d}{\Sigma l}$
I.	1	14	17	31	1,21
	2	11	11	22	1,00
	3	16	20	36	1,25
		41	48	89	1,20
II.	1	25	28	53	1,12
	2	16	18	34	1,12
	3	15	15	30	1,00
	4	9	23	32	2,55
	5	18	22	40	1,22
		83	106	189	1,27
III.	1	18	26	44	1,44
	2	10	22	32	2,20
	3	19	30	49	1,60
	4	26	12	38	0,46
	5	22	26	48	1,18
		95	116	211	1,22
IV.	1	21	26	47	1,24
	2	11	20	31	1,81
	3	24	17	41	0,70
		56	63	119	1,12
V.	1	20	27	47	1,35
	2	22	20	42	0,91
	3	27	32	59	1,20
	4	18	25	43	1,40
	5	24	35	59	1,46
		111	139	250	1,25

И наконец, как нам кажется, можно говорить и о симметричности или дисимметричности отдельных взрослых растений. В частности, у сорта Кишиневская 10 (табл. 8) все 5 проанализированных растений по потомству оказались праводисимметричными. Можно предполагать, что между морфологической дисимметрией молодого растения, находящегося в фазе первого листочка, и дисимметрией этого же растения во взрослом состоянии, определяемой по преобладанию тех или иных всходов в потомстве зерен этого растения, существует тесная связь.

Смесь зерен от урожая многих растений одного и того же сорта при проращивании дает соотношение правых и левых всходов, типичное для данного сорта (табл. 5). Различия между сортами по преобладанию той или иной фракции зерен отражены в табл. 2. Все это позволяет говорить о возможности существования правых, левых и рацемичных сортов.

С целью изучения межвидовых различий во встречаемости правых и левых всходов были составлены сортосмеси отдельно для твердой и отдельно для мягкой пшеницы. Каждая сортосмесь состояла из 10 сор-

тов по 250—300 зерен каждого сорта. Сортосмесь мягкой пшеницы при посеве дала 2725 всходов, в том числе 1398 правых и 1327 левых ($\Sigma d : \Sigma l = 1,05 : 1,00$). Сортосмесь твердой пшеницы дала 2632 всхода, из них 1254 правых и 1378 левых ($\Sigma d : \Sigma l = 1,00 : 1,10$). Из этих данных видно, что мягкая пшеница уклоняется в сторону преобладания правой дисимметрии, твердые же пшеницы, наоборот, в общем уклоняются в сторону преобладания левого знака дисимметрии. По-видимому, такое распределение знаков дисимметрии между двумя основными видами пшеницы далеко не случайно. Можно предполагать, что преобладание правого знака связано с повышенным содержанием сахаров, а следовательно, и с повышенной зимостойкостью мягких пшениц. В свою очередь, преобладание левого знака дисимметрии у твердых пшениц, по-видимому, коррелирует с их высокой белковостью. Интересно напомнить, что при изучении холодостойких гибридов кукурузы также было отмечено значительное усиление правого знака эндосперма.

Итак, у пшеницы явно намечается цельная взаимосвязанная система внутриндивидуального, внутрисортного, внутривидового и внутривидового распределения право-левых признаков.

Ряд внутриндивидуального распределения право-левых признаков включает в себя: дисимметрию и симметрию колосьев в пределах растения; дисимметрию верхних и нижних лицевых сторон в пределах колоса; дисимметрию правых и левых цветков по рядам в пределах каждой лицевой стороны и каждого колоска; дисимметрию зерен в пределах однотипных цветков, а также по типу даваемых ими всходов. Далее идут дисимметрия и симметрия растения, сорта, вида и рода. Нужно, однако, признать, что о внутрисортном, внутривидовом и внутривидовом распределении право-левых признаков речь можно вести лишь в том случае, если внутриндивидуальное распределение этих признаков в достаточной степени сильно отклоняется от рацемического состояния.

Факт предпочтительности появления правых всходов из правых зерен, правых рядов, правых лицевых сторон, правых колосьев и т. д., в равной степени как и для левых всходов, представляет большой интерес и требует еще своего объяснения. Но уже сейчас ясно, что здесь действует целый комплекс разнообразных причин, из которых не последнюю роль играет биохимизм. Исследования А. В. Коварского [42, 43] указывают на возможную роль в определении дисимметрии геомагнетизма. В настоящее время проводятся соответствующие исследования.

Закономерности изменения плодovitости и разнокачественности зерен в связи с явлением полярности

Ч. Дарвин, К. А. Тимирязев, И. В. Мичурин, Т. Д. Лысенко [25, 47, 51] обращали большое внимание на разнокачественность органов и тканей в различных частях одного и того же растения, указывая на огромное значение умелого использования этого явления в практической селекции. Экспериментальная разработка этого вопроса в работах В. Ю. Базавлук, И. Е. Глушенко, А. Е. Коварского, Н. Н. Овчинникова [59, 60, 61] и других показала, что явление разнокачественности нельзя объяснить с позиций формальной генетики.

Большой интерес представляют сообщаемые многими авторами [1, 28, 38, 59, 61, 62, 67] факты высокой разнокачественности зерен, сформировавшихся в одном и том же колосе или початке, а часто даже в одном колоске. Такие зерновки заметно различаются не только свои-

ми размерами и весом, физическими и биохимическими свойствами, но и степенью жизнеспособности получаемого от них потомства.

Так, Н. Н. Овчинников и Н. М. Шиханова [61] сообщают, что по всем показателям наиболее жизнеспособными являются растения озимой пшеницы, выращенные из зерновок, расположенных во вторых цветках нижних и средних колосков и в первых цветках верхних колосков.

Причины разнокачественности зерновок и их потомства до настоящего времени по существу все еще остаются неясными. Обычно при попытках объяснения перечисляется целый ряд непосредственных причин разнокачественности, которых может быть бесконечно много, но при этом не затрагивается самая существенная сторона проблемы. Большинство авторов объясняют различия в плодovitости отдельных цветков разным временем их образования, различиями в обеспечении питательными веществами, неправильностями в опылении и оплодотворении и т. п. В то же время игнорируется фактор целостности растительного организма, коррелятивные взаимоотношения между отдельными органами в пределах целого, глубокое значение явления биологической полярности. В настоящее время одной из важнейших проблем биологии является создание синтетической физиологии растений, в основе которой должно лежать понятие целостности растительного организма [88]. «Целое» через механизм полярности оказывает решающее влияние на будущее развитие отдельных его звеньев, и не в последнюю очередь, на соцветия, определяя степень их плодovitости и качество формирующихся в них семян. Оплодотворение ведет к плодoобразованию только в том случае, если данный цветок благодаря своему положению в соцветии и наличию коррелятивных связей «предопределен» к плодoобразованию.

В 1931 г. К. Goebel [109] заложил основы учения о полярности соцветий. Он различает два типа полярности соцветий: базитон, при котором образование цветков стимулируется у основания соцветия, и акротон, когда цветко- и плодoобразование стимулируется на верхушке соцветия. Между крайним акротонным (полное недоразвитие верхних цветков) и крайне выраженным базитонным (полное недоразвитие нижних цветков) типами соцветий существуют все возможные переходы, что в конечном счете проявляется в различной способности цветков к плодoобразованию. Базитонная стимуляция характерна для ботрических соцветий, к числу которых относятся также колос и початок; акротонная стимуляция — для типа определенных соцветий.

Для степени развитости зерновки питание имеет лишь вторичное значение: пластическими веществами в первую очередь обеспечиваются те цветки и формирующиеся зерновки, которые «предопределены» к лучшему развитию своим положением в системе соцветия. Существует особый тип морфо-физиологической полярности, прямым образом регулирующий плодovitость растений.

Большой интерес представляют факты, свидетельствующие о том, что воздействие полярности далеко не ограничивается одним лишь влиянием на степень плодovitости, но прямым образом сказывается и на эмбрионах дочернего поколения. А. Sperlich [150] ввел специальный термин «филетическая потенция», характеризующий прямую зависимость степени жизнеспособности потомства от места формирования родительских семян в пределах материнского организма. Много внимания вопросам взаимосвязи полярности с плодovitостью уделял К. V. Voh [155, 156]. Интересны наблюдения Палимбетовой [63] над нарушениями в полярности физиологического градиента накопления сахаров, тес-

но связанными с особенностями строения колоса пшеницы. У нормальных, неветвистых форм пшеницы, по ее данным, физиологический градиент возрастания накопления сахаров к началу репродуктивной фазы обычно смещается из листьев и стебля в колос. У ветвистых же форм к началу репродуктивной фазы максимальное количество сахаров накапливается не в колосе, а в стебле. Это приводит к снижению плодovitости ветвистых форм пшеницы по сравнению с неветвистыми. Подобную же картину резкого понижения плодovitости у ветвистых форм ржи по сравнению с обычной неветвистой рожью в свое время наблюдал и один из авторов настоящей статьи [73]. Эти факты убедительно говорят о том, что нарушения физиологической полярности метаболизма, ведущие к резкому снижению плодovitости, находят свое отражение в морфологии ветвистого колоса. Физиологическая деполяризация обменных процессов сопровождается параллельной морфологической деполяризацией колоса. Действительно, если у обычных неветвистых форм хорошо прослеживается четкое различие между продольной и поперечной осями колоса, а поперечные оси полярности четко расчленяют колос на 4—6 обособленных секторов (ортостихов), то у ветвистого колоса все эти геометрические различия сглажены. Часто колос имеет шаровидную форму, продольный и поперечный диаметры такого ветвистого колоса почти равны. Кроме того, у ветвистых колосов совершенно сглажена морфологически секторная контрастность ортостихов. Мы считаем, что ветвистость — это морфологическое проявление внутренней, физиологической деполяризации, связанной со смещением метаболического оптимума из колоса в стебель.

Разная степень плодovitости отдельных участков соцветия и жизнеспособности его потомства, по-видимому, тесно связаны не только с основной, продольной (верх—низ) осью полярности, но и с поперечными ее осями, совпадающими с полярными звеньями правое—левое и центр—периферия (симметричность — дисимметричность).

Это хорошо видно на примере колоса ячменя. Колосья ячменя являются билатерально-симметричными образованиями. На каждом уступе колосового стержня в два ряда попеременно справа и слева сидят по 3 одноцветковых колоска. У шестирядного ячменя цветки всех колосков плодущие, однако зерновки его отличаются большей невыравненностью. Из тройки зерен, расположенных на одном уступе стержня, наиболее крупным является среднее зерно, боковые же зерна обычно мельче. При этом центральная зерновка всегда имеет симметричную форму в отличие от боковых зерновок, обладающих неправильной, дисимметрической формой. Зерновки правого крайнего ряда колосков имеют основание, загнутое вправо; зерновки левого ряда колосков имеют основание, загнутое влево. У промежуточных ячменей процесс редукции краевых зерновок заходит еще дальше: вместо трех на каждом уступе нормально развивается лишь 1—3 колоска. У двурядных ячменей редукция достигает максимума: плодovitость сохраняет лишь средней колосок, боковые же колоски или полностью abortируются, или имеют только тычинки. Следовательно, условия месторасположения колоска предопределяют как плодovitость, так и появление двуполых и мужских цветков в одном и том же колосе.

В полярном звене симметричность—дисимметричность (центр — периферия) у ячменей явно доминирует первый член. При нормальном развитии колосков у шестирядного ячменя соотношение симметричных (средних) зерен к дисимметричным (боковым) равно 1:2 (33:67). При сортировке семян боковые, то есть дисимметричные зерновки ввиду более слабого их развития в большом количестве идут в отход. В

зависимости от используемой сортировальной машины исходное соотношение $(d+l):n = 2:1$ может быть снижено до 1,75:1 (BC—2), до 1:50:1 (BC—2 «Триумф») или до 1,25:1 (ВИМ—2). В среднем оно снижается до 1,5:1 (60:40) [65]. Это ведет к тому, что из года в год потомство у шестирядного ячменя воспроизводится в основном за счет симметричных зерновок, особенно если учесть и возможность естественного самоочищения ячменя от диссимметричных зерновок. Повторяясь на протяжении многих лет, этот процесс в конечном счете мог привести к появлению сначала промежуточных форм, а потом и двурядного ячменя.

Интересно проследить эти же соотношения у пшениц. В отличие от ячменей, у пшениц на каждом уступе колосового стержня сидит по 1 колоску, однако колосок не одноцветковый, как у ячменя, а многоцветковый (обычно — 3—5). Из табл. 2 видно, что у пшениц среднее соотношение фракций $(d+l):n$ также приближается к 2:1, хотя могут наблюдаться и значительные отклонения в обе стороны — от $(d+l):n = 0,9:1$ до $(d+l):n = 6:1$. Однако, несмотря на близость средних отношений фракций у ячменя и пшеницы, имеется и одно существенное различие, если у ячменя по крупности доминируют центральные симметричные зерна, то у пшеницы, наоборот, более крупными являются диссимметричные боковые зерновки, внутренние же, расположенные в средних цветках симметричные зерна, как правило, являются более мелкими и слабозизненными. Поэтому при сортировке в ход идут в первую очередь центральные симметричные зерновки. Исходное соотношение фракций $(d+l):n = 2:1$ (67:33) может повышаться до 2:0,5, а при отклоняющихся значениях и того выше — до 6:0,5 ($n=5-10\%$). Учитывая и вполне реальную возможность самоочищения пшеницы ввиду биологической неполноценности симметричных зерен, можно полагать, что более 85—90% всего потомства у пшеницы воспроизводится за счет боковых диссимметричных зерновок. Следовательно, в полярном звене симметричность — диссимметричность (центр—периферия) у пшениц, в противовес ячменям, явно доминирует не первый, а второй член полярного звена.

Еще резче доминирует диссимметрия в указанном полярном звене у ржи. Как и у пшеницы, на одном уступе колосового стержня у ржи располагается один колосок. Однако, в отличие от многоцветкового (3—5) колоска пшеницы, колосок ржи, как правило, содержит всего 2 цветка. Трехцветковые колоски встречаются довольно редко и рассматриваются как тератологические явления. Körnicke предлагал даже выделить эти формы в особый вид ржи — *Secale triflorum* [140]. Если рассматривать только типичную рожь с двухцветковыми колосками, обнаружим, что из полярного звена симметричность — диссимметричность (центр—периферия) один из членов (симметричность, центр) полностью выпадает. Налицо имеется лишь диссимметричная фракция, представленная правым и левым рядами. Если у пшениц воспроизведение потомства за счет диссимметричной фракции приближается к 80—90%, то у ржи все потомство происходит из диссимметричных зерен. Исходя из этого анализа эволюции типов поперечной полярности колоса, мы предлагаем дополнить классификацию типов полярного стимулирования плодovitости соцветий, предложенную в свое время Гёбелем [108, 109]. Типы базитон и акротон характеризуют регулирующее действие на плодovitость только продольной полярности, связанной с понятиями низ—верх. Однако плодovitость, очевидно, стимулируется и вдоль поперечных полярных осей, связанных с понятиями правое—левое, симметрия—диссимметрия, центр—периферия. Ячмень можно отнести к

типу центрального (симметричного) стимулирования плодovitости колоса, рожь и, в меньшей степени, пшеницу — к типу периферийного (диссимметричного) стимулирования плодovitости колоса. Следовательно, двурядный ячмень и рожь являются в своем роде антиподами по типу поперечно-полярного стимулирования плодovitости колоса: первый — крайний симметрик, вторая — крайний диссимметрик. Промежуточные и шестирядный ячмени, а также пшеница являются переходными формами между этими двумя крайними типами.

Весьма примечательно, что наблюдается несомненная связь между типом поперечно-полярного стимулирования плодovitости колоса и склонностью данного рода (вида) к самоопылению или перекресту.

Ячмени, будучи типичными симметриками, относятся к строгим самоопылителям. Цветение по преимуществу происходит еще до выхода колоса из влагалища листа или только при частичном выходе его, то есть цветение ячменя в основном закрытого типа. Лишь в теплую и достаточно влажную погоду иногда наблюдается открытое цветение. Очень интересно, что, являясь более резкими симметриками, двурядные ячмени в то же время по сравнению с шестирядными и больше склонны к закрытому цветению [48].

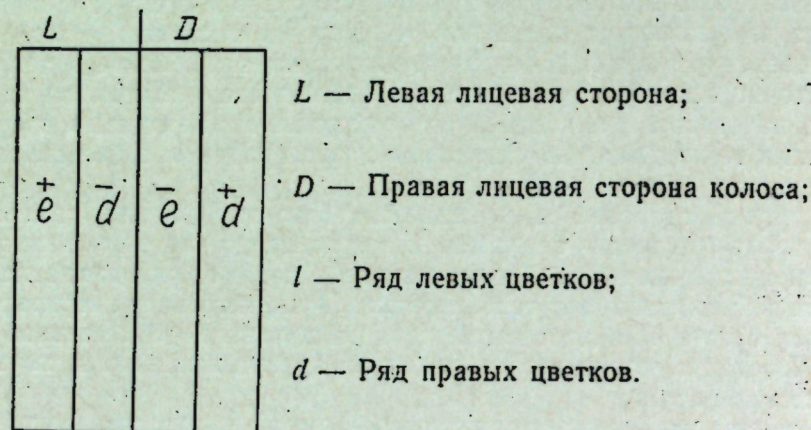
С другой стороны, рожь является резко выраженным диссимметриком и в то же время относится к ярким представителям перекрестно-опыляющихся растений. Самоопыление у нее в пределах цветка, колоса или растения бывает совсем редко. Принудительное инкутирование удается с трудом и дает чаще всего нежизненное, депрессивное потомство. Цветение у ржи всегда открытое, зрелые пыльники и рыльца выдвигаются наружу.

Пшеница является промежуточной формой по типу поперечно-полярного стимулирования с заметным уклоном к диссимметричному (периферийному типу). Закономерно ожидать, что пшеница по биологии опыления должна занимать также промежуточное между ячменями и рожью положение. В большинстве литературных источников пшеница относится к самоопыляющимся культурам. Однако цветение у нее далеко не такого закрытого типа, как у ячменей. После самоопыления цветок на 5—30 минут остается открытым, и за это время возможно доопыление чужой пылью или же настоящее перекрестное опыление, если цветок по каким-либо причинам не опылился своей пылью. А. И. Носатовский [58] подчеркивает, что у пшеницы далеко не исключено и перекрестное опыление. Он сообщает, что в условиях полусухой полосы СССР иногда даже нормально развитые цветки пшеницы не развивают пыльников. В подобных случаях раскрывшиеся цветки пшеницы держатся открытыми довольно продолжительное время, иногда несколько дней, что способствует естественному перекрестному опылению. Ничего подобного у ячменей не отмечается. Следовательно, у пшеницы явно прослеживается вполне определенная тенденция к перекресту.

Указанная корреляция между типом поперечно-полярного стимулирования плодovitости колоса и особенностями биологии цветения у ячменей, пшеницы и ржи может иметь огромное значение для выяснения важнейших механизмов видообразования. При изучении некоторых литературных источников, касающихся вопросов видообразования в семействе злаковых, мы обратили внимание на то обстоятельство, что все обнаруженные в колосьях пшеницы зерновки ржи находились в краевых цветках колосков. С другой стороны, при анализе биосимметрических характеристик колосьев сорта яровой пшеницы Лютеценс 62 среди зерновок из центральных рядов нами было найдено 3 необычных зерна типа голозерных ячменей. Сходство прослеживалось на целом

ряде признаков: наличие вторичной бороздки на спинке зерновок, уплощенность краев брюшной бороздки, рисунок зародыша и другие общие признаки. К сожалению, эти зерновки не были сфотографированы, а сразу же были высеяны на проращивание. Две из них не дали всходов, третья зерновка при проращивании дала очень слабый и нежизненный всход типа Лютесценс 62, погибший на ранних стадиях. Конечно, нахождение этих трех «ячменных» зерновок слишком слабое доказательство, но можно полагать, что при систематических и целенаправленных поисках число подобных фактов быстро умножится.

В соответствующем разделе уже указывалось на наличие в колосе правой и левой лицевых сторон. Колос ржи можно представить схематически в виде следующей развертки. Схема 1. Развертка колоса ржи.



В левой лицевой стороне усиливается однозначная дисимметрия ряда левых цветков ($e+$) и ослабляется дисимметрия ряда правых цветков ($d-$). В правой лицевой стороне, наоборот, сильнее выражен правый ряд цветков ($d+$) и слабее выражен левый ряд цветков ($e-$).

Теперь, после того как уточнили некоторые элементы строения колоса, перейдем к рассмотрению особенностей поперечно-полярных отношений у кукурузы. Дипольную пару рядов зерен в початке можно рассматривать как редуцированный элементарный колос ржаного типа. Как и у ржи, элементарный колос початка кукурузы состоит из двух рядов колосков (правой и левой лицевых сторон); каждый колосок, в свою очередь, так же как и у ржи, состоит из двух цветков. Следовательно, у кукурузы как и у ржи отсутствует средний ряд цветков. Кукуруза относится также к резким дисимметрикам. Однако по сравнению с колосом ржи процесс поляризации распространяется дальше. Если до сих пор основным противоречием была полярность между центром и периферией (симметричностью и дисимметричностью), то, начиная с колоса ржи, основным противоречием является полярное различие между правым и левым периферийными рядами цветков в колосках (лицевых сторонах). Результатом эволюции этого нового уровня полярных противоречий является элиминация в каждом колоске элементарного колоса кукурузы одного из двух периферийных цветков (правого или левого). Зерновку образует, как правило, лишь один из 2 цветков женского колоска кукурузы.

При этом вероятностная редукция одного из парных цветков колоска может идти следующими путями (см. схему 1):

1) в правой лицевой стороне элементарного колоса элиминируются левые цветки ($Dd+$);

2) в правой лицевой стороне элиминируются правые цветки ($DI-$);
3) в левой лицевой стороне элементарного колоса кукурузы элиминируются левые цветки ($Ld-$);

4) в левой лицевой стороне элиминируются правые цветки ($LI+$).

В каждом элементарном колосе редукция одновременно распространяется только на 2 ряда цветков. В свою очередь в пределах каждой лицевой стороны элиминируется лишь один ряд цветков, поэтому элиминация захватывает обычно один ряд цветков в правой лицевой стороне и один ряд цветков в левой лицевой стороне.

При этом возможны следующие результирующие после элиминации типы элементарных колосьев (дипольных пар рядов) початка кукурузы:

- | | |
|--------------------------|--------------------------|
| 1. ($Dd+$) — ($Ld-$) | 5. ($Ld-$) — ($DI-$) |
| 2. ($Dd+$) — ($LI+$) | 6. ($Ld-$) — ($Dd+$) |
| 3. ($DI-$) — ($Ld-$) | 7. ($LI+$) — ($DI-$) |
| 4. ($DI-$) — ($LI+$) | 8. ($LI+$) — ($Dd+$) |

Каждый член диполя (элементарного колоса) может образовывать парное звено лишь с одним из двух рядов противоположной лицевой стороны. Сопряжение двух рядов в пределах одной лицевой стороны колоса исключено. Отсюда 8 групп вероятных комбинаций рядов в диполи. Всего получается 4 типа комбинаций, в каждом по 2 комбинации.

- | | |
|--|--|
| 1) 2 ($Dd+$) — ($Ld-$) — правые початки; | |
| 2) 2 ($LI+$) — ($DI-$) — левые початки; | |
| 3) 2 ($Dd+$) — ($LI+$) — симметричные початки. | |
| 4) 2 ($DI-$) — ($Ld-$) — симметричные початки. | |

Следовательно, при элиминации однозначных рядов в обеих лицевых сторонах получаем дисимметричные початки. Если выпадают в обеих лицевых сторонах элементарного колоса левые ряды цветков, формируется правоспиральный початок, если же abortируются в обеих лицевых сторонах правые ряды цветков, образуются левоспиральные початки. При этом левый ряд в левой лицевой стороне и правый ряд цветков в правой стороне элементарного колоса (диполя) всегда выражены сильнее, чем соответствующие ряды в противоположных лицевых сторонах.

При элиминации правого ряда цветков в левой лицевой стороне и левого ряда в правой лицевой стороне образуются симметричные (неспиральные) початки рацемического типа. В таких початках сравнительно мало симметричных зерен, однако фракции правых и левых зерен взаимно уравновешивают друг друга. К рацемическому типу неспиральных початков относятся початки с диполями ($Dd+$) — ($LI+$).

При элиминации правого ряда в правой лицевой стороне и левого ряда цветков в левой лицевой стороне образуются истинно симметричные (неспиральные) початки. Правый и левый ряды цветков в несвойственных для них лицевых сторонах ослабляются, что ведет к значительному увеличению общего числа симметричных зерновок в початке. Такие початки даже при некотором отклонении от рацемического состояния для правых и левых зерен могут сохранять прямолинейность рядов зерен.

Итак, снова получаем соотношение

$2l : 4n : 2d$ для вероятного ожидания трех фракций початков. По существу оно соответствует фактически наблюдаемому расщеплению $1l : 2n : 1d$.

Новый важный вывод, полученный при вероятностном комбинировании диполей: группа симметричных початков неоднородна и состоит из рацемичного и истинно симметричного подтипов.

Очень интересно, что правые и левые элементарные колосья кукурузы по какой-то причине комбинируются в початки преимущественно непарными группами (по 3, 5, 7, 9 колосьев в початке), а симметричные элементарные колосья — парными группами (по 4, 6, 8, 10 колосьев на початок).

Следовательно, кукуруза, как и рожь, относится к группе диссиметриков, то есть обладает периферийным типом стимулирования плодovitости колоса.

По биологии цветения кукуруза относится также к перекрестникам. Принято считать, что самоопыления у кукурузы в естественных условиях почти не происходит. Однако по сравнению с рожью кукуруза более склонна к самоопылению. Профессор А. Е. Коварский в итоге многолетних исследований обнаружил, что самоопыление кукурузы при наличии пыльцы других растений является довольно широко распространенным в естественной обстановке. По-видимому, это связано с особенностями строения соцветий кукурузы, в отличие от большинства соцветий других злаков являющихся сборными и раздельнополыми структурами. Как уже отмечалось, за счет эффекта положения того или иного ряда краевых цветков в несвойственной ему лицевой (правой или левой) стороне элементарного колоса может вторично количественно усиливаться фракция симметричных зерновок, что в свою очередь может сопровождаться некоторым усилением тенденции к самоопылению.

В связи с вопросом раздельнополости соцветий у кукурузы очень важно подчеркнуть тесную связь половой дифференциации у растений с пространственным разделением противоположных полов.

При систематическом изучении большого числа самых разнообразных групп растений можно отметить ясную тенденцию к увеличению пространственного разделения мужского и женского половых элементов. Уже в гермафродитном цветке наблюдается поперечно-полярное распределение тычинок и пестика по типу центр (женский элемент) — периферия (мужской элемент). Позже образуются раздельнополые мужские и женские цветки, которые в дальнейшем поляризуются в отдельные мужские и женские соцветия. Сначала мужское и женское соцветие находятся на одном растении, а потом распределяются между двумя группами отдельно мужских и отдельно женских растений (переход от однодомности к двудомности). Не всегда этот процесс пространственной поляризации половых элементов протекает так классически. У злаков, как можно заметить, этот процесс проходил несколько по-иному. У них поляризация цветков в соцветия началась еще до появления раздельнополых цветков. От рыхлого типа соцветия (метелка) произошел переход к более плотному типу соцветия (колос). Лишь после этого начался переход к раздельнополости цветков. Сначала появляются раздельнополые цветки в пределах колоска (маскулинизация отдельных верхних цветков в колоске овса или боковых одноцветковых колосков у ячменя). Позже появляются целые раздельнополые колоски, причем сначала обоополые, тычиночные и пестичные колоски сидят вплеску (как у колоса *Tragus racemosus*), а позже колоски разных полов начинают поляризоваться в противоположных частях соцветия, чаще всего мужские колоски в верхней части, а женские — в нижней части соцветия (*Euchlaena mexicana* — Трипсакум, цизания и др.). На следующем этапе (теосинте, кукуруза) происходит полное разделение на мужское и женское соцветия. Интересно, что в ряде случаев на-

блюдается склонность к двудомности и у кукурузы (стерильность метелки, появление початков вместо метелок и метелок вместо початков). Параллельно с этим процессом увеличивается склонность к перекрестному опылению, а вместе с ней и эффективность полового процесса в повышении жизнеспособности потомства. По-видимому, в определении типа строения цветка и соцветия, а вместе с ним и типа оплодотворения растения решающую роль играет весь комплекс морфо-физиологической полярности растительного организма как целого, включающий в себя все типы полярных осей: центр—периферия (симметрия—диссимметрия), правое—левое, верх—низ. До сих пор при изучении специфики половых различий у растений пространственно-полярный фактор совершенно несправедливо игнорируется.

В заключение нам хочется подчеркнуть, что изучение важнейших проблем половости и биологии оплодотворения с помощью генетических и физиолого-биохимических методов должно быть дополнено методами сравнительной морфологии, в основе которых должно лежать понятие о целостности и полярности растительного организма. Интерпретация многочисленных экспериментальных данных и наблюдений с точки зрения полярности и симметрии может оказаться исключительно плодотворной и будет способствовать цельности биологического мышления в условиях резкого нарастания объема научной информации.

Таким образом, проблема диссимметрии в мире живого заслуживает самого глубокого внимания. «Мы пока остаемся бессильно перед объяснением этого явления... Явление несомненно очень сложное... Не исключена возможность, что здесь откроются или особые свойства связанного с жизнью пространства или особого рода действующая в нем диссимметрическая сила... Отсталость теоретической мысли в естествознании в этих, казалось бы, основных проблемах представляется непонятной... Прошло столетие со времени великого открытия Пастером в 1848 г. диссимметрии живого вещества. Пастер осознал диссимметрию как космическое явление и сделал из этого чрезвычайно важные для понимания жизни выводы. Сейчас, в свете новой физики, его работы должны привлекать самое пристальное внимание» [15].

ВЫВОДЫ

1. Установлено существование 3 фракций зерновок пшеницы: симметричных, левых и правых. В основу дифференциации положен признак диссимметричного смещения эндосперма.
2. Правые, левые и симметричные зерновки распределяются в цветках, колосках, колосьях и отдельных растениях пшеницы строго закономерно. В зависимости от распределения в них зерновок и соотношения полученных от этих зерновок всходов, мы различаем правые и левые лицевые стороны колоса, правые и левые ряды цветков в колосе, правые и левые колосья, правые и левые растения. Установлены также правые, левые и рацемичные сорта пшеницы, а возможно и правый (мягкая пшеница) и левый (твердая пшеница) виды.
3. Наблюдается положительная корреляция между знаком диссимметрии зерновок пшеницы и правизной—левизной полученных от них всходов. Для симметричных зерновок характерен рацемический тип распределения правых и левых всходов.
4. С позиций учения о полярности и симметрии растительных организмов делается попытка уяснить некоторые закономерности разнокачественности, плодovitости, видообразования и половости у растений.

Приносим глубокую благодарность профессору А. Е. Коварскому за большую и всестороннюю помощь в процессе выполнения данной работы.

Ю. Г. СУЛИМА, П. И. БУЮКЛИ

СТУДИЕРЯ ФЕНОМЕНУЛУИ ДЕ ДИСИМЕТРИЕ ЛА ГРЫУ

Резумат

Грыул аре трей фракций де боабе: симетриче, де стынга ши де дряпта. Ачесте фракций сынт репартизате ын флорь, опикулеце ши спиче койформ уней ануите лежь. Ла упул ши ачелаш спик се дистинг бине партя дряпте де чя стынга, рындуриле де флорь де дряпта ши челе де стынга. Са стабилит де асемени, кэ екзистэ союрь ши спечий де грыу де дряпта ши де стынга ши спиче рапемиче. Се обсервэ о корелацие позитивэ ынтре дисиметрия боабелор ши дисиметрия де дряпта сау де стынга а плантулелор лор. Дин пунктул де ведере ал ынвэцэтурий деспре поларитатя ши симетрия организмелор плантелор, се фак ынчеркэрь де а стабилит унеле лежитэць реферитоаре ла диференца калитативэ, фертилитатя, формаря спечиилор ши секселор плантелор.

П. И. БУЮКЛИ

ИЗУЧЕНИЕ ЯВЛЕНИЯ ДИСИММЕТРИИ У ЗЕРНОБОБОВЫХ (предварительное сообщение)

Явление морфологической дисимметрии организмов (животных, растений, микроорганизмов) представляет не только общебиологический интерес. Будучи тесным образом связанной с феноменом полярности, а через нее и с морфогенезом, плодовитостью и разнокачественностью, дисимметрия может иметь большое и непосредственное значение для сельскохозяйственной практики. В этой связи изучение зернобобовых культур в биосимметрическом отношении является весьма актуальным. Данные по этому вопросу, почерпнутые нами из имеющихся литературных источников, к сожалению, очень немногочисленны и неполны. Lilienfeld [124] отмечает наличие у ряда видов люцерны право- и левозакрученных бобиков. Изученные виды представляют собой популяции растений, из которых часть имеет лишь правозакрученные, а другая часть — лишь левозакрученные бобы. Было также обнаружено, что правозакрученность бобов доминирует над левозакрученностью. В первом гибридном поколении наблюдается расщепление по обычной менделевской схеме, хотя и со значительными отклонениями от моногибридного типа. Автор указывает также на то, что большее отклоняющее влияние на расщепление оказывают погодные условия, особенно влажность воздуха.

Ю. А. Урманцев и Л. А. Смирнов [79] на объектах фасоли, гороха и люцерны установили факт существования корней правого и левого типов.

Авторы отмечают также случаи нахождения так называемых «растений-координат» в двух энантипоморфных модификациях. Однако, на наш взгляд, принцип, положенный указанными авторами в основу идентификации правых и левых всходов, слишком условен и допускает возможность произвольной замены правого знака на левый при перемене точки зрения. Наш метод дифференцирования всходов бобовых на правые, левые и симметричные является более надежным, так как здесь полностью исключена возможность ошибок, связанных с субъективностью позиции рассматривания. Более подробно об этом будет сказано ниже. Интересное исследование проведено Е. А. Harris [115], в котором установлена взаимосвязь между плодовитостью бобов, фасоли и четностью или нечетностью числа камер в бобах. Бобы с четным числом камер имеют лучшую озерненность и более тяжелые семена, в то время как бобы с нечетным числом камер озернены хуже и с меньшим абсолютным весом.

В 1962 г., работая на опытной станции селекции и генетики АН МССР под руководством профессора А. Е. Коварского по вопросам се-

лекции и интродукции зернобобовых культур (фасоли, сои, гороха, чины, лобии и т. д.), мы заинтересовались явлением морфологической диссимметрии, наблюдаемым у этих культур на целом ряде признаков (бобы, семена, всходы).

Большинство диссимметрических характеристик для зернобобовых установлено нами впервые. Подробнее всего в указанном отношении были изучены соя и фасоль.



Рис. 1. Левые, симметричные и правые бобы сои. У левых бобов дополнительные или единственное семя прикрепляется к верхнему шву левой створки, у правых бобов — к верхнему шву правой створки.

Боб зернобобовых представляет собой заметно вытянутую двухстворчатую коробочку, в которой обычно хорошо различается брюшная и спинная часть: первая несколько заострена и имеет более легко вскрывающийся после созревания шов; вторая, напротив, заметно утолщена, с более широким швом, к которому прикреплены сидящие в отдельных камерах зерновки. В зависимости от рода и вида боб содержит от 1—2 (нут) до 10—12 (маш, лобия) семян. В годы с благоприятными условиями для роста и развития озерненность бобов обычно совпадает с показателями их многокамерности, в неблагоприятные годы озерненность снижается, появляются бобы с пустыми отдельными камерами.

Если расположить боб параллельно какой-либо горизонтальной площадке спинкой (плоско-вогнутой частью) вверх и плодоножкой к себе, после чего осторожно его раскрыть, то можно увидеть, что спинной шов разделяется пополам, при этом часть семян остается в камерах левой створки, прикрепляясь семяножками к левой половине шва, а другая часть семян остается в камерах правой створки, будучи прикрепленными к правой половине спинного шва. Обычно зерна располагаются поочередно то в правой, то в левой створке: первое зерно в правой, второе — в левой, третье — снова в правой, четвертое — в левой створке. Бобы, имеющие четное (2, 4, 6, 8 и т. д.) количество камер, мы называем симметричными, так как после разделения половинок в обеих створках находится по равному числу камер, заполненных семенами или их недоразвитыми зачатками. Бобы, имеющие нечетное (1, 3, 5, 7 и т. д.) количество камер, называем диссимметричными, так как после раскрытия таких бобов в правой и левой половинках остаются прикрепленными в камерах неодинаковое число семян или их зачатков. Если к правой створке прикрепляется больше семян, чем к левой, боб называется правым. Если дополнительное семя прикреплено к левой половине боба, боб называется левым.

На поверхности семян бобовых имеется ряд образований, имеющих большое значение в систематике. Одним из таких образований, наибо-

лее сильно бросающимся в глаза, является семенной рубчик, представляющий собой место прикрепления семяножки к семяпочке, из которой развилось семя. В этом месте семя после созревания отрывается от боба — материнского растения. Семенной рубчик у разных форм обычно имеет различную форму, окраску, величину и положение. У одного конца семенного рубчика можно найти еще одно образование — семявходной след, или микропиле, то есть место проникновения пыльцевой трубки в семяпочку в процессе ее оплодотворения. Однако ввиду сильного

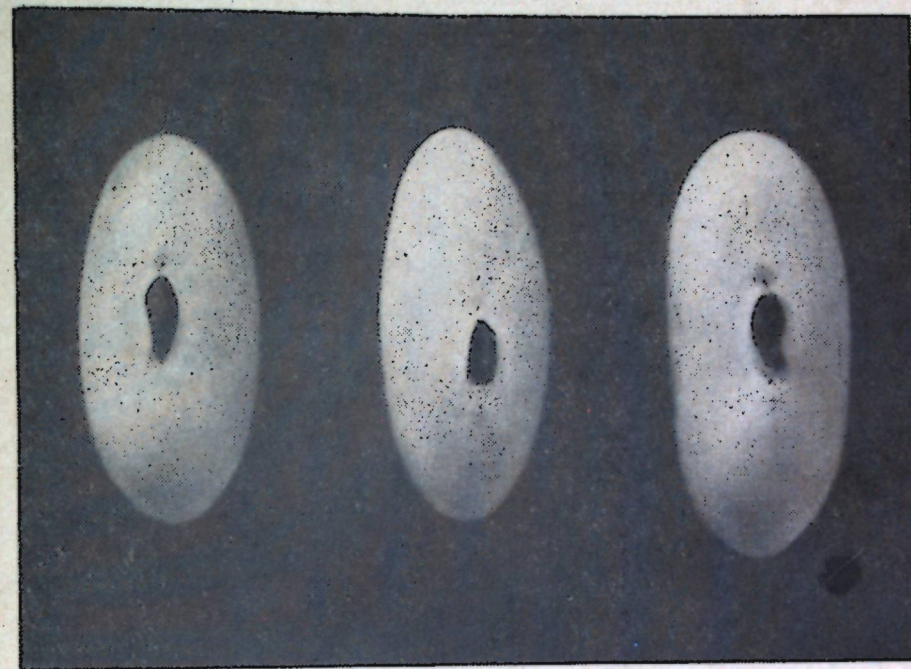


Рис. 2. Левые, симметричные и правые семена фасоли. У левых семян семенной рубчик запятовидно изогнут влево, у правых семян — вправо; у симметричных семян запятовидный изгиб отсутствует, рубчик имеет прямые очертания.

зарастания микропиле не всегда легко обнаружить. Наиболее явственно оно видно у семян фасоли. Со стороны, противоположной микропиле, у другого продольного конца семенного рубчика обычно можно обнаружить небольшие бугорки или пятнышки, чаще всего темноокрашенные, выделяющиеся на окружающем более светлом фоне. Это так называемая халаза, являющаяся основанием семяпочки, из которой развилось семя.

На основе тщательного анализа семян из правых и левых створок нами была обнаружена хорошо выраженная диссимметрия в очертаниях рубчика. Особенно рельефно проявляется эта особенность в строении рубчика у белосемянных местных форм фасоли. Указанный признак был положен в основу дифференциации семян на правую, левую и симметричную фракции. Правыми были названы семена, при расположении которых рубчиком вверх, халазой к себе и микропиле от себя, семенной рубчик имеет форму запятой, изогнутой вправо. В этом же положении рубчик левых семян имеет вид левоизогнутой запятой. У симметричных семян рубчик имеет овально-округлую или несколько удлинненную форму и расположен точно посередине семени. Между правыми, левыми и симметричными семенами наблюдаются определенные различия и в степени развития двух семядоль. Так, у большинства се-

мян с правым рубчиком правая семядоля (с точки зрения верхнего расположения рубчика) развита сильнее, чем левая. У левых семян сильнее развита левая семядоля, у симметричных же семян правая и левая семядоли практически не различаются друг от друга ни по размерам, ни по весу. Нередко встречаются семена, у которых правая или левая семядоли недоразвиваются настолько сильно, что само семя приобретает вогнутую, как бы почковидную форму. В таких случаях вес более развитой семядоли (правой или левой) по сравнению с менее развитой (левой или правой) семядолью составляет отношение порядка 2:1, то есть весовой паритет семядоль резко нарушается.



Рис. 3. Левые, симметричные и правые всходы фасоли (вид сверху). У левых всходов взаимное захождение половинок листовых пластинок первых двух настоящих листочков совершается по левому типу, у правых всходов — по правому типу, у симметричных — по симметричному.

Зародыш семян бобовых состоит из двух семядоль, легко раскрывающихся с одной стороны и соединенных друг с другом с другой стороны, прилегающей к семенному рубчику. Как раз в этом месте располагаются корешок и почечка зародыша. Последняя у некоторых бобовых (фасоль, соя и др.) развита довольно сильно, видна невооруженным глазом даже у покоящегося семени и состоит из небольших зачатков двух первых настоящих листьев, которые закладываются между семядолями в характерно сложенном виде. В начальных фазах роста молодые растения бобовых сохраняют эту специфическую сложенность пары листочков, увеличивается лишь их объем, и только позже листочки разворачиваются. Именно в этой начальной фазе роста всходов и определяется знак диссимметрии молодых растений. (лучший срок 1—2-дневные всходы). При внимательном изучении сложенности листочков можно обнаружить, что в некоторых случаях один листочек обемными согнутыми половинками пластинки вклинивается между двумя половинками другого листочка. Такие всходы были названы симметричными. В других случаях отмечается взаимное захождение

половинок двух листочков. Если у симметричных всходов у одного из листочков обе половинки являются наружными, а у другого листочка обе половинки расположены внутри половинок второго, то у диссимметричных всходов, напротив, у каждого из двух листочков имеется по одной наружной и по одной внутренней, перекрывающей или перекрываемой половинке (результат взаимного захождения половинок листочков). Диссимметричные всходы, в свою очередь, можно разделить на группу правых и группу левых всходов, в зависимости от типа взаимного перекрывания половинок двух первых листочков. У правых всходов наружные, неперекрывающиеся половинки двух первых листочков располагаются по типу ответвлений правой спирали.

Хорошей моделью этого типа всходов может служить буква Z с удвоенной средней частью. У левых всходов, напротив, наружные, взаимно не заходящие половинки двух первых листочков располагаются по типу ответвлений левозавитой спирали. Моделью левого типа всходов может служить зеркальное отражение этой же буквы.

Важно отметить, что знак правизны или левизны всходов не зависит от перемены позиции наблюдателя, осматривающего всходы, что устраняет всякий субъективизм в оценке их диссимметрии. Описанные закономерности в типе сложенности первых двух настоящих листочков всходов распространяются на всходы фасоли, сои, маша, лобии.

Биодиссимметрия сои

При изучении диссимметрии сои по признаку камерности нами проанализировано четыре сорта этой культуры, из которых два сорта зернового типа и два — кормового типа. Для этого с указанного в таблице 1 количества растений были оборваны все бобы и рассортированы по признаку камерности на 4 фракции.

Таблица 1

Симметрия и диссимметрия бобов некоторых сортов сои по признакам камерности

№ пп	Название сорта	Проанализировано		Количество камер бобов (процент)				Бобов (процент)		Соотношение
		растений	бобов	1	2	3	4	диссимметрич.	симметр.	
1.	Скороспелка 3	35	1050	1,5	24,5	71,9	2,1	73,4	26,6	3:1
2.	Вегетативный гибрид	32	1014	0,9	23,3	72,7	3,1	73,6	26,4	3:1
3.	Бируница 12	50	1229	1,3	28,2	68,0	2,5	69,3	30,7	2:1
4.	Кишиневская 1	48	1075	11,3	79,1	9,6	—	20,9	79,1	1:4

Как видно из таблицы, сорта Скороспелка 3 и Вегетативный гибрид имеют диссимметричных (в основном 3-камерных) бобов 72—73%, симметричных (2-камерных) 23—24% и 4-камерных 2—3%. У сорта Бируница 12 эти показатели соответственно равны 68,0; 28,2 и 2,5%. Сорт Кишиневская 1 резко отличается от предыдущих. У него диссимметричных бобов (1- и 3-камерных) всего лишь 20,9%, а симметричных — 79,1%. Соотношение диссимметричных и симметричных бобов у первых двух сортов равно около 3:1, у сорта Бируница 12—2:1 и у сорта Кишиневская 1—1:4.

Следовательно, сорта Скороспелка 3, Вегетативный гибрид и Бируница 12 по камерности бобов являются диссимметричными, а Кишиневская 1 — симметричным, причем у первых двух сортов диссимметрия выражена сильнее, чем у сорта Бируница 12. Кроме того, у них показана

тели очень близкие, почти тождественны. По другим морфо-биологическим признакам Скороспелка 3 и Вегетативный гибрид также мало отличаются, так как они имеют общее происхождение.

По плодовитости (озерненности) бобов (табл. 2) наблюдается та же закономерность.

Таблица 2
Симметрия и диссимметрия бобов некоторых сортов сои по признаку озерненности 1962 г.

№ пп	Название сорта	Проанализировано бобов	Плодовитость бобов (процент)				Семян из бобов (процент)		Соотношение
			1	2	3	4	диссимметр.	симметричных	
1.	Скороспелка 3	1050	5,7	38,7	54,1	1,5	59,8	40,2	1,2:1
2.	Вегетативный гибрид	1014	2,4	36,6	59,8	1,2	62,2	37,8	1,7:1
3.	Бируинца 12	1229	1,4	32,3	65,1	1,2	66,5	33,5	2:1
4.	Кишиневская 1	1075	18,3	73,1	8,6	—	26,9	73,1	1:3

Необходимо отметить, что у первых трех сортов наблюдается тенденция к падению диссимметрии и увеличению симметрии; причем для первых двух (скороспелых) сортов это уменьшение сильнее выражено. Если для сорта Бируинца 12 этот показатель уменьшился на 3,0%, то для Скороспелки 3 и Вегетативного гибрида — от 11 до 13%. Все это говорит о том, что погодные условия в период цветения и бобообразования были неблагоприятны и не все семяпочки развились в нормальные семена.

Если для вышеуказанных сортов падение диссимметрии привело к увеличению процента симметричных (двухсемянных) бобов, то для сорта Кишиневская 1, наоборот, уменьшение числа симметричных бобов на 6% привело к увеличению процента диссимметричных односемянных бобов с 11,3% (по камерности) до 18,3% (по плодовитости).

Из таблицы 3, иллюстрирующей диссимметрию створок по признаку озерненности, видно, что все симметричные бобы имеют одинаково озерненные правые и левые створки — соотношение $d:l=1:1$ (таблица 3). У диссимметричных бобов этот показатель отклоняется от указанного соотношения.

Таблица 3
Симметрия и диссимметрия озерненности створок бобов некоторых сортов сои (1962 г.)

№ пп	Название сорта	Фракция бобов	Озерненность (в %) бобов в		Запас правой диссимметрии
			правой створке	левой створке	
1.	Скороспелка 3	диссимметр.	56,8	43,2	13,6
		симметрич.	50,0	50,0	—
2.	Вегетативный гибрид	диссимметр.	58,1	41,9	16,2
		симметрич.	50,0	50,0	—
3.	Бируинца 12	диссимметр.	55,9	44,1	11,8
		симметрич.	50,0	50,0	—
4.	Кишиневская 1	диссимметр.	52,8	47,2	5,6
		симметрич.	50,0	50,0	—

Из данных процента озерненности створок диссимметричных бобов видно, что все сорта по данному показателю являются праводиссимметричными, т. е. в правых створках бобов всегда находится семян больше, чем в левых створках. Например, у сортов Скороспелка 3, Вегетативный гибрид и Бируинца 12 это превышение составляет 12—16%, а у сорта Кишиневская 1 — лишь 5—6%, то есть, первые три сорта являются более правыми по сравнению с последним. Как видно, и по этому показателю Кишиневскую 1 можно отнести к группе симметричных сортов. По абсолютному весу семян из правых створок у обеих групп (диссимметричных и симметричных) сортов на 3—5 граммов тяжелее семян из тех же бобов, но расположенных в левых створках (таблица 4).

Таблица 4
Абсолютный вес семян из правых и левых створок диссимметричных и симметричных бобов некоторых сортов сои (1962 г.)

№ пп	Название сорта	Абсолютный вес семян (г) из			
		диссимметричных бобов		симметричных бобов	
		в правых створках	в левых створках	в правых створках	в левых створках
1.	Скороспелка 3	175,5	173,4	172,2	168,7
2.	Вегетативный гибрид	178,0	176,6	175,8	171,3
3.	Бируинца 12	113,5	109,3	112,6	108,6
4.	Кишиневская 1	112,3	111,5	120,3	117,5

В таблице 5 приведены данные анализа симметрии и диссимметрии всходов (в процентах). Как видно из таблицы (по диссимметричной группе), у первых трех сортов семена из правых створок бобов дают правых всходов от 55,4% (Скороспелка 3) до 60,8% (Вегетативный гибрид), левых — 27,9—30,0% и симметричных — 10,3—14,6%.

Таблица 5
Диссимметрия всходов сортов сои (в процентах)

№ пп	Название сорта	Знак диссимметрии створки боба	Группы бобов							
			диссимметричных				симметричных			
			знак диссимметрии всходов							
			Проана- лизиро- вано % всходов	правых	левых	симмет- ричных	проана- лизиро- вано % всходов	правых	левых	симмет- ричных
1.	Скороспелка 3	d	250	55,4	30,0	14,6	150	45,2	42,3	12,5
		l	300	32,5	52,1	15,4	180	43,1	46,5	11,4
2.	Вегетативный гибрид	d	230	60,8	27,9	10,3	191	44,0	42,9	13,1
		l	280	30,7	61,0	8,3	210	44,4	47,1	8,5
3.	Бируинца 12	d	241	56,6	32,0	10,4	170	40,5	35,7	23,8
		l	300	31,2	58,0	10,7	160	34,2	39,9	25,9
4.	Кишиневская 1	d	160	37,0	35,0	28,0	350	37,3	33,3	29,4
		l	140	32,7	37,2	30,1	330	30,1	39,3	30,6

Соотношение $d:l:n$ приблизительно равно у Скороспелки 3—4:2:1, Вегетативного гибрида и Бируинца 12—6:3:1. По следующей половине боба (левой створке) диссимметричной группы картина обрат-

ная. Здесь правых всходов всего лишь 30,7—32,5% (Вегетативный гибрид и Скороспелка 3), но зато левых почти вдвое больше от 52,1% — у Скороспелки 3 до 61,0% у Вегетативного гибрида; симметричных — от 8,3% до 15,4%. Соотношение $d:l:n$ у Скороспелки 3 равно 2:4:1, а у Вегетативного гибрида и Бируинца 12 — 3:6:1.

У сорта Кишиневская 1 этой же группы из семян правой створки также больше вырастает правых и из левой створки — больше левых всходов, но лишь на 3—5% больше.

Как видно превышение незначительное. Незначительное превышение правых и левых всходов наблюдается также и в симметричной группе. Как видно из таблицы, показатели для боба в целом, без учета дисимметричных створок и обеих групп, очень близкие. Соотношение правых, левых и симметричных всходов в этом случае равно около 1:1:1. Следовательно, сорт Кишиневская 1 и по этому показателю можно отнести к группе симметричных. Сорта Скороспелка 3, Вегетативный гибрид и Бируинца 12 дисимметричной группы по всходам являются дисимметричными, так как у них семена из правых створок D дают правых всходов (d) всегда больше, чем левых n , наоборот, семена из левых створок (L) дают левых всходов (l) тоже всегда больше, чем правых. Соотношение $Dd:Ll=2:1$; $Ll:Ld=2:1$. Здесь мы наблюдаем явную дисимметрию, но если сопоставить $Dd:Ll$ и $Dl:Ld$ (—), то соотношение будет 1:1 — явная симметрия.

Из второй половины таблицы 5 видно, что у всех сортов семена из правых створок дают на 2—5% больше правых всходов, и, наоборот, из левых створок — на столько же процентов больше дают левых всходов.

Кроме того, у сорта Бируинца 12 в сравнении с дисимметричной группой наблюдается резкое увеличение количества симметричных всходов. Для всех сортов симметричной группы отношение числа правых и левых всходов близко 1:1.

Для изучения разнокачественности семян в пределах растения по признаку дисимметрии всходов из сортов Бируинца 12 и Вегетативный гибрид из различных мест растения (верхушка, низ и середина) были взяты бобы для анализа. В результате такого анализа установлено, что семена верхних и нижних бобов дают процент симметричных всходов в два раза больше, чем процент симметричных всходов, полученный из семян бобов, взятых из средней части растений. Соотношение правых, левых и симметричных всходов в первом случае равно около 2:2:1, а во втором — 4—4,2:4—4,2:1. Следовательно, семена из самых верхних и нижних бобов по показателю дисимметрии всходов резко отличаются от семян бобов, взятых из тех же растений в средней части; они не только в биохимическом, но и биолого-хозяйственном отношении также должны быть разнокачественными.

Биодисимметрия фасоли

Из таблицы 6, в которой представлены данные по камерности и плодовитости некоторых сортов фасоли, видно, что сорт Васильковская по камерности является симметричным 57% (преобладают 6-камерные бобы — 43%), а Молдавская белая дисимметричным — 56% (преобладают 5-камерные бобы — 38%). По плодовитости Васильковская является дисимметричным сортом — 58% (преобладают 5-семянные бобы — 30%), а Молдавская белая симметричным — 52% (преобладают 4-семянные бобы — 25%). По дисимметрии створок оба сорта явля-

ются слегка левыми, то есть у проанализированных по каждому сорту 450—475 бобов в левых створках оказалось на 3—5% больше семян, чем в правых. Соотношение $d:l$ — около 1:1.

Таблица 6
Камерность и плодовитость бобов сортов фасоли (1962 г.)

№ п/п	Название сорта	Проанализировано		Признак	Камерность и плодовитость бобов (в процентах)								Σ Бобов	
		растений	бобов		группы								дисим- метр.	симметрич.
					1	2	3	4	5	6	7	8		
1	Васильковская	50	475	камерн. плодов.	—	2	6	11	25	43	12	1	43	57
2	Молдавская белая	45	450	камерн.	2	3	5	10	38	30	11	1	56	44
				плодов.	4	12	21	25	19	15	4	—	48	52

Следовательно, по камерности Васильковская является симметричным, Молдавская белая — дисимметричным сортом, а по плодовитости картина обратная, первый сорт является дисимметричным, а второй — симметричным. Дисимметричные семена фасоли в большинстве случаев дисимметричны и по всходам. Так, правые семена по рубчику и по семядоле дают правых всходов около 65—70%, левых — 20—25% и симметричных 10—12%. Очень важно отметить, что среди проанализированных по каждому типу створок не менее 1500 семян нами не было обнаружено в правых створках левых семян (по рубчику) и, наоборот, в левых створках — правых семян. По абсолютному весу правые семена из правых створок тяжелее на несколько граммов симметричных семян. Что касается левых и симметричных семян из левых створок, то по абсолютному весу они почти равны.

Таблица 7
Симметрия и дисимметрия створок боба, рубчика семени и всходов фасоли (1962 г.)

№ п/п	Название сорта	Проанализировано растений	Дисимметрия створки боба	Количество семян (шт.)	Дисимметр. руб- чика семени	Абсолютный вес, (г)	Проанализировано всходов	Дисимметрия всходов (процент)		
								d	l	n
1.	Васильковская	100	d	1669	d	294	598	63,7	28,6	7,7
2.	•		—	—	n	287	200	45,7	43,6	10,7
3.	•		l	1831	l	287	576	41,6	50,2	8,2
4.	•		—	—	n	289	200	45,2	44,4	10,4
5.	Молдавская белая . . .	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
			—	—	—	—	—	—	—	—
			l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
			—	—	n	301	428	44,3	43,4	12,3
6.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
7.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
8.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
9.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
			—	—	—	—	—	—	—	—
			l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
10.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
11.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
12.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
13.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
14.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
15.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
16.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
17.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
18.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
19.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
20.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
21.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
22.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
23.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
24.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
25.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
26.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
27.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
28.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
29.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
30.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
31.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
32.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
33.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
34.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
35.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
36.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
37.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
38.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
39.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
40.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
41.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
42.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
43.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
44.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
45.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
46.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
47.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
48.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
49.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
50.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
51.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
52.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
53.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
54.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
55.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
56.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
57.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
58.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
59.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
60.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
61.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
62.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
63.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
64.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
65.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
66.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
67.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
68.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
69.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
70.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
71.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
72.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
73.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
74.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
75.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
76.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
77.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
78.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
79.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
80.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
81.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
82.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
83.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
84.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
85.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,2
86.	•		—	—	—	—	—	—	—	—
87.	•		l	1572	l	304	185	60,1	30,4	9,0
88.	•	76	d	1488	d	310	450	49,4	41,4	9,

Из данных процента диссимметрии всходов фасоли (таблица 7) видно, что семена из правых (D) створок и с правыми (d_1) рубчиками дают правых (d_b) всходов у обоих сортов вдвое больше, чем левых всходов. Соотношение $Dd_p d_b : Dd_p l_b = 2:1$. Симметричных всходов здесь всего лишь от 7,7 до 9,0%.

Из данных анализа левой створки (L) бобов видно, что левые семена (L) дали левых всходов лишь незначительно больше, чем правых. Ввиду того, что соотношение $L_p l_b l_c : Ll_p l_b = 1,2:1$, то есть запас диссимметрии незначительный, эту фракцию створки можно отнести к симметричной. Кроме того, симметричных всходов здесь на несколько процентов больше, чем у предыдущей фракции.

Симметричные семена (по рубчику) у обоих сортов как из правых, так и левых створок дали в основном по одинаковому количеству правых и левых всходов. Соотношение $d:l = 1:1$. По сравнению с остальными фракциями у них на несколько процентов больше симметричных всходов. Из осредненных данных по анализу правых и левых всходов для обоих сортов видно, что сорт Васильковская является более правый, чем Молдавская белая. Кроме того, у Молдавской белой на 3% больше симметричных всходов.

Исключительный интерес представляют предварительные данные по продуктивности правых, левых и симметричных по всходам растений фасоли (таблица 8).

Таблица 8

Продуктивность правых, левых и симметричных по всходам растений фасоли (1962 г.)

№ п/п	Название сорта	Диссимметрия всхода	Количество растений	Число семян (завязавших)	Продуктивность одного растения (шт. семян)
I 1	Васильковская	d	30	1440	48,0
2	"	l	32	1335	41,7
3	"	n	12	421	35,1
II 4	Молдавская белая	d	34	1431	42,1
5	"	l	32	1248	39,0
6	"	n	7	238	34,0
III 7	Отбор из Васильковской	d	34	1653	48,6
8	"	l	35	1636	46,5
9	"	n	18	672	37,2

Ввиду того, что правые, левые и симметричные (по всходам) растения физиологически неравноценны, можно ожидать, что они разнокачественны и по другим биологическим признакам. Обычно форма, наиболее часто встречающаяся для данного сорта (независимо правая или левая), одновременно является и наиболее ценной в хозяйственном отношении. Противоположная всегда несколько менее ценна; что касается симметричной фракции, то по продуктивности она намного уступает двум предыдущим (d и l).

Как видно из таблицы 8, правые растения на 2—7 семян (на одно растение) более продуктивны, чем левые и на 8—13 семян более продуктивны, чем симметричные. Исключительно везде симметричные растения на 20—25% менее продуктивны, чем правые. Это говорит о том,

что правые и левые растения более ценны, чем симметричные. Такая же закономерность по продуктивности наблюдается и у сортов сои. При этом необходимо отметить, что у некоторых линий, выделенных из сорта Кишиневская 1, симметричные растения были почти в два раза менее продуктивны, чем правые или левые растения.

Кроме вышеуказанных сортов фасоли, для изучения диссимметрии всходов привлечен ряд белосемянных и темноссемянных форм из местной коллекции фасоли. Проанализировано 12 сортов, в том числе 6 белосемянных и 6 темноссемянных.

Характерно, что все белосемянные формы по всходам были преимущественно правыми. Они мало чем отличались от Васильковской и Молдавской белой. Из темноссемянных же форм, напротив, более половины (4) были явно левыми, одна форма симметричная и одна — правая.

ВЫВОДЫ

1. По камерности и плодовитости сорта сои можно разделить на две группы: диссимметричные и симметричные. Плодовитость бобовых не всегда соответствует камерности. Обычно первая ниже. На основании этих двух признаков установлено, что сорта Скороспелка 3, Вегетативный гибрид и Бируинца 12 являются диссимметричными, а сорт Кишиневская 1 — симметричным.

2. Установлено наличие диссимметрии боба по створкам. У всех диссимметричных сортов (по вышеуказанным признакам) в правых створках бобов всегда больше семян, чем в левых. Они являются диссимметрично правыми. У Кишиневской 1 в правых и левых створках содержится одинаковое количество семян. Следовательно, и по этому показателю данный сорт является симметричным.

3. Для всех сортов абсолютный вес семян из правых створок на несколько граммов больше, чем семян из левых створок.

4. Установлено существование правых (d), левых (l) и симметричных (n) растений (по всходам). По этому признаку для первых трех сортов в потомстве семян правых створок (L) преобладают правые всходы, в потомстве семян левых створок (L) — левые всходы в соотношении $Dd:Dl$ или $Ll:Ld = 2:1$. У Кишиневской 1 этот показатель очень низкий: соотношение $Dd:Dl$ или $Ll:Ld = 1:1$.

5. По камерности фасоль Васильковская является симметричной, а по плодовитости — диссимметричной; Молдавская белая, наоборот, по камерности диссимметрична и по плодовитости — симметрична. По створкам оба сорта являются симметричными.

6. Установлено существование правых, левых и симметричных семян (по рубчику). Характерно, что в правых створках имеются только правые и симметричные, а в левых створках — левые и симметричные семена. Семена с правым рубчиком дают более 60% правых всходов, около 30% левых и 10% симметричных. Семена с левым рубчиком дают около 50% левых всходов, 40% правых и 10% симметричных.

Симметричные семена (по рубчику) из обеих створок боба дают по 40—45% правых и левых всходов и 10—16% симметричных.

7. Правые и левые растения (по всходам) фасоли и сои более продуктивны, чем симметричные растения.

П. И. БУЮКЛИ

СТУДИЕРЯ ФЕНОМЕНУЛУИ ДЕ ДИСИМЕТРИЕ ЛА ЛЕГУМИНОАСЕЛЕ ПЕНТРУ БОАБЕ

Резумат

С'а стабилит, кэ екзистэ союрь де фасоле ши сое симетриче ши дисиметриче. Дисиметрия пэстэйлор есте детерминатэ де нумэрул диферитор боабе ын фиекаре жумэтате. Дисиметрия ши симетрия се манифестэ де асеменя принтр'о серие де партикуларитэць але семинцелор ши плантелор. Ын лукраре се дескриу примеле резултате але черчетэрилор ефектуате пентру а стабилити каузеле каре кондиционязэ диференца динтре партя дряптэ ши чя стынгэ а семинцелор ши плантелор.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аболина Г. И. О значении некоторых факторов для формирования зерна яровой пшеницы в различных частях колоса. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1960.
2. Абуладзе К. С. К вопросу о функции парных органов. М., Медгиз, 1961.
3. Алпатов В. В. О левизне и правизне спиралей в сосудах растений. Природа, № 11, 1951.
4. Алпатов В. В. О встречаемости левых и правых винтообразных утолщений в сосудах растений. Докл. АН СССР, т. 84, № 5, 1952.
5. Алпатов В. В. Направленные изменения формы колоний при помощи длительного воспитания на оптических изомерах. Успехи совр. биол., т. 35, вып. 2, 1953.
6. Алпатов В. В. О встречаемости левых и правых тел в неживой и живой природе. Бюлл. МОИП. Отд. биол., т. 58, вып. 5, 1953.
7. Алпатов В. В. Левизна—правизна в строении растительных и животных организмов. Бюлл. МОИП. Отд. биол., т. 62, вып. 5, 1957.
8. Анфинсон К. Молекулярные основные эволюции. М., ИЛ, 1962.
9. Беклемишев В. Н. К проблеме индивидуальности в биологии. Колонии у двусторонне симметричных животных. Успехи совр. биологии, т. 29, вып. 1, 1950.
10. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., изд. «Советская наука», 1952.
11. Бэр К. М. История развития животных, т. II. М., изд. АН СССР, 1953.
12. Вант-Гофф. Расположение атомов в пространстве. М., 1911.
13. Варрон. О сельском хозяйстве. М., Сельхозгиз, 1957.
14. Вернадский В. И. Об условиях появления жизни на земле. Избр. соч., т. V, М., Изд. АН СССР, 1960.
15. Вернадский В. И. О правизне—левизне. Проблемы биогеохимии, IV, М.-Л., 1940.
16. Гаркавенко Ф. И. О роли формы в развитии. Философские науки, № 1, 1959.
17. Гаузе Г. Ф. Асимметрия протоплазмы. М.-Л., Изд. АН СССР, 1940.
18. Гаузе Г. Ф. 1949. О правизне—левизне у *Vasylus mycoides*. Географическое пространство и некоторые физиологические свойства право- и левозавитых форм. Микробиология, т. 18, № 2.
19. Гаузе Г. Ф. Лекции по антибиотикам. М., Изд. АМН СССР, 1949.
20. Геопоники. Византийская сельскохозяйственная энциклопедия X века. М.-Л., 1960.
21. Гиляров М. С. О функциональном значении симметрии организмов. Зоологический журнал, т. 23, вып. 5, 1944.
22. Готт В. С. и Депенчук Н. П. Симметрия и асимметрия на грани перехода от неживого к живому. В сборнике «Философские вопросы современной биологии». Киев, Изд. АН Укр. ССР, 1962.
23. Давиташвили Л. Ш. Теории полового отбора. М., Изд. АН СССР, 1961.
24. Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. Соч., т. 6, М., Изд-во АН СССР, 1950.
25. Дарвин Ч. Лазящие растения. Соч., т. 8, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1941.
26. Диксон М. и Узбб Э. Ферменты. М., ИЛ, 1961.
27. Добрунов Л. Г. Физиологическая разнокачественность растений и явления корреляции. В сб. Рост растений. Львов, Изд-во Львовского ун-та, 1959.
28. Завгородняя Е. Г. Биологическая разнокачественность зерна в колосе яровой пшеницы Эритроспермум 841. Бюлл. Киргиз. научно-иссл. ин-та земл-я, вып. 5, 1960.

29. Кезели Т. А. Распределение некоторых биохимических свойств в связи с осевой ортостихной полярностью. В сб. Рост растений. Львов, изд-во Львов. гос. ун-та, 1959.
30. Келер В. На пороге неведомого. М., Изд-во ЦК ВЛКСМ «Молодая гвардия», 1960.
31. Кернер А. Жизнь растений. Т. 1. С-Пб., 1900.
32. Клабуновский Е. И. и Патрикеев В. В. Диссимметрия строения белковых тел. Природа, № 7, 1954.
33. Клабуновский Е. И. Асимметрический катализ. В сб. Возникновение жизни на земле. Труды Международного симпозиума. М., Изд-во АН СССР, 1959.
34. Клабуновский Е. И. Асимметрический синтез. М., Госхимиздат, 1960.
35. Коварский А. Е. Новое в селекции и гибридизации кукурузы. Кишинев, Госиздат Молдавии, 1958.
36. Коварский А. Е. и Гуляева Е. М. Влияние ментора чужеродной пыльцы на самоопыление кукурузы и использование его для целей селекции и гибридизации. В сборнике работ по изучению кукурузы в Молдавии. М., «Советская наука», 1955.
37. Краинский Н. В. Энергия формы в природе и ее значение в физиологии живого организма. Вильно, 1910.
38. Крайнова Н. Ф. Поражаемость твердой головней озимой и яровой пшеницы, высеваемых семенами из различных частей колоса. Бюлл. научно-техн. инф., Всесоюз. ин-та сах. свеклы, Киев, вып. 2, 1956.
39. Кренке Н. П. Правила комбинирования форм листьев в супротивном и очередном расположении. Труды по пр. бот., ген. и сел., т. 17, вып. 2, 1927.
40. Кренке Н. П. Феногенетическая изменчивость. В сб. работ Отдела фитоморфогенеза, 1, 1935.
41. Кретович В. А. Основы биохимии растений. М., Изд-во «Высшая школа», 1961.
42. Крылов А. В. и Тараканова Г. А. Явление магнитотропизма у растений и его природа. Физиология растений, т. 7, 1960.
43. Крылов А. В. Магнитотропизм у растений. Изв. АН СССР, Сер. биол., № 2, 1961.
44. Ландау Л. Д. и Лифшиц Е. М. Электродинамика сплошных сред. М., Физматгиз, 1957.
45. Ленин В. И. Философские тетради. Соч., изд-е 4-ое, т. 38, М., Госполитиздат, 1958.
46. Лучник И. В., Плишкин Ю. М., Талуц Г. Г. О механизмах авторепродукции элементарных клеточных структур. П. Физические основы спиральной формы некоторых макромолекул и возможный механизм авторепродукции ДНК. Цитология, т. II, № 1, 1960.
47. Лысенко Т. Д. Сочинения. Т. I—II, М., Сельхозгиз, 1958.
48. Максимович М. М. Селекция и семеноводство полевых культур. М., Сельхозгиз, 1962.
49. Мацков Ф. Ф. и Манзюк С. Г. О роли физиологически активных веществ типа фитогормонов и витаминов в явлениях гетерозиса у кукурузы. Физиология растений, т. 8, вып. 1, 1961.
50. Мирюта Ю. П. Изучение гетерозиса индивидуальных гибридов у кукурузы. Бюлл. Укр. НИИРСГ, № 2, 1958.
51. Мичурин И. В. Сочинения, т. I—IV., Сельхозгиз, 1948.
52. Мишель Э. Растения-алхимики. Юный техник, № 11, 1959.
53. Молотковский Г. Х. Явление полярности и смещение поля у кукурузы. Докл. АН СССР, т. 114, № 2, 1957.
54. Молотковский Г. Х. и Молотковский Ю. Г. Асимметрия, диссимметрия и полярность развития растений. Ботанический журнал, т. 46, № 4, 1961.
55. Молотковский Г. Х. Полярность развития растений. Львов, Изд-во Львовск. гос. ун-та, 1961.
56. Настюкова О. К. О закономерностях географического распространения лево- и правозавитых колоний *Bacillus mycoides* на территории СССР. Докл. АН СССР, т. 59, вып. 9, 1948.
57. Новые свойства симметрии элементарных частиц. Сборник статей, М., ИЛ, 1957.
58. Носатовский А. И. Пшеница. М., Сельхозгиз, 1950.
59. Овчинников Н. Н. и Шиханова Н. М. К вопросу о причинах разнокачественности зерновок пшеницы, сформированных в разных цветках колоска. Докл. АН СССР, т. 112, № 1, 1957.
60. Овчинников Н. Н. и Шиханова Н. М. Изменение способности цветков к оплодотворению в зависимости от местоположения их в колосе. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, № 2, 1958.
61. Овчинников Н. Н. и Шиханова Н. М. Особенности роста растений, развившихся из зерновок различных участков колоса пшеницы. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, № 4, 1958.

62. Паламарчук Г. Л. Изменение качества семян в зависимости от местоположения их на растении. Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 29, 1957.
63. Палимбетова Ф. А. Влияние условий питания на продуктивность ветвистой и многозерной пшеницы. Автореферат кандидатской диссертации, Алма-Ата, 1955.
64. Пастер Луи. Исследование о молекулярной диссимметрии естественных органических соединений. Избр. труды, т. I, М., изд-во АН СССР, 1960.
65. Пруцкова М. Г. и Бляхерова Р. М. Семеноводство зерновых культур. М., Сельхозгиз, 1961.
66. Рапопорт И. Г. Правая и левая морфологическая диссимметрия, вызванная оптическими изомерами эметина. Докл. АН СССР, т. 130, № 6, 1960.
67. Рыжей И. П. Направленное формирование пшеничного растения и его продукции. Фрунзе, Изд-во МСХ Кирг. ССР, 1961.
68. Синнот Э. и Денн Л. Курс генетики. М.-Л., Госиздат, 1931.
69. Смирнов Л. А. Спираль листорасположения и проблема диссимметрии. Бот. журнал, т. 35, № 4, 1950.
70. Смородинский Я. А. Античастицы, антивещество, антимирры. Природа, № 6, 1960.
71. Смородинский Я. А. Что мы знаем об элементарных частицах. М., изд-во «Знание», 1961.
72. Стуков А. П. и Якушев С. А. Выступление на Всесоюзном совещании по философским вопросам естествознания. В сб.: Философские вопросы современного естествознания. Тр. совещания, М., Изд-во АН СССР, 1959.
73. Сулима Ю. Г. Чужеродный ментор в опытах самоопыления ветвистой озимой ржи (в печати), 1963.
74. Терентьев А. П. и Клабуновский Е. И. Роль диссимметрии в возникновении живого вещества. В сб.: Возникновение жизни на земле. Труды Международного симпозиума. Изд-во АН СССР, 1959.
75. Урманцев Ю. А. и Трусов Ю. П. О специфике пространственных форм и отношений в живой природе. Вопросы философии, № 6, 1958.
76. Урманцев Ю. А. О диссимметрии листьев и цветков растений. Докл. АН СССР, т. 133, № 2, 1960.
77. Урманцев Ю. А. Растения правши и левши. Природа, № 5, 1961.
78. Урманцев Ю. А. Некоторые вопросы проблемы диссимметрии в живой природе. Докл. АН СССР, т. 140, № 6, 1961.
79. Урманцев Ю. А. и Смирнов А. М. О правых и левых корнях у растений. Ботанический журнал, т. 47, № 8, 1962.
80. Уззериукс П. Строение и развитие репродуктивных органов (кукурузы). В кн.: Кукуруза и ее улучшение. М., ИЛ, 1957.
81. Франк Г. М. Физика и химия в биологическом исследовании. Природа, № 1, 1959.
82. Хотинский Е. С. Курс органической химии. Харьков, Изд-во Харьк. гос. ун-та, 1953.
83. Цветков Б. Н. Правые и левые формы моллюска *Fructicola lanfzi* и их географическое распространение. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 47, вып. 5—6.
84. Штейнман Р. Я. Пространство и время. М., Гос. изд-во физ.-мат. лит-ры, 1962.
85. Шубников А. В. Диссимметрия. В сб.: Вопросы минералогии, геохимии и петрографии. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1946.
86. Шубников А. В. Симметрия и антисимметрия конечных фигур. М., Изд-во АН СССР, 1961.
87. Шубников А. В. Проблема диссимметрии материальных объектов. М., Изд-во АН СССР, 1961.
88. Югай Г. А. Проблема целостности растительного организма. Вопросы философии, № 12, 1960.
89. Anderson E. and Brown L. W. A morphological analysis of row number in maize. *Annals of the Missouri Bot. Gard.*, vol. 35, N 4, 1948.
90. Andre H. Die Polarität der Pflanze als Schlüssel zur Lösung des Generationswechselsproblems. Jena, Verlag Fisch, 1938.
91. Baumert P. Knick- und Drehwuchs. *Mitt. d. Deutsch. Dendr. Ges.*, B. 35, 1925.
92. Boshart K. Beiträge zur Kenntnis der Blattsymmetrie und Exotrophie. Jena, 1911.
93. Boycott A. E., Diver C., Hardy S. and Turner F. M. The inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, 104, 1929.
94. Child C. M. Physiological polarity and symmetry in relation to heredity. *Genetics*, 8, 1923.
95. Compton R. H. On right and left-handedness in barley. *Proc. Cambridge philos. Soc.*, 15, 1910.
96. Compton R. H. A further contribution to the study of right — and left-handedness. *Journ. Genetics*, 2, 1912.
97. Compton R. H. Right — and left-handedness in Cereals. IV. *Conf. intern. genet.*, Paris, 1913.

98. *Compton R. H.* An anatomical study of syncotyly and schizocotyly. *Ann. Botany*, 27, 1913.
99. *Curie P.* Sur la symetrie dans les phenomenes physiques, symetrie d'un champ electrique et d'un champ magnetique. *Journ. de Phys.*, 3 (3), 1894.
100. *Davis T. A.* The non-inheritance of asymmetry in *Cocos nucifera*. *Journal of Genetics*, vol. 58, N1, 1962.
101. *Dahlberg G.* Genotipische Asymmetrien. *Zeitschr. Abstammungslehre*, 53, 1930.
102. *Emerson R. A.* Anomalous endosperm development in maize. *Bot. Gaz.* October, 1915.
103. *Falk H.* Spiralige Anordnung von Ribosomen in Pflanzenzellen. *Protoplasma*, B. 59, H. 4, 1962.
104. *Fagerlind E.* The spiralization cycle of chromosomes. *Svensk bot. Tidskr.*, 55, 1961.
105. *Fujita T.* Über die Reihe 2, 5, 7, 12... in der schraubigen Blattstellung. *Bot. Mag.*, 51, 1937.
106. *Garman S.* Sexual rights and lefts. *Amer. Naturalist*, 29, 1895.
107. *Gillis M. C.* A genetical study of the fertility of the lateral florets of the barley spike. *Journ. agric. res.*, 32, 1926.
108. *Goebel K.* Organographie der Pflanzen. Jena, Verlag G. Fischer, 1928.
109. *Goebel K.* Blütenbildung und Sprossgestaltung. Jena, G. Fischer, 1931.
110. *Goethe J. W.* Ueber Spiraltendenz in der Vegetation. 1829.
111. *Goldschmidt R.* Die sexuellen Zwischenstufen. Berlin, Verlag J. Springer, 1931.
112. *Gunther H.* Das Schraubungsprinzip in der Natur. *Biol. Zbl.*, 39, 1919.
113. *Gunther H.* Die biologische Bedeutung der Inversionen. *Biol. Zbl.*, 43, 1923.
114. *Hambidge J.* The elements of Dynamic Symmetry. New York, 1926.
115. *Harris J. A.* On the relationship between bilateral asymmetry and fertility and fecundity. *Arch. Entwicklungsmech. Organismen*, 35, 1912.
116. *Hauser M.* Polarität und Blütenverteilung. Jena, 1932.
117. *Hirmer M.* Neue Untersuchungen auf dem Gebiet der Organ-Stellungen. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 52, 1934.
118. *Homma H.* Das Formaprobem in der Biologie. Wien, Springer, 1958.
119. *Imai Y.* The right — and left-handedness of phyllotoxy. *Botanic. Mag.*, 41, 1927.
120. *Japp F. R.* Stereochemistry and Vitalism. London, 1898.
121. *Jones D. F.* Unisexual maize plants and their bearing on sex differentiation in other plants and in animals. *Genetics*, N 6, 1934.
122. *Lataste F.* Le geotropisme des plantes, la symmetrie des etres vivants et le principe des conditions d'existence. *C. R. Sec. Biol.*, 94, 1926.
123. *Lewis F. T.* A note on symmetry as a factor in the evolution of plants and animals. *Amer. Naturalist*, 57, 1923.
124. *Lilienfeld F. A.* Dextrality and sinistrality in plants. III. *Medicago tuberculata* and *M. litoralis*. *Proc. Japan. Acad.*, 35, N 8, 1959.
125. *Ludwig W.* Das Rechts-Links-problem. Berlin, Springer, 1932.
126. *Macloskie G.* Antidromy in plants. *Amer. Naturalist*, 29, 1895.
127. *Macloskie G.* Observations on antidromy. *Bull. Torrey Bot. Club*, 23, 1896.
128. *Macloskie G.* Internal antidromy. *Bull. Torrey Bot. Club*, 23, 1896.
129. *Martens E. V.* Unterschied Zwischen. Rechts und Links bei einigen Fischen. *Sitzber. Ges. naturforsch. Freunde*, Berlin, 1896.
130. *Meisenheimer J.* Geschlecht und Geschlechter im Tierreich, I. Die natürlichen Beziehungen. Jena, 1921.
131. *Meyer V.* Über den Ursprung von Rechts und Links. *Z. Ethnol.*, 5, 1873.
132. *Mohl und Schweckenburger.* Über die Symmetrie der Pflanzen. Tübingen, 1836.
133. *Morgan T. H.* The development of the asymmetrie. *Scient. Monthly*, 18, 1924.
134. *Nakazawa S.* Nature of the protoplasmatic polarity. *Protoplasma*, 52, N 2, 1960.
135. *Needham J.* Biochemistry and Morphogenesis. Cambridge, 1950.
136. *Noll F.* Über die verschiedene Windungsrichtung der Schlingpflanzen. *Verh. Mitt. Siebenburg. Ver. Naturw. Hermannstadt*, 45, 1896.
137. *Nordhausen M.* Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen. Leipzig, 1901.
138. *Norman J. K.* A history of fishes. London, 1947.
139. *Palm L.* Über das Winden der Pflanzen. Tübingen, 1827.
140. *Pentzig O.* Pflanzen-Teratologie. B. 3. Berlin, 1921.
141. *Perri T.* Le leggi della simmetria speculare in biologia. *Arch. Zool. ital.*, 38, 1953. (P. Ж. Б. 81 657, 1956).
142. *Plantefol L.* A new theory of phyllotoxis. *Nature*, vol. 163, N 4139, 1949.
143. *Pringsheim E. G.* Lageveränderungen an Blättern nach Symmetriestörungen. *Flora*, 26, 1931.
144. *Rauschenberger W.* Das Weltgesetz der Polarität, 1951.
145. *Ritchie D.* Spiral growth of fungus colonies. *Growth*, 24 (4), 1960.
146. *Schuepp O.* Zur Theorie der Blattstellung. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, B. 39, 1921.

147. *Schimper C.* Ueber die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung, mitgeteilt von A. Braun. *Flora*, N 10—12, 1835.
148. *Sheldon W. A.* Process and polarity. New York, Columbia Univ. press. XVI, 1944.
149. *Schwendener S.* Mechanische Theorie der Blattstellungen, Leipzig, 1878.
150. *Sperlich A.* Phyletische Potenz. *Fortschr. Landwirtsch.* 1, 1926.
151. *Sumner F. B.* and R. R. Huestis. Bilateral asymmetry and its relation to certain problems of genetics. *Genetics*, 6, 1921.
152. *Sterbe G.* Süßwasserfische aus aller Welt. Leipzig-Jena, 1959.
153. *Thompson, D'Arcy. W.* Growth and Form. Cambridge univ. press, 1942.
154. *Troll W.* und *Wolf K.* Z. Goethes morphologischer Auftrag. *Botanisches Archiv*, B. 41, H. 1, 1940.
155. *Veh R. V.* Über Fruchtbarkeit und Unfruchtbarkeit bei höheren Pflanzen. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, B. 52, 1934.
156. *Veh R. V.* Blüten- und Fruchtbildung, Geschlechtbestimmung und Polarität. *Biologia Generalis*, B. 15, H. 3—4, 1943.
157. *Weyl H.* Symmetry. Princeton University Press, 1952.
158. *Went F. W.* Eine botanische Polaritätstheorie. *Jahrbücher f. wiss. Bot.*, B. 76, H. 4—5, 1932.
159. *Weatherwax P.* Right-handed and left-handed corn embryos. *Annals of the Missouri Bot. Gard.*, vol. 35, N 4, 1948.
160. *Wolf K. L.* und *Wolf R.* Symmetrie. Bd. I. Bohlan-Verlag. Köln, 1956.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Коварский А. Е. Дисимметрия морфологических признаков у сельскохозяйственных растений и возможные пути использования этого явления для селекции	3
Сулима Ю. Г. Изучение явления дисимметрии у кукурузы	6
Сулима Ю. Г., Буюкли П. И. Изучение явления дисимметрии у пшеницы	50
Буюкли П. И. Изучение явления дисимметрии у зернобобовых	81
Литература	

ИЗВЕСТИЯ АН МССР № 6

Редактор Е. Щетинина
Технический редактор Д. Шехтер
Корректор М. Борода

Сдано в набор 23/VII-1963 г. Подписано к печати 15/XI-1963 г. Формат бумаги 70×1081/16. Печатных листов 7,70. Уч.-изд. листов 6,85. Тираж 500.

Цена 34 коп. Заказ № 18307 ЛБ07677
Государственное издательство «Карти Молдовеняскэ»
Кишинев, ул. Жуковского, 44.

Полиграфкомбинат, Кишинев, Госпитальная, 32