

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Ж. А. МЕДВЕДЕВ

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЙ ДИМОРФИЗМ ПЫЛЬЦЫ ДВУДОМНЫХ РАСТЕНИЙ И СВЯЗАННЫЕ С НИМ ВОПРОСЫ ПОЛА

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 1 VIII 1949)

Вопросы раздельнополости и наследования пола у двудомных растений до недавнего времени решались, главным образом, с позиций морганистской «хромосомной теории наследственности». Согласно этой теории, двудомные растения имеют особые половые хромосомы, равномерное распределение которых в мужских гаметах обуславливает появление у потомства равного количества растений мужского и женского пола.

Несостоятельность морганистской теории пола сейчас очевидна, а многочисленные опыты по изменению пола с помощью варьирования условий освещения, влажности, минерального питания (5, 7-9, 12-14), а также работы по изучению физиологии полового диморфизма (1, 6, 11, 15) говорят о том, что раздельнополость в своей основе физиологическое явление и связана прежде всего с различиями физиологических и биохимических процессов у мужских и женских растений.

Интересен и мало изучен, однако, вопрос о том, в какой период индивидуального развития двудомного растения возникают элементы полового диморфизма и что является причиной его появления.

Работами Е. А. Вальтер и М. Ф. Лилиенштерн (1), Н. П. Кренке (4) и др. установлено, что определенные физиологические различия особей двудомных растений имеются уже на ранних стадиях их развития, задолго до образования цветков. Имеются также попытки связать раздельнополость, например у *Melandrium album*, с различиями в величине и энергии прорастания пыльцы (16). Физиологически вполне возможно, что появление разнокачественности у двудомных растений приурочено к исходному моменту их онтогенеза, к образованию гамет. Установлено (3), что в процессе деления клеток образуются физиологически стличные друг от друга дочерние клетки. Следует думать поэтому, что и при делении археспориальных клеток образующиеся микроспоры также физиологически различны, что и является условием физиологической разнокачественности гамет, а следовательно, и развивающихся после оплодотворения особей.

Для доказательства этих предположений нами было проведено физиологическое изучение пыльцы двудомных растений сравнительно с пыльцой гермафродитных и однодомных видов.

Это изучение, проведенное с пыльцой 11 двудомных, 10 гермафродитных и 7 однодомных видов, с полной очевидностью показало заметный физиологический диморфизм пыльцы двудомных растений и большую или меньшую однородность пыльцы однодомных и обоеполых растений (табл. 1—4).

Таблица 1
 Определение pH пыльцевых зерен двудомных растений
 (количество микроспор в % от общего числа исследованных)

Вид растения	Прокрашивающаяся часть микроспор	Значения pH				
		~ 5,5	~ 6	~ 6,5	~ 7	~ 7,2-7,6
<i>Spinacia oleracea</i> L.	Экзина	52,4 ± 3,8				
<i>Rumex acetosa</i> L.	Экзина и плазма			8,1 44,2 ± 1,6	39,5	55,8
<i>Asparagus officinalis</i> L.	Плазма		0,9	54,6 ± 2,3	1,1	43,4
<i>Melandrium album</i> G.	Экзина и плазма	55,1 ± 3,4		44,9		
<i>Cannabis sativa</i> L.	Плазма	49,2 ± 4,3		43,9		6,9
<i>Urtica dioica</i> L.	Экзина и плазма		47,3 ± 1,4			52,7
<i>Humulus lupulus</i> L.	Плазма	48,1 ± 2,2		50,2		1,7
<i>Aruncus silvester</i> Kost.	»		56,4 ± 3,6		41,3	2,3
<i>Cirsium arvense</i> Scop.	Экзина и плазма	69,2 ± 3,9	0,5	30,3		
<i>Polytrichum gracile</i> Menzis.	Плазма			44,7 ± 3,7		55,3
<i>Equisetum arvense</i> L.	»			54,1 ± 2,6		45,9

Изучалась кислотность (pH) микроспор и их окислительно-восстановительные свойства (гН₂). Определение гН₂ было возможно лишь для весьма ограниченного числа видов, так как мы имели набор красок, позволявший определение гН₂ только до 20, пыльца же большинства видов характеризуется еще большими значениями гН₂, т. е. имеет резко окислительный потенциал. Исследование pH проводилось с помощью

Таблица 2
 Определение pH пыльцевых зерен гермафродитных растений
 (количество микроспор в % от общего числа исследованных)

Вид растения	Прокрашивающаяся часть микроспор	Значения pH				
		~ 5,5	~ 6	~ 6,5	~ 7	~ 7,2-7,6
<i>Lamium album</i> L.	Экзина и плазма	2	2,6	94,5 ± 5,1		0,9
<i>Iris notha</i> MB.	Плазма	93,1 ± 4,7		4,1	0,9	2,9
<i>Papaver rhoeas</i> L.	Экзина	98,4 ± 1,4	1,2	0,4		
<i>Ornithogallum nutans</i> L.	»	97,1 ± 2,8		2,9		
<i>Symphytum officinale</i> L.	Экзина и плазма		10	0,9	89,1 ± 1,6	
<i>Robinia pseudacacia</i> L.	Экзина	6,1	91,3 ± 2,7	2,6		
<i>Clematis integrifolia</i> L.	Плазма	89,6 ± 3,2		8,4		
<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.	»	98,7 ± 1,1	1,3			
<i>Nicandra physaloides</i> Gaerin.	»	99,8 ± 0,4	0,2			
<i>Groenaeolum majus</i> L.	—	96,8 ± 0,9		3,2		

прижизненного окрашивания нейтральным красным в разведении 1 : 5 000. Нейтральный красный дает различное окрашивание в пределах от рН 5 до рН 8 ^(11, 13), т. е. примерно в границах колебаний рН, присущих живым тканям. Точность определения рН этой краской не превышает 0,5, однако большей точности в прижизненных определениях достигнуть трудно вследствие солевой и белковой ошибок. В пределах от рН 5 до рН 6 нейтральный красный дает малиновое окрашивание, при рН 6,5 помидорно-красное, при нейтральной реакции ткань прокрашивается в бурый цвет, а при слабо щелочной — в оранжево-желтый.

Таблица 3

Определение гН₂ пыльцевых зерен ряда растений (количество микроспор в % от общего числа исследованных)

Вид растения	Значения гН ₂				
	~ 13-14	~ 15	~ 18	~ 20	> 20
<i>Asparagus officinalis</i> L. . . .	1,6	44,3 ± 6,1			54,1
<i>Polytrichum gracile</i> Menzis. .	57,1 ± 3,7		42,9		
<i>Begonia semperflorens</i> Link et Otto				98,9 ± 0,9	1,1

Определение гН₂ пыльцевых зерен проводилось методом окрашивания красками, имеющими различный потенциал восстановления. Подробное описание этой методики дано в работе ⁽²⁾. Нами она применялась без каких-либо видоизменений.

Таблица 4

Определение рН пыльцевых зерен однодомных раздельно-половых растений (количество микроспор в % от общего числа исследованных)

Вид растения	Окрашивающаяся часть микроспор	Значения рН				
		~ 5,5	~ 6	~ 6,5	~ 7	~ 7,2-7,6
<i>Begonia semperflorens</i> Link et Otto	Плазма		93,7 ± 2,4	0,2	6,1	
<i>Cucumis sativus</i> L.	Экзина и плазма		97,2 ± 1,9	2,1	0,7	
<i>Cucurbita maxima</i> L.	Экзина		99,5 ± 0,2	0,5		
<i>Zea Mays</i> L.	Экзина и плазма	90,1 ± 1,4	9,9			
<i>Brionia alba</i> L.	То же		94,8 ± 2,2	2,1	3,1	
<i>Typha latifolia</i> L.	Плазма	2,7	96,2 ± 1,4	1,1		
<i>Ricinus persicus</i> G. Pop.	»	92,8 ± 1,8	5,3	1,9		

Для определения рН и гН₂ использовалась обычно средняя проба свежесобранной пыльцы с одного цветка, при этом цветки брались из различных участков соцветия. Всего для каждого вида было изучено под микроскопом окрашивание от 500 до 1000 микроспор.

При окрашивании нейтральным красным пыльцы двудомных растений ясно виден их диморфизм по рН. При окрашивании, например, пыльцы хмеля (*Humulus lupulus*) примерно половина микроспор красится в малиновый цвет, другая половина — в помидорно-красный. Аналогичная картина наблюдается и у конопля.

У спаржи половина микроспор красится в помидорно-красный цвет, другая же часть — в желтый. У *Melandrium album*, *Spinacia oleracea* и *Cirsium arvense* различие в окраске микроспор коррелируется и с различиями в величине: более мелкие пыльцевые зерна имеют обычно более щелочную реакцию плазмы.

При прорастивании пыльцы хмеля, конопли и *Melandrium album* на искусственных средах обнаружено, что различные по физиологическим признакам пыльцевые зерна одинаково хорошо прорастают. Это свидетельствует о том, что различия в кислотности микроспор не связаны с абортивностью пыльцы. Просмотр пыльцы гермафродитных видов на различных стадиях развития пыльника показывает, что в незрелых пыльниках этих видов имеется значительно большая, близкая к диморфизму, разнокачественность микроспор, которая нивелируется в процессе созревания пыльника. У двудомных видов эта разнокачественность сохраняется до полной зрелости пыльника.

Из различий рН и gH_2 пыльцевых зерен следует сделать вывод и о различии их зарядов.

Из многочисленных исследований известно, что ткани женских растений характеризуются большей восстановительной способностью (меньшим gH_2), чем ткани мужских особей. А поскольку снижение gH_2 , означающее усиление анаэробных процессов, сопровождается накоплением кислых продуктов неполного распада сахаров (органические кислоты), то следует думать, что микроспоры, имеющие более низкое значение gH_2 и большую кислотность (что обычно коррелируется), после слияния, образуящегося при их прорастании, спермия с яйцеклеткой сдвигают физиологические процессы развивающегося зародыша в сторону, характерную для женской сексуализации. Более высокие значения gH_2 и более щелочная реакция характеризуют «мужскую» пыльцу.

Аналогичный физиологический диморфизм спор был обнаружен и у таких растений, как хвощ (*Equisetum arvense*), и у двух видов мха (*Polytrichum juniperinum* и *P. gracile*), споры которых, прорастая, непосредственно дают раздельнополое половое поколение.

Таким образом, можно сделать вывод, что у двудомных растений первичная физиологическая детерминация пола происходит при образовании микроспор. Зная физиологическую сущность этой детерминации, можно управлять полом двудомных растений, воздействуя уже на микро- и мегаспорогенез.

У однодомных и гермафродитных растений период физиологической детерминации пола сдвинут к более поздним периодам онтогенеза.

В заключение автор приносит глубокую благодарность руководителю настоящей работы действительному члену Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. Ленина П. М. Жуковскому и Я. Е. Элленгори за ценные методические указания.

Поступило
31 VII 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Е. А. Вальтер и М. Ф. Лилиенштерн, Тр. Лабор. физиол. и биохим. раст. АН СССР, 1, 127 (1934). ² Р. Вюрмзер, Биологическое окисление и восстановление. М., 1935. ³ П. А. Генкель, Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., 52, 5 (1947). ⁴ Н. П. Кренке, Теория циклического старения и омоложения растений, 1940. ⁵ В. И. Левченко, Тр. Ин-та конопли, в. 5 (1937). ⁶ С. И. Лебедев, ДАН, 53, № 1 (1947). ⁷ Е. Г. Минина и А. Гусева, Хим. соц. землед., № 3 (1937). ⁸ Е. Г. Минина и О. В. Кушнаренко, ДАН, 69, № 2 (1949). ⁹ Е. Г. Минина и П. П. Мацкевич, ДАН, 42, № 7 (1944). ¹⁰ В. Н. Наугольных, ДАН, 59, № 5 (1948). ¹¹ Д. Н. Насонов и В. Я. Александров, Реакция живого вещества на внешние воздействия, изд. АН СССР, 1940. ¹² Н. Родников, Доклады ТСХА, в. 5 (1947). ¹³ Я. Е. Элленгори и В. А. Яблокова, Бот. журн. СССР, 33, 5 (1948). ¹⁴ J. H. Schaffner, Bot. Gaz., 90, 3 (1930). ¹⁵ J. F. Stanfield, Pl. Phys., 9 (1944). ¹⁶ G. Tischler, Jahrb. wiss. f. Bot., 64 (1924).