

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Ж. А. МЕДВЕДЕВ

**СРАВНИТЕЛЬНОЕ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ  
МИКРОСПОРОГЕНЕЗА ДВУДОМНЫХ И ГЕРМАФРОДИТНЫХ  
РАСТЕНИЙ**

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

В предыдущей работе (2) мы сообщали о наличии у двудомных растений определенного диморфизма пыльцы по физиологическим признакам, что свидетельствует о наличии первичной детерминации пола еще в процессе спорогенеза. Для более точного уяснения природы этого диморфизма было важно, однако, выяснить процесс его появления в ходе микроспорогенеза у двудомных растений сравнительно с гермафродитами.

Исследование проводилось с пылью 3 двудомных и 3 гермафродитных видов. Методика прижизненного определения рН и гН<sub>2</sub> была такой же, как и в предыдущей работе. При изучении незрелых пыльников они осторожно опорожнялись под бинокулярной лупой с помощью препаровальной иглы, после чего производилось окрашивание микроспор нейтральным красным для определения рН, либо другими красками для определения гН<sub>2</sub>. По каждому варианту подсчитывалось от 300 до 600 микроспор.

Изучая делящиеся клетки ряда одноклеточных организмов с помощью прижизненной окраски нейтральным красным и другими красками, П. А. Генкель (1) обнаружил интересный факт различия в окрашивании двух дочерних клеток. Это различие особенно резко было заметно при применении нейтрального красного в разведении 1 : 5000, что, несомненно, было связано с различиями в кислотности клеток, ибо нейтральный красный различно окрашивает ткань при различном рН. Исходя из своих опытов, Генкель делает вывод, что в процессе деления клеток образуется только одна «дочерняя» клетка, другая же остается материнской и сохраняет признаки постарения.

Неодинаковость «дочерних» клеток является, очевидно, следствием полярности любой клетки по физико-химическим признакам, доказанной рядом работ. В результате наличия полярности образующиеся при делении «дочерние» клетки фактически строятся из разнородного физико-химического материала.

Нам кажется несомненным, что активизацию физиологических процессов, перестройку ядерного аппарата претерпевают обе образующиеся в результате митоза клетки, но в разной степени: в отличие от «дочерней», «материнская» клетка «омолаживается», повидимому, неполностью.

Результаты наших наблюдений, приведенные в табл. 1 и 2, показывают, что на ранних стадиях развития пыльника только что образовавшиеся при делении археспория микроспоры имеют щелочную реакцию,

очевидно, как следствие более высокой активности всех процессов на этой ранней стадии развития. Разнокачественность микроспор в этот период мало заметна. Она, возможно, и есть, но лежит в очень небольших, не улавливаемых прижизненным определением, границах рН.

Таблица 1  
Изменение рН микроспор в ходе спорогенеза у двудомных растений (количество микроспор в % от общего числа изученных)

Вид растения	Значения рН				
	~ 5,5	~ 6	~ 6,5	~ 7	~ 7,0-7,6
<b>1. Cannabis sativa L.</b>					
а) ранняя стадия развития пыльника . . . . .	—	—	—	—	100
б) более поздняя . . . . .	—	—	3,7	2,1	94,2
в) еще более поздняя . . . . .	22,3	14,8	18,9	11,1	32,9
г) зрелая пыльца . . . . .	47,3	—	45,2	2,6	4,9
<b>2. Humulus lupulus L.</b>					
а) ранняя стадия развития пыльника . . . . .	—	—	—	—	100
б) более поздняя . . . . .	—	—	—	—	56,6
в) еще более поздняя . . . . .	8,3	12,6	32,3	12,1	—
г) зрелая пыльца . . . . .	47,4	—	47,7	31,4	—
<b>3. Asparagus officinalis L.</b>					
а) ранняя стадия развития пыльника . . . . .	—	—	—	—	—
б) более поздняя . . . . .	—	—	—	8,2	91,8
в) зрелая пыльца . . . . .	—	—	28,3	21,6	51,1
			52,2	2,1	45,7

В дальнейшем развитии пыльника разнокачественность начинает проявляться в результате того, что одна часть микроспор имеет более ускоренный цикл развития вследствие своей большей первоначальной возрастности и неполного «омоложения» в процессе мейоза.

Обнаруживаемый на этой стадии диморфизм пыльцы одинаково заметен как у двудомных, так и у гермафродитных растений, однако, если у последних цикл развития пыльника в целом таков, что более молодые микроспоры «догоняют» в своем развитии остальные и полное созревание пыльника происходит в этом случае при большей или меньшей однородности пыльцы, то у двудомных растений пыльник заканчивает свое развитие в период, когда часть микроспор находится физиологически в несколько незрелом состоянии. То, что причиной диморфизма пыльцы является разнокачественность микроспор в тетраде, видно при изучении по стадиям пыльцы рогоза (*Typha latifolia* L.). Рогоз представляет собой однодомное растение и интересен тем, что микроспоры у него остаются в тетрадах до конца микроспорогенеза. В виде тетрад они и различаются ветром. Зрелая пыльца рогоза однородна по своим физико-химическим признакам (2). Однако в незрелых пыльниках можно наблюдать различное окрашивание микроспор нейтральным красным в пределах одной тетрады, что свидетельствует о различной кислотности их плазмы. На ранних стадиях развития пыльника все четыре микроспоры в тетраде красятся нейтральным красным (в разведении 1:5000) в желтый или оранжевый цвет, что свидетельствует о щелочной реакции плазмы. В дальнейшем развитии пыльника две микроспоры тетрады приобретают при окрашивании помидорно-красный цвет

Таблица 2

Изменение pH микроспор в ходе спорогенеза у гермафродитных растений (количество микроспор в % от общего числа изученных)

Вид растения	Значения pH				
	~ 5,5	~ 6	~ 6,5	~ 7	~ 7,2-7,6
1. <i>Lamium album</i> L.	—	—	—	—	—
а) ранняя стадия развития пыльника . . . . .	—	—	2,1	6,3	91,6
б) более поздняя . . . . .	—	—	43,6	39,7	16,7
в) зрелая пыльца . . . . .	—	—	92,3	5,3	2,4
2) <i>Clematis integrifolia</i> L.	—	—	—	—	—
а) ранняя стадия развития пыльника . . . . .	—	—	7,2	19,2	73,6
б) более поздняя . . . . .	62,3	1,6	36,1	—	—
в) зрелая пыльца . . . . .	92,6	—	7,4	—	—
3. <i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.	—	—	—	—	—
а) ранняя стадия развития пыльника . . . . .	—	—	5,7	94,3	—
б) более поздняя . . . . .	43,2	4,3	48,4	4,1	—
в) зрелая пыльца . . . . .	98,7	1,3	—	—	—

( $pH \cong 6,5$ ), другие же две остаются желтыми. Еще на более поздних стадиях удается обнаружить тетрады, у которых при окрашивании нейтральным красным две микроспоры красятся в неинтенсивно малиновый цвет ( $pH$  между 5,5 и 6), тогда как другие две — в помидорно-красный. И, наконец, в зрелой пыльце все микроспоры в тетраде красятся в малиновый цвет. Такое отношение к красителям свидетельствует о различии в ходе созревания микроспор в пределах отдельной тетрады. Вместе с тем отчетливо видно, что и сами тетрады также созревают асинхронно, и однородность в окраске в этом случае также приобретает только ко времени полной зрелости пыльника.

Изучение  $gH_2$  микроспор конопли показывает, что на ранних стадиях своего развития микроспоры имеют несколько более высокий показатель  $gH_2$ , понижающийся по мере их развития. Микроспоры при этом укрупняются и становятся более кислыми, повидимому, вследствие накопления органических кислот.

В связи с результатами этих наблюдений следует сделать вывод о том, что сущность диморфизма пыльцы двудомных растений заключается в ее разной возрастности, но отнюдь не в наличии каких-либо X- и Y-хромосом, как это следует из представлений формальной генетики.

Согласно морганистской теории пола, при наличии диморфизма пыльцы соотношение различных по своим признакам микроспор должно обязательно равняться 50:50 вследствие равномерного распределения по клеткам при мейозе X- и Y-хромосом.

С нашей же точки зрения примерно равное соотношение различных микроспор в средней пробе пыльцы двудомных растений является приспособлением, выработавшимся в результате естественного отбора, для обеспечения равного количества мужских и женских особей в потомстве.

В отдельных же случаях в результате каких-либо изменений в условиях развития цветка возможны значительно более широкие колебания соотношений различных типов микроспор. Так, проведенное нами изуче-

ние тычинок одного и того же цветка хмеля (*Humulus lupulus*) и 5 длинных тычинок с одного цветка *Melandrium album* показало, что соотношение «кислых» и «щелочных» пыльцевых зерен в различных тычинках неодинаково и что эти колебания далеко выходят за пределы того соотношения, которого следовало бы ожидать с позиций морганистской теории пола (табл. 3).

Таблица 3

Соотношение различных типов микроспор у *Humulus lupulus* и *Melandrium album* (количество микроспор в % от общего числа изученных)

Тычинки цветка	<i>Humulus lupulus</i> L.			<i>M. album</i> Garcke	
	pH ~ 5,5	pH ~ 6,5	другие значения pH	крупные пыльцевые зерна	мелкие пыльцевые зерна
1 тычинка . . . . .	67,1 ± 2,4	30,2	2,7	82,3 ± 3,6	18,7
2 » . . . . .	46,2 ± 2,7	49,4	4,4	64,2 ± 1,8	38,8
3 » . . . . .	92,1 ± 3,4	7,9	—	24,6 ± 2,8	75,4
4 » . . . . .	31,4 ± 1,3	65,4	2,2	38,3 ± 2,1	62,7
5 » . . . . .	44,6 ± 1,9	55,4	—	61,4 ± 2,2	38,6

Наши наблюдения показали также, что соотношение пыльцевых зерен с различными физико-химическими признаками колеблется у двудомных растений в зависимости от положения цветка в соцветии, а также внешних условий. Так например, при развитии пыльников *Melandrium tuberosum* в условиях затемнения и повышенной влажности пыльца их на 80—90% характеризовалась «женскими» признаками (крупные размеры и более кислая реакция), тогда как у контроля соотношение крупных и мелких пыльцевых зерен было примерно одинаково. Пыльца с летних побегов спаржи, развившихся в условиях избыточного увлажнения июня — июля, имела более кислую реакцию, чем пыльца с весенних побегов, развившихся в период более или менее засушливого и сухого мая. Такая лабильность физико-химических свойств пыльцы двудомных растений позволяет объяснить значительное разнообразие соотношений полов, которое обычно наблюдается в потомстве двудомных видов.

Автор приносит глубокую благодарность руководителю настоящей работы, действительному члену Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина П. М. Жуковскому и Я. Е. Элленгорн.

Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева

Поступило  
31 VII 1949

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- 1 П. А. Генкель, Бюлл. Моск. об-ва исп. природы, 52, в. 5 (1947).
- 2 Ж. А. Медведев, ДАН, 68, № 4 (1949).