

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Е. Г. МИНИНА

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЕ СЕКСУАЛИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 18 XI 1948)

В течение последних трех десятилетий появился ряд значительных работ, показывающих физиологические закономерности сексуализации растений. Эти работы подводят к объяснению многочисленных примеров фенотипического определения пола и явлений, не укладывающихся в рамки генетического учения. Основное заключение, которое вытекает из большинства физиологических исследований, сводится к выяснению роли физико-химических и биохимических процессов, протекающих в протоплазме, как основных факторов определения пола.

Однако за последнее время появились работы, которые, имея принципиальное значение, заставляют сделать некоторое уточнение в этих представлениях. Дело в том, что проведенные П. Г. Светловым над дрозофилой исследования выносливости живого организма к вредным факторам внешней среды показали различную реакцию особей мужского и женского пола. Особи женского пола оказались менее чувствительными к неблагоприятным условиям, таким, как голод, температуры и некоторые химикалии, чем особи мужского пола. Половой дифференциал чувствительности, как было названо это явление, проявляется на очень ранних стадиях развития и объясняется половыми различиями биохимического состава протоплазмы (2-4). Опыты с растительными организмами подтвердили повышенную чувствительность тканей и органов мужских особей к неблагоприятным факторам и позволили сделать вывод того же характера (5).

Представление о половом дифференциале чувствительности заставляет пересмотреть работы, свидетельствующие о смещении пола у растений под влиянием внешней среды, и поставить вопрос — нельзя ли все случаи феминизации растений просто объяснить летальным влиянием внешних условий? Не правильное ли будет рассматривать факторы, обычно представляемые как благоприятные для развития женского пола, как факторы смертельного действия для особей мужского пола?

На эти вопросы легче было бы ответить положительно в том случае, если бы объектами изучения служили только двудомные особи, у которых под влиянием применяемых факторов изменялось соотношение полов. Причину этого явления мы вправе были бы искать, по примеру упомянутых авторов, в различиях биохимических свойств, создающих половой дифференциал чувствительности. Но если мы встречаемся с превращением однополого организма в смешаннополый, как это происходит, например, с коноплей под влиянием короткого дня, или имеем дело с изменением пола у раздельнополых однодомных организмов, то объяснить это явление значением полового диморфизма

чувствительности к неблагоприятным условиям существования, пожалуй, окажется затруднительным.

Возражения могут базироваться главным образом на двух фактах: 1) Однодомные особи не несут тех биохимических различий, на которых базируется половой дифференциал чувствительности. Не имеется также пока оснований к установлению даже отдельных зон биохимических различий по растению, которые дали бы возможность вывести заключение подобного рода. 2) Установленное работами последних лет значение листьев для образования цветов у смешаннополюх растений, а также у раздельнополюх растений (7) свидетельствует об образовании особых специфических продуктов обмена веществ, определяющих возникновение и развитие половых органов. Это последнее обстоятельство является основным условием отрицательного ответа на поставленные выше вопросы.

В настоящее время доказательство гормональной природы определения пола имеется не только для организмов животного мира, но также и для отдельных представителей растительного мира. Это блестяще представлено в результатах исследований Мевуса одноклеточных водорослей. Открытые им мужские и женские гормоны пола или, как он их называет, термоны, являясь производными каротиноидов, отличаются друг от друга лишь углеводным остатком, который под действием соответствующего фермента может отщепляться и, таким образом, осуществлять переход женского термона в мужской. Мевусом доказана, следовательно, не только химическая структура гормонов разного пола, но даже возможность превращения гормонов одного пола в другой (7).

Гормональный характер сексуализации высших растительных организмов еще химически не доказан, однако, имеются косвенные указания, на которых может базироваться представление о существовании половых фитогормонов. Так, Лёве и Лёве (8), изучая действие половых гормонов животных на развитие пола двудомных растений (*Melandrium dioicum* sp. tubrum), установили факты превращения женских цветов в мужские под действием тестостерона и, наоборот, превращение мужских в женские под действием эстрогена. Животные гормоны вызывали в клетках цветочных зачатков ход физиологических процессов, соответствующий, по видимому, ходу процессов, возникающих при условии, если бы такие же вещества, т. е. гормоны мужского и женского пола, вырабатывались самими растениями. Следовательно, все случаи образования смешаннополюх цветов или образования цветов противоположного пола у однополюх особей на основании данных Лёве можно объяснить изменением направленности физиологических процессов в клетках под влиянием каких-то воздействий в таком виде, который обеспечивает возникновение соответствующих половых веществ. Вышеприведенная работа является, таким образом, первым доказательством гормональной природы определения пола у растений.

Вторым и не менее наглядным доказательством являются работы автора настоящей статьи, показавшие возможность полного превращения растений раздельнополюх однодомных в растения однополюе под влиянием внешних воздействий (9), а также изменение сексуализации при локализованном применении этих воздействий (6). Непродолжительное пребывание двух или трех нижних листьев в атмосфере, содержащей 1—2% окиси углерода, вызывало смещение сексуализации в женскую сторону не только побегов близлежащих, но также значительно удаленных от обработанных газом листьев. В паренхиматических тканях этих листьев под воздействием окиси углерода, как показали соответствующие анализы, возникает цепь таких физиологических реакций, которые ведут к понижению окислительных процессов (9). Последнее, по видимому, и является основным условием, обеспечивающим образование большого количества женских по-

ловых гормонов. Соотношение мужских и женских половых гормонов, которое, как можно представить, возникает обычно у однодомных раздельнополых растений, сдвигается под действием CO в сторону усиленного синтеза гормонов женского пола.

Характерным свойством гормональных веществ является образование их в ничтожно малых количествах и физиологическое действие на участки меристематических тканей, удаленные от очагов синтеза. Подтекая к точке роста и концентрируясь в местах образования первичных тканей будущих цветочных почек, располагающихся в виде бугорков у основания закладывающихся листовых зачатков, эти вещества, несомненно, вызывают здесь соответствующее направление физиологических и биохимических реакций, которые активно действуют на процессы

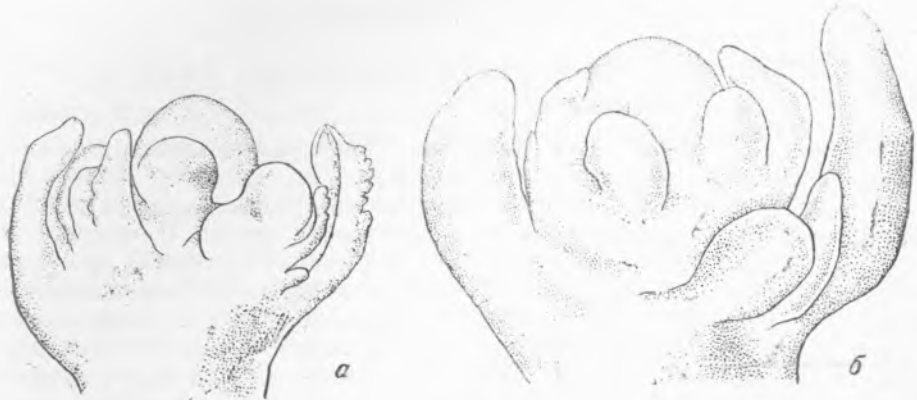


Рис. 1. Внешний вид отпрепарированных верхушечных почек растений огурца *Cucumis sativa* (а) и тыквы *Cucumis pepo* (б)

детерминации пола. На рис. 1 показан вид отпрепарированных с помощью бинокулярной лупы верхушечных почек растений огурца (а) и тыквы (б), на которых нетрудно отличить листовые зачатки, выделяющиеся в виде продолговатых, с неровными краями вытянутых образований, от шаровидных, почти правильной формы бугорков цветочных бутонов. Опыты с действием газов показали, что смещение пола можно обнаружить только на цветах, которые находились в момент воздействия в стадии детерминации пола. Верхушечная почка растений семейства тыквенных заключает в себе не менее 12—15 листовых образований разной степени развития, от зачаточных до дифференцированных, в пазухах которых располагаются бугорки цветочных почек также разной степени развития. Если верхушечную почку поместить в камеру, содержащую 1—2% окиси углерода, даже на короткое время (47—48 час.), то через 3—4 недели можно заметить изменение пола появляющихся цветов. В нижней части бывшего под воздействием побега еще располагаются единичные мужские цветы. Очевидно, это были зачатки бутонов в таком состоянии, при котором детерминация пола уже закончилась или заканчивалась, когда производилась обработка газом. Верхние же части побега, имевшие в момент воздействия зачатки бутонов в периоде детерминации пола, образовали только женские цветы. Числовые отношения цветов разного пола в опыте с тыквой даны в табл. 1.

Таким образом, можно представить, что в индуцированных под воздействием окиси углерода листьях по мере их развития возникало такое направление процессов обмена веществ, которое приводит в конечном итоге к повышенному синтезу гормона женского пола. Активное действие последнего проявляется в ходе детерминации половых орга-

Таблица 1

Изменение сексуализации верхней части основного побега тыквы под влиянием СО

№ повторности	Контроль			Опыт		
	Число цветов ♂	Число цветов ♀	♂ : ♀	Число цветов ♂	Число цветов ♀	♂ : ♀
1	10	4	2,5	3	6	0,5
2	13	5	2,6	6	5	1,2
3	13	3	4,3	0	9	0:9
4	10	4	2,5	—	—	—
Средн.	11,5±0,83	4±0,4	2,8	3±1,0	6,6±1,2	0,4

нов цветочных бутонов. Если бы окись углерода являлась, в данном случае, веществом отравляющего действия, то, согласно концепции П. Г. Светлова, можно было бы обнаружить половой дифференциал чувствительности к неблагоприятным факторам среды. В результате этого происходило бы отмирание участков тканей бугорков, несущих физиологические свойства мужской сексуализации, приводящее в конечном итоге к явлению элиминации цветов мужского пола. Следовательно, при полном развитии побега, индуцированного окисью углерода, можно было бы обнаружить отдельные участки, лишенные цветов. Однако этого не наблюдалось. Наоборот, после обработки СО в пазухах каждого листа часто появлялись пучки женских цветов, собранных вместе по 4—5 шт., как это обычно бывает с мужскими цветами.

Следовательно, под воздействием факторов внешней среды, в частности такого, как окись углерода, происходит не элиминация мужских цветов, а изменение сексуализации зачатков цветочных бутонов в период детерминации при активном участии гормона женского пола, образующегося в листьях.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР

Поступило
23 VIII 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Е. Г. Минина, ДАН, 21, № 6 (1938). ² П. Г. Светлов, ДАН, 41, № 8 (1943). ³ П. Г. Светлов, ДАН, 41, № 9 (1943). ⁴ П. Г. Светлов и О. В. Чекановская, ДАН, 46, № 7 (1945). ⁵ В. Н. Наугольных, ДАН, 57, № 4 (1947). ⁶ Е. Г. Минина и С. Т. Кушниренко, ДАН, 64, № 2 (1949). ⁷ F. Moevus, *Biolog. Zbl.*, 90, No. 3/4 (1940). ⁸ A. Löve and D. Löve, *Ark. f. Bot.*, 32, A, H. 3—4, No. 13 (1945). ⁹ Е. Г. Минина и Л. Т. Тылкина, ДАН, 55, № 2 (1947).