

П. Г. СВЕТЛОВ и М. Г. СВЕТЛОВА

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛОВЫХ РАЗЛИЧИЙ ПОВРЕЖДАЕМОСТИ
В ОНТОГЕНЕЗЕ ДВУДОМНЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 3 XII 1949)

В развитие исследования сравнительной повреждаемости полов у двудомных растений (литературу см. (1)) мы поставили себе задачу изучить онтогенетический ход изменений констатированного у конопли и других растений преобладания чувствительности к повреждениям особей мужского пола. Для этого были поставлены следующие опыты с сеянцами конопли: семена высевались на грядке или в лаборатории в ящик; вышедшие из земли растения нумеровались, и ставились опыты по выносливости срезанных листьев на разных стадиях развития; пол же растения определялся после его зацветания. Повреждающими веществами служили 2% этиловый спирт и КОН в концентрации 0,1 N. Методика постановки опытов описана в нашей предыдущей работе (1).

Таблица 1

Повреждаемость молодых сеянцев конопли у мужских и женских растений

| Воздействи- е | Серия | Средние вели- чины в см | | | Число расте- ний в опыте | | Средние сроки (M) гибели листа в сутках | | Разность меж- ду ♀ и ♂ и ошибки раз- ности $M_{♀} - M_{♂} \pm m_{diff}$ | $100 \cdot \frac{M_{♂}}{M_{♀}}$ |
|----------------------|-------|----------------------------|---------------------------|--------------------------|-----------------------------|----|---|-------|---|---------------------------------|
| | | высота стебля | длина исслед. листа | Ярусы листьев (снизу) | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | | |
| | | | | | | | | | | |
| Этил. спирт 2% | 1 | 7,6 | 1,7 | 1 | 20 | 16 | 7,50 | 7,35 | $0,13 \pm 0,89$ | 98,0 |
| | 2 | 15,5 | 2,7 | 3 | 8 | 10 | 5,75 | 5,10 | $0,65 \pm 0,42$ | 88,7 |
| | 3 | 27,5 | 3,5 | 3 | 32 | 18 | 13,40 | 10,12 | $3,28 \pm 0,28$ | 75,5 |
| КОН 0,1 N | 4) | 17,2 | 2,1 | 2 | 13 | 13 | 6,07 | 5,50 | $0,57 \pm 0,36$ | 90,6 |
| | 5) | | 2,9 | 3 | 20 | 20 | 5,50 | 4,80 | $0,70 \pm 0,31$ | 87,3 |
| | 6 | | 3,5 | 3 | 26 | 9 | 6,92 | 5,55 | $1,37 \pm 0,37$ | 80,2 |

В табл. 1 эти опыты разбиты на 2 группы (серии 1—3 и 4—6), каждая из которых содержит три возраста молодых сеянцев конопли. Эти возрасты учтены по размерам растения, а не по времени, так как в разных сериях растения были выращены в разные месяцы и в несколько различных условиях освещения. В сериях 1 и 4 исследовались верхние развернувшиеся листья маленьких сеянцев.

Рассмотрение цифр табл. 1 показывает, что у маленьких растений высотой в 7 см различий в восприимчивости к действию вредных агентов практически нет, у растений высотой 15—17 см высотой оно появляется,

но разница статистически не достоверна, а у растений высотой 27—28 см различие это резко усиливается. Таким образом, различие в выносливости полов становится заметным у растений, имеющих высоту между 17 и 27 см. Вряд ли до этого возраста нет никаких различий в выносливости; при применении более тонких методов эти различия, возможно, будут обнаружены и на гораздо более ранних стадиях развития; это тем более вероятно, что в опытах О. А. Вальтер и М. Ф. Лилиенштерн (2) обнаружены половые различия в отношении к метиленовой сини клеток растений конопля, у которых морфологически пол еще нельзя было определить.

Для характеристики разбираемых половых различий было очень важно проследить ход их по ярусам листьев растения снизу вверх. У расте-

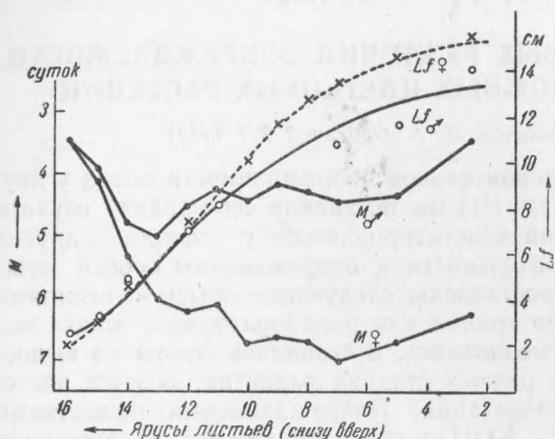


Рис. 1. Зависимость восприимчивости листьев *Cannabis sativa* от яруса. Действие КОН в конц. 0,1 N. M — средняя продолжительность жизни в условиях опыта, Lf — длина листа в сантиметрах. Ярус 16 — апикальный конец стебля

ний, не закончивших роста, на одном и том же индивидууме имеется весь возрастной ряд от эмбриональных до старческих тканей; поэтому возрастная динамика может быть прослежена и на растениях в дефинитивной фазе жизненного цикла, хотя, разумеется, а priori отождествлять ярусный и возрастной ряды невозможно, так как физиологические свойства точки роста могут претерпевать изменения во время онтогенеза.

Мы провели опыты с растениями 45—90-дневного возраста высотой в среднем 147,3 см у материки и 134,7 см у поскони на разных стадиях цветения. Для каждого яруса было исследовано 12—19 растений и получены средние сроки гибели мужских и женских листьев при содержании их в КОН концентрации 0,1 N. Результаты этих опытов показаны на рис. 1. У верхних листьев, длиною около 2 см, различия в чувствительности к действию КОН не обнаружено, затем оно появляется и постепенно увеличивается, достигая максимума в 7-м ярусе (уровень этого яруса соответствует примерно 80% высоты растения от основания стебля), а затем несколько понижается. Но вряд ли можно думать, что в верхушечных, наиболее молодых листьях нет различия в выносливости к КОН. Скорее отсутствие различий обусловлено малой чуткостью метода, тем более, что по данным О. А. Вальтер и М. Ф. Лилиенштерн (2) восстановительно-окислительный потенциал имеет половые различия у конопля уже в конусе нарастания.

Отметим еще следующие особенности полученных кривых чувствительности к повреждению: 1) они у обоих полов сначала падают, а потом повышаются; падение, вероятно, означает наличие физиологического градиента чувствительности (3), а повышение — старение листа; 2) у женских особей они отходят гораздо дальше, в течение своего развития, от эмбрионального уровня чувствительности, по сравнению с мужскими; 3) половые различия в стойкости не могут быть объяснены различиями в размерах листьев.

Таким образом, ход поярусных изменений восприимчивости к действию повреждений в общем сходен с их ходом в онтогенезе. Очень важно, что эти различия на всех точках растения и на всех этапах онтогенеза имеют один и тот же знак: всюду

мужские элементы оказались менее стойкими. Этого нельзя сказать об интенсивности фотосинтеза, которая, по данным О. А. Вальтер, М. Ф. Лилиенштерн и Э. А. Чижевской (4), в ранние возрасты больше у поскони, а в поздние — у матерки.

Опыты определения поярусного хода повреждаемости от молодых листьев к старым были проведены и на дреме (*Melandrium album* Garch.). Растения были выращены на грядке, и в опыт были взяты на второй год после посева. Опыты с самыми молодыми листьями, длиной 6—17 мм, были проведены в сентябре. Было испытано действие раствора КОН в концентрации 0,1 N. Крошечные листики ставились в пробирки минимального размера и содержались под стеклянным колпаком в атмосфере насыщенной влажности с периодическим проветриванием и сменной жидкостью. В каждую пробирку вставлялось по 2 листа одинаковых размеров — один с мужского растения, другой с женского. Ежедневно производились наблюдения за состоянием листиков; отмечались сроки начала повреждения и гибели листьев. Начало повреждения выражалось в потере тургора и потемнении кончика или основания листа. Когда потемнение распространялось на всю листовую пластинку, лист считался погибшим. Результаты опыта приведены в табл. 2.

Таблица 2

Повреждаемость листьев разных возрастов у *Melandrium album* под действием 0,1 N КОН

| Длина листа в мм | Число опытов | Срок наступления начала повреждения (в днях) | | | | | Срок наступления гибели (в днях) | | | | |
|------------------|--------------|--|------|--------------|-----|--------------------------------------|----------------------------------|-------|--------------|------|--------------------------------------|
| | | Крайние варианты | | Средние вел. | | $100 \cdot \frac{M\sigma}{M\varphi}$ | Крайние варианты | | Средние вел. | | $100 \cdot \frac{M\sigma}{M\varphi}$ |
| | | ♀ | ♂ | M♀ | M♂ | | ♀ | ♂ | M♀ | M♂ | |
| 6—8 | 5 | 10—13 | 8—13 | 12,0 | 9,6 | 80,0 | 15—25 | 10—19 | 18,1 | 12,8 | 70,7 |
| 9—11 | 4 | 10—13 | 5—9 | 11,2 | 7,5 | 67,0 | 15—26 | 8—14 | 20,7 | 10,7 | 51,7 |
| 12—17 | 5 | 10—12 | 4—10 | 11,0 | 8,2 | 74,5 | 14—25 | 8—14 | 19,4 | 11,0 | 56,7 |
| 25—35 | 2 | 2 | 1 | 2,0 | 1,0 | 50,0 | 14 | 9 | 14,0 | 9,0 | 64,3 |
| 40—65 | 3 | 1—2 | 1—2 | 1,3 | 1,3 | 100,0 | 15—17 | 13—17 | 15,7 | 14,3 | 91,1 |

Из данных табл. 2 видно, что у дремы, в отличие от конопли, у самых молодых листьев наблюдается резкая разница в повреждаемости листьев мужских и женских растений. У листочков 6—8 мм длительность жизни мужского листа до начала повреждения составляет 80% средней длительности жизни женского листа, а срок жизни до гибели — 70,7% от женского. К этому нужно добавить, что во всех парах листьев была отмечена большая повреждаемость мужских листьев, т. е. различие здесь не только статистическое, но и абсолютное. В табл. 2 приведены также немногочисленные опыты с более крупными листьями. Эти опыты проводились не одновременно с описанными и не в одинаковых условиях с ними (в комнате, без накрывания колпаком). Поэтому цифры продолжительности жизни в этих опытах трудно сравнивать с данными для первых трех возрастных групп. Но несмотря на это, а также на малочисленность опытов, можно заключить, что и здесь, как и у конопли, имеется возрастной максимум половых различий в повреждаемости, который, надо думать, приходится на листья длиной 9—11 мм.

Очень характерно, что резкое усиление тонких физиологических и биохимических свойств клеток обоих полов, показателем которых и является различная восприимчивость к действию повреждающих агентов, происходит у конопли относительно очень поздно в онтогенезе всего растения

и отдельных листьев (среди животных оно подчас обнаруживается на эмбриональных стадиях, например, у цыпленка по Ридлю (⁵), а у *Diporhilus*, по нашим данным, еще до дробления яйца). С этим хочется поставить в связь большую лабильность пола у конопли. Как известно из работ ряда исследователей (⁶⁻⁸ и др.), инверсия пола у конопли происходит необычайно легко, и притом может происходить на поздних стадиях развития растений. Можно предполагать, что на стадиях развития, на которых цитофизиологически свойства пола еще не проявились, воздействие внешней среды может легко вызвать обращение пола. У нас накаплиется все больше данных в пользу гипотезы, рассматривающей различие чувствительности клеток к действию повреждающих агентов как константу, прочно коррелированную с первичными признаками пола. Таким образом, появление этого признака в онтогенезе означает первый шаг на пути дифференциации пола, хотя его лабильная детерминация может произойти и на более ранних стадиях.

Мы не располагаем данными по инверсии пола у *Melandrium*. Но на основании полученных нами данных о более раннем возникновении половых различий в повреждаемости, нам кажется более вероятным, что у этого растения половая поляризация возникает в онтогенезе раньше и труднее обратима, чем у конопли.

Институт экспериментальной медицины
Академии медицинских наук СССР

Поступило
26 XI 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. Г. Светлов и М. Г. Светлова, ДАН, 70, № 4 (1950). ² О. А. Вальтер и М. Ф. Лилиенштерн, Тр. ЛАБИФР, 1 (1934). ³ Ch. M. Child, Patterns and Problems of Development, Chicago, 1941. ⁴ О. А. Вальтер, М. Ф. Лилиенштерн и З. А. Чижевская, Эксп. ботаника БИН АН СССР, в. 5 (1941). ⁵ O. Riddle, Probl. Soc. Exp. Biol. and Med., 18 (1920). ⁶ M. Mollard, C. R., 2 (1897). ⁷ Mac Phee, Journ. Agricult. Research., 28, No. 1 (1924). ⁸ J. H. Schaffner, Am. Natur., 61 (1927).