

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Е. А. БРИТИКОВ

**О ВЛИЯНИИ ОПЫЛЕНИЯ НА ОБМЕН ВЕЩЕСТВ  
В ПЕСТИКЕ КУКУРУЗЫ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 7 IV 1951)

Многочисленными опытами установлено, что пыльца, попадая на рыльце, вступает с ним в тесное взаимодействие, меняет физиологию тканей пестика. Нам представлялось интересным изучить изменения в характере обмена веществ в пестике, происходящие под влиянием пыльцы. Объектом исследования была кукуруза (сорт Стерлинг), выращенная в полевых условиях. В качестве показателей обмена веществ мы взяли изменение в распределении фосфора по длине пестиков, изменение соотношения белкового и небелкового азота, а также изменение в соотношении форм углеводов: моно- и дисахаров и крахмала.

Для изучения изменений в характере распределения фосфора в пестиках мы воспользовались методом меченых атомов, применяя радиоактивный изотоп фосфора,  $P^{32}$ . За 20—25 дней до цветения в основание стебля растения посредством стеклянной канюли вводилось 2—3 микрокюри  $P^{32}$  в виде слабого раствора  $Na_2HPO_4$ . Незадолго до выбрасывания рылец на подопытные початки одевались марлевые изоляторы. Опыт проводился таким образом, что вся схема его накладывалась на пестиках одного и того же початка, чтобы достичь наилучшей сопоставимости вариантов опыта, не прибегая к отысканию средней арифметической из большого числа початков. Весь пучок рылец делился на 2—3 части (сектора) соответственно числу вариантов предполагаемого опыта. Каждая из этих частей после наложения схемы опыта изолировалась длинной, открытой снизу трубкой из кальки. При снятии опыта початок отделялся от растения, осторожно снимались оберточные листья, и пестики, включая семяпочки, разбирались по вариантам и отделялись от стержня початка. Пестики каждого варианта делились по длине на 4 части: верхняя (наружная) треть столбика, средняя треть, нижняя треть и семяпочки. Отпрепарированный таким образом материал подготавливался к анализу: убивался путем выдерживания при температуре 80—90° в течение 10—15 мин. и затем высушивался в термостате при температуре 50°. Радиоактивный фосфор просчитывался на счетчике Гейгера.

Таким же образом проводились и опыты по изучению азотного и углеводного обмена с той только разницей, что растениям не давался изотоп фосфора. При этом общий и белковый азот определялся по микрометоду Кьельдаля, осаждение белков проводилось по Барнштейну. Углеводы определялись по Бертрану, причем гидролиз дисахаров проводился двухпроцентной  $HCl$  в течение 5 мин., а крахмала — той же концентрацией кислоты в течение 3 час.

В одном из предварительных опытов мы обнаружили, что опыление вызывает значительное изменение в распределении фосфора по длине пестика, причем его общее количество в пестике увеличивается. С другой стороны, по данным многочисленных авторов (1, 2, 9), пыльца расте-

ний, в том числе и кукурузы (10), содержит большое количество веществ типа ауксина, имеющих, по мнению этих авторов, важное значение во взаимоотношениях пыльцы и рыльца. Чтобы выявить влияние опыления на распределение фосфора и расшифровать некоторые стороны этого процесса, мы поставили опыты, результаты которых приводятся в табл. 1 и 2. Данные табл. 1 показывают сравнительное влияние обильного опыления смесью пыльцы (без  $P^{32}$ ) и гетероауксина, нанесенного на рыльца в виде 20-минутного компресса из его 0,02% водного раствора. Гетероауксин был взят потому, что, обладая большой физиологической активностью, он не является для кукурузы чужеродным, не свойственным ее природе агентом, так как был найден и выделен из проростков кукурузы (11). Продолжительность опыта была 6 час.

Из табл. 1 можно сделать выводы о том, что распределение фосфора в столбике кукурузы неравномерно, полярно: его больше всего в верхней части и меньше к семяпочке.

Семяпочки очень богаты фосфором. Это особенно хорошо видно по данным табл. 2. Опыление вызывает обильный приток фосфора в пестик в целом, в особенности, к верхней трети столбика и к семяпочкам. Ввиду этого «полярность» столбика усиливается по сравнению с таковой в контроле. Реакция пестика на гетероауксин (в смысле распределения  $P^{32}$ ) в принципе

Таблица 2

Влияние водной вытяжки из пыльцы на распределение  $P^{32}$  в пестиках кукурузы (число импульсов на 1 г сух. вещ. в минуту)

Части пестика	Контроль	Вытяжка из пыльцы	
		свежая	нагретая до 80° в теч. 5 мин.
Верхняя треть столбика . .	235	367	248
Средняя треть столбика . .	173	285	216
Нижняя треть столбика . .	152	235	177
Семяпочки . .	450	634	452
Сумма . .	1010	1521	1093

имеет такое же выражение, как и реакция на опыление, хотя прибавки  $P^{32}$  здесь более равномерны по длине столбика. Однако это не может еще быть достаточным основанием для того, чтобы считать вещества типа ауксина единственным агентом, вызывающим перераспределение фосфора в пестике. По литературным данным (3-7, 12, 13) и по исследованиям лаборатории репродуктивных процессов Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, где проходила наша работа, пыльца, кроме веществ типа ауксина, содержит разнообразные ферменты и витамины и поэтому действие пыльцы

на ткани пестика не может быть однозначным. Можно было допустить также, что передвижение фосфора начинается только после вставания пестиковых трубок в ткани рыльца. Для получения ответа на эти вопросы был поставлен опыт с вытяжками из пыльцы. К 1 г свежей пыльцы, собранной из растений, не получивших изотопа фосфора, прибавлялось до 40 см<sup>3</sup> дистиллированной воды. Через час вытяжка отфильтровывалась и делилась на 2 части. Одна часть вытяжки подвергалась нагреванию при 80° в течение 5 мин., а вторая часть применялась в свежем виде. Вытяжки давались в виде

Таблица 1

Влияние опыления и гетероауксина на распределение  $P^{32}$  в пестиках кукурузы (число импульсов на 1 г сух. вещ. в минуту)

Части пестика	Контроль	Опыление смесью пыльцы	Гетероауксин 0,02% водный раствор 20 мин.
Верхняя треть столбика . .	263	465	370
Средняя треть столбика . .	181	311	233
Нижняя треть столбика . .	161	209	227
Семяпочки . .	280	487	460
Сумма . .	885	1472	1290

на ткани пестика не может быть однозначным. Можно было допустить также, что передвижение фосфора начинается только после вставания пестиковых трубок в ткани рыльца.

марлевого компресса на рыльца в течение 20 мин. Контроль — компресс из дистиллированной воды. Через 6 час. початки препарировались так, как было описано выше. Результаты представлены в табл. 2.

Анализируя данные табл. 2 и сравнивая их с таковыми табл. 1, можно сделать следующие заключения. Действие водной вытяжки из пыльцы на распределение фосфора в пестиках кукурузы по своему характеру сходно с действием опыления и выражается в значительном притоке фосфора в пестик. Это говорит в пользу того, что обмен веществами между пыльцой и рыльцем начинается сразу же после попадания пыльцы на рыльце, еще до вставания пыльцевой трубки в ткани пестика. Действие свежей вытяжки отличается от действия опыления тем, что здесь относительное увеличение фосфора меньше и прибавки его более равномерно распределяются по длине пестика.

Подогретая вытяжка дает незначительный эффект в сравнении со свежей. Следовательно при нагревании происходит инактивация ряда веществ, до этого проявлявших свою физиологическую активность. Судя по относительно невысокой температуре, вызвавшей эту инактивацию, и по непродолжительности ее воздействия, инактивироваться могли в первую очередь ферменты, возможно, некоторые витамины. Что касается веществ типа ауксинов, то они, по видимому, более стойки, и в опытах Митчеля и Уайтхеда (10) проявляли свою физиологическую активность даже после высушивания пыльцы кукурузы при 80° и после хранения ее в течение года. Все это говорит о том, что влияние пыльцы на рыльце (еще до ее прорастания) обуславливается комплексом выделяемых пыльцевыми зернами веществ, среди которых ферментам принадлежит далеко не последнее место.

Факт усиленной мобилизации фосфора при опылении или нанесении на рыльца вытяжек из пыльцы естественно наводит на мысль, что опыление должно сопровождаться также какими-то сдвигами в углеводном и белковом обмене пестика. Для выяснения этого вопроса был поставлен новый опыт, включающий 2 варианта: контроль без опыления и опыление смесью пыльцы. Экспозиция 6 час. (см. табл. 3 и 4).

Таблица 3

Влияние опыления на углеводный обмен (в % к абс. сух. весу)  
(а — без опыления, б — через 6 час. после опыления)

Части пестика	Сумма углеводов		Моносахара		Дисахара		Всего сахаров		Крахмал	
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
Верхняя треть столбика . . .	41,15	45,94	34,15	30,65	0,17	0,84	34,32	31,47	6,83	14,47
Средняя треть . .	52,38	53,78	44,73	46,18	1,66	0,81	45,07	47,09	7,31	6,69
Нижняя треть . .	49,72	51,53	42,74	48,24	3,30	1,30	46,04	49,57	3,93	1,96
Семяпочки . . .	49,91	48,87	35,91	33,75	6,23	4,29	42,14	38,04	7,77	10,83
Столбик целиком	48,18	50,72	40,99	42,43	1,46	1,03	42,45	43,46	5,73	7,26
Пестик целиком .	48,97	49,74	38,67	37,84	3,76	2,75	42,43	40,59	6,54	9,15

Из данных табл. 3 видно, что опыление вызывает увеличение углеводов как в столбике, так и в пестике в целом. Это может быть только результатом притока их из других частей растения. Если учесть одно-временный расход углеводов на дыхание, станет ясно, что их поступление извне будет больше, чем можно видеть из таблицы. Опыление вызывает сдвиг в обмене веществ в сторону синтеза в верхней части столбика, где идет рост пыльцевых трубок (увеличение крахмала и дисахаров при уменьшении моносахаров). По видимому, синтез идет в самих пыльцевых трубках. В нижерасположенных частях столбика, куда пыльцевые трубки еще не доросли, идут процессы распада крахмала и дисахаров до моносахаров. Последние, по видимому, в качестве строительного мате-

риала подтягиваются в верхнюю треть, навстречу растущим пыльцевым трубкам. Факт накопления крахмала в верхней трети пестика кажется несколько парадоксальным, однако, по имеющимся литературным данным (13), в пыльцевых зернах и пыльцевых трубках некоторых растений наблюдалось накопление крахмала при посеве их на искусственной среде, содержащей сахар. Повидимому, здесь имеет место сходное явление. Данные по азотистому обмену сведены в табл. 4.

Как видно из приведенных в табл. 4 данных, изменения в азотистом обмене под влиянием опыления происходят в одном направлении с изменениями в углеводном обмене. Наблюдается увеличение общего азота

Таблица 4  
Влияние опыления на азотистый обмен (в % к абс. сух. весу)  
(а — без опыления, б — через 6 час. после опыления)

Части пестика	Азот общий		Азот белковый		Азот небелковый	
	а	б	а	б	а	б
Верхняя треть столбика . . .	2,75	3,25	2,58	3,03	0,17	0,22
Средняя треть столбика . . .	2,47	2,32	1,99	1,67	0,48	0,65
Нижняя треть столбика . . .	2,71	2,78	2,07	1,65	0,64	1,13
Семяпочки . . .	3,15	3,22	2,88	2,78	0,27	0,35
Столбики целиком	2,63	2,75	2,19	2,05	0,46	0,70
Пестики целиком	2,87	3,00	2,50	2,49	0,37	0,51

в пестике за счет притока его из других частей растения. Синтез белка увеличивается в верхней трети столбика, где растут пыльцевые трубки. В нижерасположенных частях столбика наблюдается распад белков и увеличение небелкового азота. И здесь создается такое впечатление, что продукты распада белка, видимо, аминокислоты, передвигаются вверх навстречу пыльцевым трубкам, где, повидимому, снова ресинтезируются в белки. Не

исключена и возможность первичного синтеза белка за счет сахаров и неорганического азота.

Изложенные здесь данные прямым образом иллюстрируют положение мичуринской биологии о глубоком влиянии пыльцы на все ткани пестика. Активизируется обмен веществ, изменяется его характер, мобилизуются внутренние резервы пестика, увеличивается приток веществ из других частей растения. Неудивительно, что в опытах А. В. Саламова (8) оплодотворение у кукурузы шло предпочтительно за счет пыльцы повторного опыления, и можно согласиться с ним, что предварительное опыление создает благоприятные условия для роста пыльцевых трубок последующих опылений. Видимо, эти изменения в пестиках будут различными в зависимости от того, какое количество пыльцы будет участвовать в опылении, каково будет соотношение качественно различных компонентов пыльцесмесей. Учитывая большую подвижность физиологически активных веществ пыльцы как веществ воднорастворимых, нетрудно представить себе и факт взаимного влияния различных компонентов пыльцесмесей, изменение их взаимодействия с тканями пестика.

Выражаю свою признательность проф. Ю. В. Ракитину за руководство работой.

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

Поступило  
10 IV 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Н. И. Якушкина, ДАН, 56, № 5 (1947). <sup>2</sup> А. С. Серейский, Сов. бот., № 5 (1936). <sup>3</sup> Е. Грунт и соавт., Пчеловодство, № 10 (1948). <sup>4</sup> П. М. Жуковский и Ж. Медведев, ДАН, 64, № 1 (1949). <sup>5</sup> С. И. Лебедев, Ботанич. журнал, 6, № 3 (1949). <sup>6</sup> В. С. Шардаков, ДАН, 27, № 3 (1940). <sup>7</sup> Л. Г. Арутюнова и Г. Я. Губанов, Агробиология, № 6 (1950). <sup>8</sup> А. В. Саламов, там же, № 4 (1950). <sup>9</sup> F. G. Gustafson, Am. Journ. Bot., 24 (1937). <sup>10</sup> J. W. Mitchell and M. K. Whitehead, Bot. Gaz., 102, 4 (1941). <sup>11</sup> J. Berger and G. S. Avery, Am. Journ. Bot., 31, 4 (1944). <sup>12</sup> J. B. Paton, *ibid.*, 8, 471 (1921). <sup>13</sup> J. R. Green, Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 185, 385 (1894).