

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

П. В. МИХАЙЛОВА

О ВМЕСТИМОСТИ ПЕСТИКА ДЛЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 9 X 1951)

Исследуя некоторые стороны физиологии оплодотворения высших растений, мы обратили внимание на тот факт, что вместимость пестика для пыльцевых трубок у многих растений имеет весьма узкие рамки (1). Это выражается прежде всего в том, что в столбике может одновременно расти только ограниченное число пыльцевых трубок. Число одновременно растущих пыльцевых трубок обычно (иногда значительно) меньше, чем число семязпочек в завязи данного растения, и составляет обычно ничтожный процент от общего числа пыльцевых зерен, попавших на рыльце. Это проявляется особенно наглядно у растений с тонким и длинным столбиком, большим количеством семязпочек и относительно крупной пыльцой.

Рост пыльцевых трубок в пестике большинства цветковых растений происходит между клетками проводящей ткани, у некоторых же видов — вдоль клеток проводящей ткани, выстилающих канал столбика. Объем проводящей ткани, а также биохимические и механические условия в ней определяют возможное число пыльцевых трубок, могущих одновременно расти в пестике.

В ряде случаев даже механическая ограниченность возможных путей для роста пыльцевых трубок очень значительна. Это особенно хорошо показано, например, на *Oenotheraceae* (2, 3). Кайнбург пишет об энотерах: «при обильном опылении ареал проводящей ткани столбиков недостаточен для мощно развитых пыльцевых трубок» (3, стр. 398).

Зная объем проводящей ткани и объем пыльцевой трубки, не трудно простыми расчетами показать, что столбик физически не может одновременно вместить то количество пыльцевых трубок, которое необходимо для оплодотворения всех яйцеклеток. Конечно, эти расчеты не следует схематизировать, так как имеются факторы, способствующие увеличению числа пыльцевых трубок, могущих одновременно расти в столбике. Эти факторы следующие.

Во-первых, сама проводящая ткань не является чем-то неизменным, а в процессе опыления-оплодотворения она претерпевает изменения своего объема в результате лизирования, а также механического отеснения — сжатия клеток (4). Во-вторых, и объем самих пыльцевых трубок в зависимости от условий роста может значительно варьировать (5).

Но даже и при учете этих факторов реальная картина роста пыльцевых трубок в столбике подтверждает общее наше представление. Поэтому старое представление Капю о том, что «объем проводящей ткани находится в соответствии с числом подлежащих оплодотворению семязпочек, так как он соответствует числу пыльцевых трубок, растущих к завязи...» (6, стр. 285), в свете новых фактических данных не выдерживает критики.

Таблица 1

Рост пыльцевых трубок в столбиках махорки

Схема скрещивания		Среднее количество пыльцевых трубок в каждом миллиметре столбика											
Сорт матер. растения	Сорт пыльцы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	II	Σ
		Киреевская Дунганка Сталинградская АС 18/7 Киреевская " Дунганка	Киреевская " " Дунганка АС 18/7 Сталинградск.	60,4 58,0 404,1 76,6 121,8 90,7 61,5	34,4 63,0 65,2 70,0 56,4 45,3 48,5	30,2 36,0 56,6 42,3 44,6 27,3 34,0	33,2 29,0 42,5 47,6 32,8 29,0 39,0	27,6 31,0 33,4 29,8 28,2 32,6 23,0 60,0	24,6 18,0 26,9 28,2 34,4 17,0 47,0	23,5 17,2 22,9 33,4 40,6 23,0 43,0	28,4 20,6 22,2 26,6 48,4 20,3 39,5	20,4 30,4 21,2 29,2 47,2 15,3 34,0	6,4 19,0 12,1 22,6 24,6 9,7 20,5

Но хорошо известно, что в конечном итоге в завязь попадает и участвует в процессах множественного оплодотворения число пыльцевых трубок, даже значительно превышающее число семязпочек. Кажущееся противоречие разрешается, однако, очень просто. Дело в том, что пестик насыщается пыльцевыми трубками на протяжении известного, иногда длительного промежутка времени, и до завязи они дорастают неодновременно. Отсюда неизбежно следует вывод: у многих или большинства высших растений продвижение пыльцевых трубок в тканях пестика и прежде всего столбика происходит группами в разной «очередности».

Сказанное иллюстрируем нашими подсчетами количества кончиков пыльцевых трубок на разных «уровнях» столбиков махорки (*Nicotiana rustica*) и табака (*Nicotiana tabacum*). На махорках (см. табл. 1) подсчет был сделан вдоль всего столбика (длина 10—11 мм) спустя 12 час. после опыления. На табаках (см. табл. 2) подсчет сделан на отрезке, равном $\frac{3}{4}$ длины столбика, спустя 24 часа после опыления. Вычислены средние из промеров, сделанных на 10 столбиках в каждом опыте. Учтем также, что количество семязпочек у махорки, судя по подсчетам нашим и других авторов, равно приблизительно 450—550, а у табака 2000—2500.

Таким образом, у махорки мы обнаружим по всей длине столбика одновременно растущими около 75% пыльцевых трубок (от числа семязпочек), а у табака (так же как у *Petunia violaceae*) это число равно 50%. Но главное, разумеется, не в этом, а в распределении пыльцевых трубок на разных уровнях столбика.

Цифры табл. 1 и 2 иллюстрируют типичную для многих растений групповую очередность роста пыльцевых трубок и общую картину «вместимости» столбиков. А ведь нужно заметить, что наши два вида отнюдь не являются какими-либо «крайними случаями». Наоборот, рассматривая гистологические картины роста пыльцевых трубок в тканях пестиков других видов, можно зачастую увидеть значительно более резко выраженную картину очередности роста и даже поразительно малой насыщенности столбика пыльцевыми трубками, несмотря на обилие пыльцы на рыльцах. Мы не рассматриваем здесь вопроса о том, какие именно пыльцевые трубки окажутся

в группе наиболее далеко продвинувшихся, какие из них отстанут и т. д. Кое-что здесь зависит от общего количества пыльцевых зерен и их расположения на рыльце (7), а главное значение будет иметь наследственная и физиологическая неоднородность пыльцы и возникающие в связи с этим различия в избирательных взаимодействиях пыльцы и тканей пестика. Нас здесь интересует другая сторона вопроса.

Отмеченное нами явление очередности и группового роста пыльцевых трубок наблюдалось, конечно, рядом исследователей, но из него не делали одного очень важного вывода: очевидно, что условия роста первых групп пыльцевых трубок в тканях пестика будут иными, чем последующих. Пыльцевые трубки производят в тканях пестиков большую работу, связанную прежде всего с их ферментативной активностью. Пыльцевые трубки переводят в доступную форму вещества, необходимые для их питания; они вызывают перераспределение в тканях пестика и приток необходимых им веществ; ими вызываются процессы лизиса, благодаря которым они могут продвигаться чаще всего между клетками проводящей ткани (1, 4, 8).

Эта работа пыльцы покажется нам особенно большой, если мы сопоставим чрезвычайно малые размеры пыльцевых зерен с большой длиной пути, который им необходимо пройти в пестике. Например, у *Campanula* самый короткий путь в 450 раз больше диаметра пыльцевого зерна, у *Digitalis* в 1100 раз, у *Nicotiana tabacum* в 1100—1300 раз. А ведь эти цифры не являются крайними, если мы учтем, что у некоторых видов *Datura* длина столбика равна 170—190 мм, у некоторых *Oenothera* 170—180 мм и т. д.

Очевидно, что ферментативная активность первых групп пыльцевых трубок сталкивается с иным, пока не тронутым субстратом; этим трубкам приходится прокладывать дорогу, а последующие группы пыльцевых трубок идут по уже «проторенному» пути, встречая здесь несколько измененные условия для питания и продвижения.

Следовательно, разная очередность создает для разных групп пыльцевых трубок различные физиологические условия роста в пестике, а это в свою очередь может оказать влияние и на результаты оплодотворения.

При учете изложенного может быть, по-видимому, разъяснен ряд явлений в процессе оплодотворения. Вероятна, например,

Таблица 2

Рост пыльцевых трубок в столбиках табака

Схема скрещивания		Среднее количество пыльцевых трубок в каждом 2 м столбика											Σ		
		1-2	3-4	5-6	7-8	9-10	11-12	13-14	15-16	17-18	19-20	21-22		23-24	25-26
Сорт матер. растения	Сорт пыльцы	168,5	178	152	120	97	96	96	62	80,5	60,5	23	15	2	1150,5
Дюбек 44	Самсун 57	162	400	138	184	264	67	53	59	72	34	23	42	—	4168
Транезонд 1272	Самсун 57														

своего рода «перемена мест» между разными группами пыльцевых трубок в прогамной фазе оплодотворения. Явление это заключается в том, что группа пыльцевых трубок, проникшая раньше в ткани столбика, как бы истощается, уходит на «насыщение пестика», на «прокладывание пути».

Представление мичуринского учения об оплодотворении, о необходимости некоторого «насыщения» пестика пыльцевыми трубками (и аналогичные воззрения Гертнера и Дарвина) получают, как мы видим, вполне конкретное гисто-физиологическое обоснование.

Возможно также, что в некоторых случаях группа опередивших пыльцевых трубок в связи с произведенной ею работой начинает замедлять свой рост, и ее обгоняет группа пыльцевых трубок, раньше отстававшая. Поэтому в ряде случаев пыльцевые трубки, дошедшие до последнего этапа и производящие оплодотворение, могут оказаться не бывшим «авангардом», а подтянувшимися впоследствии «резервами». Быть может, с этим в какой-то мере связано и следующее обнаруженное нами явление. В опытах на табаках и махорках⁽⁹⁾ мы нашли, что избирательность процессов в прогамной фазе оплодотворения может получить разное направление в разных частях пестика. Это выражается в том, что компоненты пыльцесмеси по-разному растут в верхней, средней и нижней частях столбика и иногда меняются местами. Например, пыльца сорта А, быстрее растущая в верхней части столбика, далее замедляет свой ход и ее обгоняет пыльца сорта Б.

Вероятно, что и некоторые другие явления в физиологии оплодотворения высших растений смогут найти объяснение при учете вышеприведенных соображений.

Поступило
5 X 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. М. Поляков и П. В. Михайлова, Тез. докл. делег. совещ. Всесоюз. ботанич. об-ва, Л., 1951. ² O. Renner u. G. Preusz-Herzog, Flora, 36, 3—4, 215 (1943). ³ A. L. Keinburg, Planta, 38, 4, 377 (1950). ⁴ H. Schoch-Bodmer u. P. Huber, Vierteljahrsschrift, Naturforsch. Ges. Zürich, 92, 1, 43 (1947). ⁵ H. D. Wulff, Beihefte Bot. Ztrbl., 54, Abt. A, No. 1—2, 83 (1935). ⁶ M. G. Carus, Ann. Sc. natur., VI sér., Botanique, 7, 209 (1878). ⁷ Modibowska, Journ. of Hered., 33 (5), 187 (1942). ⁸ И. М. Поляков, ДАН, 69, № 5 (1949). ⁹ И. М. Поляков и П. В. Михайлова, Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 31 (1951).