

В. С. ВЛАСЕНКО

О СВЯЗИ СЕКСУАЛИЗАЦИИ С СОДЕРЖАНИЕМ
НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ У *CUCUMIS SATIVUS L.*
В ОНТОГЕНЕЗЕ

Выяснению природы половых различий у растений посвящены многочисленные исследования. Между тем изучение раздельнополых растений на протяжении всего онтогенеза не проводилось. Это объясняется отчасти тем, что на ранних этапах роста мужские особи трудно отличить от женских. Например, у конопли пол растения удается определить только через 3—4 недели после всходов.

Предопределяемый генетически характер сексуализации является свойством целого организма в процессе его развития [16]. Изучение процесса сексуализации, становления физиолого-биохимических признаков пола в онтогенезе дает возможность выявить в динамике уровень содержания пластических веществ, стоящих в центре метаболизма и связанных с ростом и дифференциацией клеток.

Учитывая необходимость изучения раздельнополых растений в онтогенезе, мы исследовали формы огурцов разной сексуализации на содержание нуклеиновых кислот, начиная с фазы появления всходов. Сорты и линии огурцов женского типа получены селекционерами сравнительно недавно.

Известно, что количество РНК связано со степенью интенсивности активирования информационной РНК, образованием полисом и биосинтезом белка [24]. Поэтому на основании содержания суммарной РНК можно, в известной мере, судить об интенсивности синтеза белка у растений в различные фазы онтогенеза. Мы исходили из того, что содержание РНК может служить показателем функционального состояния органов растения и в определенной степени характеризует физиологическую активность тканей. Усиление физиологической активности организма обычно сопровождается повышением синтеза РНК [1, 9, 22].

Половые различия по нуклеиновым кислотам приводятся в единичных работах, в которых показано более высокое содержание этих веществ у женского пола. Данные по этому вопросу основаны на изучении животных [4, 8, 12, 27], грибов [26] и высших растений [2, 3, 7, 10, 11, 14, 18].

Материал и методика. Исследованы различные половые типы огурца (*Cucumis sativus L.*), сохраняющие в потомстве присущий им тип сексуализации. Были привлечены следующие формы: а) однодомные, преимущественно с женской сексуализацией.

б) однодомные, преимущественно с мужской сексуализацией (табл. 1) и в) обоеполые, 107—5, с гермафродитными цветками, у которых андроей развит несколько сильнее, чем гинецей. Наряду с этим исследованы и частично двудомные сорта, Посредник 97 и Сорт 118, содержащие в одной естественной популяции три типа растений: женский, мужской и промежуточный.

Т а б л и ц а 1
Выраженность женского пола у изучаемых форм огурца

Линия, сорт	% женских цветков на растении
Формы огурцов женского типа	
Линия № 304—1—1	73
Линия Плодовитый 147	90
Линия Изобильный 131	100
Сорт Посредник 97	71
Сорт 118	63
Формы огурцов мужского типа	
Сорт Нежинский местный	3
Сорт Должник 105	5
Сорт Тираспольский ранний	7
Сорт Посредник 97	8
Сорт 118	11

Исследование проведено на материале, который на протяжении двух лет выращивался в открытом грунте (г. Харьков). Для характеристики растений по половому признаку ежедневно проводился подсчет цветков разного пола на протяжении 30 дней от начала цветения.

Определение содержания нуклеиновых кислот проводили в семенах (без семенной кожуры), в семедолях на второй день после появления всходов и в молодых физиологически зрелых листьях. Листья отбирали в фазе появления пятого настоящего листа—второй снизу, в начале бутонизации—четвертый, в начале цветения—шестой и в начале плодоношения—десятый. Женские и мужские растения частично двудомных огурцов использовали для анализа после морфологического проявления пола.

Средняя навеска в 7—10 г отбиралась в двукратной повторности, с каждого растения брали по листу. В фазе появления пятого настоящего листа навеска отбиралась с 25 растений, а начиная с фазы бутонизации—с 10.

Свежесобранный материал фиксировался в кипящем 96% этиловом спирте. Фракционирование нуклеиновых кислот проводили по методу Шмидта и Тангаузера [25], нуклеиновые кислоты определяли по фосфору [21].

Экспериментальный материал обработан методом многофакторного дисперсионного анализа. Величина наименьшей существенной разницы определена при уровне вероятности 0,95 (НСР) на основании критерия Фишера по формуле: НСР=

$$\sqrt{F_{\alpha; f-2; \frac{n_1+n_2}{n_1 \cdot n_2}}}$$

Эта формула получается путем преобразования П—П алгоритма Плохинского [15]. В дисперсионном анализе за исследуемые факторы были приняты: пол растения, фаза развития, условия года выращивания и сортовая особенность. Степень влияния η^2 (в %) исследуемых факторов на содержание нуклеиновых кислот в листьях растений определена отношением факториальной дисперсии к общей дисперсии:

$$\eta_x^2 = \frac{C_x}{C_y} \cdot 100.$$

Таблица 2
Половые различия по содержанию нуклеиновых кислот в семенах огурцов (в мкг фосфора НК на 1 г сухого вещества)

Сексуализация огурцов	РНК	НСР _{0,95}	ДНК	НСР _{0,95}
Женская	484	22,4	68,8	7,5
Мужская	786		50,8	

Результаты и обсуждение. Приведенные в табл. 2 результаты говорят о преобладании содержания запасной РНК в семенах огурцов мужской сексуализации. Это объясняется, по-видимому, тем, что мужские формы, образуя на растении относительно меньшее число плодов, тем самым обеспечивают интенсивный приток питательных веществ (в том числе и предшественников РНК) к формирующимся семенам. Содержание РНК здесь, напротив, выше у женских форм.

Экспериментальные данные за два года по содержанию нуклеиновых кислот в динамике развития огуречных растений приводим в табл. 3—6.

В семедолях (табл. 3) на второй день после появления всходов по РНК сохраняются те же половые различия, что и в семенах, то есть содержание РНК выше у мужских форм; количество ДНК, как и РНК, в семедолях больше у мужских огурцов.

В фазе появления пятого настоящего листа количество РНК в листьях преобладает у мужских форм, а количество ДНК, наоборот, у женских. Необходимо отметить, что у огурцов в фазе появления пятого настоящего листа уже происходит половая дифференциация первых на растении цветочных бутонов [13].

В период максимального функционирования пола, в начале бутонизации и цветения, по содержанию в листьях РНК наблюдается изменение половых различий: количество РНК в листьях становится больше у форм женской сексуализации. Однако эти различия в содержании РНК оказываются несущественными в фазе плодоношения, что, вероятно, связано усиливающейся феминизацией растений мужского типа развития по мере их старения [20]. По количеству ДНК в листьях в период «начала бутонизации — начало плодоношения» достоверных различий между разносексуализированными растениями не обнаружено. Содержание нуклеиновых кислот в онтогенезе огурцов меняется закономерно: выше у молодых растений и ниже — у стареющих.

При изучении половых различий весьма важен индивидуальный подход в выборе объектов исследования, который сводится к сравнению особей разного пола внутри сорта или формы. Руководствуясь этим, мы исследовали, помимо однодомных форм, растения мужского и женского типа у частично двудомных огурцов. Приведенный материал (табл. 4) показывает, что половые различия по РНК в листьях у частично двудомных огурцов в период бутонизации и цветения такого же характера, что и у однодомных.

Таким образом, на первых этапах онтогенеза огурцов содержание РНК в листьях преобладает у растений мужского типа, а начиная с фазы бутонизации,—в листьях растений женского типа. Учитывая большую роль РНК в метаболизме растений, установленную многими исследователями, и найденные нами половые различия в листьях по содержанию РНК, приходим к заключению, что в начале роста и развития более активно функционируют растения мужского типа, а начиная с фазы бутонизации и до начала плодоношения,—растения женского типа.

В целом же в онтогенезе огурцов, как показал дисперсионный анализ (табл. 3, последняя графа, «среднее по фазам»), достоверно более

Таблица 3

Половые различия по содержанию нуклеиновых кислот в листьях однодомных огурцов (в МКГ фосфора НК на 1 г сухого вещества; 1965, 1966 гг.)

Сексуализация растений	Фаза развития					Среднее по фазам
	развертывание семидолей	появление 5-го настоящего листа	бутонизация	цветение	плодоношение	
Р Н К						
+ ♂, ♀, ♀	880,5	703,0	789,2	865,5	523,0	751,2
	1159,2	826,7	699,3	785,5	551,7	804,5
	1060,5	723,0	936,0	863,0	503,0	837,0
НСР ^{1*} _{0,95}	69,8					29,1
НСР ^{2*} _{0,95}	88,6					35,7
Д Н К						
+ ♂, ♀, ♀	148,2	74,2	79,8	77,0	49,8	85,8
	160,2	66,0	80,2	71,0	45,5	84,6
	178,0	65,0	73,5	109,0	71,0	99,3
НСР ^{1*} _{0,95}	7,6					3,2
НСР ^{2*} _{0,95}	9,6					3,9
НСР ^{1*} _{0,95}	между ♀ и ♂ растениями					
НСР ^{2*} _{0,95}	между ♂ и ♀, между ♂ и ♂ растениями					

высокое содержание РНК в листьях наблюдается у растений мужской сексуализации. Это и дает нам определенное основание сделать вывод, что у огурцов мужского типа развития, начиная от всходов и до начала плодоношения, метаболические процессы протекают в листьях несколько активней, чем у огурцов женского типа развития.

Гермафродитная форма (табл. 3) по содержанию РНК в семядолях приближается к мужским формам; в фазе появления пятого настоящего листа и в фазе цветения она близка по РНК к женским формам, а в фазе бутонизации—значительно превосходит их. Она же отличается высоким содержанием ДНК в фазе цветения и плодоношения.

Таблица 4

Половые различия по содержанию нуклеиновых кислот в листьях частично двудомных огурцов (мкг фосфора НК на 1 г сухого вещества)

Сексуализация растений	Среднее за 1965—1966 гг.			Среднее по фазам		Среднее по фазам и годам
	бутонизация	цветение	плодоношение	1965 г.	1966 г.	
	Р Н К					
	853	872	521	743	651	696
	654	733	507	673	567	620
НСР _{0,95}	20,2	14,3				9,6
	Д Н К					
	77,0	68,0	46,4	57,8	56,5	57,2
	67,0	58,7	44,6	50,9	52,5	51,7
НСР _{0,95}	4,9	2,1				1,0

Принимая во внимание свойство гермафродитных огурцов усиливать в потомстве женский пол при скрещивании с женскими формами и повышенное содержание РНК у первых по сравнению со вторыми в фазе бутонизации, вновь приходим к выводу о прямой зависимости между степенью феминизации огурцов и содержанием РНК в листьях в пору максимального функционирования пола у растений.

Известно, что Сабинин [17] рассматривал формирование половых признаков у растений как результат действия физиологически активных соединений на протоплазму клеток в точке роста. Поэтому содержание нуклеиновых кислот в верхушках главных побегов наряду с их содержанием в листьях во время наибольшей половой активности растений представляет интерес (табл. 5). Данные табл. 5 свидетельствуют о четких половых различиях по содержанию РНК верхушек побегов, эти различия такие же, что и в листьях в фазе цветения.

Таблица 5

Половые различия по содержанию нуклеиновых кислот в верхушках побегов огурцов (начало цветения, мкг фосфора на 1 г сухого вещества)

Сексуализация растений	РНК	НСР _{0,95}	ДНК	НСР _{0,95}
Женская	1625	102	196	82
Мужская	1446		194	

К настоящему времени у раздельнополых растений установлены многочисленные различия. Они касаются ферментов, углеводов, жиров, количества и аминокислотного состава белков, минеральных веществ, окислительно-восстановительных процессов, транспирации, фотосинтеза и многих других веществ и процессов, сопутствующих жизнедеятельности

[6, 13, 14]. Однако до сих пор нет единого мнения об удельном весе сексуальных процессов в общем метаболизме растительного организма.

Определяя влияние пола растений на содержание нуклеиновых кислот в листьях (табл. 6), мы тем самым попытались вычленить методом дисперсионного анализа ту часть РНК и ДНК, которая непосредственно связана с половой дифференциацией у огурцов. Из этих данных следует, что степень влияния пола растений на содержание нуклеиновых кислот находится в пределах 2,5—15,0% по РНК и 2,0—9,5% — по ДНК при довольно высоком уровне вероятности (0,999).

Таблица 6

Степень влияния исследуемых факторов на содержание нуклеиновых кислот в листьях огурцов

Факторы	РНК		ДНК	
	степень влияния, %	уровень вероятности	степень влияния, %	уровень вероятности
Однодомные формы				
Фаза развития	51,6	0,999	88,3	0,999
Пол растений	2,5	0,999	2,0	0,999
Условия года	1,7	0,999	1,9	0,999
Взаимодействие пола и фазы	10,3	0,999	0,7	0,990
Взаимодействие пола и года	2,4	0,999	1,1	0,999
Двудомные формы				
Фаза развития	74,7	0,999	56,6	0,999
Пол растений	15,8	0,999	9,5	0,999
Сортовая особенность	0,7	0,999	20,2	0,999
Взаимодействие пола и фазы	5,8	0,999	4,8	0,990
Взаимодействие пола и сорта	0,4	0,990	5,8	0,999
Взаимодействие сорта и фазы	1,8	0,999	0,0	—

Наиболее значительное влияние на содержание нуклеиновых кислот оказывает фаза развития, что вполне закономерно, так как именно от наличия нуклеиновых кислот большей частью зависит осуществление в организме сложных синтезов, лежащих в основе новообразования структур протоплазмы, развития и роста [9].

Отметим, что самое сильное влияние на изменение половых различий по содержанию РНК оказывает фаза развития; напротив, по содержанию ДНК степень половых различий больше всего зависит от сортовых особенностей растений. Поскольку в онтогенезе огурцов половые различия по нуклеиновым кислотам наблюдаются в основном за счет РНК, то самое сильное влияние фазы развития на изменение половых различий по РНК следует рассматривать как подтверждение идеи Сабина [17] о тесном взаимодействии и даже слиянии сексуальных процессов с развитием в ходе обмена веществ.

Необходимо подчеркнуть в некотором смысле условный характер найденной нами степени влияния сексуализации на содержание в листьях нуклеиновых кислот.

Существенно, что у частично двудомных огруцов степень влияния сексуализации на содержание нуклеиновых кислот весьма значительна во время наибольшего функционирования пола у растений. И если принять во внимание то обстоятельство, что у растений в этот период развития очень активно осуществляются с участием нуклеиновых кислот ростовые и морфогенетические акты, относительно не связанные с формированием половых признаков (образование и интенсивный рост вегетативных органов), то следует все-таки признать весомую роль этих веществ в процессах сексуализации.

Лежат ли найденные половые различия по нуклеиновым кислотам в основе сексуализации или они являются следствием последней? Какова связь нуклеиновых кислот с фитогормонами в актах детерминации пола цветка? Актуальность решения этих вопросов для управления полом у растений и разработки общebiологической теории пола не вызывает сомнения. Для решения этих проблем крайне необходимы совместные исследования цитогенетиков, цитохимиков и специалистов в области молекулярной биологии.

Мы можем сейчас только предположить наличие связи между функционированием нуклеиновых кислот как основного генетического материала и определением пола в меристеме цветочного зачатка. Не исключено, что высказанная вначале Сабининым [17], а позже и Хеслоп-Харрисоном [23] концепция становления половых признаков у растений как результат взаимодействия генетических факторов и веществ с высокой физиологической активностью является наиболее верной.

Украинский научно-исследовательский институт
растениеводства, селекции и генетики
им. В. Я. Юрьева, Харьков

Поступило 28 IV 1970.

Վ. Ս. ՎԱՍԵՆՈ

**ՍԵՌԱԿԱՆ ԳԵՐՁԳՆԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ԿԱՊԸ ՆՈՒՎԵՆԱԹԹՈՒՆԵՐԻ
ՊԱՐՈՒՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՀԵՏ CUCUMIS SATIVUS L. Ի ՄՈՏ ՕՆՏՈԳԵՆԵՏՈՒՄ**

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է նուկլեինաթթուների պարունակության գինամիկան *Cucumis sativus* L.-ի տարբեր սեռական տիպերի մոտ՝ օնտոգենեզում:

Ինկ-ի պարունակությունը սերմերի և բույսի մեջ զարգացման վաղ փուլերում (շաքիլներում ու տերևներում) գերակշռում է արական ձևերի մոտ, իսկ Գնթ-ն՝ իգականների մոտ: Կոկոնակայման ու ծաղկման սկզբում Ինթ-ի գծով տարբերությունները փոփոխվում են հօգուտ իգական սեռի, իսկ պազարեման փուլում այդ տարբերությունները էական չեն: Իգական բույսերի մոտ Գնթ-ի գերակշռությունը կոկոնակայման ու ծաղկման սկզբում նկատվել է միմիայն մասնակիորեն երկտուն ձևերի մոտ:

Հերմաֆրոդիտային ձևը տերևներում նուկլեինաթթուների քանակով մոտենում է իգական ձևերին:

Տերևներում ՌՆԹ-ի պարունակության վրա բույսերի սեռի ազդեցության աստիճանը կազմել է 2,5—15,0% և ԴՆԹ-ի պարունակության վրա՝ 2,0—9,5% հավանականության 0,999 մակարդակի դեպքում: ՌՆԹ-ի գծով սեռական տարբերությունների վրա առավել մեծ ազդեցություն է գործում զարգացման փուլը: Ենթադրվում է, որ նուկլեինաթթուները մասնակցում են բույսերի սեռական հատկանիշների ձևավորմանը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Браше Ж. Журн. общ. биол., 27, стр. 522, 1966.
2. Власенко В. С. III научн. конф. по нуклеиновым кислотам растений (тезисы докладов), Уфа, стр. 62, 1966.
3. Власенко В. С. Биол. журн. Армении, 22, 3, 1969.
4. Галкин В. В., Бердышев Г. Д. Гидробиол. журн., 4, 7, 1968.
5. Гольинская Е. Л., Григоренко Т. М., Михалко С. И., Стеценко Н. М. Физиол. растений, 12, 1965.
6. Джaparидзе Л. И. Пол у растений, 2, «Мецниереба», Тбилиси, 1965.
7. Джaparидзе Л. И., Микеладзе Э. Г., Котаева Д. В. II Всес. биох. съезд. Тезисы сообщений, 18 секция, «Фан», Ташкент, стр. 38, 1969.
8. Жмурин Л. М. С.-х. биология, 1, 1966.
9. Конарев В. Г. В сб. Биология нуклеинового обмена у растений, Наука, М., 1964.
10. Кубарев П. И. Физиол. растений, 12, 1965.
11. Кубарев П. И. Записки ЛСХИ, 105, в. 7, 1967.
12. Лесли И. В сб. Нуклеиновые кислоты, М., 1957.
13. Львова И. Н. Пол у растений, изд-во МГУ, М., 1963.
14. Минина Е. Г. Определение пола у деревьев. Автореф. докт. дисс., изд-во МГУ, 1962.
15. Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии, изд-во МГУ, М., 1967.
16. Рыжков В. Л. Генетика пола, Киев, 1936.
17. Сабинин Д. А. Физиология развития растений, М., 1963.
18. Сатарова Н. А. В сб. Биология нуклеинового обмена у растений, Наука, М., 1959.
19. Ткаченко Н. П. Огурцы Индии, Китая и Японии как исходный материал для селекции. Автореф. докт. диссерт., Л., 1967.
20. Якимович А. Д. и Шереметевский П. В. Огурцы, М., 1938.
21. Allen R, Biochem. J., 34, p. 858, 1949.
22. Caspersson T. O. Experientia, 11, p. 45, 1955.
23. Heslop-Narrison J. Brookhaven Symp. In Biol, Meristems and Differentiation, № 16, p. 109, 1963.
24. Marcus A., Feely J. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 51, p. 1075, 1964.
25. Schmidt G., Thannhauser S. T. J. Biol. Chem., 161, p. 83, 1945.
26. Turian G. Nature (London). 196, 4853, p. 493, 1962.
27. Vickers D. H., Millin Norman. Phytol. Zool., 39, 1, p. 70, 1966.