

БОТАНИКА

А. Е. Кожин

О выражении пола у тунгового дерева

По составу половых форм оба разводимые у нас вида тунгового дерева—*Aleurites Fordi* Hemsl. и *Aleurites cordata* R. Br. относятся к многобрачным двудомным растениям (Polygamodioecia), состоящим из женских и однодомных экземпляров. Однодомные экземпляры обнаруживают очень большое разнообразие по абсолютному и относительному количеству пестичных цветков в соцветиях. Процент пестичных цветков у некоторых однодомных так мал, что деревья эти являются почти чисто мужскими растениями. На них среди массы тычиночных цветков в соцветиях бывает очень трудно отыскать пестичные цветки, и только осенью на таких деревьях можно найти несколько плодов, показывающих, что и эти экземпляры, кажущиеся весной чисто мужскими, на самом деле не являются таковыми. Чисто мужских тунговых деревьев на наших плантациях не встречается совершенно.

У тунга Форди тычиночные цветки имеют пятилепестковый венчик, пестичные—8, реже—6—7 лепестков. Цветки собраны в соцветия, расположенные на концах ветвей. Пестичные цветки в соцветиях тунга Форди имеют определенные места и находятся преимущественно на концах основных осей соцветия.

У тунга Кордата пестичные цветки на чисто женских соцветиях имеют 7—6 лепестков, но в смешаннополых соцветиях бывает много пестичных цветков и в 5 лепестков. Тычиночные цветки имеют всегда 5 лепестков. Пестичные цветки в смешаннополых соцветиях не имеют строго постоянных мест.

Процент женских растений у тунга Кордата значительно выше, чем у Форди. Вообще и деление соцветий на женские и мужские и деревьев на женские и почти чисто мужские у тунга Кордата более ясно выражено, чем у тунга Форди.

Наблюдение за урожайностью тунговых деревьев в Аджарии показывает, что урожайность у них прямо пропорциональна количеству развивающихся на дереве пестичных цветков. Опадения пестичных цветков и молодых завязей в условиях Аджарии не наблю-

дается. Меняющиеся из года в год урожай плантаций, состоящих преимущественно из однодомных деревьев, должны быть, следовательно, результатом изменений в количестве развивающихся на них в различные годы пестичных цветков. Общий тип цветения, присущий данному дереву, при этом сохраняется. Таким образом, однодомное дерево тунга, сохраняя характер цветения, т. е. общие размеры соцветий и среднее количество в них цветков, меняет из года в год относительное количество пестичных и тычиночных цветков.

Вместе с тем практика тунгового хозяйства показала, что тунговое дерево очень отзывчиво на удобрение и сильно повышает при этом урожай. Отсюда можно сделать заключение, подтвержденное на целом ряде и других однодомных растений, что хорошее питание повышает процент пестичных цветков.

Это очень наглядно выявляется на ряде явлений изменения выражения пола, наблюдавшихся на отдельных деревьях тунга. Весной 1937 г. на небольшой плантации тунга Форди в Батумском ботаническом саду часть деревьев значительно запоздала в цветении. В некоторых случаях это опоздание коснулось только части кроны и наблюдалось лишь у некоторых ветвей. Явление это было вызвано болезненным состоянием деревьев и повторилось и в последующие годы на других плантациях тунга Форди в Аджарии. Какие бы причины (бактериальные, вирусные или нарушение в почвенном питании) ни лежали в основе этого болезненного явления, сопровождавшегося и другими проявлениями, несомненно было, что здесь налицо глубокое изменение в обмене веществ растения. В тех случаях, когда у пораженного болезнью обоеполого дерева одна из ветвей начинала развитие в нормальное время и цвела нормально, в соцветиях ее, наряду с тычиночными цветками, развивались и пестичные цветки и даже в большем количестве, чем обычно для дерева этого типа. Чаще всего такими нормально развивающимися ветвями были самые нижние ветви кроны, идущие от основания ствола или от корневой шейки. В соцветиях же на ветвях с запоздавшим цветением было почти полное отсутствие пестичных цветков, а кроме того часть (иногда значительная) цветков имела только околоцветники, а тычинок в них не развивалось совсем, и на их месте в глубине венчика была заметна лишь черная точка. Некоторые соцветия начинали развиваться, но их развитие скоро приостанавливалось, оси соцветия не выросли, цветки, состоящие только из околоцветников, оставались мелкими и скоро отваливались. Некоторые ветки кроны не проявляли никакой жизни и отсыхали. Во всех этих явлениях сказывалось, видимо, глубокое нарушение обмена веществ в отдельных частях кроны, дававшее все эти нарушения развития.

Нас в данном случае будет интересовать влияние нарушения питания на органы пола. В этом отношении обратила на себя внимание, например, ветвь, идущая от корневой шейки одного однодомного экземпляра тунга Форди. Все пять веток ее дали нормальное

по времени и развитию цветение. На концах этих веток находились хорошо развившиеся листья и молодые завязи. Вся остальная часть кроны цвела почти исключительно тычиночными цветками и с сильным запозданием. В последующие годы это дерево выправилось, и цветение на нем происходило одновременно у всех ветвей без заметного различия в количестве пестичных цветков (и осенью плодов) на всех ветвях, включая и ветвь от корневой шейки. В 1937 г., следовательно, эта нижняя ветвь, нормально развиваясь одна на всем дереве, получила усиленное питание и дала максимальное для этого типа дерева количество пестичных цветков, все же остальные ветви с нарушенным питанием дали только тычиночные цветки или цветки совсем без органов пола. То же явление мы наблюдали у другого одноплодного дерева. Нижняя ветвь его нормально цвела и имела листья и молодые завязи. Над ней находящаяся ветвь совершенно засохла, на остальной части кроны цвели исключительно тычиночные цветки на недоразвившихся соцветиях с некоторым процентом цветков, состоящих из одного околоцветника. Из этого мы видим, что нарушения в развитии, вызванные расстройством питания, прежде всего и наиболее значительно проявляются в половых частях цветка. Недостаток питания приводит или к полной перемене пола с женского на мужской или даже к полному неразвитию половых частей цветка.

Явление влияния питания на развитие половых частей цветка наблюдалось и на других растениях. Например, в наших селекционных работах с цитрусовыми часто приходилось встречать ранней весной в самом начале цветения у лимона вместо обычных обоеполых цветков тычиночные. У других цитрусовых этого явления не наблюдается. Если вспомнить, что большинство цитрусовых дают одновременное цветение только весной, а лимон имеет растянутое на весь год цветение, весной лишь наиболее обильное, и что на нем круглый год имеются и цветки и плоды в разных стадиях развития, то можно с достаточным основанием видеть причину недоразвития пестиков у самых первых весенних цветков лимона в недостатке питания, зависящем от того, что дереву одновременно приходится развивать и плоды, на нем находящиеся, и обильно появляющиеся весной цветки, и все это еще до появления новой, молодой листвы, особенно сильно ассимилирующей, сравнительно со старыми листьями. С появлением новой листвы цветки у лимона начинают появляться нормальные, обоеполые.

Иллюстрацией изменения пола цветка при позднем его появлении, т. е. при ослабленном иными процессами развития питания, могут служить следующие случаи цветения у тунга Кордата. На фото № 1 изображены завязи чисто женского соцветия одноплодного экземпляра тунга Кордата. Цветение уже давно закончилось, лепестки облетели и завязи уже довольно крупны. Плодоножки, как это характерно для женских соцветий, очень короткие. На основа-

нии всего этого с уверенностью можно сказать, что во время нормального цветения этого соцветия в нем не было тычиночных цветков. Развившийся же в силу каких то причин запоздалый цветок оказался тычиночным.



Рис. 1. Молодые завязи пестичного соцветия тунга Кордата. Из добавочной почки развился тычиночный цветок.

Еще характернее явление, изображенное на фото № 2. Здесь мы видим типичную для женского дерева тунга Кордата кисть молодых завязей, получившуюся в результате цветения женского соцветия. Обычно в кисти женского растения бывает 10—12 плодов. Дерево, с которого взята эта кисть плодов, стоит в Батумском ботаническом саду

у самой дороги, по которой обычно проходит много экскурсантов. Ветка с этой кистью плодов была вытянута в сторону дороги, и проходящие обрывали завязи. Как показывает фотография, их осталось всего шесть. На седьмой плодоножке, с которой также сорвана завязь, развились 14/VII два цветка, несущие число лепестков, характерное для пестичного цветка, но вместо пестика имеющие тычинки. Цветки эти развились из добавочных почек, сидящих в основании завязи и обычно не развивающихся. Обрыв завязи привел к их развитию, причем пол их оказался мужским, околоцветник же сохранился характерный для цветка женского соцветия. Отсюда можно заключить, что и цветок на предыдущем фотоснимке (№ 1) также развился из добавочной почки, обычно не трогающейся в рост в нормальном случае развития женского соцветия.



Рис. 2. Молодые завязи пестичного соцветия тунга Кордата. Тычиночные цветки развились на плодоножке, с которой была оборвана завязь.

Задержку цветения можно вызвать и обрыванием листьев весной в начале бутонизации. На том же женском экземпляре тунга Кордата в Ботаническом саду на ветке в начале бутонизации (в начале мая) были оборваны все листья. Цветение задерживалось, соцветие цвело, как обычно, пестичными цветками, но после образования завязей в нижней части кисти развились еще цветки, которые были исключительно тычиночными.

Как же смотреть на это появление исключительно тычиночных цветков при позднем цветении, вызванном различными причинами? Нужно иметь в виду, что цветочные почки у того и другого вида тунга в основном закладываются с лета предшествующего цветению

года. Касается ли это всех абсолютно почек, включая и добавочные, не известно. Исследование показывает (Abbot, 1929), что закладывающаяся с лета предыдущего года почка уже настолько дифференцирована, что пол большого количества цветков ее будущего соцветия уже определен с осени. Насколько ли дифференцированы с осени те добавочные цветочные почки, которые дали цветение на фото № 1 и № 2, или их дифференциация и определение пола происходит уже в весеннее время под влиянием весенних условий питания—это пока не ясно. Но и в том и другом случае, т. е. при условии и осенней и весенней закладки цветков, давших позднее цветение и обычно не развивающихся, пол их должен обуславливаться одними и теми же причинами. Биохимики (Joyet Lavergne, 1931) с большой ясностью показали, что тому или другому направлению дифференциации пола у организмов всегда сопутствуют различия в окислительно-восстановительном потенциале дифференцирующихся тканей. На величину этого потенциала, т. е. на преобладание окислительных (мужской пол) или восстановительных (женский пол) реакций в меристеме точки роста у растения, помимо наследственных причин, в чрезвычайно сильной степени влияет среда. Связь выражения пола с внутриклеточным окислительно-восстановительным потенциалом тканей организма и характером его метаболизма, по данным биохимиков, настолько постоянна, что можно предположить, что „генетические факторы, дифференцирующие пол, действуют через внутриклеточный химизм тканей растения, создавая в данных условиях среды перевес в балансе окислительно-восстановительных реакций в сторону то одних, то других реакций. На этот же баланс, с другой стороны, чрезвычайно сильно влияет и сама среда, в частности питание“ (А. Кожин, 1941). У однодомного растения, следовательно, различия в определении пола цветков, закладывающихся в разные годы или развивающихся в ненормальных условиях позднего цветения, описанных нами выше, должны были зависеть также от различий в питании клеток меристемы цветочной почки в месте заложения пола цветка. Как показали практики растениеводства, недостаточное питание приводит к образованию цветка мужского пола, обильное же питание к образованию цветка женского пола. Таким образом, образование почти исключительно тычиночных цветков в вышеописанных случаях у обоих видов тунгового дерева можно с достаточным основанием рассматривать в связи с недостаточным питанием дифференцирующейся цветочной почки. Это одинаково могло иметь место осенью при закладке добавочных почек последними, или весной при позднем развитии, когда у цветочных почек дерева было нарушено питание вследствие болезни или при распускании цветка после завязывания плодов, т. е. в иных физиологических условиях, чем обычно.

Во всех описанных выше случаях под влиянием изменения в питании развивался нормальный цветок другого пола, пол цветка, характерный для данного соцветия, целиком превращался в противоположный.

У некоторых же однодомных деревьев обоих видов тунга наблюдаются цветки, обнаруживающие переходы от одного пола к другому. У тунга Форди такие переходы к противоположному полу обнаруживают только пестичные цветки (Кожин, 1938). Пестики этих цветков находятся в различных стадиях развития от почти нормально развитых, до почти целиком замещенных тычинками внутреннего круга. Тычинки внутреннего круга в той или иной степени недоразвиты и сидят на уродливо видоизмененном пестике. Пять тычинок наружного круга при этом бывают более или менее нормально развиты. Эти уродливые гермафродитные цветки чаще опадают. Плоды, развивающиеся при сравнительно хорошей выраженности пестика, уродливы и мелкие. У пятилепестковых тычиночных цветков переходов к другому полу у тунга Форди не наблюдается.

На фотографии № 3 изображены пестичные по положению в соцветии, восьмилепестковые цветки такого обоеполого дерева тунга Форди. Околоцветники цветков удалены. Начиная с верхнего ряда, слева направо, расположены цветки в постепенных стадиях

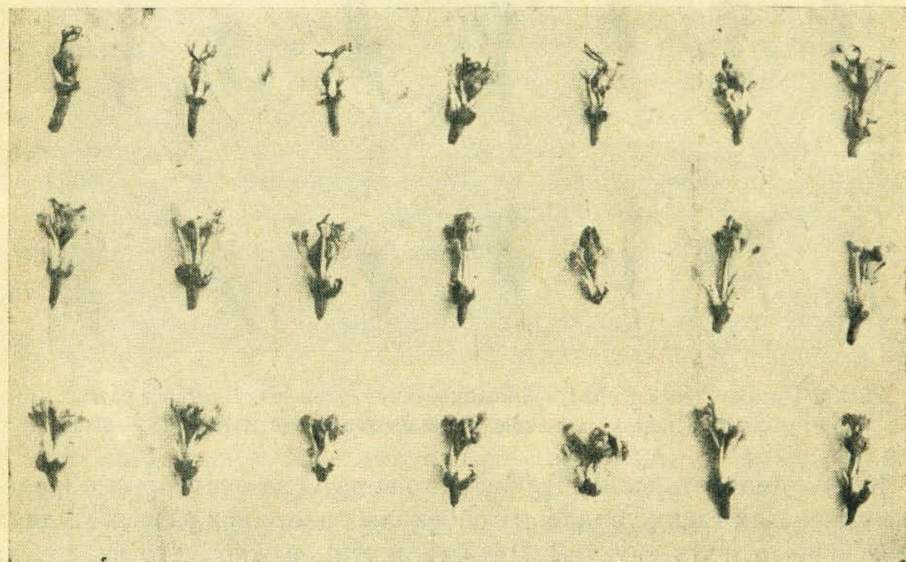


Рис. 3. Цветки тунга Форди. Околоцветники удалены. Цветки в разных стадиях перехода пестичного цветка в тычиночный.

замещения пестика тычинками. Как видно на фотографии, у некоторых из этих цветков на пестике развиваются только пыльники, у других целые тычинки; пестик некоторых цветков недоразвит, уродливо видоизменен. Затем имеются цветки с нормально развитыми тычинками наружного круга, в других пестик еще сильнее редуцирован, и в них развиваются тычинки внутреннего круга и, наконец, пестичный по положению в соцветии и околоцветнику цветок является чисто тычиночным. Словом, представленный на снимке ряд

иллюстрирует все стадии постепенного перехода пестичного цветка в тычиночный.

Такое же явление перехода цветка одного пола в другой встречается и у некоторых однодомных деревьев тунга Кордата. Но только у Кордата это явление наблюдается, наоборот, лишь у пятилепестковых, обычно тычиночных, цветков и никогда не наблюдается у 6—7-лепестковых пестичных. Поэтому на фото № 4 ряд цветков расположен в обратном порядке, а именно, от тычиночного к пестичному. Здесь также представлены различные стадии перехода тычиночного цветка в пестичный путем замены внутреннего круга тычинок все более и более развитым пестиком.

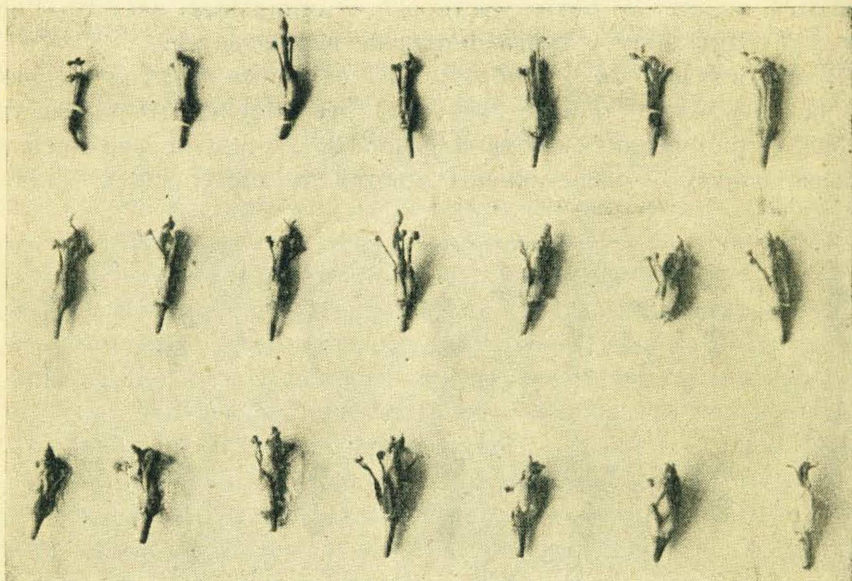


Рис. 4. Цветки тунга Кордата. Околоцветники удалены. Цветки в разных стадиях перехода тычиночного цветка в пестичный.

Как же смотреть на появление из года в год на некоторых определенных деревьях таких уродливых обоеполых цветков в разных стадиях замены одного пола другим? Прежде всего, важно, что на других деревьях таких цветков не наблюдается. Следовательно, деревья, на которых встречаются эти уродливые цветки, отличаются какими то внутренними особенностями.

Уродливые цветки, обнаруживающие признаки обоих полов, называют интерсексуальными (междупольными). Наиболее понятным явление интерсексуальности делается с точки зрения взглядов Р. Гольдшмидта (1923, 1929, 1938), т. е. количественных представлений о наследовании и выражении пола у организмов.

На основании приложения к объяснению явления интерсексуальности законов масс и скоростей в биохимических реакциях, протекающих при развитии признаков пола, Гольдшмидт дает следующие

определения женской и мужской интерсексуальности. Женский интерсекс (генетически самка) появляется тогда, когда, при господствующей женской реакции, более быстрым темпом идет реакция мужская. Более быстрая реакция обгоняет господствующую, и чем раньше наступит переломный момент, тем сильнее будут развиты признаки противоположного пола и сильнее будет выражена интерсексуальность. Мужской интерсекс (генетически самец) появляется в том случае, если в период развития пола цветка, параллельно господствующей мужской реакции, течет более быстрым темпом реакция женская. Получившая преобладание более быстрая реакция обгоняет господствующую, и наступление переломного момента также обусловит ту или иную выраженность у мужского пола признаков женского, т. е. ту или иную степень мужской интерсексуальности.

Эти определения, как известно, даны Гольдшмидтом в его работе с непарным шелкопрядом (*Lymantria dispar*) и относятся к раздельнополым организмам. Как же смотреть на интерсексуальность цветков однодомного, т. е. обоеполого, растения, находящихся в соцветиях среди нормальных раздельнополых цветков? Интерсексуальность в данном случае характеризует не все растение в целом, а лишь отдельные цветки, т. е. проявляется в отдельных точках роста. Процессы, приведшие к этому явлению, должны протекать, следовательно, только в этих точках роста, в месте образования интерсексуальных цветков. Рассмотрим те теоретические предпосылки, которые позволят отнести все феногенетические процессы осуществления пола у растений к точкам роста, к меристеме его цветочных почек.

На основании изучения выражения пола у тунгового дерева, проводившегося в 1937 г., мною были высказаны следующие соображения (А. Кожин, 1938, 1941). „Осуществление пола у каждого индивидуума находится в зависимости как от генотипической природы этого организма, т. е. от баланса факторов того и другого пола, так и от условий внутренней и внешней среды развития организма. Если представить теперь, что осуществление пола у многолетних растений происходит столько раз, сколько вегетационных периодов, включающих цветение и плодоношение, повторяется в жизни этого растения, то мы должны прийти к заключению, что выражение признаков пола у них из года в год не будет одинаковым. Закладка цветочных почек у одних и тех же растений в различные годы будет происходить под влиянием различных внешних и внутренних условий“. Отсюда можно заключить, что „при одном и том же генотипическом составе клеток многолетнего растения точки роста его в разные годы дают метамерные органы, обнаруживающие различное выражение пола. В меристеме точек роста под влиянием различных внешних и внутренних условий развития дифференцируются цветки то мужские, то

женские. В основе этого чисто местного явления, следовательно, должны лежать причины не генетические, а эмбриологические“.

Гольдшмидт (*R. Goldschmidt, 1938*), обсуждая результаты скрещиваний, произведенных Олкерсом (*Oehlkers, 1938*) у однодомных видов *Streptocarpus* из сем. *Gesneriaceae*, высказывает аналогичную точку зрения на выражение пола у растения. Он задается вопросом о том, почему у однодомных растений раздельнополые цветки. „Логический анализ фактов—говорит Гольдшмидт по этому поводу—приводит к заключению, что эта часть проблемы не относится к генетическому определению пола, а представляет эмбриональное расщепление и относится к области экспериментальной эмбриологии“.

Обратимся теперь специально к выражению пола у однодомных растений, к каковым относятся и однодомные экземпляры тунга. Однодомное растение может одновременно нести цветки пестичные, тычиночные и интерсексуальные. А между тем ведь это растение со всеми его метамерными органами и точками роста произошло от одной зиготы, и все его клетки, значит, должны иметь один и тот же хромосомальный и генетический состав. С другой стороны, наследование пола у растений имеет генетическую природу, и выражение его в основном осуществляется на основе баланса факторов пола в зиготе (оплодотворенной яйцеклетке). Отсюда можно предположить, что однодомные растения обладают средними по силе факторами того и другого пола, неспособными самостоятельно обусловить полную раздельнополость. Пол однодомных особей поэтому гораздо более лабилен, чем у двудомных, и получает свое окончательное завершение в одельных точках роста под сильным влиянием факторов внешней и внутренней среды развития. Среди животных мы знаем такие же примеры завершения осуществления пола под влиянием внешней среды, например, у червя *Bonellia*, пчел и др. Эти факторы, вызывая различный метаболизм и тем сдвигая в той или иной степени величину окислительно-восстановительного потенциала, доделывают, так сказать, начатое балансом генетических факторов осуществление пола. Таким образом, все то, что у животных осуществляется в наибольшей степени под влиянием аппарата половых хромосом в зиготе и зародыше, у растений многократно повторяется в целом ряде его вегетативных поколений (почек) и находится в наибольшей степени под влиянием внешней среды. Аппарат хромосом создает у них только начало процесса, завершаемого факторами среды в точках роста.

Возвращаясь к вопросу об интерсексуальных цветках у однодомных экземпляров тунга, можно так представить картину их возникновения. Эти цветки, как мы видели выше, появляются не на всех растениях, а только у некоторых определенных экземпляров, отличающихся, между прочим, особенно неустойчивой урожайностью, т. е. неустойчивым количеством из года в год пестичных цветков. Признак пола у них, следовательно, очень лабилен. Это их отличие

произошло, несомненно, в результате того, что у их родительских форм силы мужского и женского факторов пола были почти равны, т. е. в результате интерсексуального скрещивания. Такое скрещивание у животных дает интерсексуальный организм, подобно интерсексам *Lymantria*. У растений же эта близость наследственных факторов того и другого пола будет только фоном, на котором в разных точках роста, в многократно повторяющихся органах пола, под влиянием различных внутренних и внешних условий развития создадутся условия как для образования однополых цветков мужского и женского пола, так и обоеполых, интерсексуальных. У животных это явление, при однократном развитии пола у зародыша, даст интерсексуальную особь, гетеро-гомогаметный механизм генетического определения пола с близкими по силе факторами того и другого пола приведет к развитию интерсекса. У однодомных растений только некоторые цветки обнаружат интерсексуальность, именно те, условия развития которых не внесут влияний, которые бы увеличили контрастность в силе факторов пола и привели к достаточным различиям между ними для полного проявления признаков одного пола и подавления признаков противоположного. В тех, следовательно, точках роста, где пол цветков будет определяться только на основе близости в силе генетических факторов пола, полученных при интерсексуальном скрещивании, образуются интерсексуальные цветки. Во всех же других, где метаболические процессы усилят действие этих факторов, образуются однополые, нормальные цветки.

Интерсексуальные скрещивания у видов тунга будут понятны, если предположить, что у обоих видов тунга, происходящих из горных областей Китая (*Al. Fordi*) и Японии (*Al. Cordata*), возможны расы с различными по силе факторами пола, которые при внутрирасовых скрещиваниях обеспечивают полное осуществление раздельнополости цветков, при междурасовых же скрещиваниях дают интерсексуальные организмы, у которых образуются интерсексуальные цветки.

Выше было указано, что у тунга Форди интерсексуальные цветки встречаются только среди типично пестичных цветков. У тунга Кордата, напротив, интерсексуальность встречается только у тычиночных цветков и никогда не встречается среди типично пестичных цветков в женских соцветиях. Это дает, мне думается, основание рассматривать интерсексуальность у тунга Форди как женскую или гиногенную интерсексуальность, а у тунга Кордата как мужскую или андрогенную интерсексуальность. Изменение баланса близких по силе факторов пола в сторону фактора женского пола будет делать андроцей интерсексуальным, т. е. в тычиночных цветках появятся развитые в разной степени пестики, а изменение в сторону фактора мужского пола будет делать интерсексуальным гинецей, и в пестичных цветках появятся развитые в разной степени тычинки. При этом интерсексуальные цветки у тунга Форди сохраняют женский околоцветник.

как тот признак, который раньше развивается в онтогенезе цветка, а позднее развивающиеся половые части цветка будут иметь и тычинки или даже целиком построены по мужскому типу. Наоборот, у тунга Кордата в интерсексуальном цветке сохранится мужской околоцветник, а позднее развивающиеся половые части будут иметь зачатки пестика или даже целиком построены по женскому типу.

Эти различия в проявлении интерсексуальности должны, несомненно, базироваться на различиях в генетической конституции этих видов растений в отношении природы их факторов пола. У тунга Форди, как показывают вышеприведенные данные, более лабилен женский пол, у тунга Кордата, наоборот, мужской. Это говорит за относительную слабость фактора женского пола в хромосомах у тунга Форди, при известных условиях проявляющуюся в лабильности женского пола и в женской интерсексуальности, и за большую силу этого фактора у тунга Кордата, не допускающую женской интерсексуальности и, наоборот, стимулирующую мужскую интерсексуальность. Относительно большей силой этого фактора в хромосомах тунга Кордата, в наивысшей степени выраженного вообще у двудомных растений, можно объяснить и то, что у однодомных почти чисто мужских деревьев тунга Кордата бывают чисто женские соцветия, чего не бывает у тунга Форди, и что у Кордата более ясно выражено вообще деление соцветий на мужские и женские и растений на женские и почти чисто мужские. Отсюда и больший процент женских растений у Кордата, сравнительно с Форди. У тунга Кордата тенденция к полной двудомности, поэтому, выражена сильнее, чем у Форди.

Таковы возможные объяснения различий в выражении пола, наблюдаемые у разводимых у нас видов тунгового дерева.

Ботанический Институт
Академии наук Арм. ССР

ЛИТЕРАТУРА

1. Гольдшмидт Р.—Механизм и физиология определения пола. Москва, 1923.
2. Кожин А. Е.—О половой организации тунгового дерева. Изв. Батумского Ботанического Сада, 1938, № 4, стр. 57—99.
3. Кожин А. Е.—Вопросы выражения пола и многообразие сексуальных типов у цветковых растений. Журнал общей биологии. 1941 г., т. II, № 3, стр. 355—374.
4. Abbot C. E.—Fruit bud development in the Tung-oil Tree. Journ. of Agric. Res. 1929, 38, 679—695.
5. Goldschmidt R.—Geschlechtsbestimmung im Tier-und Pflanzenreich. Biol. Zbl., Bd. 49, 1929.
6. Goldschmidt R.—A Lymantria-like Case of intersexuality in Plants (Oehlkers Work) and its meaning for the Theory of sex determination in Plant. Journal of Genetics, vol. 36, № 3, 1938.
7. Joyet-Lavergne Ph.—Physico-chemie de la sexualité, Berlin, 1931.

8. *Oehlkers F.*—Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* Lindl. I, Plasmatische Vererbung und die Geschlechtsbestimmung von Zwitterpflanzen.—Ztsch. f. Botanik, 1938, Bd. 32, № 7—8.

Ա. Ե. Կոժիկ

ՏՈՒՆԳ ԾԱՌԻ ՍԵՌԻ ԱՐՏԱՀԱՅՏՈՒՄԸ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Փ Մ

Տոունգի միատուն ծառերի ծաղիկների սեռափոխման և նրանց վրա միջսեռային ծաղիկներ երևան գալու նկատմամբ կատարված դիտողությունները հիմք են տալիս անելու հետևյալ եզրակացությունները:

1. Մանդառություն խանգարման հետևանքով զարգացման մեջ տեղի ունեցող խախտումներն ամենից առաջ և առավել չափով արտահայտվում են ծաղկի սեռական մասերում: Մանդի պակասության հետևանքով կամ սեռը լրիվ փոխվում է արականից իգականի, կամ նույնիսկ ամենևին չեն զարգանում ծաղկի սեռական մասերը:

2. Միատուն բույսի միջսեռայնությունը բնութագրվում է բույսը ոչ ամբողջությամբ, այլ միայն ծաղկաբույլերում բաժանասեռ ծաղիկների մեջ գտնվող առանձին ծաղիկները: Միջսեռայնությունն արտահայտվում է աճման առանձին կետերում միայն, և այդ երևույթն առաջացնող պրոցեսները, հետևաբար, պետք է ընթանան աճման այդ կետերում միայն՝ միջսեռային ծաղիկների գոյացման տեղում:

3. Սեռի հատկանիշի ամենամեծ լաբիլությունը աչքի կրննեն ան բույսերը, որոնք առաջացել են միջսեռային խաչասերման հետևանքով, այսինքն՝ եթե նրանց ծնողական ձևերն ունեցել են համարյա նույն ուժի արական և իգական գործոններ: Այդպիսի բույսերի միայն որոշ ծաղիկներ երևան կրեն միջսեռայնություն, հատկապես նրանք, որոնց զարգացման պայմանները չեն մտցնի այնպիսի ազդեցություններ, որոնք մեծացնեն հակադրությունը սեռի գործոնների ուժի մեջ և բավականաչափ տարբերություն առաջացնեն նրանց միջև՝ մեկ սեռի նշանների լրիվ արտահայտման և հակադիր սեռի նշանների ճնշման համար: Հետևաբար, աճման այն կետերում, որտեղ ծաղիկների սեռը որոշվելու է սեռի՝ միջսեռային խաչասերման հետևանքով ստացված գենետիկ գործոնների ուժի մերձավորության հիման վրա, առաջանում են միջսեռային ծաղիկներ:

Աճման բոլոր մյուս կետերում, որտեղ պրոցեսներն ուժեղացնում են այդ գործոնների ազդեցությունը, առաջանում են նորմալ ծաղիկներ:

4. Ֆորդի տունկի միջսեռային ծաղիկները հանդիպում են միայն տիպիկ իգական ծաղիկների մեջ, Կորդատա տունգինը հակառակը՝ արականների մեջ և երբեք չեն հանդիպում իգական ծաղիկների մեջ՝ իգական ծաղկաբույլերում: Սա հիմք է տալիս Ֆորդի տունգի միջսեռայնությունը դիտել որպես իգական կամ գինոգեն միջսեռայնություն, իսկ Կորդատա տունգինը՝ որպես արական կամ անդրոգեն միջսեռայնություն:

Միջսեռայնության արտահայտման այդ տարբերությունները պետք է, անտարակույս, հիմնված լինեն բույսերի այդ տեսակների գենետիկ կազմության տարբերությունների վրա՝ նրանց սեռի գործոնների բնույթի տեսակետից: Ֆորդի տունգի մոտ, ինչպես այդ ցույց են տալիս դիտողությունները,

ավելի լաբիլ է իգական սեռը, իսկ Կորդատա տունգի մոտ, ընդհակառակը, արականը: Սա ցույց է տալիս, թե Ֆորդի տունգի քրոմոսոմների մեջ իգական սեռի գործոնի համեմատական թուլությունը, որ որոշ պայմաններում արտահայտվում է իգական սեռի լաբիլությունով և իգական միջսեռայնությունով և, ընդհակառակը, խթանում է արական միջսեռայնությունը: Կորդատա տունգի քրոմոսոմների մեջ այդ գործոնի (որ վերին աստիճանի արտահայտված է ընդհանրապես երկտուն բույսերի մոտ) համեմատական մեծ ուժով կարելի է բացատրել և այն, որ Կորդատա տունգի գրեթե զուտ արական միատուն ծառերի վրա լինում են զուտ իգական ծաղկաբույլեր, մի բան, որ չի ունենում Ֆորդի տունգը, և որ Կորդատա տունգի մոտ ավելի պարզ է արտահայտված առհասարակ ծաղկաբույլերի բաժանումն արականների և իգականների և բույսերին՝ իգականի ու գրեթե զուտ արականի: Այստեղից էլ Կորդատա տունգն ավելի մեծ տոկոս իգական բույսեր է ունենում, քան Ֆորդի տունգը: Կորդատա տունգի երկտունության հակումն ավելի ուժեղ է արտահայտված, քան Ֆորդի տունգինը:

A. E. Kozhin

On sex expression in tung-oil tree

(Summary)

Observation made on the sex alteration of the flowers of monoecious specimens of the tung-oil tree, and the appearance of intersexual flowers on them, permit us to make the following conclusions.

1. The irregular development resulted from the disturbance of nutrition, first of all and most considerably, are manifested in the sexual parts of the flower. The scarcity of nutrition leads either to complete change of the sex from female to male, or else, to totally undeveloped condition of the sexual parts of the flower.

2. The intersexuality of a monoecious plant is not characteristic of all the plants, but of separate flowers found in the raceme among normal flowers of different sexes. At is manifested only at certain points of growth and, consequently, the processes which call forth this phenomenon should proceed only at these points, just in the place where the intersexual flowers are formed.

3. The greatest lability of the sex character is characteristic of the plants resulted from intersexual crossing, i. e. in the case their parent forms possessing equally potent male and female factors. In these plants only some flowers exhibit intersexuality, viz. those where the conditions of the development do not introduce influences, which would increase the contrast in the potency of the sex factors and lead to considerable differences between them and thus would result in full manifestation of the one sex characters and suppression of the other. Consequently, at the points of growth where the sex of the flower will be determined only by affinity in potency of genetical factors of the sex obtained by intersexual crossing, there will appear intersexual flowers. In all other cases,

where metabolic processes will intensify the activity of these factors, there will appear unisexual normal flowers.

4. In the *Aleurites Fordi* the intersexual flowers occur only among typically female flowers, in the *Aleurites cordata*, on the contrary, they occur among male and never among female flowers in female racemes.

This permits us to consider intersexuality in *Al. Fordi* as being female and in *Al. cordata* as male intersexuality.

These differences in the manifestation of intersexuality should doubtlessly be based on the differences in genetic constitution of these plant species considering the nature of their sex factors. As the data of the observations have shown, in the *Al. Fordi* the female sex is more labile where as in the *Al. cordata* the male one. This shows the relative weakness of the female sex factor in the chromosomes of *Al. Fordi*, which under definite conditions is manifested in the lability of the female sex and female intersexuality, at the same time stimulating the male intersexuality.

The relatively greater potency of this factor in the chromosomes of the *Al. cordata*, which is generally highly expressed in dioecious plants, may be accounted also for the fact, that in monoecious almost purely male *Al. cordata* there occur purely female racemes, the latter being absent in the *Al. Fordi*, more over, in the *Al. cordata* the division of racemes into male and female and plants into females and almost purely male is generally more distinctly expressed. Hence, the greater percentage of female plants in *Al. cordata* as compared with *Al. Fordi*. In the *Al. cordata* the tendency to complete dioecism is therefor more vigorously expressed than in *Al. Fordi*.